

Restos de *Anchitherium* de Lisboa, Portugal

María Teresa Alberdi⁽¹⁾ y Jesús Rodríguez⁽¹⁾

1 - Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC
José Gutiérrez Abascal 2. 28006-Madrid (España)
Email (M.T.A.): malberdi@mncn.csic.es

RESUMEN

Palabras clave: *Anchitherium*; Mioceno; Portugal; España; Francia.

Se estudian los restos fósiles de *Anchitherium* de varias localidades portuguesas situadas en los niveles IVb y Vb del área de Lisboa, y se comparan con los restos procedentes de las localidades francesas y las españolas de la cuenca de Madrid. Se identifican como *Anchitherium* cf. *A. ezquerrae*, debido a la escasez de los restos, los ejemplares procedentes del nivel Vb.

ABSTRACT

Key words: *Anchitherium*; Miocene; Portugal; Spain; France.

The *Anchitherium* remains from several Portuguese localities placed on IVb and Vb (Lisbon area) levels are studied. They are compared with the French and Spanish remains, and particularly with those from the Madrid basin. They are identified as *Anchitherium* cf. *A. ezquerrae* from the Vb level remains, because the remains are very scarce.

INTRODUCCIÓN

La subfamilia Anchitheriinae tiene su origen en Norte América desde donde migró a Eurasia en el Mioceno inferior. Los primeros restos de Europa fueron asignados por Cuvier (1825) a *Palaeotherium aurelianense*, material descubierto por Defay en Montabuzard (Francia). Meyer (1834) describió en detalle el material de Georgensmünd (Alemania) y más tarde, en 1844, propone la separación de *Anchitherium* de *Palaeotherium* como nuevo nombre genérico. Kowalevsky (1873) describe en detalle la anatomía de *Anchitherium aurelianense* a partir de los restos del esqueleto de Sansan. Mas tarde, varios estudios sobre este género procedentes de diferentes localidades fueron publicados (por ejemplo, Wehrli, 1938; Villalta & Crusafont, 1945; Thenius, 1950; Sondaar, 1971; Alberdi *et al.*, 1985; Forsten, 1990, 1991; Iñigo, 1997, 1998; Alberdi & Rodríguez, en prensa; entre otros). Los estudios

monográficos más recientes se limitan a la dentición de los anquitérios eurasiáticos como es el caso de Abusch (1983), o bien los restos de España por Sánchez *et al.* (1998).

Anchitherium es un équido tridáctilo con dentición braquiodonta, distribuido por toda Europa durante el Aragoniense, Orleaniense y Astaraciense (MN3-MN8), pudiendo encontrarse en algunos niveles del Vallesiense inferior (MN9) donde hay citas de su coexistencia con *Hipparion* (por ejemplo, Nombrevilla, Villalta & Crusafont, 1945; Shansi, Zhai, 1962, 1963). En general, se considera un animal conservador que ha evolucionado poco durante este período de tiempo en la morfología de su dentición y algo más en el esqueleto apendicular. Por el contrario, Sánchez *et al.* (1998) consideran que no es así y describen una gran diversidad de formas entre los anquitérios españoles, creando seis especies nuevas. Más recientemente, Iñigo (1998) describe una nueva especie para los restos de Para-

cuellos-V, *Anchitherium jaramense*, que previamente fue nominada por Sánchez *et al.* (1998) como *Anchitherium procerum*.

Por contra, Alberdi & Rodríguez (en prensa) creen que no hay argumentos suficientemente sólidos para la creación de tantas nuevas especies. Estos autores, resaltan el hecho de que es precisamente en la subfamilia Anchitheriinae donde tienen lugar una serie de transformaciones, principalmente en el tarso y en el carpo, que facilitan el cambio en la parte distal de las extremidades para conseguir un sistema de desplazamiento más adecuado a espacios más abiertos y suelos más secos. Debido a ello, dentro de esta subfamilia, los huesos del tarso y carpo de las formas más antiguas son muy versátiles en sus movimientos entre ellos, mientras que los más evolucionados se hacen más selectivos y más rígidos dominando los movimientos hacia delante y hacia atrás. Ello puede dar lugar a una gran variabilidad de las distintas facetas de contacto entre los huesos del tarso y del carpo y de estos con los metápodos en la mayor parte de las especies de esta subfamilia, que no tiene por que significar una especiación. Y es precisamente esto lo que queda reflejado en el anquitério de Sansan, donde los restos de los distintos huesos son abundantes y muestran facetas en general de forma y tamaño variable, e incluso su presencia y/o ausencia es aleatoria. También hay que señalar en este grupo la acusada reducción de la ulna, ésta se suelda al radio en su parte más central, quedando la parte distal todavía separada de la extremidad del radio (en *Hipparion* está soldada aunque se observan aún las suturas). En el caso de la fibula ocurre prácticamente lo mismo, aunque su unión a la tibia es mayor. De todas las poblaciones estudiadas por nosotros no hemos encontrado ninguna población donde la ulna y la fibula se encuentren totalmente soldadas al radio y la tibia, respectivamente, como ocurre en *Hipparion*. Y de los anquitérios procedentes de poblaciones estratigráficamente más recientes, como son Nombrevilla y Shansi, no se conocen restos del esqueleto apendicular.

Los yacimientos de Portugal aunque son numerosos contienen pocos restos de *Anchitherium*. La situación geográfica detallada de las localidades (corresponden solamente a dos niveles) se representa en la figura 1. Estos niveles, IVb y Vb, estarían emplazados respectivamente en las secuencias deposicionales B1 y L1 de Antunes *et al.* (1999 a; ver figura 2). La unidad estratigráfica IVb, es la más antigua con *Gomphotherium* + *Brachyodus*; en la unidad estratigráfica Va que también tiene

Prodeinotherium y carece de *Brachyodus* no se han encontrado restos de *Anchitherium*; y en la unidad estratigráfica Vb están presentes *Hispanotherium*, *Phillotillon* o *Moropus*, entre otros. El contexto geológico y estratigráfico de estas localidades se representa en el esquema de la figura 2, corresponden al Orleaniense (niveles IVb y Vb de Lisboa). Estas localidades están bien datadas en correlación con niveles marinos, con organismos planctónicos y con dataciones de Sr. Las localidades con mamíferos se agrupan en los niveles 4 y 7 de la figura 2 de Antunes *et al.* (1999 a,b), y podrían correlacionarse *sensu lato* con las zonas MN4 y MN5 de Mein, 1990.

La descripción exhaustiva de los escasos restos de cada localidad nos va a permitir identificar su situación taxonómica en relación con su estratigrafía. El primer objetivo de este trabajo es realizar un estudio detallado de los restos de *Anchitherium* de Portugal. Se trata de describirlos e identificarlos, en la medida de lo posible, así como de establecer, en su caso, sus posibles relaciones con los anquitérios de España y Francia.

MATERIAL Y MÉTODO

El material de *Anchitherium* portugués (colección M. T. Antunes) está depositado en el Centro de Estudos Geológicos, Universidade Nova de Lisboa, y en el Museu del Instituto Geológico e Mineiro (ex-Serviços Geológicos de Portugal). La procedencia geográfica y estratigráfica del material, así como los restos existentes corresponde a:

Nivel Vb:

Charneca do Lumiar (afloramientos de Areeiro do José da Graça (GRA): 1 CAL izq., 1 1FIII; Olival da Susana (OLS): 2 AS d. e i., 1 CAL izq., 1 fragmento articulación proximal MtIII izq., dientes superiores 1M1-2 izq., 1 M1-2 (M3?) der., 1 M3 der., dientes inferiores 1 M1-2 der., 1 M3 der., y 1 I1?; Quinta Grande (QGR): 2 AS, 1 P3-4 inf. izq.; Casal das Chitas (CCH): 1 CAL der., 1 fragmento articulación distal McIII; Quinta da Musgueira, Lumiar (QMU): 1 2FIII; Courelas do Covão (COU): 1 M3 inf. der.

Norte de Chelas: Quinta da Farinheira (QFA); Quinta das Flamengas (QFL). Este último con 1 AS izq., dientes superiores 2 P3-4 der., 1 M3 izq.; el primero con: 4 AS3 der.,

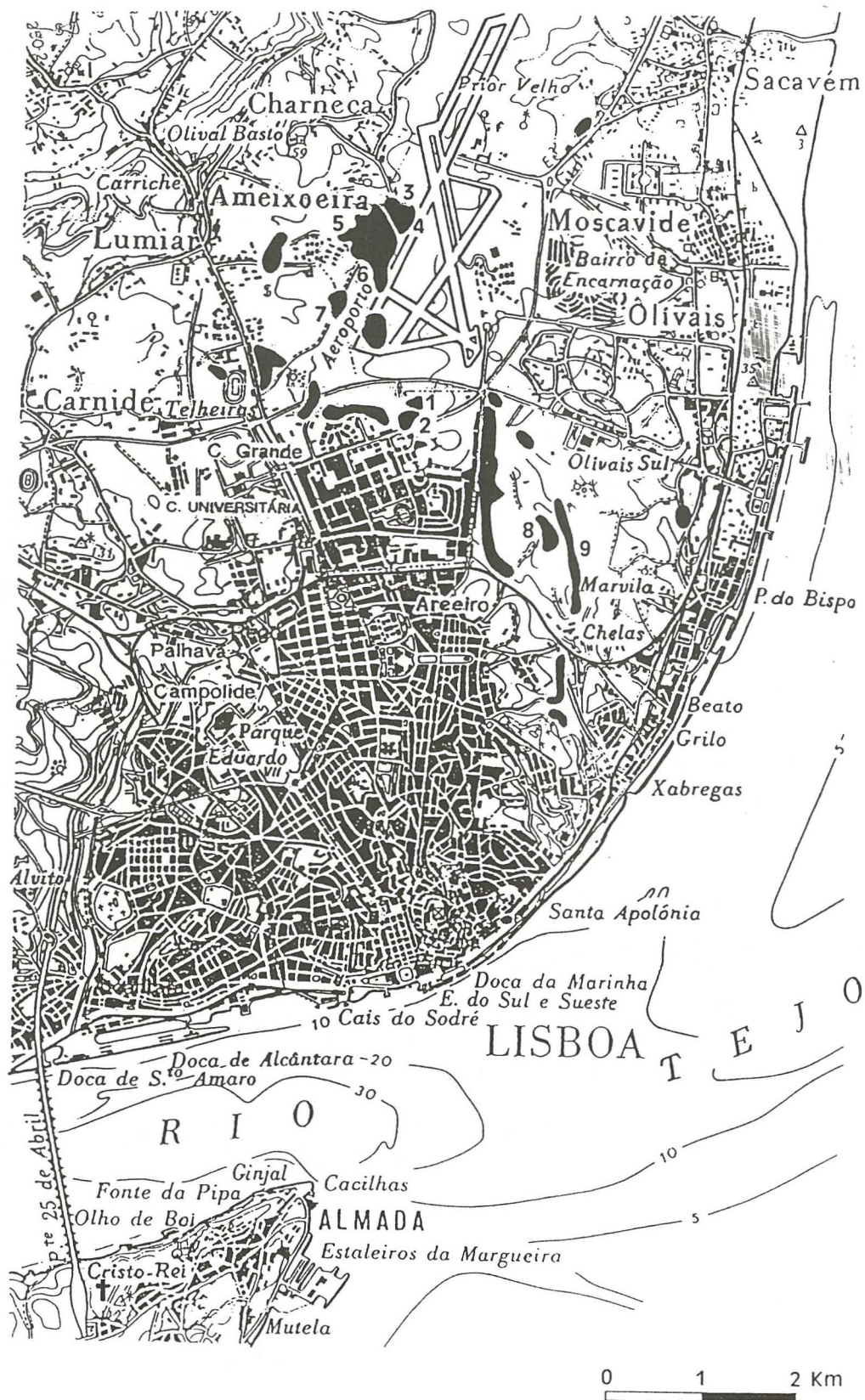


Figura 1. – Situación geográfica de las localidades con *Anchitherium* de Portugal, situadas en el área de Lisboa (Antunes, 1999a). 1, Quinta da Carrapata (QCA); - 2, Quinta do Narigão (QNA); - 3, Areeiro do José da Graça (GRA) [= Quinta da Silvéria]; - 4, Olival da Susana (OLS) + Courelas do Covão (COU); - 5, Quinta Grande (QGR); - 6, Casal das Chitas (CCH); - 7, Quinta da Musgueira (QMU); - 8, Quinta das Flamenegas (QFL); - 9, Quinta da Farinheira (QFA).

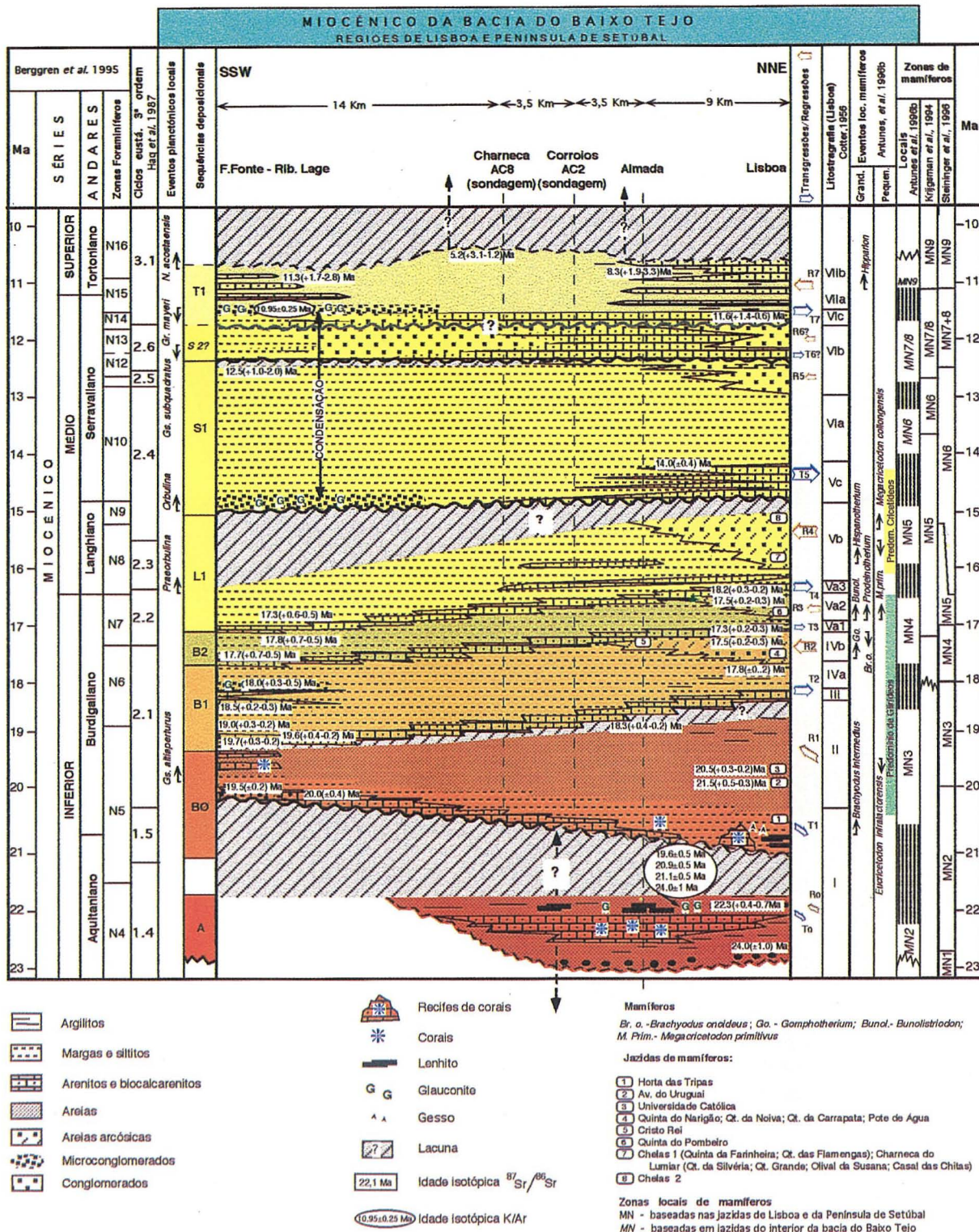


Figura 2. – Esquema general de correlación estratigráfica y situación de los niveles (IVb y Vb) con *Anchitherium* en la cuenca de Tajo, área de Lisboa según Antunes *et al.* (1999b).

1 izq., 1 CAL der., 1 1ª falange lateral, dientes superiores 1 P3-4 der., 1 M3 der., dientes inferiores 1 P3-4 der., 1 M1-2 der.

Nivel IVb:

Quinta do Narigão (QNA), con 1 AS der., y Quinta da Carrapata (QCA) con 1 AS izq.

Estos restos han sido comparados, en su conjunto, con otras localidades de España y Francia (Alberdi & Rodríguez, en prensa). Los restos identificados en cada uno de los afloramientos especificados más arriba indican que solamente en algunos afloramientos hay más de un individuo representado: Olival da Susana (2 individuos), Quinta Grande (2 individuos) y Quinta da Fariñeira (3 individuos).

El análisis comparativo se ha realizado combinando caracteres morfológicos y métricos. Entre los caracteres morfológicos, se especifica la presencia o ausencia de "crochet" o pliegue prefoseta sobre los dientes superiores, y el cingulo sobre los dientes superiores e inferiores. De los caracteres utilizados por Sánchez *et al.* (1998: 53) sobre los anquitérios españoles prácticamente no podemos utilizar ninguno debido a que como ya indicaron Alberdi & Rodríguez (en prensa), en el estudio del anquitério de Sansan, donde el material fósil es abundante, se constata que estos caracteres son muy variables.

En relación con el tamaño de los dientes hemos realizado diagramas de dispersión de sus variables oclusales, longitud y anchura (Tablas 1 y 2; Figuras 3 y 4; Lámina 1), representando las poblaciones más numerosas por elipses que representan el 95 % de la población o bien los rangos de las mismas. Con los restos del esqueleto apendicular, también escasos, hemos realizado diagramas de dispersión para su comparación. Concretamente, en los metacarpianos comparamos los parámetros MC10/MC11 y MC11/MC12; en los metatarsianos MT5/MT6; en los calcáneos CA1/CA2, CA4/CA5 y CA6/CA7; en los astrágalos AS1/AS4 y AS5/AS6; en las primeras falanges centrales

1Ph1/1Ph3 y 1Ph4/1Ph5; y en las segundas 2Ph1/2Ph3 y 2Ph4/2Ph5 (Tablas 3 a 6; Figuras 5 a 10; Lámina 1).

Se han realizado análisis de componentes principales (PCA) para variables de la extremidad distal de MCIII, la extremidad proximal de MTIII, los astrágalos, los calcáneos, y las primeras y segundas falanges (Figuras 11 a 16; Tabla 6) incluyendo algunas localidades españolas y francesas para comparación (ver Alberdi & Rodríguez, en prensa).

Desde el punto de vista de la nomenclatura hemos seguido las recomendaciones de la "Hippation Conference 1981" (Eisenmann *et al.*, 1988)

	P3/4l	P3/4a	M1/2l	M1/2a	M3l	M3a
QFL	23,40	27,00	,	,		,
QFL	,	,	18,20	22,40		
QFL	22,70	27,00	,	,		23,00
QFA	,	,	,	,	19,70	,
OLS	,	,	19,60	23,80	,	24,00
OLS	,	,	,	,	20,40	24,90
OLS	,	,	,	,	21,30	

Tabla 1. – Medidas de los dientes superiores de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal. Abreviaturas como en Figura 3.

	P3/4l	P3/4a	M1/2l	M1/2a	M3l	M3a
QFA	20,20	17,40	,	,	,	,
QFA	,	,	21,60	14,00	,	,
QGR	22,70	18,50	,	,	,	,
OLS	,	,	21,30	14,40	,	,
COU	,	,	,	,	23,50	12,10

Tabla 2. – Medidas de los dientes inferiores de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal. Abreviaturas como en Figura 3.

	MC3	MC4	MC5	MC6	MC7	MC8	MC9	MC10	MC11	MC12	MC13
CCH	22,5	16,2	-	-	-	-	29,8	26,8	21,2	17,9	18,5
	MT3	MT4	MT5	MT6	MT7	MT8	MT9	MT10	MT11	MT12	MT13
OLS	20,1	18,3	26,9	22,1	24,8	5,00	4,20	-	-	-	-

Tabla 3. – Medidas de los McIII y MtIII de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal. Abreviaturas como en Figura 3.

	CAL1	CAL2	CAL3	CAL4	CAL5	CAL6	CAL7
QFA	69,00	43,60	11,60	17,30	29,40	29,90	31,00
OLS	78,90	49,70	13,30	20,20	30,90	32,20	33,30
	AST1	AST2	AST3	AST4	AST5	AST6	AST7
OLS	35,40	33,20	16,50	33,20	27,10	21,50	27,00
OLS	37,70	35,40	20,00	34,00	25,20	21,10	28,40
QFA	35,00	34,40	16,60	30,60	24,40	20,80	27,50
QFA	35,90	33,40	17,10	31,10	24,30	21,80	27,50
QFA	38,60	37,20	21,40	37,80	29,50	25,20	32,80
QFA	37,90	34,50	19,20	36,10	30,50	23,30	28,20
QFL	37,60	35,40	21,60	34,50	28,50	23,20	28,90
QGR	35,40	32,20	18,70	32,20	26,50	22,50	26,40
QGR	41,80	40,00	22,00	40,00	31,40	24,50	32,70
QNA	36,50	37,50	19,20	35,90	28,00	25,20	32,20
QGA	40,20	39,80	21,30	35,20	29,50	24,20	32,00

Tabla 4. – Medidas de los calcáneos y astrágalos de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal. Abreviaturas como en Figura 3. Los calcáneos de QNA y QCA proceden del nivel IVb.

1 Fal	Fal1	Fal2	Fal3	Fal4	Fal5	Fal7	Fal8	Fal9
GRA	37,70	33,00	21,10	28,10	19,70	23,00	13,80	12,30
2 Fal	Fal1	Fal2	Fal3	Fal4	Fal5	Fal6		
QMU	25,40	19,00	25,80	28,90	15,80	25,60		

Tabla 5. – Medidas de las 1PhIII y 2PhIII de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal. Abreviaturas como en Figura 3.

para seleccionar los parámetros, las dimensiones y los caracteres más importantes con vista a su estudio comparativo. Todas las dimensiones están en milímetros tanto en el texto como en las tablas.

ANÁLISIS COMPARATIVO

La morfología de los dientes, escasamente representados, indica una semejanza muy grande entre los restos existentes, tanto superiores como inferiores. En los dientes superiores sólo encontramos un ejemplar con “crochet” o pliegue prefoseta, M³ de Olival da Susana. El hipostilo está muy desarrollado en todos, quedando prácticamente unido al metalofó en los desgastes muy avanzados. El cingulo está desarrollado mesial y distalmente, y

es inexistente en su parte lingual, excepto en el M³ de Olival da Susana (Lámina 1: fig. 20). El protocono y el protocónulo están bien diferenciados, excepto en desgaste avanzados. Los dientes inferiores presentan, en general, el cingulo desarrollado mesio-linguo-distalmente, excepto el M₃ inferior de Courelas do Covão, donde sólo tiene un pequeño rudimento de cingulo en la parte bucal del entocónido (Lámina 1: figs. 8 y 9). En el P_{3,4} de Quinta Grande se observan un estilo en el valle distal, así como un reborde o estilo distal en el entocónido (Lámina 1: fig. 14).

Los diagramas de dispersión de las dimensiones de los dientes de *Anchitherium* de la Península, en general, manifiestan una amplia dispersión, si bien hay que tener en cuenta que no se diferenciaron P3 de P4 y 131 de M2, tanto en superiores como en inferiores. Su dentición es muy similar a los de las localidades españolas (Figuras 3 y 4).

Las dimensiones oclusales de los dientes superiores se sitúan en las distribuciones medias de las formas españolas (Figura 3). Concretamente, el P₃₋₄ de Quinta das Flamengas se sitúa en la distribución Puente de Vallecas y próximo los restos de San Isidro y Acacias, ligeramente mayor que Córcoles, y mayor que los de Baigneaux (Figura 3a; Lámina 1: fig. 16). Los M³ del Olival da Susana y de Quinta das Flamengas se sitúan entre los más pequeños, próximos a las formas francesas de Sansan, Baigneaux y Pontlevoy, y en los mínimos de Paracuellos-V y más pequeños que las formas españolas (Figura 3b; Lámina 1: figs. 17 y 20). El M³ de Olival da Susana y el de Quinta da Fariñeira se sitúan dentro de las elipses que representan el 95 % de las poblaciones de Córcoles, Cristo del Otero y La Retama y de manera específica en el rango de los restos del Puente de Vallecas (Figura 3c). En su mayoría los dientes superiores se sitúan entre los restos de las formas españolas, a excepción del M³ de Quinta das Flamengas y Olival da Susana, que son más pequeños y que, como veremos más adelante, ocurre con algún astrágalo y calcáneo de estas localidades.

La distribución de los dientes inferiores de Portugal se comporta de manera similar en su comparación con las formas españolas y francesas (Figura 4), M₁₋₂ y M₃ específicamente en los rangos de Puente de Vallecas. El P_{3,4} de Quinta da Fariñeira se sitúa en la distribución de los de La Retama, entre los más pequeños de las formas españolas (Lámina 1: fig. 15). El P_{3,4} de Quinta Grande se sitúa próximo a los dientes de las formas españolas, en especial Acacias y Alhambra, y algo mayor que

los de Córcoles y dentro de la distribución de los de La Retama (Lámina 1: fig. 14). Los dos M₁₋₂ de Quinta da Farinheira y del Olival da Susana, respectivamente, se sitúan muy próximos entre sí y en la distribución de los del Puente de Vallecas y en los mínimos de Paracuellos-V. *Sensu lato* se sitúan en los puntos medios de las elipses que representan el 95 % de las poblaciones de las localidades españolas de Acacias, La Retama y Alhambra; y algo más grandes que las formas francesas de Baigneaux y Pontlevoy (Figura 4b). El M₃ de Courelas do

Covão, se sitúa en la distribución del Puente de Vallecas, y dentro de la distribución de Córcoles y en los máximos de Sansan. Resumiendo, los dientes inferiores de las localidades portuguesas se sitúan en la distribución de las formas españolas, y de manera más específica en el rango de los restos del Puente de Vallecas (Figura 4a,b,c).

Los restos óseos de *Anchitherium* de Portugal en su mayoría son cercanos o similares a las formas de la cuenca de Madrid y Córcoles excepto algunas piezas del esqueleto. De los metápodos sólo dispo-

	Comp.	Autovalores iniciales				Cargas de las variables	
		Total	% var.	% acum.		Comp. 1	Comp. 2
Astrágalo	1	5,838	83,399	83,399	AS1	0,929	-0,245
	2	0,389	5,552	88,951	AS2	0,914	-0,294
	3	0,297	4,236	93,187	AS3	0,870	-0,06848
	4	0,166	2,374	95,561	AS4	0,935	0,06873
	5	0,139	1,993	97,554	AS5	0,928	0,110
	6	0,102	1,460	99,014	AS6	0,859	0,469
	7	0,06901	0,986	100,000	AS7	0,955	-0,01357
Calcáneo	1	5,573	79,612	79,612	CAL1	0,906	-0,115
	2	0,483	6,900	86,511	CAL2	0,824	0,476
	3	0,348	4,975	91,486	CAL3	0,828	0,313
	4	0,196	2,798	94,284	CAL4	0,926	-0,209
	5	0,184	2,624	96,908	CAL5	0,910	-0,258
	6	0,125	1,785	98,693	CAL6	0,920	-0,179
	7	0,09149	1,307	100,000	CAL7	0,925	0,04874
Metacarpo	1	4,191	59,878	59,878	MC4	0,422	0,576
	2	1,475	21,065	80,143	MC10	0,715	-0,624
	3	0,693	9,896	90,039	MC11	0,823	-0,276
	4	0,358	5,119	95,158	MC12	0,918	0,225
	5	0,175	4,034	100,000	MC13	0,810	0,439
Metatarso	1	2,563	64,068	64,068	MT5	0,965	-0,115
	2	1,027	25,686	89,754	MT6	0,843	0,163
	3	0,379	9,466	99,221	MT7	0,950	-0,167
	4	0,03118	0,779	100,000	MT8	0,136	0,980
Falange 1	1	3,986	66,440	66,440	PHAL1	0,766	0,615
	2	1,247	20,786	87,227	PHAL2	0,769	0,603
	3	0,417	6,958	94,185	PHAL3	0,901	-0,210
	4	0,176	2,936	97,121	PHAL4	0,936	-0,177
	5	0,117	1,955	99,076	PHAL5	0,799	-0,176
	6	0,05543	0,924	100,000	PHAL7	0,695	-0,632
Falange 2	1	3,889	64,815	64,815	PHA1	0,758	0,563
	2	1,336	22,270	87,085	PHA2	0,770	0,553
	3	0,269	4,486	91,571	PHA3	0,800	-0,512
	4	0,216	3,599	95,170	PHA4	0,886	-0,228
	5	0,156	2,608	97,778	PHA5	0,869	0,223
	6	0,133	2,222	100,000	PHA6	0,735	-0,591

Tabla 6. – Análisis de Componentes Principales para variables de los McIII, MtIII, calcáneos, astrágalos, 1FIII, y 2FIII de *Anchitherium* de las diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en la Figura 1. %var: porcentaje de la varianza explicado por cada componente, %acum: porcentaje de la varianza acumulado.

Lámina 1

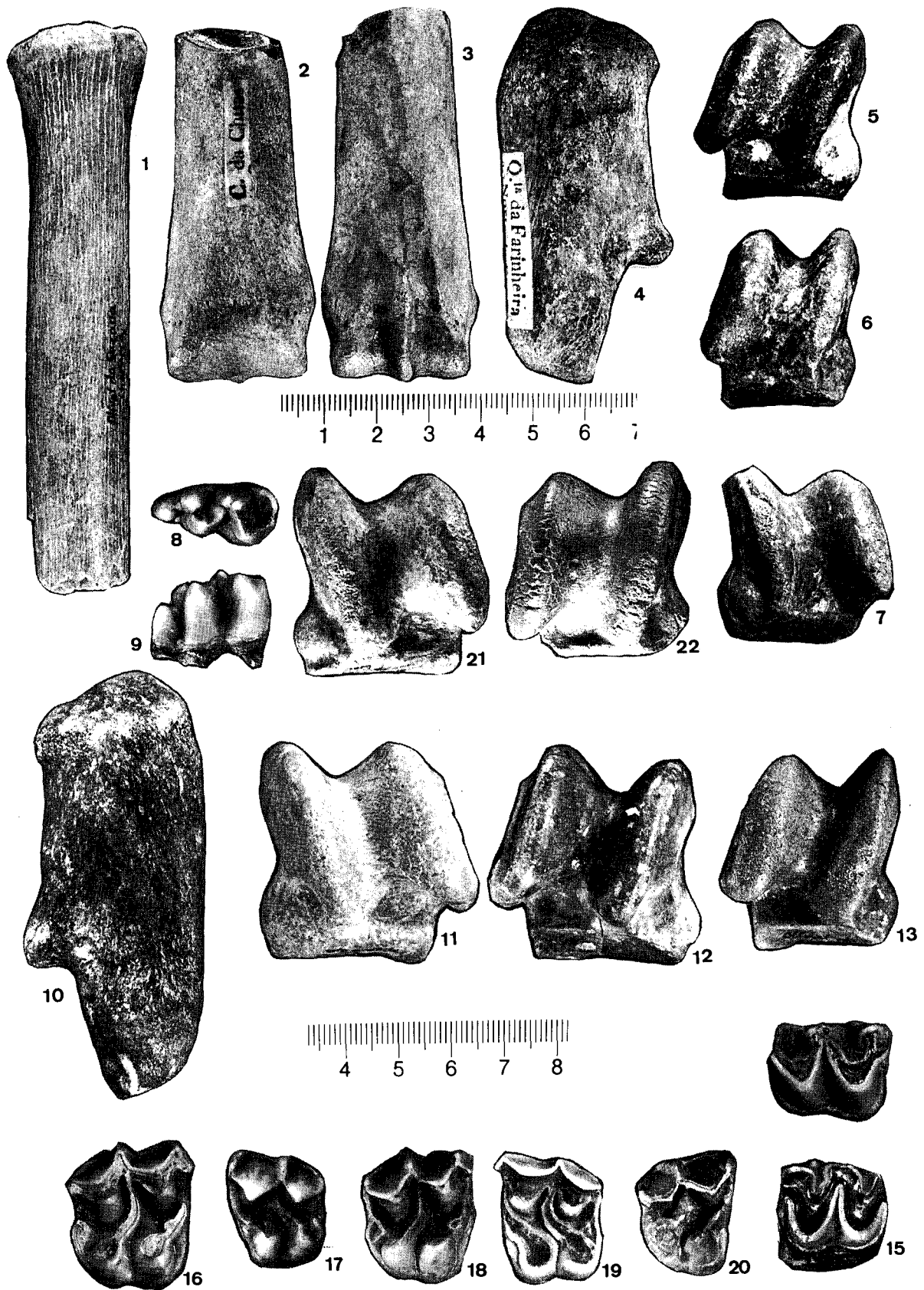
Anchitherium cf. *A. ezquerrae* v. Meyer, procedente de distintas localidades del nivel Vb con *Hispanotherium* del área de Lisboa (Portugal).

- 1 - Extremidad proximal de MtIII izquierdo de Olival da Susana, vista anterior.
- 2 - Extremidad distal de McIII de Casal das Chitas, vista anterior.
- 3 - Extremidad distal de McIII de Casal das Chitas, vista posterior.
- 4 - Calcáneo derecho de Quinta da Farinheira, vista lateral.
- 5 - Astrágalo derecho de Quinta da Farinheira, vista dorsal.
- 6 - Astrágalo derecho de Quinta da Farinheira, vista dorsal.
- 7 - Astrágalo izquierdo de Quinta da Farinheira, vista dorsal.
- 8 - M3 inferior derecho de Courelas do Covão, vista oclusal.
- 9 - M3 inferior derecho de Courelas do Covão, vista bucal.
- 10 - Calcáneo izquierdo de Olival da Susana, vista lateral.
- 11 - Astrágalo izquierdo de Quinta Grande, vista dorsal.
- 12 - Astrágalo derecho de Quinta da Farinheira, vista dorsal.
- 13 - Astrágalo derecho del Olival da Susana, vista dorsal.
- 14 - P3-4 inferior izquierdo de Quinta Grande, vista oclusal.
- 15 - P3-4 inferior derecho de Quinta da Farinheira, vista oclusal.
- 16 - P3-4 superior derecho de Quinta das Flamengas, vista oclusal.
- 17 - M3 superior izquierdo de Quinta das Flamengas, vista oclusal.
- 18 - M1-2 superior derecho de Olival da Susana, vista oclusal.
- 19 - M1-2 superior izquierdo de Olival da Susana, vista oclusal.
- 20 - M3 superior derecho de Olival da Susana, vista oclusal.

Anchitherium sp. procedente de distintas localidades del nivel IVb, más antiguo con *Gomphotherium* + *Brachyodus* y sin *Hispanotherium*, del área de Lisboa (Portugal).

- 21 - Astrágalo izquierdo de Quinta da Carrapata, vista dorsal.
- 22 - Astrágalo derecho de Quinta do Narigão, vista dorsal.

LÁMINA I



nemos de fragmentos de las epífisis: una extremidad distal de McIII, de Casal das Chitas y una extremidad proximal de MtIII de Olival da Susana (Lámina 1: figs. 1 a 3).

La extremidad distal de McIII de Casal das Chitas, se sitúa entre los restos de Sansan y en la distribución de Córcoles y La Retama, en la relación de los parámetros 10/11 y 11/12 (Figura 5). El análisis del PCA indica que esta articulación tiene el tamaño de las de los restos de La Retama, y se sitúa entre las tallas medias de Córcoles y de Sansan (Figura 11).

La extremidad proximal de MtIII de Olival da Susana (Figuras 6 y 12), se sitúa cercana a las distri-

buciones de los restos del Puente de Vallecas, Estación Imperial, Acacias y Alhambra. Restos más pequeños a estos sólo se observan en Munébrega y El Terrero (Figura 6). El análisis del PCA indica que se sitúa entre las formas más pequeñas de la cuenca de Madrid, y sólo más grandes que las de Munébrega y El Terrero (Figura 12).

Los calcáneos de Portugal son muy variables. Hay 4 ejemplares procedentes de Quinta da Farinheira, Olival da Susana, Casal das Chitas y Areeiro do José da Graça (Figuras 7 y 13). El de Olival da Susana es el de mayor tamaño, incluso mayor que el del Puente de Vallecas, y en la relación de los parámetros 4/5 y 6/7 se sitúa en la distribución de Córcoles y del Puente de Vallecas (Figura 7; Lámina 1: fig. 10). Mientras que los de Casal das Chitas y Areeiro do José da Graça son los más pequeños en la relación de los parámetros 1/2, 4/5 y 6/7. Quinta da Farinheira es similar a estos últimos en la relación 1/2 y próximo a los de la cuenca de Madrid en las relaciones 4/5 y 6/7, donde su longitud DT4 es menor que la de los de Córcoles (Figura 7; Lámina 1: fig. 4). Las mayores diferencias se observan en la relación de los parámetros 1 y 2, en parte debido a que la mayoría tienen el *tuber calcis* algo rodado o alterado. El análisis del PCA (Figura 13) sitúa los restos portugueses en una relación similar con las formas españolas a la exhibida en los diagramas de dispersión, Casal das Chitas y

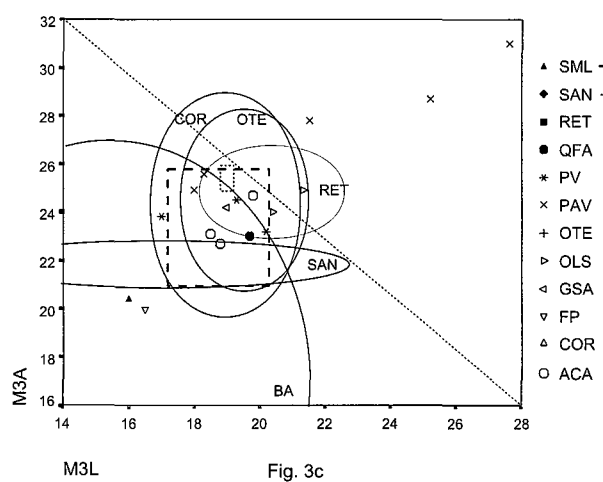
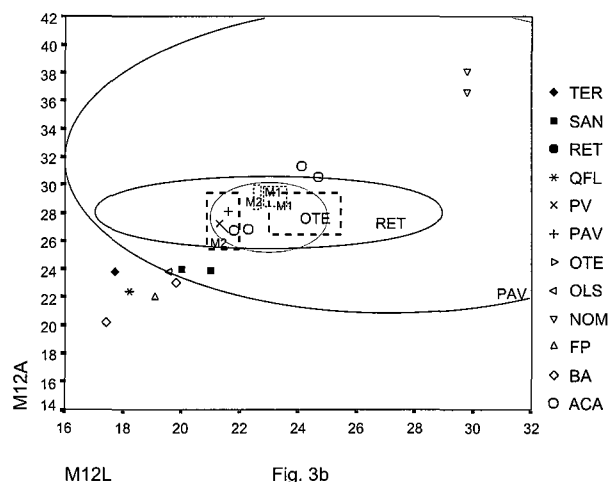
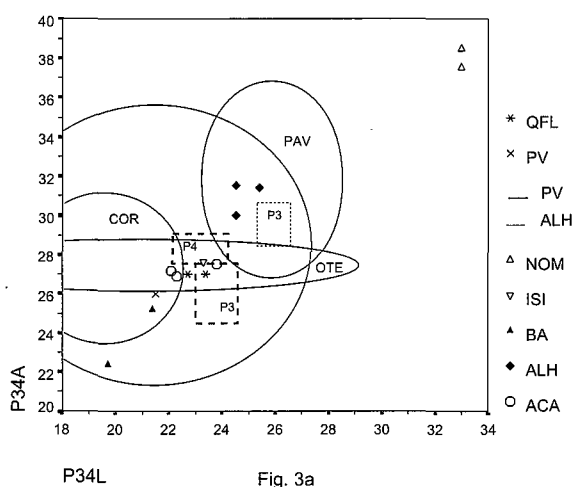


Figura 3. – Diagramas de dispersión bivalente, longitud (L) anchura (A), de los dientes superiores de Portugal, España y Francia. Abreviaturas: GRA = Areeiro do José da Graça; OLS = Olival da Susana; QGR = Quinta Grande; CCH = Casal das Chitas; QMU = Quinta da Musgueira; COU = Courelas do Covão; QFA = Quinta da Farinheira; QFL = Quinta das Flamengas; QNA = Quinta do Narigão; QCA = Quinta da Carrapata; BA = Baigneaux; BU = Buñol; COR = Córcoles; EST = Estación Imperial; FP = Les Faluns de Pontlevoy; GSA = La Grive Saint-Alban; ISI = San Isidro; LRM = La Romieu; MUN = Munébrega I; NOM = Nombrevilla; OTE = Cristo del Otero; PAR = Paracuellos III; PAV = Paracuellos V; PV Puente de Vallecas; SAN = Sansan; SML = Simorre. Figura 3a: P3-4; Figura 3b: M1-2; Figura 3c: M3.

Areiro do José da Graça son los más pequeños, Quinta da Farinheira es algo más grande y se sitúa próximo a los restos de Acacias y más pequeño que el de Olival da Susana, y este último es similar a uno de Acacias, y en los límites de los de Córcoles (Figura 13).

El astrágalo es la pieza más abundante y también la más variable entre los restos de *Anchitherium* de Portugal (11 ejemplares, ver Tabla 4, Figuras 8 y 14; Lámina 1: figs. 5 a 7 y 11 a 13). El astrágalo de Quinta da Farinheira (2 ejemplares, el de Quinta Grande y el de Olival da Susana) son los más pequeños de todos los restos analizados y se sitúan en la elipse del 95 % de los astrágalos de Munébrega (Figura 8). Los otros astrágalos se sitúan en el entorno de la distribución de los del Puente de Vallecas y de otras formas procedentes de localidades madrileñas como Acacias, Estación Imperial y Paracuellos-V. El de Quinta Grande, es el de mayor tamaño, se sitúa entre las formas espa-

ñolas (Figura 8). Los parámetros relacionados han sido 1/4 y 5/6 respectivamente, que los sitúan en las elipses de Córcoles y Paracuellos-V, y en los mínimos de Sansan, o por debajo de ellos (Figura 8). La distribución de los parámetros 5/6 indica que el astrágalo de Quinta Grande se sitúa en el medio prácticamente de todos. El de Quinta da Farinheira entra de lleno en la distribución de Córcoles y próximo a los restos de las localidades madrileñas de Acacias, Estación Imperial y Paracuellos-V, y en los mínimos de Baigneaux, Sansan y Pontlevoy. El PCA sitúa los astrágalos portugueses entre los de talla más pequeña, distribuidos entre los de las formas españolas de Puente de Vallecas, Acacias, Estación Imperial y El Terrero, algunos entre los restos de La Retama y Córcoles (Figura 14) y, como los diagramas de dispersión, sitúan los más pequeños un poco más grandes que los de Munébrega (ver Alberdi & Rodríguez, en prensa: fig. 10).

La única primera falange procede de la localidad de Areiro do José da Graça (Figuras 9 y 15). Esta se sitúa, en la relación de los parámetros 1/3, dentro del campo de las elipses del 95 % de los restos de Córcoles, y en el entorno de los restos de Acacias, Alhambra, Estación Imperial y Puente de Vallecas, y entre los más pequeños de Paracuellos-V. De la misma manera el comportamiento de estos restos en la relación de los parámetros 4/5 se sitúa en el entorno de las mismas localidades que la relación 1/3. El PCA indica que este resto se sitúa en la distribución de Alhambra y entre los restos de Estación Imperial, Acacias, Puente de Vallecas y los más pequeños de Paracuellos-V (Figura 15).

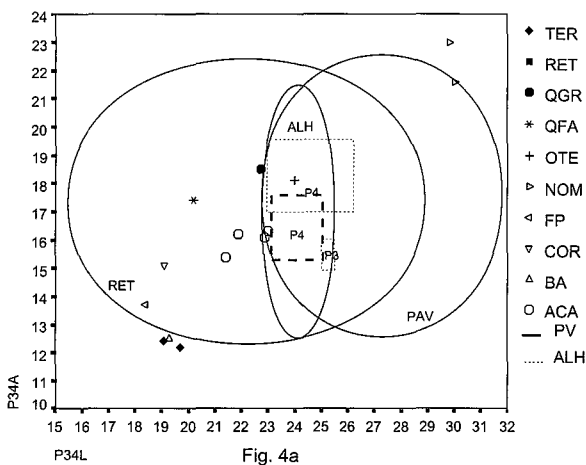


Fig. 4a

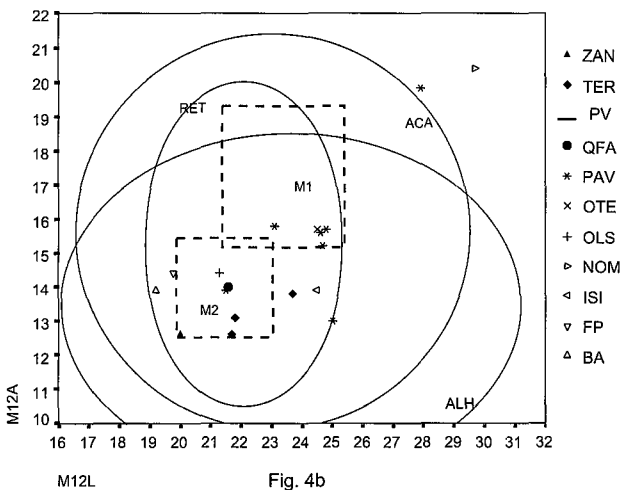


Fig. 4b

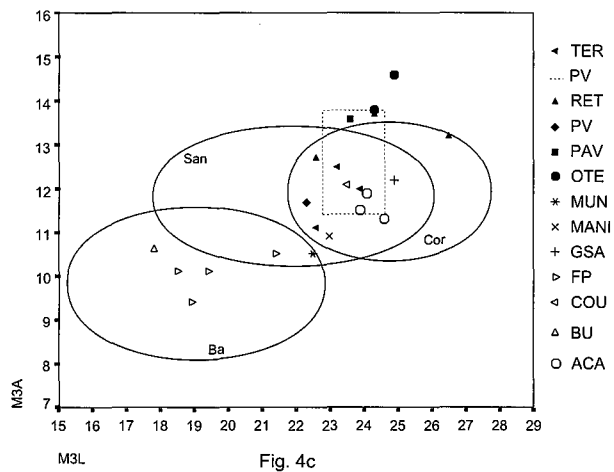


Fig. 4c

Figura 4. – Diagramas de dispersión bivalente, longitud (L) anchura (A), de los dientes inferiores de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en figura 3. Figura 4a: P3-4 Figura 4b: M1-2 ; Figura 4c: M3.

La segunda falange procede de Quinta da Musgueira (Figuras 10 y 16). Con respecto a los parámetros 1/3 se sitúa entre las elipses que representan el 95 % de las poblaciones de Córcoles y Paracuellos-V y próxima a la mayoría de los restos de Acacias, Alhambra y Buñol (Figura 10). En la relación 4/5 también se sitúa entre las falanges de Acacias, Alhambra y Estación Imperial (Figura 10). El PCA sitúa esta falange, de talla pequeña pero no tanto como Munébrega, entre los restos españoles de Acacias, Alhambra y Córcoles, y próxima a las de Buñol y Estación Imperial (Figura 16).

DISCUSIÓN

Los restos de *Anchitherium* de Portugal, como hemos visto, son muy escasos y procedentes de distintos afloramientos; pero la mayoría son contemporáneos entre ellos: escasos restos del nivel IVb (el más antiguo, situado entre las localidades con mamíferos del nivel 4 de la Figura 2), todos los demás del Vb que pueden ser considerados como un sólo conjunto y se sitúan entre las localidades de mamíferos del nivel 7 de la Figura 2. Por tanto son difíciles de nombrar taxonómicamente. No

obstante, y a la vista de los análisis realizados se detecta tanto en talla como en morfología no presentan excesivas diferencias entre ellos. Por otra parte, observamos que en su mayoría son muy próximos a los restos españoles, en especial a los que proceden de la cuenca de Madrid. Solamente los calcáneos de Casal das Chitas y de Areiro do José da Graça parecen más pequeños (Figura 7) sin llegar a la talla de los de Munébrega. Los otros restos de estas localidades, una articulación distal de McIII y una 1FIII se sitúan también entre los restos de la cuenca de Madrid. Estos afloramientos, desde el punto de vista estratigráfico, no se diferencian de la mayoría de los restos analizados y corresponden a los niveles IVb y Vb, que parecen indicar un hiato carente de restos de *Anchitherium*, Va. Sin embargo, en Va se han encontrado afloramientos con abundantes restos de rinocerontes lo cual podría implicar algún tipo de competencia entre ambos géneros. Por ejemplo, en la localidad española de Paracuellos hay niveles (nivel III) donde abundan los rinocerontes y sólo hay indicios de *Anchitherium*, mientras que en el nivel V donde abunda esta última especie los rinocerontes son muy escasos. Incluso en la localidad de Córcoles, con una gran diversidad de mamíferos, Iñigo (1997) indica que hay una gran abundancia de restos de anquitério en el nivel

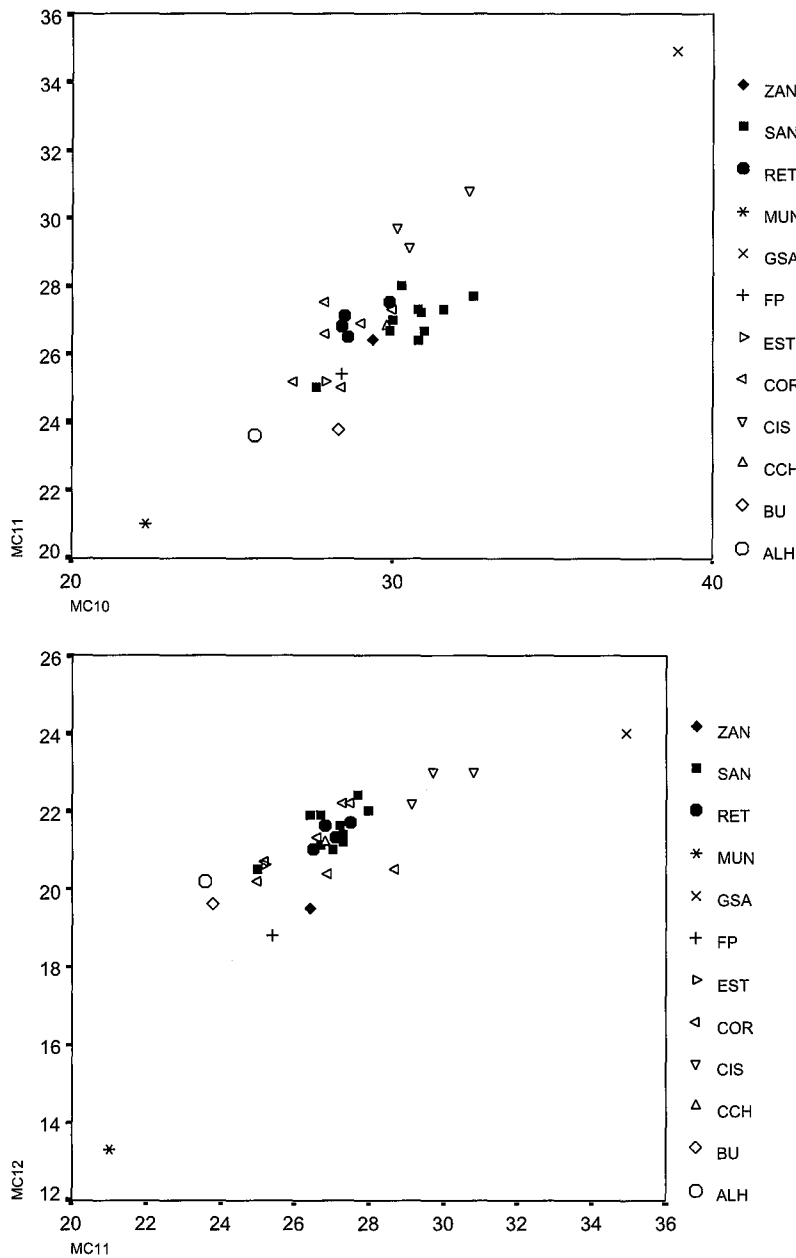


Figura 5. – Diagramas de dispersión bivalente de las articulaciones distales de McIII, parámetros MC10/MC11 y MC11/MC12, de *Anchitherium* de las diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

inferior, mientras que en el nivel superior son más abundantes los restos de *Hispanotherium*.

En los diagramas de distribución, los escasos dientes de los que disponemos, se sitúan prácticamente todos entre las formas españolas, en especial entre los restos de las localidades madrileñas, y de manera más específica entre los del Puente de Vallecas (Figuras 3 y 4). En la localidad de Quintadas Flamengas observamos dientes grandes y esqueleto pequeño, que es una característica de la mayor parte de las formas de *Anchitherium* de la cuenca de Madrid. Desgraciadamente, en estas localidades los restos son tan escasos que no permiten conocer exactamente el conjunto de los caracteres de estos équidos.

No obstante, en los análisis que hemos realizado comparando los restos del esqueleto apendicular con las formas españolas y francesas, se deduce que las formas portuguesas son bastante similares a las españolas. Concretamente, que son algo mayores que los restos de Munébrega y El Terrero. Munébrega, como indican Alberdi & Rodríguez (en prensa), es la forma que tiene el esqueleto más pequeño en talla de todos los *Anchitherium* españoles, y El Terrero es algo más pequeña en la articulación del metatarso y en la 1FIII (Figuras 5, 6, 8, 9, 12, 14, 15 y 16). Sin embargo, comparando con la mayor parte de las localidades españolas, principalmente las de la cuenca de Madrid, observamos que prácticamente todos los restos portugueses se sitúan entre estas últimas, y que las formas francesas en general son más grandes en talla (ver Figuras 5 a 16). Por otra parte, en los estudios de poblaciones con abundantes restos de anquitérios se observan que la mayoría de los restos del esqueleto y la dentición presenta una amplia variabilidad en talla y la morfología de sus facetas suele ser también variable.

En los estudios taxonómicos sobre anquitérios se detectan dos filosofías bastante opuestas como indican Alberdi & Rodríguez (en prensa). Por una parte, la mayoría de los autores consideran que *Anchitherium* es una forma conservadora (Abusch, 1983; Alberdi *et al.*, 1985; Forsten, 1991; entre otros); y otros, como Sánchez *et al.* (1998), creen todo lo contrario e identifican seis nuevas formas de

Anchitherium en España. Sin llegar a tanto, Iñigo (1997) crea una nueva especie para la localidad de Córcoles (*Anchitherium corcolense*) y este mismo autor en 1998, crea otra nueva especie para los restos de la localidad de Paracuellos-V (*Anchitherium jaramense*), que previamente había sido nominada por Sánchez *et al.* (1998) como *Anchitherium procerum*. En nuestra opinión, las variaciones de los caracteres morfológicos entre las diferentes poblaciones de anquitérios, en general interpretadas como adaptaciones al medio, no deben indicar exactamente diferencias taxonómicas. Esto podría explicarse como un conjunto de variaciones en mosaico de la evolución de diferentes caracteres (López, 1997), o bien una representación en mosaico de los diferentes caracteres que no pueden justificar, por otra parte, una determinación seria a escala específica (Eisenmann, 1998).

Después del estudio detallado de los restos franceses de Alberdi & Rodríguez (en prensa), creemos que realmente *Anchitherium* es un género conservador y que las diferencias observadas en su esqueleto apendicular están más ligadas a los cambios que ocurren en el tarso y carpo de este animal en relación con el cambio en su manera de desplazarse, ligado en cierta medida a los cambios ambientales (Simpson, 1951; Thomason, 1986; Alberdi & Rodríguez, en prensa). En este último trabajo, los autores consideran que las formas de la cuenca de Madrid son más próximas a *A. ezquerra*

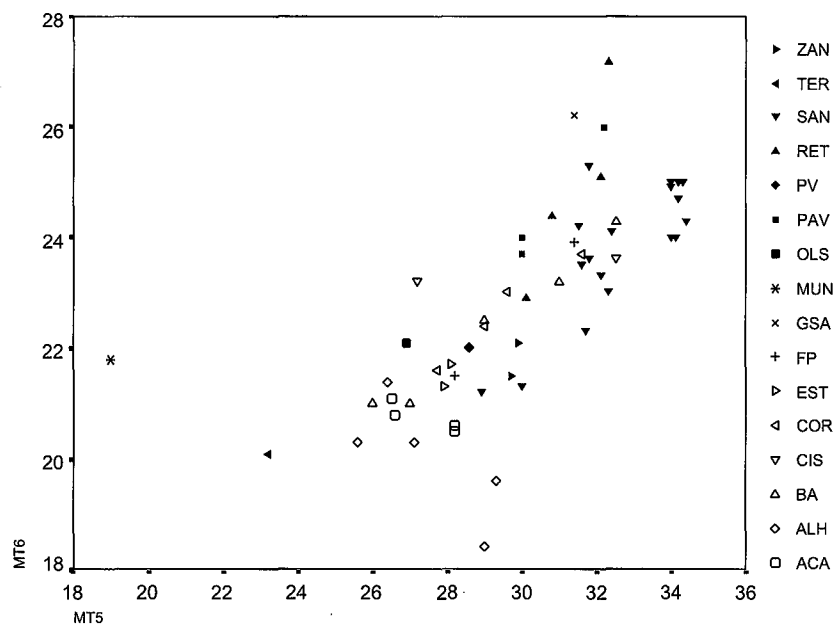


Figura 6. – Diagramas de dispersión bivalente de las articulaciones proximales de MtIII, parámetros MCt5/Mt6, de *Anchitherium* de las diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

como plantea Abusch (1983) que a la nueva especie creada por Sánchez *et al.* (1998), *A. matritense*, para las localidades madrileñas. Estos autores consideran que los restos de San Isidro pueden quedar asignados a *A. ezquerrae* debido a la escasez de los mismos. Abusch (1983) asigna a *A. ezquerrae* los restos procedentes de las localidades españolas de La Hidroeléctrica, San Isidro y Puente de Vallecas. También, Iñigo (1997) incluye en *A. ezquerrae* los restos de Puente de Vallecas, San Isidro y Puente de Toledo. Alberdi & Rodríguez (en prensa) consideran, después de estudiar los materiales de Sansan y observar su variabilidad, que no está suficientemente justificada la creación de la especie *A. matritense* para los restos de las poblaciones madrileñas (Sánchez *et al.*, 1998).

Desde un punto de vista paleoecológico, los anquitérios de Portugal con dientes más bien grandes, sin llegar al tamaño de los de Paracuellos-V y Nombrevilla, y braquiodontos deberían habitar en

medios boscosos y asociados a climas más secos (Forsten, 1991; Iñigo, 1997. Este tipo de dientes también se puede relacionar con el esqueleto de tamaño pequeño que presentan los escasos especímenes portugueses de *Anchitherium*. En la Figura 17, se han situado las distintas localidades portuguesas, así como otras localidades de Francia, España e incluso Alemania y China con relación a la escala de edades de mamíferos y las zonas MN de Mein (1990) por una parte, y por otra con las tendencias climáticas a lo largo del Mioceno medio y las variaciones del nivel del mar. En ella, se observa que las localidades portuguesas se sitúan estratigráficamente con anterioridad al inicio del frío situado en torno a 14 Ma y a la tendencia ligera que parece observarse a un inicio de descenso del nivel del mar. Los datos paleontológicos, en especial de la fauna marina ictiológica y los datos paleobotánicos sincrónicos con los restos de *Anchitherium*, indican también que estos vivirían en un momento más cálido (Antunes *et al.*, 1999b).

Desde el punto de vista ecológico, Iñigo (1997) indica que los anquitérios de Córcoles provienen de dos niveles diferentes, uno donde dominan los restos del anquitério que corresponde al nivel inferior y en el cual el ambiente es más boscoso; y otro nivel superior, más abierto, donde dominan los restos del rinoceronte *H. matritense*. Creemos que es en este último nivel, nivel 7 de la Figura 2, donde deben estar situadas las localidades portuguesas con *Anchitherium*, anteriores al inicio del frío global datado en torno a 14.8 Ma (Wright & Miller, 1992; Wolfe, 1994; Flower & Kennett, 1994; Simon-Coinçon *et al.*, 1997; Schwarz, 1997).

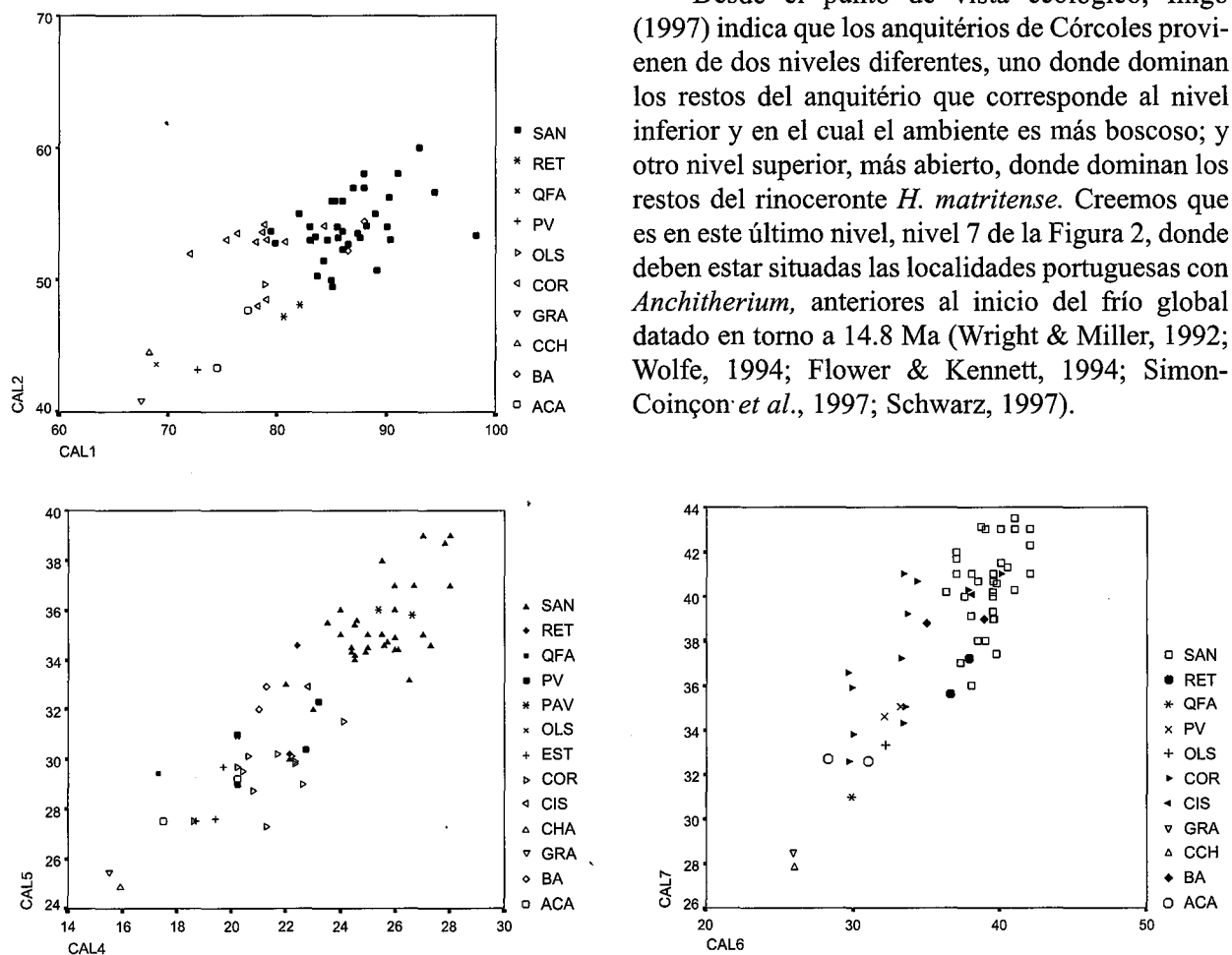


Figura 7. – Diagramas de dispersión bivalente de los calcáneos, parámetros CAL1/CAL2 - CAL4/CAL5 - CAL6/CAL7, de *Anchitherium* de las diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

Aunque Iñigo (1997) sitúa la localidad de Córcoles en el Aragoniense inferior, MN4a, nosotros creemos que debería situarse, al menos el nivel con *Hispanotherium*, en el Aragoniense medio o en la parte más superior de MN4b, debido precisamente a la presencia de este rinoceronte. Se debe tener en cuenta, que son numerosas las localidades con *Hispanotherium* en Portugal que están datadas con precisión, amén de las múltiples indicaciones que establecen una correlación clara entre las cuencas de Lisboa y Madrid (Antunes *et al.*, 1987).

Además, existen indicaciones paleoclimáticas y palinológicas que indican que durante el Mioceno medio se desarrollaron nuevos y productivos tipos de vegetación, bosques abiertos y sabanas boscosas, típicas del Mioceno medio que podrían llegar a dar lugar al desarrollo de las praderas abiertas que dominaron durante el Mioceno superior (Janis, 1976; Van de Weerd & Daams, 1979; Demment & Van Soest, 1985; Demarcq, 1987; Lauriat-Rage *et al.*, 1993; Barón *et al.*, 1994; Sesé, 1994; Iñigo, 1995). Desde el punto de vista de la temperatura, en el Mioceno medio tuvo lugar un enfriamiento en torno a 14-13.5 Ma cuya influencia llegó hasta los 10 Ma, que afectó lógicamente a las poblaciones posteriores de anquitérios en la Península Ibérica y quizás en toda Eurasia (Wright & Miller, 1992), y que coincide *sensu lato* con el inicio de un descenso del nivel del mar que comenzó en torno a 13.5 Ma. Estos cambios debieron haber tenido una influencia sobre la vegetación, favoreciendo el reemplazamiento de las faunas típicamente boscosas por las asociadas a un medio de bosque más abierto (Forssten, 1991).

Desde el punto de vista filogenético y de acuerdo con Abusch (1983), el origen de los anquitérios eurasiáticos es difícil de definir sin un estudio detallado de los anquitérios de América del Norte. No obstante, los anquitérios de Portugal, desde nuestro punto de vista, deben situarse en la

línea filética de *A. aurelianense*, de donde debió separarse, en torno a la base del Mioceno medio, una rama diferente dominante en los ambientes de la Península Ibérica, *A. ezquerra*. Según nuestros datos, esta especie dominó en las cuencas de Madrid y de Lisboa (exactamente nivel Vb de la cuenca de Lisboa). Los escasísimos restos del nivel IVb deberían identificarse como *Anchitherium* sp.

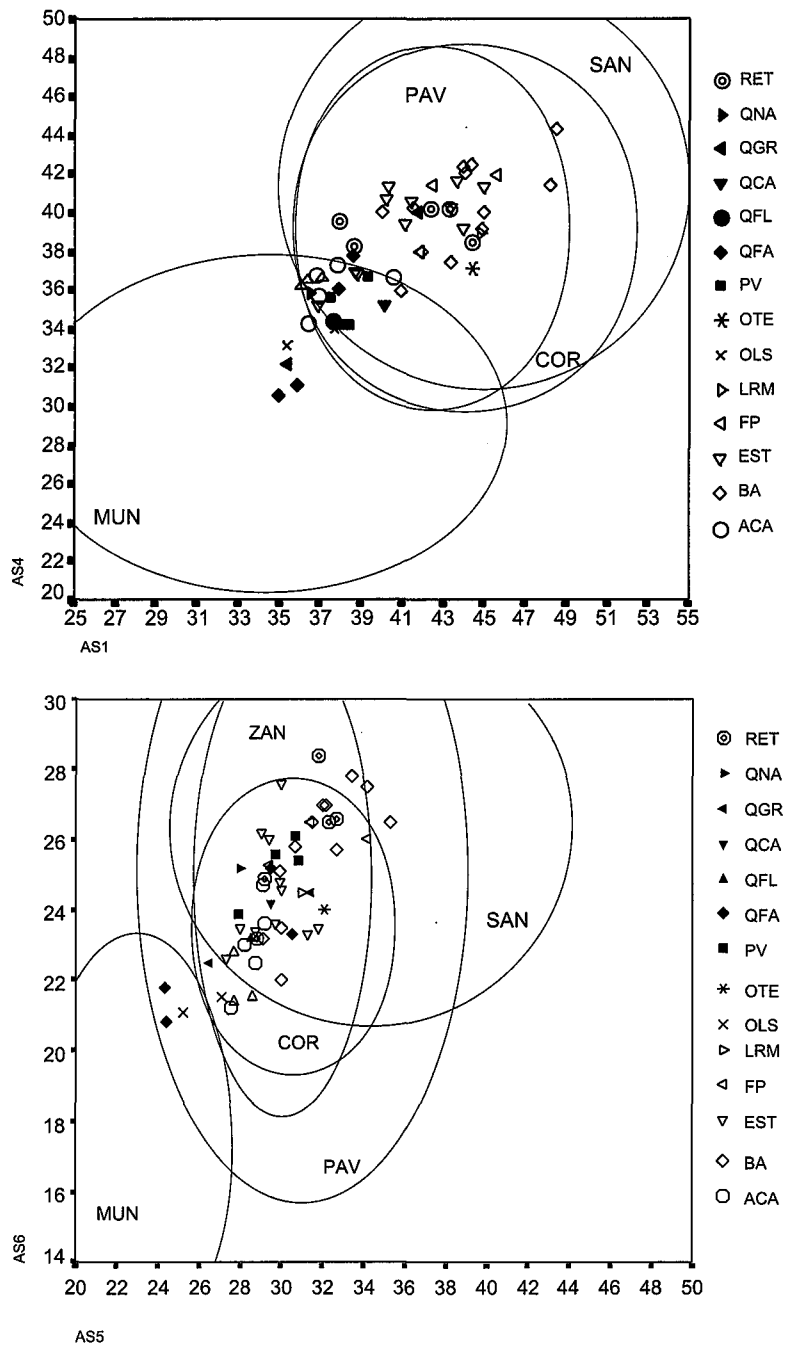


Figura 8. – Diagramas de dispersión bivalente de los astrágalos, parámetros AS1/AS4 - AS5/AS6, de *Anchitherium* de las diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

CONCLUSIONES

La mayoría de los caracteres morfológicos aplicados por Iñigo (1997) y Sánchez *et al.* (1998), en nuestra opinión, son bastante variables debido en parte a los cambios anatómicos que tienen lugar en el carpo y tarso de los anquitérios, es decir los cambios que traen consigo las transformaciones en sus extremidades para pasar de una considerable movilidad intertarsal y intercarpal a una articulación más rígida que les permita prepararse para un desplazamiento más rápido, más especializado para la carrera. Esto indica distintos niveles evolutivos dentro del grupo de los anquitérios y relacionados con su adaptación a medios más abiertos. Las formas portuguesas, así como las formas de la cuenca de Madrid, representan un momento evolutivo anterior a estos cambios en el ambiente y en su estructura y por tanto con una variabilidad mayor en los caracteres morfológicos de sus restos.

Resumiendo, las conclusiones más importantes de este trabajo se relacionan a continuación:

- Los análisis previos, incluida la revisión del material de Sansan (Alberdi & Rodríguez, en prensa), indican que *Anchitherium* es un género conservador.

- En los anquitérios se observa un aumento de la talla en relación con los tiempos geológicos, más acentuado en los dientes que en el esqueleto, si bien de manera puntual puede haber excepciones.

- Las formas portuguesas son bastante similares a las españolas, concretamente a las de las localidades de la cuenca de Madrid como son las de San Isidro, Puente de Toledo, Estación Imperial y Puente de Vallecas.

- Las formas portuguesas tienen los dientes más grandes en talla y las extremidades más pequeñas, que las formas francesas.

- Las variaciones morfológicas entre las diferentes poblaciones de anquitérios, en general interpretadas como adaptaciones, no deben considerarse diferencias taxonómicas a nivel específico, sino simplemente diferencias de tipo ecológico que podrían reflejarse a nivel subespecífico.

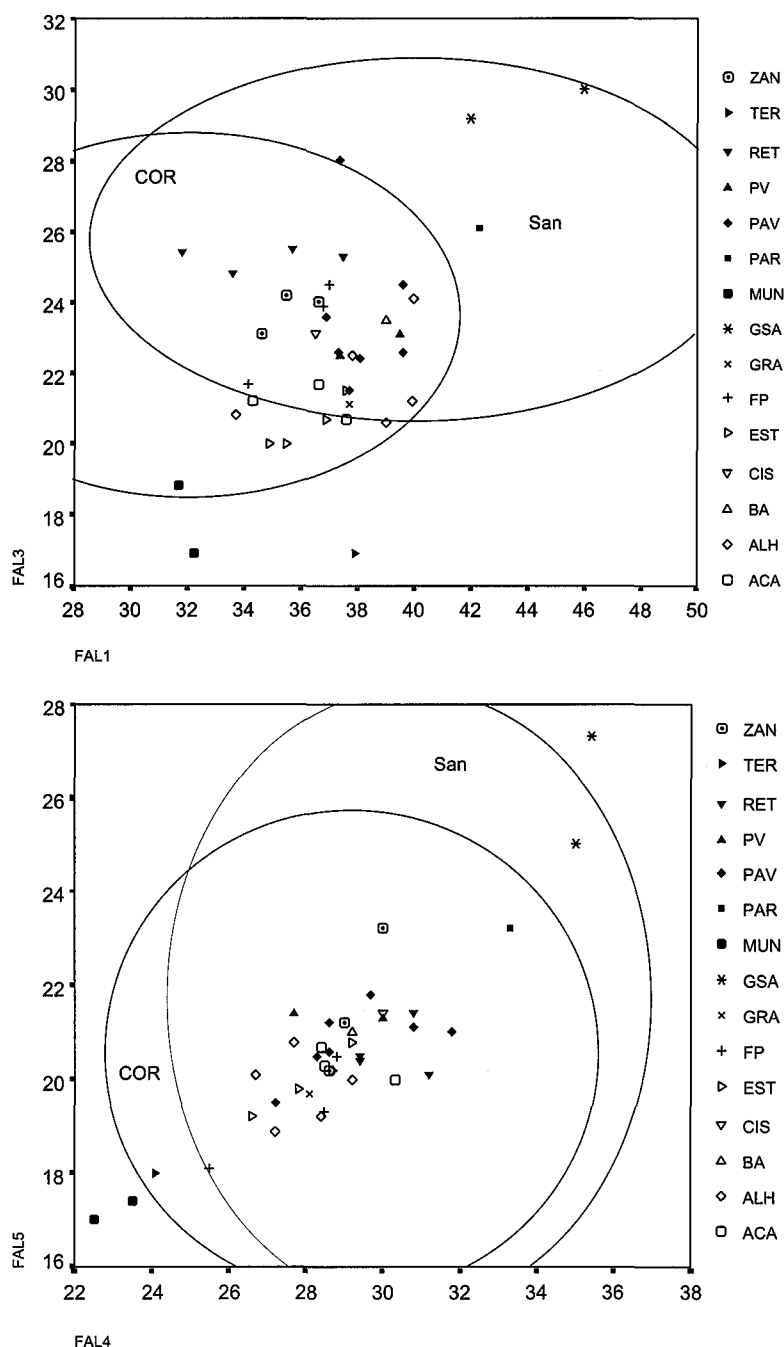


Figura 9. – Diagramas de dispersión bivalente de las 1FhIII, parámetros FAL1/FAL3 y FAL4/FAL5, de *Anchitherium* de las diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

– Las localidades portuguesas provenientes del nivel Vb, se sitúan estratigráficamente con anterioridad al frío global datado en torno a 14 Ma. Este sería un momento más cálido como indican gran cantidad de datos paleontológicos en la cuenca de Lisboa, y los ambientes más boscosos y arbolados.

– Consideramos que el nivel superior de Córcoles con *Hispanotherium* debería considerarse al menos tan reciente como MN4b, debido a las evidencias de esta edad que se conocen en la cuenca de Lisboa en los afloramientos donde está presente este género, donde el ambiente sería más abierto.

– Los restos de *Anchitherium* portugueses procedentes de las localidades situadas en el nivel Vb, nivel 7 de la Figura 2, tanto por los caracteres de su esqueleto apendicular como por los de su dentición, se asignan a *Anchitherium* cf. *A. ezquerrae* v. MEYER (1844).

– Los restos de *Anchitherium* procedentes de las localidades situadas en el nivel IVb, nivel 4 de la Figura 2, escasísimos en número, se identifican como *Anchitherium* sp., sin asignación específica.

– Los niveles IVb y Vb, niveles 4 y 7 respectivamente de la figura 2, se correlacionan respectivamente en las secuencias deposicionales B1 y L1 de Antunes *et al.* (1999a).

– Todos los afloramientos portugueses con *Anchitherium* proceden del Orleaniense (Mioceno medio), están bien datados y correlacionados con los niveles marinos. Estos se podrían correlacionar *sensu lato* con las zonas MN4 y MN5 de Mein.

– El nivel Va del área de Lisboa, sin *Anchitherium*, donde abundan los rinocerontes, podría explicarse por la existencia de un cierto grado de competencias

entre estos dos grupos de perisodáctilos: anquitérios y rinocerontes.

– Los anquitérios de Portugal filogenéticamente se sitúan en la línea filética de *A. aurelianaense* de la que se diferenció, en torno a la base del Mioceno medio, *A. ezquerrae*, de acuerdo con Abusch (1983).

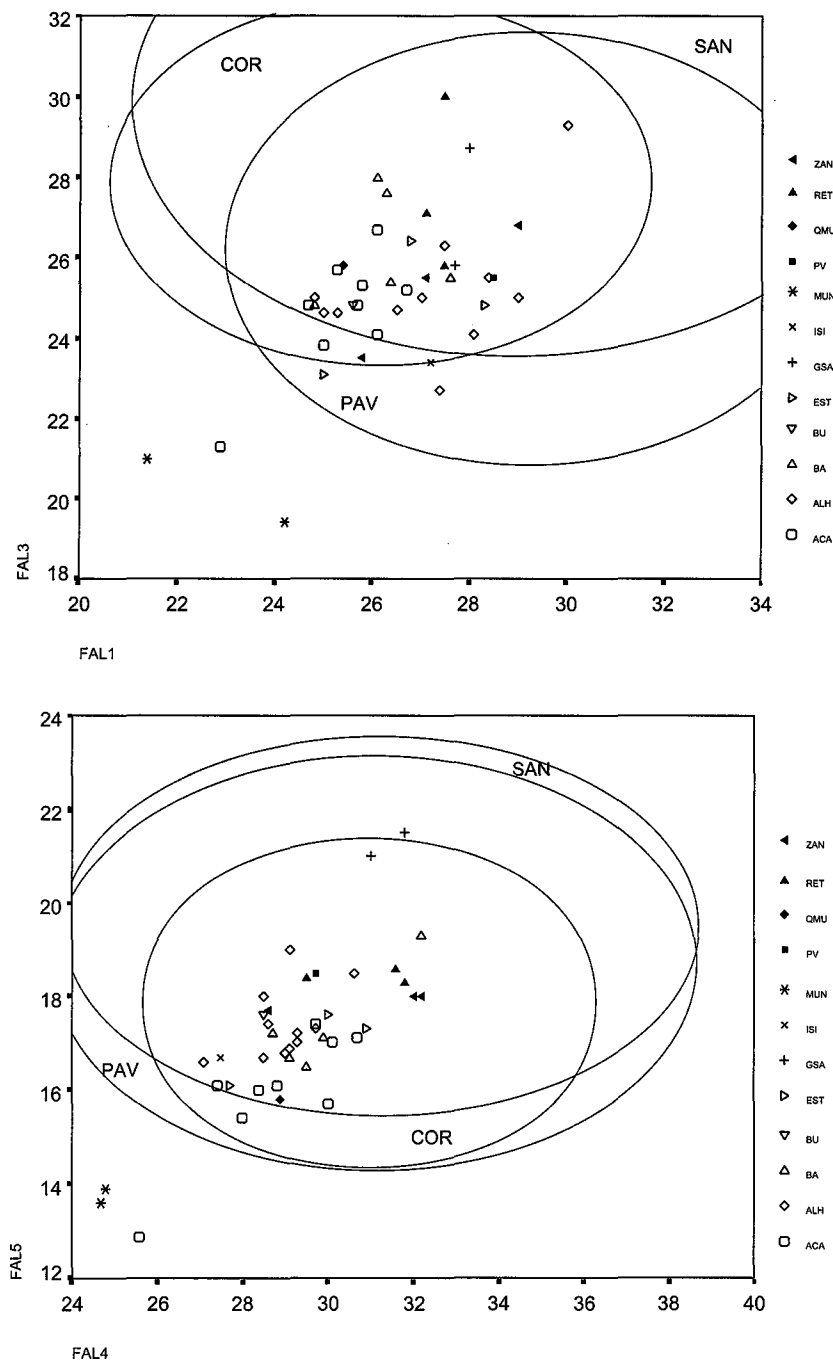


Figura 10. – Diagramas de dispersión bivalente de las 2FhIII, parámetros FAL1/FAL3 y FAL4/FAL5, de *Anchitherium* de las diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

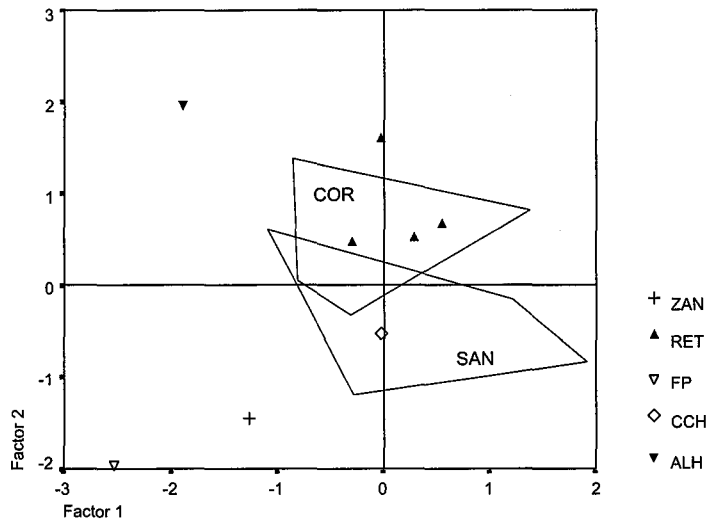


Figura 11. – Análisis de componentes principales de las articulaciones distales de McIII de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

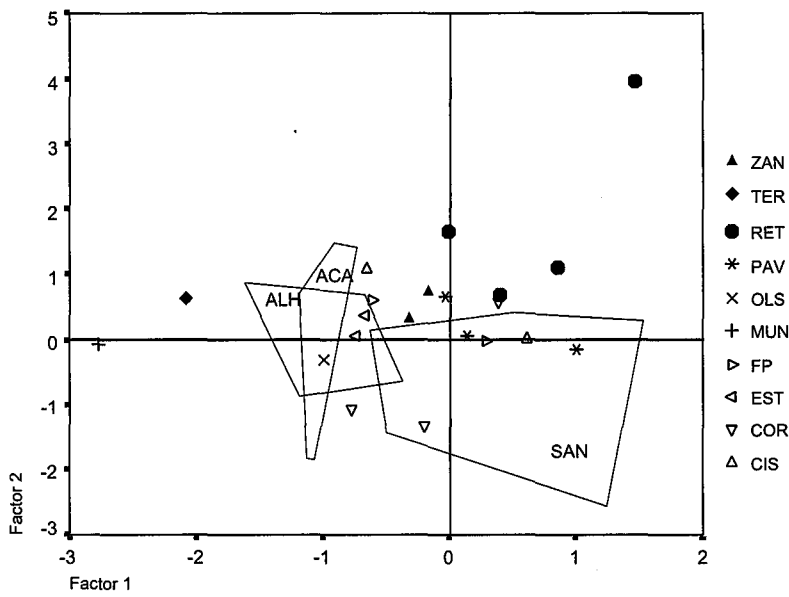


Figura 12. – Análisis de componentes principales de las articulaciones proximales de MtIII de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

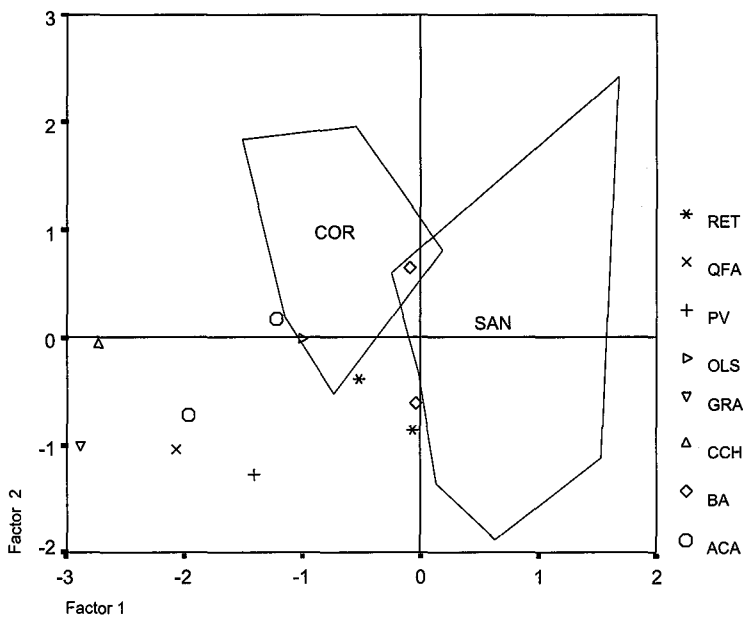


Figura 13. – Análisis de componentes principales de los calcáneos de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

Figura 14. – Análisis de componentes principales de los astrágalos de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

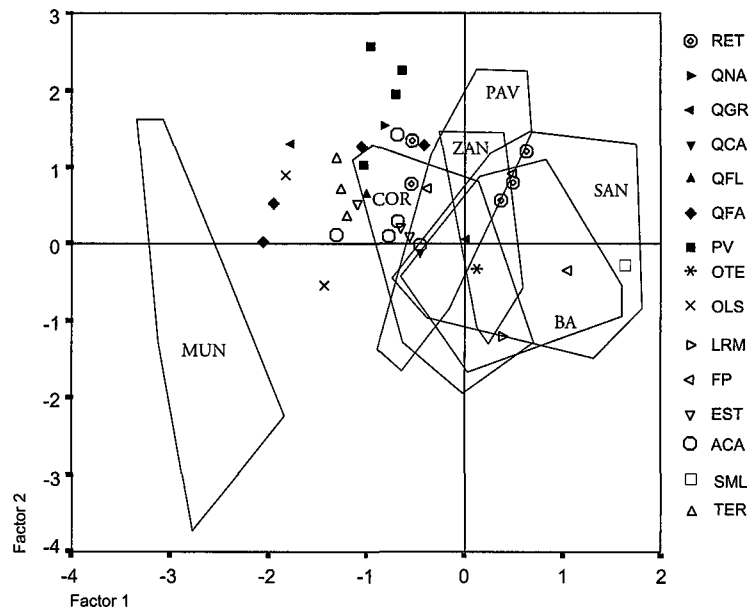


Figura 15. – Análisis de componentes principales de las 1PhIII de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.

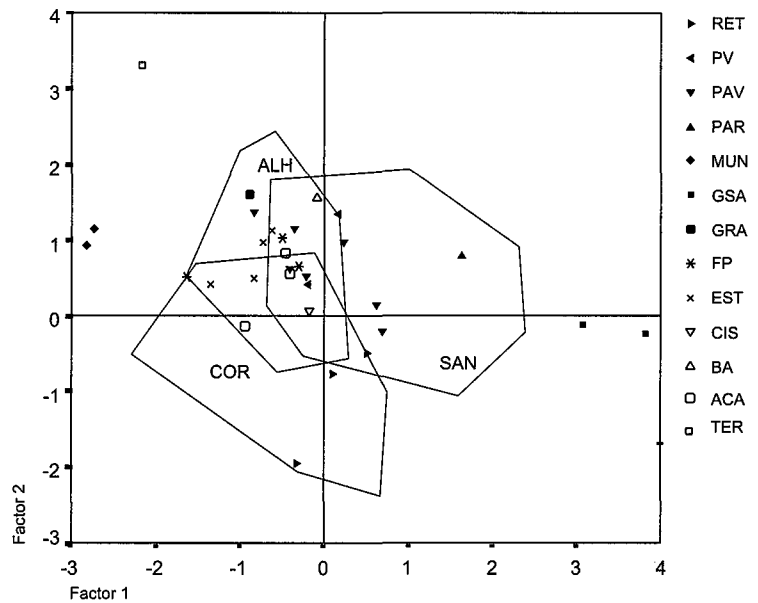
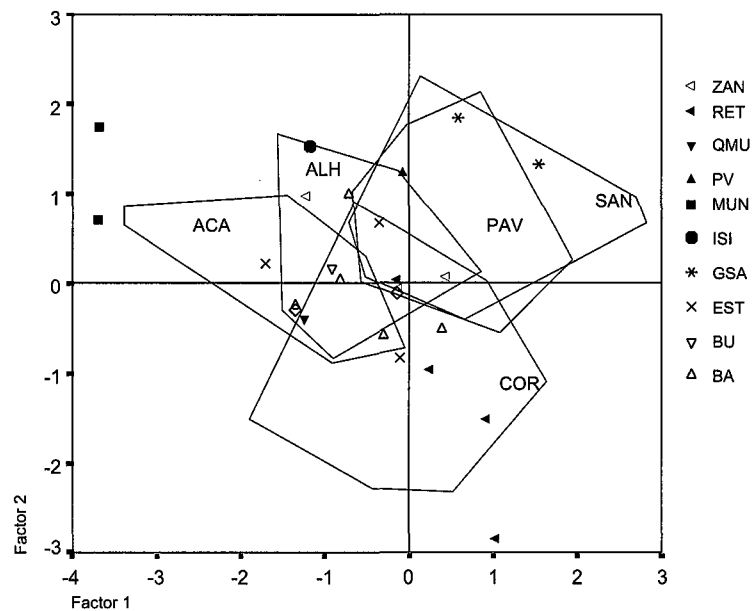


Figura 16. – Análisis de componentes principales de las 2PhIII de *Anchitherium* de diferentes localidades de Portugal, España y Francia. Abreviaturas como en Figura 3.



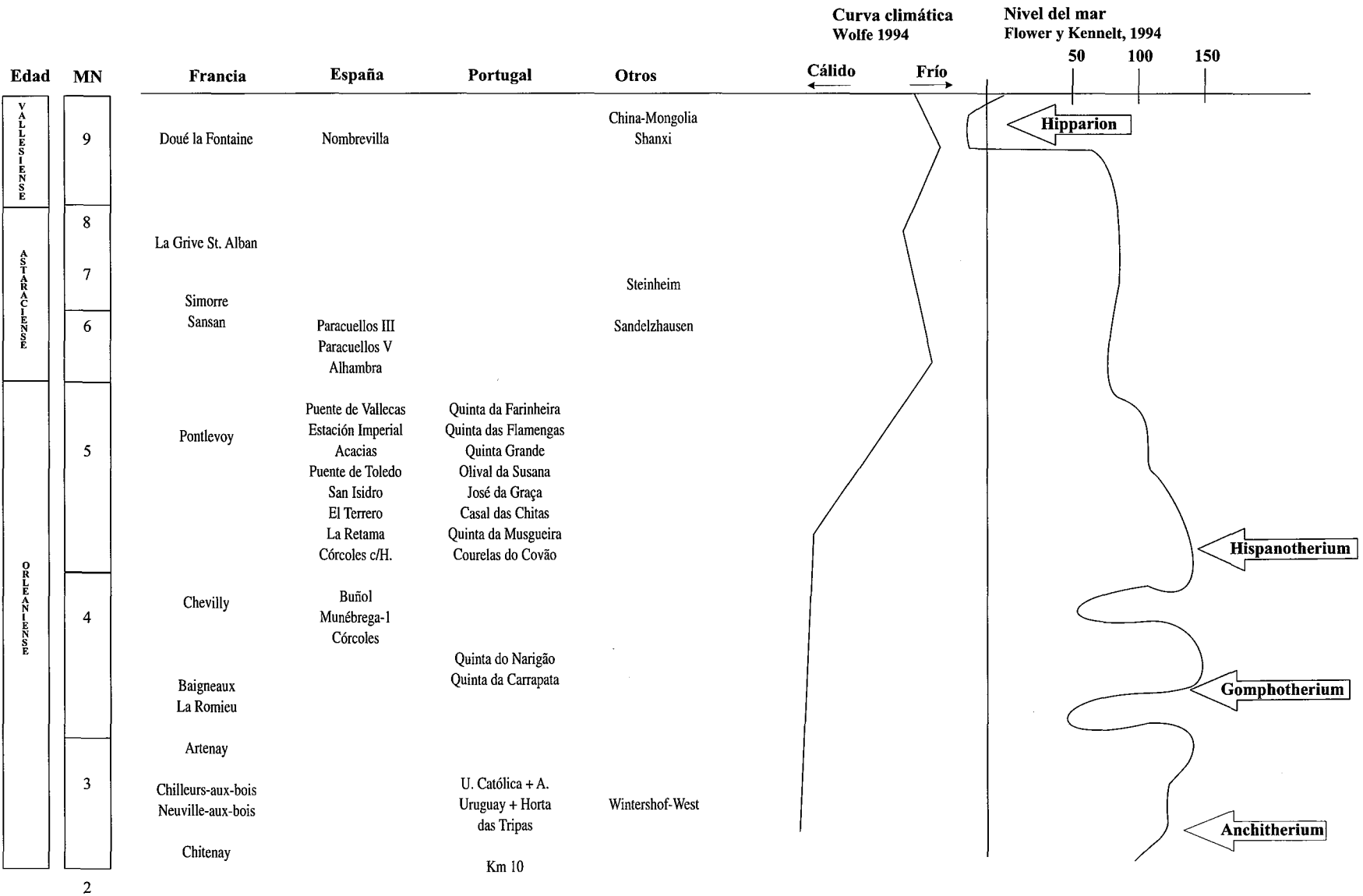


Figura 17. — Distribución estratigráfica de los yacimientos de Portugal, España, Francia y otras localidades de Europa y Asia y su correlación con los cambios climáticos globales según Wolfe (1994) y el nivel del mar según Flower & Kennett (1994).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias a los Proyectos de Investigación: Proyectos PB94-0071 y PB97-1250 de DGICYT, España.

BIBLIOGRAFÍA

- Abusch, S. (1983) – Gebissmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 62: 1-401.
- Alberdi, M. T., Cerdeño, E. & Herraiz, E. (1985) – Perissodactyla de la provincia de Madrid. In: M. T. Alberdi (Coord.) – *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, MNCN, 8: 61-78.
- Alberdi, M. T. & Rodríguez, J. (En prensa) – *El Anchitherium de Sansan*. Monografía sobre el yacimiento de Sansan. Editada por L. Ginsburg.
- Antunes, M. N., Calvo, J. P., Hoyos, M., Morales, J., Ordonez, S., Pais, J. & Sesé, C. (1987) – Ensayo de correlación entre el Neógeno de las áreas de Madrid y Lisboa (cuencas Alta y Baja del Río Tajo). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 73 (1/2): 85-102.
- Antunes, M. T., Legoinha, P., Nascimento, A. & Pais, J. (1996) – The evolution of the Lower Tagus basin (Lisbon and Setúbal Peninsula, Portugal) from Lower to earlier Middle Miocene. *Géologie de la France*, 4 (1996): 1-16. Ed. BRGM, Orléans.
- Antunes, M. T., Elderfield, H., Legoinha, P., Nascimento, A. & Pais, J. (1999a) – A stratigraphic framework for the Miocene from the Lower Tagus basin (Lisbon, Setúbal Peninsula, Portugal); Depositional sequences, biostratigraphy and isotopic ages. *Boletín de la Sociedad Geológica de España* (en prensa).
- Antunes, M. T., Pais, J., Balbino, A., Mein, P. & Aguilar, J. P. (1999b) – The Cristo Rei section (Lower Miocene). Delta environments, plant, vertebrate and other evidence. *Ciências da Terra* (UNL), 13, 141-155.
- Barón, E., Rivas, M. R. & Valle, M. F. (1994) – Síntesis de la vegetación y clima en la Península Ibérica durante el Neógeno. *Comunicaciones X Jornadas de Paleontología*, Salamanca, pp. 27-29.
- Cuvier, G. (1825) – *Recherches sur les ossements fossiles*. Dufour et d'Ocagne éditions Paris, 4514 pp.
- Demarcq, G. (1987) – Palaeothermic evolution during the Neogene in Mediterranean through the marine fauna. *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici*, 70: 371-375.
- Demment, M. W., & Soest, P. J. V. (1985) – A nutritional explanation for body-size patterns of Ruminant and nonruminant herbivores. *The American Naturalist*, 125: 641-672.
- Eisenmann, V. (1998) – Folivores et tondeurs d'herbe: forme de la symphyse mandibulaire des équidés et des tapiridés (Perissodactyla, Mammalia). *Geobios*, 31 (1): 113-123.
- Eisenmann, V., Alberdi, M. T., De Giuli, C. & Staesche, U. (1988) – Collected papers after the “New York International Hippation Conference, 1981”. In: M. Woodburne, & P. Sondaar, (eds.) – *Studying fossil Horses*, 1, *Methodology*. Leiden, E. J. Brill, pp. 1-77.
- Forsten, A. (1990) – Anchitherium from Pasalar, Turkey. *Journal of Human Evolution*, 19: 471-478.
- Forsten, A. (1991) – Size trends in holarctic Anchitherines (Mammalia, Equidae). *Journal of Paleontology*, 65: 147-159.
- Iñigo, C. (1995) – Diversidad métrica en *Anchitherium* (Equidae, Mammalia) y paleoecosistemas asociados. *XI Jornadas de Paleontología*, Eds. G. López, A. Obrador & E. Vicens, pp. 103-105.
- Iñigo, C. (1997) – *Anchitherium corcolense* nov. sp., a new anchitherine (Equidae, Mammalia) from the early Aragonian site of Córcoles (Guadalajara, Spain). *Geobios*, 30: 848-865.
- Iñigo, C. (1998) – A new macrodont anchithere (Equidae) from the late Aragonian (Miocene) of Madrid (Spain). *Boletín Geológico y Minero*, 109 (3): 243-250.
- Janis, C. (1976) – The evolutionary strategies of the Equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution*, 30: 757-774.
- Kowalewsky, W. (1873) – Sur l'*Anchitherium aurelianense* et sur l'histoire paléontologique des chevaux. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg*, 8^e série: 1-73.

- Lauriat-Rage, A., Brébion, Ph., Cahuzac, B., Chaix, Ch., Ducasse, O., Ginsburg, L., Janin, M. C., Lozouet, P., Margerel, J. P., Nascimento, A., Pais, J., Poignant, A., Pouyet, S. & Roman, J. (1993) – Palaeontological data about the climatic trends from Chattian to present along the Northeastern Atlantic frontage. *Ciências da Terra (UNL)*, 12: 167-179.
- López Martínez, N. (1997) – Lignées évolutives, formes intermédiaires et évolution en mosaïque; exemple des lagomorphes européens. *Actes du Congrès Biochrom'97*, Montpellier, pp. 105-120.
- Mein, P. (1990) — Updating of MN zones. In: E. H. Lindsay, V. FahIbusch & P. Mein, eds. – *European Neogene Mammal Chronology*. Nato ASI Series, Plenum Press, New York, 180: 73-90.
- Meyer, H. von (1834) – *Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerung in der Gegend von Georgesmünd in Bayern*. Frankfurt am Main, verlag v. J. D. Sauerländer.
- Meyer, H. von (1844) – Die fossilen Knochen aus dem Tertiär-Gebilde des Cerro de San Isidro bei Madrid. *N. Jb. Mineralogische, Geognosie, Geologische und Petrefaktenkunde*, pp. 289-310.
- Sánchez, I. M., Salesa, M. J. & Morales, J. (1998) – Revisión sistemática del género *Anchitherium* Meyer 1834 (Equidae; Perisodactyla) en España. *Estudios Geológicos*, 54: 39-63.
- Schwarz, T. (1997) – Lateritic bauxite in Central Germany and implication for Miocene paleoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 129: 37-50.
- Sesé, C. (1994) – Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small mammals of Spain. *Geobios*, 27(6): 753-767
- Simon-Coinçon, R., Thiry, M. & Schmitt, J. M. (1997) – Variety of weathering features along the early Tertiary palaeosurface in the southwestern French Massif central and the nearby Aquitaine Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 129: 51-79.
- Simpson, G. G. (1951) – *Horses*. Oxford University Press, 247 pp.
- Sondaar, P. Y. (1971) – An *Anchitherium* from the Vallesian of Soblay (Ain, France). *Mémoires du BRGM, Ve Congrès du Néogène Méditerranéen*, 1 (78): 247-253.
- Thenius, E. (1950) – Über den Nachweis von *Anchitherium aurelianense* in Pannon des Wiener Beckens. *Anzeiger Österreich Akademie Wissenschaft Mathematik Naturwissenschaften*, 8: 174-181.
- Thomason, J. J. (1986) – The functional morphology of the manus in the tridactyl Equids *Merychippus* and *Mesohippus*: paleontological inferences from neontological models. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6 (2): 143-161.
- Villalta, J. F. & Crusafont, M. (1945) – Un *Anchitherium* en el Pontense español. *Anchitherium sampelayoi*, nova sp. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero*, España, 14: 51-82.
- Weerd, A. van de & Daams, R. (1979) – A review of the Neogene rodent succession in Spain. *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, tome hors séries 1979, 3: 1263-1273.
- Wehrli, H. (1938) – *Anchitherium aurelianense* Cuvier von Steinheim A. Albuch und seine Stellung in Rahmen der übrigen *Anchitherium* Pferde. *Paleontographica*, suppl., 7 (8): 1-57.
- Wolfe, J. A. (1994) – An analysis of Neogene climates in Beringia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 108: 207-216.
- Wright, J. D. & Miller, K. G. (1992) – Miocene stable isotope stratigraphy, site 747, Kerguelen Plateau. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results*, 120: 855-866.
- Zhai, R. J. (1962) – On the generic character of “*Sinohippus zitteli*”. *Vertebrata Palasiatica*, 6 (1): 48-56.
- Zhai, R. J. (1963) – Additional note on *Sinohippus zitteli*. *Vertebrata Palasiatica*, 7 (2): 168-173.