

Caracterización paleoambiental de los yacimientos de Paracuellos-3 y Paracuellos-5 (Mioceno medio, Cuenca de Madrid) a partir de la estructura de pesos corporales de las faunas de mamíferos

Paleoenvironmental characterization of the Paracuellos-3 and Paracuellos-5 sites (Middle Miocene, Madrid Basin) based on the body weight structure of mammalian faunas

Javier Salas-Herrera¹, Iris Menéndez^{2,3}, Paloma López-Guerrero² y Omid Fesharaki²

¹Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED), España. jsalas198@alumno.uned.es

²Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Universidad Complutense de Madrid (UCM), España. irismene@ucm.es, palomalopez@geo.ucm.es, omidfesh@ucm.es

³Departamento de Geología Sedimentaria y Cambio Ambiental, Instituto de Geociencias (CSIC-UCM), España.

RESUMEN

El evento de enfriamiento global del Mioceno medio ha sido descrito, a escala local, en el centro de la Península Ibérica (Cuenca de Madrid). Algunos yacimientos paleontológicos como Somosaguas (14,1 Ma) y Cerro de los Batallones (9 Ma) han sido ampliamente estudiados. Además, otros yacimientos situados temporalmente entre ellos, como los yacimientos de Paracuellos del Jarama, tienen un gran potencial de estudio. En este trabajo se han caracterizado los paleoambientes de los yacimientos de Paracuellos-5 (13,7 Ma) y Paracuellos-3 (12,8 Ma), ambos pertenecientes al Mioceno medio, para dar una visión más completa de las características paleoambientales de este intervalo. Se emplearon seis modelos cuantitativos de inferencia climática basados en la estructura de pesos corporales de los mamíferos para estimar la temperatura y la precipitación en el área de estudio. Las inferencias ambientales obtenidas permiten exponer la hipótesis de que en un intervalo de tiempo menor a 1 millón de años, el ambiente existente en Paracuellos tuvo una tendencia hacia el aumento de la humedad, aún manteniéndose como un ambiente de extrema aridez.

Palabras clave: Paleoecología, paleoclima, Aragoniense, mamíferos, peso corporal.

Geogaceta, 70 (2021), 47-50
ISSN (versión impresa): 0213-683X
ISSN (Internet): 2173-6545

Introducción

Interés y objetivos del estudio

Los datos mundiales de isótopos han registrado una tendencia general de cambio climático, desde ambientes cálidos y húmedos al comienzo del Cenozoico a ambientes fríos y áridos en el presente (Zachos *et al.*, 2001). En concreto, tras un evento de calentamiento y aumento de la humedad, conocido como Óptimo Climático del Mioceno Medio (máximo entre 17 y 15 Ma), comenzó un proceso de enfriamiento global asociado con la expansión del hielo en la Antártida (Shevenell *et al.*, 2004). Estos cambios también se refleja-

ron localmente en la Península Ibérica. Los ambientes húmedos y cálidos fueron reemplazados por condiciones áridas y frías durante el Mioceno medio del centro peninsular (Van der Meulen y Daams, 1992; Domingo *et al.*, 2012; García-Paredes *et al.*, 2016; Menéndez *et al.*, 2017).

El gran número de yacimientos paleontológicos pertenecientes a este intervalo de tiempo han permitido documentar esos cambios ambientales en la cuenca de Madrid. Las características paleoecológicas y paleoambientales de yacimientos como Somosaguas (Hernández Fernández *et al.*, 2006b; Domingo *et al.*, 2009) y Cerro de los Batallones (Moraes *et al.*, 1992; Azanza *et al.*, 2018) son

ABSTRACT

The middle Miocene global cooling event has been described at a local scale in central Spain (Madrid Basin). There are well-studied fossil sites as Somosaguas (14.1 Ma) and Cerro de los Batallones (9 Ma). In addition, other fossil sites situated temporarily between them, such as the Paracuellos del Jarama fossil sites have a great potential. In this work, the palaeoenvironments of Paracuellos-5 (13.7 Ma) and Paracuellos-3 (12.8 Ma) sites, both from the middle Miocene, have been characterized to show a more complete view of the environmental characteristics prevailing during this period. Six quantitative climatic inference models based on body-size structure of mammal faunas have been used to estimate temperature and precipitation of the study area. The obtained environmental inferences allow formulating the hypothesis that, in a time interval of less than 1 million years, the environment of Paracuellos experienced a trend through slightly more humid conditions, remaining as an extremely arid environment.

Key-words: Palaeoecology, palaeoclimate, Aragonian, mammals, body-size.

Fecha de recepción: 26/01/2021

Fecha de revisión: 23/04/2021

Fecha de aceptación: 28/05/2021

ros de los yacimientos de Paracuellos-3 y Paracuellos-5, situados en las zonas locales G2 y F, respectivamente (Peláez-Campomanes *et al.*, 2003; Hernández-Ballarín y Peláez-Campomanes, 2017) para aumentar nuestro conocimiento sobre las condiciones ambientales que prevalecieron en el intervalo temporal entre las zonas locales E y G, representadas respectivamente por los yacimientos de Somosaguas y el complejo de yacimientos de Cerro de los Batallones.

Situación geográfica y geológica

Los yacimientos de Paracuellos del Jarama se llevan estudiando desde hace décadas (Alberdi *et al.*, 1985; Alonso-Zarza, 1986; Morales *et al.*, 2000; Hernández Fernández *et al.*, 2003; 2006b; Montes *et al.*, 2006), sin embargo, la cantidad de muestras obtenidas en estos yacimientos aún es inferior a las obtenidas en otros yacimientos miocenos de la cuenca de Madrid. Aunque hay seis yacimientos descritos alrededor de Paracuellos del Jarama (Crusafont y Golpe, 1971), los más relevantes, por su diversidad taxonómica, son Paracuellos-3 y Paracuellos-5 (Amezúa *et al.*, 2000; Peláez-Campomanes *et al.*, 2003). Se encuentran en el cerro de Los Guardias y cerca del cerro La Mesilla, respectivamente (Hoyos *et al.*, 1985).

La zona de Paracuellos del Jarama está constituida principalmente por materiales arenosos y conglomeráticos correspondientes a la Unidad Intermedia de la cuenca de Madrid (Calvo *et al.*, 1984; Hoyos *et al.*, 1985). Paracuellos-3 y Paracuellos-5 han sido datados como Aragoniense tardío, mientras que los niveles inferiores de la sección de Paracuellos han sido asignados al Aragoniense medio (Calvo *et al.*, 1984).

Paracuellos-5 ha sido interpretado como un ambiente de borde de charca situado entre canales arenosos (Sánchez *et al.*, 2000), y aunque no se hallan elementos óseos articulados, sí es frecuente la presencia de elementos asociados, por lo que habría una acción de transporte de restos óseos muy limitada (Sánchez *et al.*, 2000). Paracuellos-3 se encuentra en limos arenosos de facies de inundación (Sánchez *et al.*, 2000), sin evidencias de elementos óseos articulados, aunque existe una amplia gama de estados de conservación, desde restos completos perfectamente conservados hasta fragmentos de todos los tamaños (Sánchez *et al.*, 2000).

Metodología

Según la idea de que la evolución convergente puede extenderse a nivel comunitario (Blondel, 1979), es esperable que existan estructuras comunitarias basadas en los pesos corporales semejantes en lugares con condiciones ambientales y climáticas similares, incluso si los taxones son completamente diferentes (Hernández Fernández *et al.*, 2006a; Menéndez *et al.*, 2017). Bajo este punto de vista, Menéndez *et al.* (2017) propusieron modelos cuantitativos de inferencia de variables climáticas que podrían aplicarse para estimar factores paleoclimáticos en yacimientos de mamíferos del Mioceno de la Península Ibérica. Estos se basan en modelos de regresión multivariante y bivariante que correlacionan datos climáticos y la variación de las categorías de peso corporal en 63 conjuntos de mamíferos del subcontinente indio y el África subsahariana para inferir las variables climáticas.

En este análisis, se excluye a los representantes de Carnivora y Chiroptera, debido a su escasez en yacimientos de origen aluvial, fluvial o lacustre (García-Yelo *et al.*, 2014; Menéndez *et al.*, 2017). Se emplearon las listas faunísticas de las especies presentes en Paracuellos-3 y Paracuellos-5, de Peláez-Campomanes *et al.* (2003), en el cual se catalogan 19 y 18 especies, respectivamente. Con posterioridad, usando los criterios propuestos por García-Yelo *et al.* (2014), cada especie fue asignada a una categoría de peso corporal para obtener el porcentaje de especies presentes en cada categoría.

Por último, se aplicaron a los datos los seis modelos de mejor ajuste desarrollados por Menéndez *et al.* (2017) para inferir algunas características paleoclimáticas, como la temperatura media del mes más frío (Tmin), la temperatura media del mes más cálido (Tmax), la amplitud térmica media anual (Mta), la precipitación total anual (P) y la amplitud de los meses de sequía (D) en ambos yacimientos.

Resultados

La Figura 1 muestra el porcentaje de especies en cada una de las categorías de peso corporal para Paracuellos-3 y Paracuellos-5. Se observan diferentes estructuras de peso corporal entre las comunidades de ambos yacimientos (Fig. 1). Paracuellos-5 muestra un claro predomi-

nio de especies de la categoría A (<100 g, ocho especies) que representan el 44,4 %; mientras que las categorías B, F y H muestran un porcentaje de 11,1 % (dos especies en cada categoría), y las categorías C, D y G un porcentaje del 5,6 % (una única especie en cada categoría).

En cambio, Paracuellos-3 muestra un bajo porcentaje de especies de la categoría A (26,3 %; cinco especies) como también se observa en las localidades desérticas de Somalia (Menéndez *et al.*, 2017). Este yacimiento presenta una estructura de pesos corporales más repartida: las categorías B, D y H muestran un porcentaje del 15,8 % (tres especies en cada una), mientras que las categorías F y G tienen un 10,5 % (dos especies en cada categoría), y la categoría C un porcentaje del 5,3 %, dado que solo cuenta con una especie. La ausencia de especies en la categoría E en Paracuellos-3 también se asemeja a las características observadas para localidades desérticas del sur de África (Menéndez *et al.*, 2017).

Las inferencias climáticas obtenidas para los yacimientos utilizando los modelos de regresión se muestran en la Tabla 1. Las inferencias de la temperatura del mes más frío (Tmin) y la amplitud térmica media anual (Mta) son similares a los obtenidos en trabajos previos (Shevenell *et al.*, 2004; Domingo *et al.*, 2012). Sin embargo, la precipitación total (P) y la amplitud de los meses de sequía (D) presentan resultados anómalos (más de 12 meses de sequía y menos de 0 mm de precipitación), indicando un entorno árido que supera la aridez existente en la actualidad en África.

Discusión

En estudios previos, basados en cenogramas de las paleocomunidades del Mioceno madrileño (Amezúa *et al.*, 2000) se mostraba que los yacimientos de Paracuellos presentaban un paralelismo notable con condiciones de aridez extrema. Posteriormente, y basados en las características de las comunidades de mamíferos en los yacimientos de Somosaguas y su comparativa con otros yacimientos madrileños (Hernández Fernández *et al.*, 2006a), se asignaron a Paracuellos-5 un bioma de sabana y a Paracuellos-3 un bioma de bosque tropical seco. García-Yelo *et al.* (2014) asignaron a Paracuellos-5 condiciones áridas o semiáridas, similares a Somosaguas, y

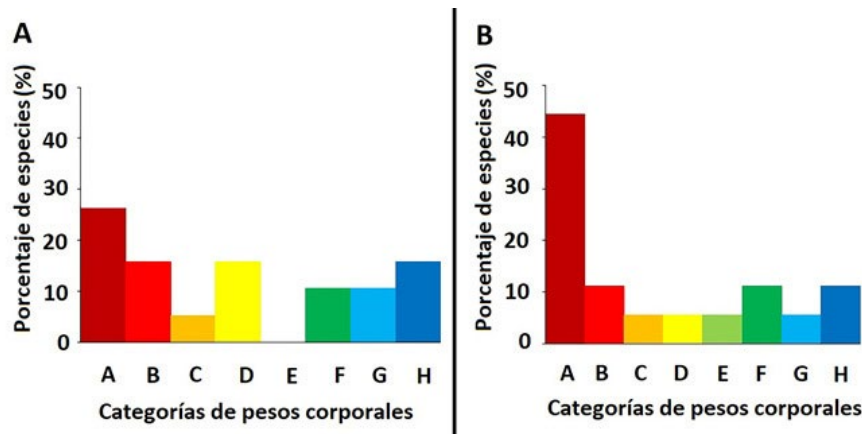


Fig. 1. Histogramas de las estructuras de pesos corporales en Paracuellos-3 (A) y Paracuellos-5 (B). La categoría A corresponde a pesos inferiores a 100 g; la categoría B a pesos de 100,1-1.000 g; la categoría C a pesos de 1.000,1-10.000 g; la categoría D a pesos de 10.000,1-45.000 g; la categoría E a pesos de 45.000-90.000 g; la categoría F de 90.000,1-180.000 g; la categoría G de 180.000,1-360.000 g y la categoría H a pesos superiores a 360.000 g.

Fig. 1.-Histograms of the body weight structures for Paracuellos-3 (A) and Paracuellos-5 (B) sites. Category A corresponds to weights less than 100 g; category B at weights of 100.1-1000 g; category C at weights of 1,000.1-10,000 g; category D at weights of 10,000.1-45,000 g; category E at weights of 45,000-90,000 g; category F of 90,000.1-180,000 g; category G of 180,000.1-360,000 g and category H at weights greater than 360,000 g.

un ambiente ligeramente más húmedo a Paracuellos-3. En un contexto general, Costeur y Legendre (2008) analizaron la estructura del peso de los mamíferos de 17 comunidades fósiles del Mioceno medio (17-14 Ma) de España y Alemania, encontrando un gradiente ambiental latitudinal suroeste-noreste, desde un ambiente cálido, árido y abierto en España hasta un ambiente cálido, cerrado y húmedo en Alemania. Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran unas condiciones ambientales de extrema aridez para Paracuellos-5, mientras que éstas serían ligeramente más húmedas para Paracuellos-3, aún siendo predominante el ambiente árido, lo que apoyaría las conclusiones expuestas por Amezcua *et al.* (2000). Sin embargo, estos autores destacaron la baja calidad de las muestras de estos yacimientos como un factor limitante que tiende a sesgar los

datos inferidos hacia ambientes áridos.

Las anomalías observadas (Tabla 1) en la inferencia media de la precipitación total anual (P) y los meses de sequía (D) se deben a que los modelos de inferencia para P y D se basan en la categoría de peso corporal C de localidades asiáticas (1-10 kg). La proporción de especies en esta categoría fue considerada como el mejor indicador para el gradiente de aridez; de forma que las localidades áridas tienen menos especies en la categoría C (Menéndez *et al.*, 2017). Hoy en día, ninguna localidad de Asia o África tiene porcentajes tan bajos como los que se encuentran en los yacimientos estudiados (<5% en Paracuellos, Fig. 1). Por esa razón, las inferencias muestran valores numéricos fuera de los rangos establecidos. El análisis no pudo proporcionar datos numéricos exactos; sin embargo, de forma general, se pueden considerar

los yacimientos de Paracuellos como ambientes áridos con episodios de precipitación muy esporádicos.

Los valores de la temperatura media del mes más frío (Tmin) en paracuellos-5 son similares a los estimados para ambientes áridos, proporcionados por análisis isotópicos en otros lugares del Mioceno de la cuenca de Madrid como el yacimiento de Somosaguas (14,1-13,7 Ma; Domingo *et al.*, 2009). Sin embargo, la temperatura media del mes más frío en Paracuellos-3 (12 °C) es relativamente más baja que la descrita para Somosaguas (15-20 °C; Domingo *et al.*, 2009).

En el caso de la amplitud térmica media anual (Mta), los resultados de este trabajo son análogos a los obtenidos por Shevenell *et al.* (2004) y Domingo *et al.* (2012), que muestran un aumento de las temperaturas después del Evento de Enfriamiento Global del Mioceno Medio (14,2-13,8 Ma). Van der Meulen y Daams (1992) y Shevenell *et al.* (2004) establecen un rango de temperaturas medias anuales entre 12,5 y 22 °C para el intervalo de tiempo que comprende las zonas locales F y G2. Los resultados obtenidos en el presente estudio, valor inferior para la zona local F (Mta de 14 °C) y valor superior para la zona local G2 (Mta de 19 °C), están comprendidos en dicho rango.

Conclusiones

La cuenca de Madrid tiene un importante registro fosilífero de mamíferos del Mioceno, que permite desarrollar estudios paleoecológicos que amplíen nuestros conocimientos sobre paleoambientes y paleoclimas del centro peninsular durante este intervalo temporal. El presente estudio muestra las variaciones ambientales en el periodo temporal comprendido entre los yacimientos de Paracuellos-3 y Paracuellos-5.

Modelos cuantitativos de inferencia climática		Inferencia climática en Paracuellos-5			Inferencia climática en Paracuellos-3		
no.	Factor climático	Inferencias	Intervalo de confianza	Inferencia media	Inferencias	Intervalo de confianza	Inferencia media
3	Tmin (°C)	16,5	9,2-23,9	16,5	12,5	4-20,9	12,5
7	Mta (°C)	5,9	(-4,7)-16,6	14	13	3,1-22,9	19,7
13		27,5	12,5-60,3		28,3	12,8-62,4	
16		8,5	2,9-14		17,8	6-29,6	
20	P (mm)	-694,3	(-2713,2)-1324,5	-694,3	-777,3	(-2855,3)-1300,7	-777,3
21	D (meses)	13,9	8,7-19,1	13,9	14,3	8,9-19,6	14,3

Tabla 1. Inferencias climáticas para los yacimientos de Paracuellos-5 y Paracuellos-3.

Table 1. Climatic inferences for the Paracuellos-5 and Paracuellos-3 sites.

El análisis de la estructura de los pesos corporales de mamíferos de los yacimientos estudiados muestra que en el período temporal entre Paracuellos-5 y Paracuellos-3 hubo variaciones en la temperatura media del mes más frío y en amplitud térmica que, en el caso de Paracuellos-3, pudieron producir episodios de precipitaciones esporádicas. Estos cambios se produjeron, después del Evento de Enfriamiento Global del Mioceno Medio, durante un intervalo de 0,9 Ma (13,7-12,8 Ma) en la zona noreste de la cuenca de Madrid.

Estos resultados aportan nuevos datos y sugieren una hipótesis de cambio ambiental que se deberá corroborar con otros estudios multidisciplinarios para facilitar la reconstrucción paleoambiental de las áreas centrales de la Península Ibérica. Sin embargo, es necesario mencionar el hecho de que la cantidad de muestra fósil procedente de los yacimientos de Paracuellos sigue siendo pequeña y, por tanto, sería interesante aumentar dicha cantidad para contrastar los resultados expuestos. En ambos yacimientos ya se han iniciado estudios petrográficos (análisis modal de sedimentos detríticos) y mineralógicos (estudio de asociaciones y cristalografía de minerales de la arcilla) que en otros yacimientos han aportado datos de gran valor para la caracterización semicuantitativa de las características ambientales y climáticas del Mioceno de la cuenca de Madrid (p.ej. Carrasco *et al.*, 2008; Fesharaki *et al.*, 2015). Este marco es especialmente interesante ya que se sitúa entre dos episodios críticos del Mioceno, el Óptimo Climático del Mioceno y el inicio de la crisis vallesiense.

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a los doctores María de los Ángeles Álvarez, Jorge Morales y Jonathan Pelegrín por sus sugerencias sobre versiones preliminares del manuscrito. Este trabajo ha sido apoyado por el proyecto PGC2018-094955-A-I00 del Ministerio de Ciencia e Innovación. Agradecemos el apoyo del Grupo de Investigación UCM-910607. I.M. fue financiada por una beca predoctoral de la UCM (CT27/16-CT28/16).

Referencias

Alberdi, M.T., Hoyos, M., Mazo, A.V., Morales, J., Sesé, C. y Soria, D. (1985). En: *Geología y paleontología del Terciario*

continental de la provincia de Madrid. M.T. Alberdi (ed.), CSIC-MNCN, 99-105.
 Alonso-Zarza, A.M., Calvo, J.P. y García del Cura, M.A. (1986). *Estudios Geológicos* 42, 79-101.
 Amezúa, L., Salesa, M.J., Pérez, B., Peláez-Campomanes, P., Fraile, S., Morales, J. y Nieto, M. (2000). En: *Patrimonio paleontológico de la Comunidad de Madrid*. Morales, J. (ed). Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid, 155-172.
 Azanza, B., Alberdi, M.T., Blanco, F., Cantalapiedra, J.L., Domingo, M.S., Gómez Cano, A.R. y Hernández Fernández, M. (2018). En: *La colina de los tigres dientes de sable. Los yacimientos miocenos del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid)*. J. Morales (ed.), Museo Arqueológico Regional. Comunidad de Madrid, 43-68.
 Blondel, J. (1979). *Biogéographie et écologie: synthèse sur la structure, la dynamique et l'évolution des peuplements de vertébrés terrestres*. Masson, 165 p.
 Calvo, J.P., Ordóñez, S., Hoyos, M. y García del Cura, M.A. (1984). *Revista de Materiales y Procesos Geológicos* 2, 145-176.
 Carrasco, A., Sacristán, S., Benítez-López, G., Romero-Nieto, D., Fesharaki, O. y López-Martínez, N. (2008). *Palaeontologica Nova* 8, 135-149.
 Costeur, L. y Legendre, S. (2008). *Palaios* 23, 280-288.
 Crusafont, M. y Golpe, J.M. (1971). Sobre unos yacimientos de mamíferos Vindobonienses en Paracuellos del Jarama. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural* 69, 225-259.
 Domingo, L., Cuevas-González, J., Grimes, S.T., Hernández Fernández, M. y López-Martínez, N. (2009). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 272, 53-68.
 Domingo, L., Koch, P.L., Grimes, S.T., Morales, J. y López-Martínez, N., (2012). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (339-341), 98-113.
 Fesharaki, O., Arribas, J. y López-Martínez, N. (2015). *Journal of Iberian Geology* 41(2), 205-222.
 García-Paredes, I., Álvarez-Sierra, M.A., Van den Hoek Ostende, L.W., Hernández-Ballarín, V., Hordijk, K., López Guerrero, P., Oliver, A. y Peláez-Campomanes, P. (2016). *Comptes Rendus Palevol* 15(7), 781-789.
 García-Yelo, B.A., Gómez Cano, A.R., Cantalapiedra, J.L., Alcalde, G.M., Sanisidro, O., Oliver, A., Hernández-Ballarín, V., López-Guerrero, P., Fraile, S. y Hernández Fernández, M. (2014). *Journal of Iberian Geology* 40, 129-140.

Hernández-Ballarín, V. y Peláez-Campomanes, P. (2017). *Historical Biology* 30, 305-316.
 Hernández Fernández, M., Alberdi, M.T., Azanza, B., Montoya, P., Morales, J., Nieto, M. y Peláez-Campomanes, P. (2006a). *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., Elez, J., López Guerrero, P., Sala-Burgos, N., Morales, J. y López Martínez, N. (2006b). *Estudios Geológicos* 62, 263-294.
 Hernández Fernández, M., Salesa, M.J., Sánchez, I.M. y Morales, J. (2003). *Coloquios de Paleontología* volumen extraordinario, 253-280.
 Hoyos, M., Junco, F., Plaza, J.M., Ramírez, A. y Ruiz Sánchez-Porro, J. (1985). En: *Geología y Paleontología del Terciario Continental de la Provincia de Madrid* (M.T. Alberdi, Ed.), Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 9-16.
 Menéndez, I., Gómez Cano, A.R., García-Yelo, B.A., Domingo, L., Domingo, M.S., Cantalapiedra, J.L., Blanco, F. y Hernández Fernández, M. (2017). *PLoS ONE* 12(10), e0186762.
 Montes, M., Beamud, B., Garcés, M. y Calvo, J.P. (2006). *Revista de la Sociedad Geológica de España* 19 (3-4), 281-298.
 Morales, J., Capitán, J., Calvo, J.P. y Sesé, C. (1992). *Geogaceta* 12, 77-80.
 Morales, J., Nieto, M., Amezúa, L., Fraile, S., Herráez, E., Peláez-Campomanes, P., Salesa, M.J., Sánchez, I.M. y Soria, D. (eds.) (2000). *Paleontología y Etnografía* 6: 371 pp.
 Peláez-Campomanes, P., Morales, J., Álvarez Sierra, M.A., Azanza, B., Fraile, S., García-Paredes, I., Hernández Fernández, M., Herráez, E., Nieto, M., Pérez, B., Quirarte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M. y Soria, D. (2003). En: *Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia* (Reumer, J.W.F. and Wessels, W. Eds.). DEINSEA 10, 431-441.
 Sánchez, I.M., Alcalá, L., Fraile, S., Montoya, P. y Morales, J. (2000). En: *Patrimonio paleontológico de la Comunidad de Madrid*. Morales, J. (ed). Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid, 140-149.
 Shevenell, A.E., Kennett, J.P. y Lea, D.W. (2004). *Science* 305, 1766-1770.
 Van der Meulen, A.J. y Daams, R. (1992). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 93, 227-253.
 Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. (2001). *Science* 292, 686-693.