

Historia del conocimiento de los perisodáctilos del Neógeno español

E. Cerdeño¹, M. T. Alberdi²

RESUMEN

En el presente trabajo, se realiza una breve historia del estudio de los Perisodáctilos del Neógeno de España. Abarca las distintas vicisitudes de estos estudios desde las primeras citas de su presencia en suelo español durante el siglo XIX hasta nuestros días. Se enfoca principalmente en los representantes de las familias Equidae y Rhinocerotidae, que están ampliamente representadas a lo largo y ancho de la Península y sobre los que hay abundante documentación. Más brevemente, se trata la Familia Tapiridae, cuyo registro es mucho más restringido, y se hace mención de la Familia Chalicotheriidae que, aunque muy escasa, también está presente en la Península Ibérica.

Palabras clave: Perissodactyla, Equidae, Rhinocerotidae, Tapiridae, Chalicotheriidae, Neógeno, España.

ABSTRACT

This paper presents a brief review on the studies of the Order Perissodactyla from the Spanish Neogene. References begin with the first records during the XIX century, and continue until present, summarizing the progress and knowledge of this conspicuous group of mammals in Spain. The paper focuses mainly on families Equidae and Rhinocerotidae, whose remains are very abundant and have a large temporal distribution, giving place to a huge amount of documentation. More scarce references concern families Tapiridae and Chalicotheriidae, owing to their more restricted records.

Key words: Perissodactyla, Equidae, Rhinocerotidae, Tapiridae, Chalicotheriidae, Neogene, Spain.

Introducción

Perissodactyla es el orden de mamíferos que incluye a los actuales caballos, rinocerontes y tapires, junto con otras formas extintas más o menos relacionadas con ellos. Los restos fósiles de perisodáctilos, especialmente de caballos, han sido objeto de estudio clásico en Paleontología dada la abundancia de materiales y la continuidad que presentan en el registro fósil. Esto es aplicable tanto a España como a otras áreas geográficas y son incontables los trabajos científicos referidos a este grupo. Los rinocerontes también son abundantes y están presentes en la mayor parte de los yacimientos neógenos, particularmente del Mioceno. Sin embargo, en comparación con los équidos, se les ha prestado mucha

menos atención. Por su parte, los tapires tienen una representación menor y un registro general mucho más restringido. De forma mucho más esporádica, también se encuentran en España representantes del grupo de los calicoterios.

La ciencia paleontológica en España se fue desarrollando a finales del siglo XIX, fundamentalmente a la par de los trabajos mineros, a los que se añadían las descripciones de yacimientos y fósiles que se convirtieron en clásicos, por ejemplo, de la paleontología de mamíferos. Centrándonos en esta última especialidad, nombres como Casiano de Prado o Eduardo Hernández-Pacheco son ineludibles a la hora de intentar resumir la historia inicial de los estudios paleontológicos de mamíferos y, entre ellos, de perisodáctilos.

¹ IANIGLA-CRICYT, Avda. Ruiz Leal s/n, 5500 Mendoza, Argentina; espe@lab.cricyt.edu.ar.

² Dpto. de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, España. malberdi@mncn.csic.es.



Fig. 1.—Reconstrucción de *Anchitherium*, realizada por Mauricio Antón.

Los caballos españoles y sus parientes fósiles

Los hábitos gregarios de los équidos (Familia Equidae) quizá se pueden considerar los mayores responsables de la abundancia de sus restos fósiles. Originarios de América del Norte, los équidos se encuentran repartidos por todos los continentes excepto Australia, en sedimentos que van desde el Eoceno inferior hasta el Holoceno. En España, esta familia está representada por las subfamilias Anchitheriinae y Equinae en un registro continuo desde el Mioceno inferior al Holoceno. La Subfamilia Hyracotheriinae, más primitiva del Eoceno, no se ha registrado en España (Alberdi y Cerdeño, 2003, 2004).

La Subfamilia Anchitheriinae tiene su origen en América del Norte, desde donde migró a Eurasia a principios del Mioceno, extendiéndose ampliamente durante el Mioceno inferior y medio, persistiendo en algunos lugares durante el Mioceno superior, como en el Vallesiense de Nombrevilla, España, o el Tuoliense de Shansi en China (fig. 1).

Los primeros datos de *Anchitherium* en España proceden de localidades madrileñas (San Isidro, Puente de Vallecas, Puente de los Franceses, Tejar de Marcelino Barrio, entre otras) estudiadas por diferentes autores (Meyer, 1840; Kaup, 1844; Hernández Pacheco, 1914; Royo Gómez, 1929). Posteriormente, E. Hernández Pacheco (1915) y F. Hernández Pacheco (1930) reconocieron la especie tipo *A. aurelianense* en Palencia y Valladolid. Villalta y Crusafont (1945b) describieron la especie *Anchitherium sampelayoi* en el Vallesiense de Nombrevilla, coexistente con *Hipparion*. Se cita *A. aurelianense* también en Buñol, Valencia (Crusafont y Truyols,

1957a, b; Crusafont, 1969) y *A. osmundseni* en Can Ponsic I y Castell de Barberá (Barcelona; Crusafont y Golpe, 1972, 1974). Esta última especie se asignó más tarde a *Chalicotherium grande* (Abusch, 1983). Alberdi *et al.* (1981) y Herráez y Alberdi (1983) indican *A. aurelianense* en las localidades madrileñas de Moratines y Puente de Vallecas.

Abusch (1983) realizó un estudio monográfico sobre la dentición de los anquiterinos eurasiáticos, donde todos los restos españoles son asignados a *A. ezquerrae* (*A. e. ezquerrae* en la cuenca del Tajo y *A. e. sampelayoi* en Nombrevilla), manteniendo los de Buñol como *A. aurelianense*. Esta separación no es considerada por Alberdi *et al.* (1985) en su revisión del Terciario continental de Madrid. Íñigo (1993, 1997) reconoció los restos de anquiterio de Córcoles (Guadalajara) como una nueva especie: *A. corcolense*. Posteriormente, Sánchez *et al.* (1998) han revisado los anquiterinos españoles, describiendo los restos más antiguos de Agreda (MN3) como *Anchitherium cf. A. aurelianense* y creando seis nuevas especies, de las que cuatro corresponden a la cuenca de Madrid (*A. matritense*, *A. cursor*, *A. procerum* y *A. alberdiae*), una a la cuenca del Tajo (*A. castellanum*) y otra a la de Calatayud–Teruel (*A. parequinum*). Ese mismo año, Íñigo (1998) describió la especie *Anchitherium jaramense* para los restos de Paracuellos-V (Madrid), previamente asignados por Sánchez *et al.* (1998) a *Anchitherium procerum*. Frente a estos estudios, Alberdi y Rodríguez (1999, en prensa) y Alberdi *et al.* (2004) no justifican la creación de tantas especies; mantienen que los anquiterinos son caballos conservadores y que la mayoría de las variaciones observadas entre sus poblaciones corresponden más a diferencias ecológicas —posible separación a nivel subespecífico— que a una distinción realmente específica. Según estos autores, la especie dominante en la Península Ibérica es *A. aurelianense*. En Córcoles, Guadalajara, está representado *Anchitherium corcolense*. Los restos de las localidades de San Isidro, Puente de Vallecas, Puente de Toledo y Estación Imperial de la cuenca de Madrid deben identificarse como *Anchitherium ezquerrae*. Ellos consideran que la mayoría de los restos de anquiterio presentan un aumento de talla en el tiempo que estaría relacionada con los grandes cambios climáticos del Mioceno medio que dieron lugar al aumento de las praderas en el Mioceno superior.

Hay varios afloramientos de distintas cuencas y edades (MTA, datos propios), cuyos escasos restos no permiten un estudio detallado y deberían clasifi-

carse como *Anchitherium* sp., al igual que el esqueleto apendicular extremadamente pequeño de Munébraga-1 (Zaragoza).

Entre las poblaciones más grandes están los restos vallesienses de Nombrevilla, *Anchitherium sampelayoi*. Por su parte, los restos de Paracuellos V (MN6), sin llegar a ser tan grandes como aquéllos, son mayores que los anquiterinos de las unidades MN4 y MN5 (Sánchez *et al.*, 1998; Íñigo, 1998). Recientemente, Salesa *et al.* (2004) han propuesto que *A. sampelayoi* sea incluida como especie del género *Sinohippus*, debido a algunos rasgos morfológicos de los escasos dientes superiores existentes en los fósiles de Nombrevilla-1 y su gran tamaño, incluyen también los restos de Soblay y Doué-la-Fontaine, en Francia, y los de Eçme-Akçaköi en Turquía.

Los anquiterinos fueron reemplazados por equinos de la Tribu Hipparionini, cuyo mejor representante es el género *Hipparion*.

Originario de América del Norte, se extendió por Asia, Europa y África durante el Mioceno superior, donde *Anchitherium* comenzaba a declinar. Es un género característico de las faunas del Mioceno superior y Plioceno y pudo haber persistido en África hasta el Pleistoceno (Eisenmann, 1981).

En España, *Hipparion* está ampliamente distribuido y son abundantes sus restos en todo el Mioceno superior (MN9 a MN13), son más escasos en el Plioceno (MN14-MN15) y sólo en algunos afloramientos del Villafranchiense inferior (MN16a) se encuentra el último representante de este género. Las primeras referencias a caballos fósiles españoles (Torrubia, 1774; Bowles, 1775) resultaron pertenecer a *Hipparion*.

Enumerar todas las citas de *Hipparion* en España desde el siglo XIX resulta excesivo para la finalidad de este capítulo y se pueden consultar en gran medida en el trabajo de Alberdi (1974a). Por ello, nos limitamos a destacar algunas aportaciones fundamentales.

A mediados del siglo XX, *Hipparion* era un elemento conspicuo en las distintas cuencas españolas y, como en el resto de Europa, la mayoría se asignaba a la especie *H. gracile*. En La Puebla de Almoradier se definió la subespecie *H. gracile rocinantis* (Hernández Pacheco, 1921a).

Villalta (1948, 1952) describió la especie *Hipparion crusafonti* en Villarroya (La Rioja). Crusafont y Villalta (1955) revisaron la fauna de Alcoy con *H. crassum*. Pirlot (1956) revisó el género *Hipparion* en Europa, asignando los restos españoles del

Vallés-Penedés a la especie *H. catalaunicum*, los de Nombrevilla a *H. g. gracile*, los de Concud a *H. mediterraneum concudense* y los de Piera a *H. m. mediterraneum*. En 1957, Villalta y Crusafont citaron dos nuevas especies, sin describirlas adecuadamente, en el yacimiento de Valdecebro II (Teruel): *H. periafricanum* y *H. gromovae*. Aguirre (1959, 1963) comunicó la presencia de una nueva subespecie de *H. gromovae*, que luego pasa a nivel específico: *H. granatense*, en varias localidades granadinas. Sondaar (1961) describió dos nuevas especies y una subespecie de *Hipparion* en la cuenca de Calatud-Teruel: *H. koenigswaldi* para el material de Nombrevilla, *H. truyolsi* para el material de Peña del Macho y la forma grande de Valdecebro II, y *H. concudense aguirrei* para el material de Los Mansuetos. Crusafont y Sondaar (1971) describieron la especie *H. fissurae* en el yacimiento de Layna (Soria), a cuya especie fueron asignados la mayor parte de los restos de las localidades pliocenas de la cuenca de Teruel (Alberdi y Alcalá, 1999). Forsten (1968) revisó los *Hipparion* paleárticos, agrupando las formas españolas en: *H. primigenium*; *H. sitifense sitifense*; *H. s. gromovae*; *H. periafricanum*, de talla muy pequeña; *H. crassum*; y *H. rocinantis*. Alberdi (1974b) revisó todos los restos de *Hipparion* de España, concluyendo que durante el Vallesiense la especie dominante en la Península es *H. primigenium*, con cinco subespecies ligadas a condiciones ambientales: *H. p. primigenium*, *H. p. koenigswaldi*, *H. p. catalaunicum*, *H. p. melendezi* y *H. p. truyolsi*. Además reconoció *H. gromovae*, *H. periafricanum*, *H. c. concudense* y *H. c. aguirrei* en el área de Teruel; *H. mediterraneum* en Piera y *H. gromovae granatense* en la localidad granadina de Arenas del Rey. Confirmó la validez de *H. rocinantis* en La Puebla de Almoradier y Villarroya, pasando *H. crusafonti* a sinonimia; la de *H. crassum* en Alcoy y la de *H. fissurae* en Layna. Estas especies se identificaron posteriormente en distintas localidades españolas.

Alberdi (1986) precisó el significado bioestratigráfico de algunas especies de *Hipparion* en el área Mediterránea; así, *H. gromovae* caracteriza el Vientiense (MN13), *H. crassum* el Rusciniense o Plioceno inferior (MN14), *H. fissurae* el Rusciniense superior o Plioceno inferior (MN15) y *H. rocinantis* el Plioceno medio o Villafranchiense inferior (MN16a). La misma autora (Alberdi, 1989) realizó una síntesis global del género *Hipparion* en Eurasia, agrupando seis morfotipos *sensu lato*, en referencia a la estructura general del animal.

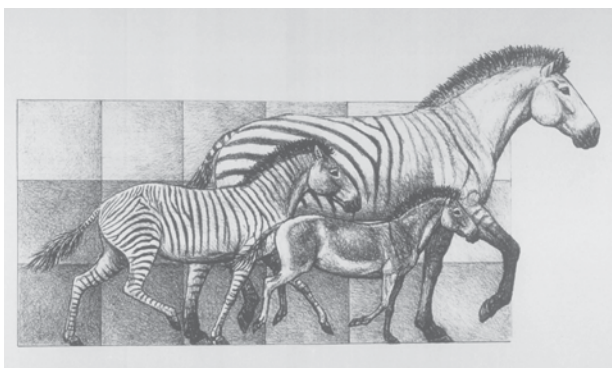


Fig. 2.—Reconstrucción de las tres especies de *Hipparion* del Terciario de España. De mayor a menor *H. primigenium*, *H. gromovae* e *H. periafricanum*. Realizadas por Mauricio Antón.

Morfotipo 1, de amplia distribución en Eurasia y África, incluye diferentes formas del grupo *H. primigenium* caracterizadas por su estructura robusta y dientes con morfología complicada; predomina en el Vallesiense, pero en la Península Ibérica persiste hasta el final del Turolense (Alberdi, 1974b, 1989). Morfotipo 2, grupo *H. concudense-mediterraneum*, de talla media, característico del Turolense. El morfotipo 3 agrupa las formas de talla media y más gráciles que el morfotipo 2, se sitúan en torno al límite Mio-Plioceno. Morfotipo 4, hipariones de dientes robustos y morfología complicada, con extremidades masivas y acortadas, representado por *H. crassum* del Rusciniense inferior. Morfotipo 5, similar al morfotipo 3, pero es característico del Rusciniense superior; más gráciles y con dentición más pequeña y simple que el morfotipo 4. El morfotipo 6 agrupa los hipariones con morfología dentaria ‘caballina’ y de tamaño grande, cuyo representante en España es *H. rocinantis*. Woodburne (1989) contrarresta, en parte, esta representación global del género *Hipparion* con su clasificación de los hipariones a partir de la posición y forma de la fosa pre-orbital dorsal (DPOF). Para tratar de unificar los criterios utilizados en la sistemática de estos équidos, se realizó en 1981 la ‘*Hipparion* Conference’, auspiciada por la National Science Foundation, cuyos resultados fueron publicados por Eisenmann *et al.* (1988). A pesar de todo, las discrepancias en la clasificación se mantienen entre las escuelas norteamericana y europea, la primera tiende a considerar varios géneros distintos, mientras que la segunda engloba la mayor parte de los restos en el género *Hipparion*. La raíz de las diferencias está en la distinta concepción de lo que debe ser la taxonomía en paleontología.

Recientemente, se han estudiado en detalle los restos de *Hipparion* de Venta del Moro (Pesquero *et al.*, en prensa) y se plantea la presencia de dos formas distintas: *H. primigenium* y *H. matthewi*, sinonimizando con este último a *H. gromovae* y *H. elegans*. Para Forsten (1997), los hipariones caballoides del Viejo Mundo deben separarse en el género *Proboscidipparion* Sefve, en el que entraría *H. rocinantis* de Villarroya, La Puebla de Almoradier y Las Higuieruelas (España). Sin embargo, Bernor *et al.* (1996) incluyeron esta especie en el grupo de ‘*Plesiohipparion*’, género del ‘complejo’ *Sivalhippus*. Pesquero (2003) ha identificado tres especies en el Turolense superior (MN13) de Las Casiones Teruel: *H. primigenium*, *H. gromovae* y *H. periafricanum*, asociación que se repite en otros yacimientos (fig. 2). Por su parte, los restos del Vallesiense inferior de la Roma 2 han sido descritos como una nueva especie: *H. laromae* (Pesquero *et al.*, 2006), perteneciente al grupo de *H. primigenium*, con diferencia significativa en su masa corporal respecto a otros representantes del grupo.

Por lo que se refiere a la tribu Equini, el género *Equus* en España está ampliamente distribuido, pero sus restos son relativamente escasos. Se conoce desde el Villafranquiense medio hasta el Holoceno, hallándose en numerosos yacimientos arqueológicos. Las primeras citas se deben a Hernández Pacheco (1921b) que refiere *Equus* cf. *mosbachensis* en el Cuaternario de Valverde de Calatrava (Ciudad Real) y a Crusafont (1960) que hizo una recopilación de los restos de caballo cuaternarios de Torralba (Soria), la Cordillera Cantábrica, las terrazas del Manzanares, las cuencas catalanas y las cuevas de la costa mediterránea.

Con posterioridad, ha habido numerosos hallazgos y revisiones que han aumentado considerablemente el conocimiento de este género en España. Entre ellos, los restos descritos por Torres (1970) en la ría de Ea (Vizcaya), denominados *E. caballus eaensis*; los de la cueva de Los Casares (Guadalajara), descritos como *E. caballus casarensis* (Altuna, 1973); la asignación de los caballos de la Depresión de Granada *E. stemonis* cf. *senezensis* por Ruiz Bustos (1975); los descritos como *Equus stemonis senezensis* var. *granatensis* y *Equus* aff. *süssenbornensis* por Ruiz Bustos (1976) en Cúllar de Baza-1; la subespecie descrita por Prat (1977) para el caballo de Torralba: *E. caballus torralbae*; los restos de las cuevas de El Congosto y Las Figuras, asignados a *Equus caballus* cf. *mosbachensis* (Alberdi *et al.*, 1977); la referencia de Pérez-Ripoll (1977) a los

restos de caballo de Cova Negra, asignables a *Equus caballus germanicus*; la asignación a *E. caballus* cf. *germanicus* de los restos de Las Yedras (Granada) (Ruiz Bustos, 1978); la presencia de *Equus stenorius* y *E. caballus* cf. *gallicus* en el Pleistoceno de la cuenca del Tajo (Alfárez, 1978, 1981); los restos de Venta Micena descritos como subespecie *Equus stenorius granatensis* (Alberdi y Ruiz Bustos, 1985); la fauna de Pinilla de Valle con la subespecie *Equus caballus pinillensis* (Alfárez et al., 1985); la revisión de los restos de la provincia de Vizcaya,) atribuidos a *Equus germanicus*, forma dominante en el Paleolítico superior de Europa (Castaños, 1986).

En cuanto a la cronología, Marín (1986) plantea la sucesión de las especies y subespecies de *Equus stenorius* en Europa; Bonadonna y Alberdi (1987), a partir de las localidades con *Equus* en el Plio-Pleistoceno de Europa, establecen una cronología para los caballos 'estenonianos' incluidas las formas españolas; Alberdi y Bonadonna (1988) relacionan las extinciones y apariciones de los distintos grupos de équidos con los cambios climáticos globales. Azzaroli (1990) revisa los équidos en Europa y considera que es preferible la denominación *Equus livenzovensis* para los restos del este de España, no como subespecie, y considera el caballo de Venta Micena próximo al grupo 'altidens'. Forsten (1998 a, b) cuestiona la utilización de las especies de *Equus* como marcadores estratigráficos, pero se mantienen opiniones contrarias (Azzaroli, 1999; Alberdi et al., 2001).

Alberdi et al. (1998) revisan el grupo de los caballos 'estenonoides' en Europa y reconocen dos grupos bien diferenciados: los estenonianos y los caballinos *sensu stricto*. Para ellos, los caballos estenonianos en España están representados por *Equus livenzovensis*, de gran talla, en el Villafranquiense medio. En el Villafranquiense superior se encuentra *Equus stenorius*, con tres subespecies: *E. s. stenorius*, *E. s. vireti* y *E. s. guthi* (fig. 3). *Equus altidens*, con dos subespecies, se encuentra bien representada en España en el Galeriense inferior, *sensu* Bonadonna y Alberdi (1987): *E. a. altidens* en la cuenca de Guadix-Baza y *E. a. granatensis* en Venta Micena, Láchar y Fuensanta (Granada). *E. suessenbornensis* se encuentra asociado a *E. a. altidens* en Cúllar de Baza-1 y Huéscar-1 (Alberdi et al., 1998). Esta última especie presenta algunos caracteres convergentes con los équidos caballinos.

La situación taxonómica de los caballinos *sensu stricto* en España es más complicada que la de los

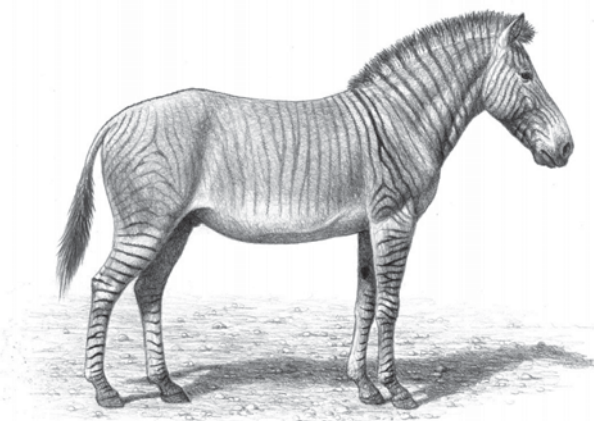


Fig. 3.—Reconstrucción de *Equus stenorius*, realizada por Mauricio Antón.

estenonianos. Maldonado (1996) llevó a cabo una revisión de los restos de *Equus* del Pleistoceno medio y superior de España, pero en muchos casos son tan reducidos que no permiten una determinación totalmente fiable. En general, este autor reconoce la coexistencia de dos formas, una grande y otra pequeña. La grande suele ser una subespecie de *Equus caballus*, mientras que la forma pequeña, más escasa, suele corresponder a *Equus hydruntinus*. Según el Código de Nomenclatura Zoológica (2000), *Equus caballus* sólo debe usarse para los animales domésticos, por lo que los fósiles pleistocenos se denominan *Equus ferus*, identificándose dos subespecies, *Equus ferus torralbae* y *Equus ferus antunesi* (Maldonado, 1996).

Rinocerontes en España, difíciles de imaginar en nuestros días

Aunque ahora parezca mentira, los rinocerontes (Familia Rhinocerotidae) fueron elementos asiduos de las faunas españolas, especialmente durante el Mioceno, y su conocimiento es fundamental a la hora de reconstruir los distintos ambientes del pasado y la diversidad y evolución de las comunidades faunísticas.

Las citas de rinocerontes fósiles entre finales del siglo XVIII y el XIX son escasas, incluso si consideramos toda la bibliografía europea, siendo las primeras menciones referidas a restos del rinoceronte lanudo del Pleistoceno. Los trabajos más relevantes de una primera época de investigaciones en Europa corresponden a Kaup (1832-39), De Christol (1834),



Fig. 4.—Reconstrucción de *Alicornops simorreense*, realizada por Mauricio Antón.

De Blainville (1844), Lartet (1851) o Duvernoy (1852-53), entre otros, quienes describieron distintas especies del Terciario de Alemania y Francia. Poco después, Cope (1885, 1891) y Osborn (1898, 1900, 1904) daban a conocer numerosos restos de rinocerontes *sensu lato* americanos (aminodóntidos, hiraodóntidos y rinocerótidos). Para Asia, el trabajo de Lydekker (1881) es el precursor de los muchos que luego se desarrollaron sobre las faunas de los Siwaliks (Pakistán). Un resumen más amplio de esta primera época de investigaciones y la primera mitad del siglo XX se puede consultar en Cerdeño (1989a).

En España, las primeras citas sobre rinocerontes fósiles son breves descripciones dentro de conjuntos faunísticos de determinados yacimientos (fig. 4). Prado (1864) describió unos molares de *Rhinoceros matritensis*, especie que luego fue asignada al género *Hispanotherium* (Crusafont y Villalta, 1947) y ha sido bien reconocida en otros yacimientos, siendo una forma característica del Mioceno medio español. Hernández Pacheco y Dantín (1915) estudiaron el Mioceno de Palencia y describieron la fauna del Cerro del Otero, con importantes restos de rinoceronte. Más tarde, Hernández Pacheco (1926, 1930) describió las especies encontradas en Nombrevilla (Zaragoza) y en el área de Valladolid. Los restos cuaternarios, generalmente escasos, aparecían como citas más o menos aisladas o incluidos en estudios de carácter más arqueológico (Harlé, 1920; Royo Gómez, 1935).

En los años setenta, J. V. Santafé se erigió en el especialista español en rinocerontes fósiles al realizar su Tesis Doctoral sobre los restos del Terciario del Vallés-Penedés (Santafé, 1978), en la que también se incluían fósiles de otras áreas como Montalbán

(Teruel) y Layna (Soria). En este último yacimiento, describió la especie *Dicerorhinus miguelcrusafonti* en colaboración con otro de los pocos especialistas en este grupo, el francés C. Guérin (Guérin y Santafé, 1978). Asimismo, estudió restos de distintos yacimientos catalanes (Santafé y Casanovas, 1978, 1982, 1992; Santafé *et al.*, 1989-1990), describió en detalle los de Nombrevilla, Zaragoza (Santafé *et al.*, 1982) y revisó los restos madrileños de Paracuellos I y II y los del yacimiento clásico de Concul (Teruel) (Santafé y Casanovas, 1983-84a, b).

Otros trabajos descriptivos más o menos detallados de rinocerontes españoles en esa época se citan a continuación. Guérin y Heintz (1971) compararon el rinoceronte de La Puebla de Valverde (Teruel) con el material francés de Saint Vallier. Ruiz Bustos (1973) estudió los restos pleistocenos de La Alfraguera (Granada). Martín Penela (1987) estudió los rinocerontes, caballos y elefantes del yacimiento granadino de La Solana del Zamborino. Arsuaga y Aguirre (1979) resumieron la distribución geográfica del rinoceronte lanudo en España y describieron los restos de Arroyo Culebro (Madrid). Alberdi *et al.* (1981) estudiaron los restos de Los Valles de Fuentidueña (Segovia) dentro del trabajo monográfico sobre este yacimiento. Cuesta *et al.* (1983) describieron los restos de un mismo individuo del Mioceno de Coca (Segovia). Belinchón y Robles (1984) iniciaron el estudio de los rinocerontes de Buñol (Valencia), que luego se completó con los trabajos de Belinchón (1987), Santafé *et al.* (1985, 1987) y Santafé y Belinchón (1988), quienes describieron la especie *Dicerorhinus montesi*. Altuna (1972) incluye los poco frecuentes rinocerontes cuaternarios de la cornisa cantábrica.

Ya en esos años, una de nosotras (E.C.) empezó su dedicación a los rinocerontes fósiles con la revisión de los restos postcraneales de Torrijos (Toledo), asignados a *Hispanotherium matritense* (Cerdeño, 1982; Cerdeño y Alberdi, 1983). Poco después, se estudiaron los perisodáctilos del Mioceno de Madrid (Alberdi *et al.*, 1985) dentro del trabajo de conjunto geológico-paleontológico de la provincia. También se revisaron los restos españoles postcraneales de *Lartetotherium sansaniense* (Cerdeño, 1986) y el material pleistoceno de Cueva Millán y Atapuerca (Burgos), reconociéndolo como *D. hemitoechus* (Cerdeño, 1987; Cerdeño y Sánchez, 1988). Mientras tanto, se fue realizando la revisión detallada de todos los restos del Neógeno español como tema de su Tesis Doctoral (Cerdeño, 1989a), tomando así el relevo de J.V. Santafé como especialista en

rinocerontes. Una síntesis de los resultados sistemáticos y bioestratigráficos de la Tesis se encuentra en el trabajo de Cerdeño (1992a). De esta forma, se continuó el estudio de este grupo con restos de diversas áreas o haciendo trabajos de síntesis: cuenca de Guadix-Baza, Granada (Cerdeño, 1989b); La Roma 2, Teruel, donde se definió la especie *A. (Alicornops) alfambrense* (Cerdeño y Alcalá, 1989); revisión de las especies plio-pleistocenas *Stephanorhinus hemitoechus* y *S. etruscus* en España (Cerdeño, 1990, 1993a). El material del género *Hispanotherium* ha sido objeto de diversos trabajos (Cerdeño, 1992b; Cerdeño e Íñigo, 1997; Íñigo y Cerdeño, 1997). También se abordaron trabajos paleoecológicos del grupo (Cerdeño y Nieto, 1995), filogenéticos a nivel de toda la familia (Cerdeño, 1995) o de patrones de evolución (Cerdeño, 1998). Además, se estudiaron restos de otras áreas, revisando el género *Prosantorhinus* (Cerdeño, 1996a), los braquipoteros franceses *Diaceratherium aurelianense* y *Brachypotherium brachypus* (Cerdeño, 1993b), los restos del Mioceno superior de Tung-gur, China, donde se reconoció una nueva especie de *Hispanotherium* (Cerdeño, 1996b) o del Mioceno de Pakistán (Cerdeño y Hussain, 1997).

Para esa época, el traslado de E.C. a Argentina desvió sus investigaciones por otros derroteros, aunque no ha dejado de colaborar en distintos estudios sobre rinocerontes (Cerdeño y Sánchez, 1998, 2000; Sánchez y Cerdeño, 1999, 2000; García Fernández y Cerdeño, 1999; García Fernández *et al.*, 2001, 2003a, 2003b; Alberdi y Cerdeño, 2003, 2004; Domingo *et al.*, 2005-2006).

Es evidente que toda la bibliografía citada, ni mucho menos exhaustiva, supone un gran aporte al conocimiento de los rinocerontes fósiles de España, pero eso no significa que esté todo resuelto. De hecho, las investigaciones continúan, aparecen nuevos restos y revisiones sistemáticas que dan lugar a replanteamientos que no permiten fácilmente dar por zanjada una cuestión. Por dar algún ejemplo, el género *Hispanotherium*, desde su definición, fue un elemento importantísimo en las faunas miocenas españolas. Primero se consideraba que *H. matritense* era una especie endémica de la Península Ibérica emparentada con formas asiáticas. Luego, se encontró el mismo género en Francia (Ginsburg *et al.*, 1987), donde más tarde se definió otro género, *Aegyrcitherium*, emparentado con él (Antoine, 1997). La asignación a *Hispanotherium* de diversas especies asiáticas ha sido y es cuestión de debate entre los especialistas (Íñigo y Cerdeño, 1997);

recientemente, hasta la misma especie *H. matritense* se ha citado en China (Deng, 2003). Al mismo tiempo, la forma de Córcoles, Guadalajara (Íñigo, 1993; Íñigo y Cerdeño, 1997) ha sido reconocida como una especie distinta de la presente en los demás yacimientos españoles (Antoine *et al.*, 2002).

Otro ejemplo de situaciones no resueltas es la posición sistemática de la especie del Mioceno superior europeo «*Rhinoceros*» *schleiermacheri* (Kaup, 1932), largamente considerada dentro del género *Dicerorhinus* y posteriormente propuesta como perteneciente al género *Lartetotherium* junto a *L. sansaniense* (Cerdeño, 1995). En trabajos recientes, está siendo asignada al género *Dihoplus*. Grooves (1983) señaló la disponibilidad de este nombre para dicha especie en caso de que fuera necesario separarlo como un género distinto. Geraads y Koufos (1990) utilizan la denominación *Dihoplus schleiermacheri*, pero no hacen ningún estudio que demuestre por qué debe considerarse distinto. Por su parte, la propuesta de Cerdeño (1995) está apoyada en comparaciones morfológicas y en el análisis cladístico de los Rhinocerotidae, hecho que no se discute en los trabajos más recientes que vuelven a usar el género *Dihoplus* (Kaya y Heissig, 2001; Giaourtsakis *et al.*, 2006). Esta cuestión no es meramente de nomenclatura, ya que asignarla a un género u otro supone todo un cambio de las relaciones filogenéticas entre las especies consideradas.

Es decir, continuamente surgen nuevos planteamientos que requieren continuar las investigaciones sobre este grupo, tanto a nivel sistemático como filogenético o paleobiológico. El testigo está a disposición de quien quiera tomar el relevo.

Los tapires, escasos pero presentes

Los tapires también estuvieron ampliamente distribuidos en el pasado geológico, si bien no cuentan con un registro amplio ni abundante (fig. 5). En el registro español, los primeros restos del Mioceno inferior-medio aparecieron en Cetina de Aragón, Zaragoza, y en Valquemado, Cuenca, reconociéndose la especie *Protapirus cetinensis* (Cerdeño y Morales, 1986; Cerdeño, 1988). A raíz de estos hallazgos, se revisaron los restos españoles y franceses, actualizando la sistemática del grupo para el Oligoceno-Mioceno inferior (Cerdeño y Ginsburg, 1988). Hay un lapso temporal sin registro (o muy escaso) de tapires fósiles en Europa occidental y vuelven a aparecer en el Mioceno superior, atribui-



Fig. 5.—*Tapirus terrestris* (Foto tomada de internet Wikipedia).

dos al género *Tapirus*. La especie miocena, *T. priscus*, es reemplazada por *T. arvernensis* en el Plioceno-Pleistoceno inferior (Guérin y Eisenmann, 1982, 1994). *Tapirus priscus* se registra en España en el Mioceno superior de Cataluña (Golpe, 1980; Golpe y Crusafont, 1982). *T. telleri* del Mioceno medio y *T. antiquus* del Vallesiense alemán se basan en restos muy escasos (Guérin y Eisenman, 1994) y su validez es discutible. En Europa oriental, se ha reconocido el género *Tapiriscus* en Hungría y Rumanía con la especie *T. pannonicus* (Kretzoi, 1951; Codrea, 1994).

En general, los tapires fósiles se consideran buenos indicadores de un clima cálido y húmedo, con vegetación abundante.

Los extraños calicoterios

La Familia Chalicotheriidae forma, junto a la Familia Eomoropidae, el suborden Ancylopoda, que agrupa unos perisodáctilos de gran talla y de forma extraña, caracterizados por presentar sus extremidades provistas de grandes garras.

En España, la Familia Chalicotheriidae aparece sólo de forma esporádica y desaparecen del registro en el Mioceno superior (fig. 6). Existen representantes de las dos subfamilias: Schizotheriinae y Chalicotheriinae. Las escasas citas españolas de esquizoterinos se reducen a *Moropus* sp., en el Ramblense de Alto de Ballester 1 (Teruel) (Montoya *et al.*, 1996), *Phylotillon naricus* en el Aragoniense de Buñol (Valencia) (Belinchón y Montoya, 1989-90), *Ancylotherium pentelicum* en el Valle-

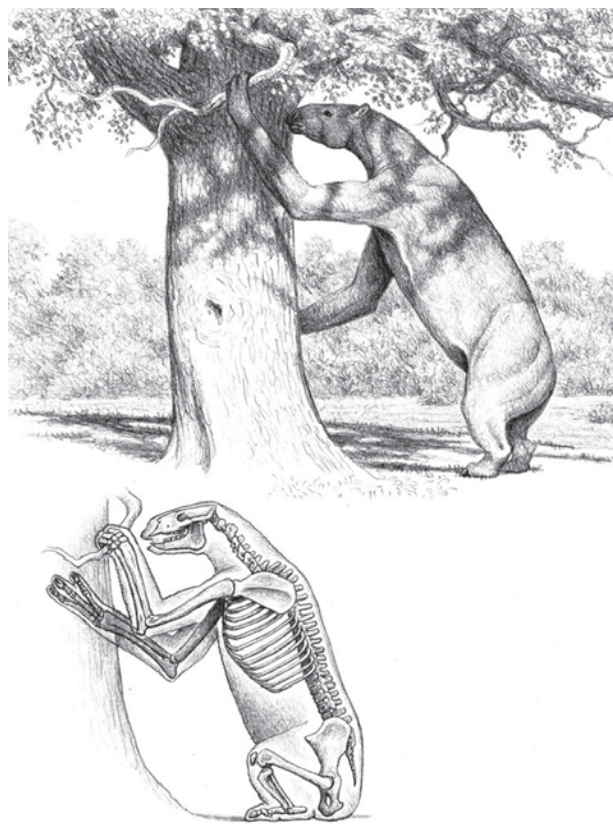


Fig. 6.—Reconstrucción de un *Chalicotherium grande*.

siense de Nombrevilla y Concud (Crusafont y Truyols, 1964) y *Ancylotherium aff. pentelicum* en el Vallesiense inferior de Los Valles de Fuentidueña (Segovia) (Alberdi *et al.*, 1981).

Los calicoterinos, cuyo género mejor conocido es *Chalicotherium* (= *Macrotherium*), están presentes en numerosas localidades, aunque con escasos restos. Concretamente, *Chalicotherium grande* aparece en el Aragoniense inferior de Córcoles (Alfárez *et al.*, 1982), en el Aragoniense superior de Castell de Barberà, Hostalets de Piérola (nivel inferior) y San Quirze (Villalta y Crusafont, 1945a; Crusafont y Casanovas, 1973), en el Aragoniense de Paracuellos 1 y 3 (Crusafont y Golpe, 1971; Alberdi *et al.*, 1985), en el Vallesiense de Can Llobateres (Villalta y Crusafont, 1945a; Crusafont y Truyols, 1960; Crusafont y Casanovas, 1973), y en el Tuoliense de Ademuz (Crusafont y Truyols, 1964). Y *Chalicotherium goldfussi* en el Mioceno superior de Hostalets de Piérola (niveles superiores), Piera, Tarrassa y Das (Villalta y Crusafont, 1945a; Santafé *et al.*, 1979; Golpe, 1979, 1981), en Can Purull (Villalta y

Crusafont, 1945a), en Manchones (Crusafont y Tru-yols, 1964), en Sant Llorenç d'Hortons (Crusafont y Casanovas, 1973), en Armantes (Daams *et al.*, 1977) y en Ballestar y el Firal (Golpe, 1981).

AGRADECIMIENTOS

A todos aquellos que durante estos más de 25 años nos han permitido llevar a cabo los estudios sobre Perisodáctilos en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC con el apoyo tanto científico como económico de numerosas Instituciones y Entidades. A Mauricio Antón por las reproducciones. El trabajo se ha realizado dentro del proyecto CGL 2004-00400BTE.

Referencias

- Abusch, S. (1983). Gebissmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. *Courier Forsch. Senckenberg*, 62: 1-401.
- Aguirre, E. (1959). Une nouvelle faune à *Hipparion* au Sud de l'Espagne (Granada). *Mitt. Geol. Gesell. Wien* 52: 17.
- Aguirre, E. (1963). Situación de las capas con *Hipparion* de Granada en la serie Neógena mediterránea. *N. Com. Inst. Geol. Min.*, España, 69: 239-246.
- Alberdi, M. T. (1974a). Las «Faunas de *Hipparion*» de los yacimientos españoles. *Estudios Geol.*, 30: 189-212.
- Alberdi, M. T. (1974b). El género *Hipparion* en España. Nuevas formas de Castilla y Andalucía. *Trab. Neógeno-Cuater.*, 1: 1-146.
- Alberdi, M. T. (1986). The pliocene species of *Hipparion* and their Biostratigraphical meanings. *Geobios*, 19: 517-522.
- Alberdi, M. T. (1989). A review of Old World Hipparionine Horses. En: *The Evolution of Perissodactyla*. (D. R. Prothero & R. M. Schoch eds.). Oxford University Press, 15: 234-261.
- Alberdi, M. T. y Alcalá, L. (1999). A study of the new samples of the Pliocene *Hipparion* (Equidae, Mammalia) from Spain and Bulgaria. *Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci.*, 89: 167-186.
- Alberdi, M. T. y Cerdeño, E. (2003). Sistemática y distribución de los perisodáctilos del Neógeno y Cuaternario. En: *Los Vertebrados fósiles en la historia de la vida. Excavación, Estudio y Patrimonio*. (E. Jiménez Fuentes y J. Civis Llovera, eds.). Aquilafuente, Ediciones Universidad de Salamanca, 237-279.
- Alberdi, M. T. y Cerdeño, E. (2004). Los perisodáctilos del Cenozoico de España. En: *Zona Arqueológica. Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Volumen II. Paleontología, 10-24. Alcalá de Henares.
- Alberdi, M. T., Hoyos, M. y García Codron, J. C. (1977). Estudio de la fauna y situación en las Cuevas del Congosto y de Las Figuras, Alcorlo (Guadalajara). *Speleon*, 23: 103-119.
- 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., Cerdeño, E. y Herráez, E. (1985). Perisodactyla de la provincia de Madrid. En: *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. (M. T. Alberdi coord.). Consejo Superior de Investigaciones Científica, MNCN, 61-80.
- Alberdi, M. T., Ginsburg, L. y Morales, J. (1981). Rhinocerotidae del yacimiento de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Estudios Geol.*, 37: 439-465.
- Alberdi, M. T., Ginsburg, L. y Rodríguez, J. (2004). *Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1825) dans L'Orléanien (Miocène) de France. *Geodiversitas*, 26: 115-155.
- Alberdi, M. T., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado J. L. (2001). Comments on «*Equus* species as stratigraphic markers. Reality or wishful thinking?» and «A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms» by A. Forsten. *Quat. Sci. Rev.*, 20: 1149-1152.
- Alberdi, M. T., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado J. L. (1998). A quantitative review of European Stenonoid Horses. *J. Paleontol.*, 72: 371-387.
- Alberdi, M. T. y Rodríguez, J. (1999). Restos de *Anchitherium* de Lisboa, Portugal. *Ciências da Terra (UNL)*, 13: 93-114.
- Alberdi, M. T. y Rodríguez, J. (en prensa). L'*Anchitherium* de Sansan. En: Monographie sur le gisement de Sansan. (S. Sen ed). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, CNRS.
- Alberdi, M. T. y Ruiz Bustos, A. (1985). Descripción y significado bioestratigráfico y climático de *Equus* e *Hippopotamus*, en el yacimiento de Venta Micena (Granada). *Estudios Geol.*, 41: 251-261.
- Alfárez, F. (1978). Presencia de «*Equus stenonis*» Cocchi en el Pleistoceno inferior de la cuenca del Tajo. *Estudios Geol.*, 34: 553-558.
- Alfárez, F. (1981). Presencia de *Equus caballus* aff. *gallicus*, Prat 1968 (Mammalia, Equidae) en el Pleistoceno superior de la cuenca del Tajo. *Acta Geol. Hispánica*, 16: 199-201.
- Alfárez, F., Molero, G., Brea, P. y Santafé, J. V. (1982). Precisiones sobre la geología, fauna, cronoestratigrafía y paleoecología del yacimiento Mioceno de Córcoles. *Rev. R. Acad. Cienc. Exac., Fís., Nat. Madrid*, 76: 249-276.
- Alfárez, F., Maldonado, E. y Molero, G. (1985). El equipo del Pleistoceno medio del yacimiento de Pinilla del Valle (Madrid). «*Equus caballus pinillensis*» nov. subsp. *VII Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 54.
- Altuna, J. (1972). *Fauna de Mamíferos de los Yacimientos Prehistóricos de Guipúzcoa*. *Munibe*, 24: 1-464.
- Altuna, J. (1973). Fauna de Mamíferos del Yacimiento prehistórico de Los Casares (Guadalajara). *Excav. Arqueol. España*, 76: 97-116.
- Antoine, P. O. (1997). *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp., nouvel elasmothère (Mammalia, Rhinocerotidae) du gisement miocène (MN4b) de Montreaux-du-Gers (Gers, France): position phylogenetique au sein des

- Elasmotheriini. *N. Jb. Geologie Paläontologie, Abh.*, 204: 399-414.
- Antoine, P. O., Alférez, F. e Íñigo, C. (2002). A new elasmotheriine (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Early Miocene of Spain. *C.R. Palevolution. Paléont. Systém.*, 1: 19-26.
- Arzuaga, P. M. y Aguirre, E. (1979). Rinocerontes lanudos en la provincia de Madrid. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 77: 23-59.
- Azzaroli, A. (1990). The genus *Equus* in Europe. *European Neogene Mammal Chronology*, NATO 180: 339-356.
- Azzaroli, A. (1999). Comments on «*Equus* species as stratigraphic markers: reality or wishful thinking?». *Quat. Reviews*, 18: 1137-1138.
- Belinchón, M. (1987). *Estudio taxonómico y sistemático de la fauna de macromamíferos del Mioceno de Buñol (Valencia)*. Tesis doctoral, Universidad de Valencia, 433 págs.
- Belinchón, M. y Robles, F. (1984). Rhinocerotidae del Mioceno inferior de Buñol (Valencia). *Estudios Geol.*, 40: 61-80.
- Belinchón, M. y Montoya, P. (1989-90). Presencia de *Phyllotillon naricus* Pilgrim, 1910 (Chalicotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) en el Aragoniense de Buñol (Valencia). Breve síntesis de los calicotéridos en el registro español. *Paleontologia i Evolució*, 23: 171-180.
- Bernor, R. L., Koufos, G. D., Woodburne, M. O. y Fortelius, M. (1996). The Evolutionary History and Biochronology of European and Southwest Asian Late Miocene and Pliocene Hipparionine Horses. In: *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. (R. L. Bernor, V. Falbusch y H. W. Mittmann, eds.) New York: Columbia University Press, 137-54.
- Bonadonna, F. P. y Alberdi, M. T. (1987). *Equus stenonis* Cocchi as a biostratigraphical marker in the Neogene-Quaternary of the Western Mediterranean basin: consequence on Galerian-Villafranchian chronostratigraphy. *Quat. Sci. Reviews*, 6: 55-66.
- Bowles, G. (1775). *Introducción a la Historia Natural y a la Geografía física de España*. Madrid.
- Castaños, P. M. (1986). *Los Macromamíferos del Pleistoceno de Vizcaya. Faunas Asociadas a Yacimientos Arqueológicos*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias de la Universidad del País Vasco, 1-593.
- Cerdeño, E. (1982). *Estudio descriptivo del esqueleto postcraneal de Hispanotherium matritense del yacimiento Mioceno de Torrijos (Toledo)*. Tesis de Licenciatura, Univ. Complutense de Madrid, 117 págs.
- Cerdeño, E. (1986). El esqueleto postcraneal de *Lartetotherium sansaniense* (Mammalia, Rhinocerotidae). *Estudios Geol.*, 42: 197-209.
- Cerdeño, E. (1988). Primeros datos sobre el esqueleto postcraneal de *Protapirus cetinensis* (Tapiridae). *Geogaceta*, 5: 21-24.
- Cerdeño, E. (1989a). *Revisión de la sistemática de los rinocerontes del Neógeno de España*. Col. Tesis Doctorales, 306/89: 429 págs., 64 tab., 51 lám. Universidad Complutense de Madrid.
- Cerdeño, E. (1989b). Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) de la cuenca de Guadix-Baza. *Trab. Neógeno-Cuater.*, 11: 273-287.
- Cerdeño, E. (1990). *Stephanorhinus hemitoechus* (Falc.) (Rhinocerotidae, Mammalia) del Pleistoceno medio y superior de España. *Estudios Geol.*, 46 (5-6): 465-479.
- Cerdeño, E. (1992a). New remains of the rhinocerotid *Hispanotherium matritense* at La Retama site, Tagus basin, Cuenca, Spain. *Geobios*, 25: 671-679.
- Cerdeño, E. (1992b). Spanish Neogene rhinoceroses. *Palaeontology*, 35: 297-308.
- Cerdeño, E. (1993a). Étude sur *Diaceratherium aureliense* et *Brachypotherium brachypus* du Miocène moyen de France. *Bull. Mus. Nat. His. Nat.*, París 15: 25-77.
- Cerdeño, E. (1993b). Remarks on the Spanish Plio-Pleistocene rhinocerotid *Stephanorhinus etruscus*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 317: 1363-1367.
- Cerdeño, E. (1995). Cladistic analysis of the Family Rhinocerotidae. *Am. Mus. Novitates*, 3143: 1-25.
- Cerdeño, E. (1996a). *Prosantorhinus*, the small teleoceratine rhinocerotid from the Miocene of Western Europe. *Geobios*, 29: 111-124.
- Cerdeño, E. (1996b). Rhinocerotidae from the Middle Miocene of the Tung-gur Formation, Inner Mongolia (China). *Am. Mus. Novitates*, 3184: 1-43.
- Cerdeño, E. (1997). Rhinocerotidae from the Turolian site of Dorn-Dürkheim 1 (Germany). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 197: 187-203.
- Cerdeño, E. (1998). Diversity and evolutionary trends in the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 141: 13-34.
- Cerdeño, E. y Alberdi, M. T. (1983). Estudio Descriptivo del Esqueleto Postcraneal de *Hispanotherium matritense* del yacimiento de Mioceno de Torrijos (Toledo). *Estudios Geol.*, 39: 225-235.
- Cerdeño, E. y Alcalá, L. (1989). *Aceratherium alfambrense* sp.n., nueva especie de rinocerótido del Vallesiense superior de Teruel (España). *Rev. Esp. Paleont.*, 4: 39-51.
- Cerdeño, E. y Ginsburg, L. (1988). Les Tapiridae (Perissodactyla, Mammalia) de l'Oligocène et du Miocène inférieur européens. *Ann. Paléont.*, 74: 71-96.
- Cerdeño, E. y Hussain, S. T. (1997). On the Rhinocerotidae from the Miocene Manchar Formation, Sind, Pakistán. *Pakistan J. Zool.*, 29: 263-276.
- Cerdeño, E. e Íñigo, C. (1997). *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae) de la ciudad de Madrid (España) y su relación con el paleoambiente del Aragoniense medio (Mioceno medio). *Rev. Esp. Paleont.*, 12: 80-90.
- Cerdeño, E. y Morales, J. (1986). Los tapires del Mioceno inferior de España. *Paleontologia i Evolució*, 20: 125-128.
- Cerdeño, E. y Nieto, M. (1995). Changes on Western European Rhinocerotidae related to climatic variations. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 114: 325-338.
- Cerdeño, E. y Sánchez, B. (1988). Le Rhinocéros du Pléistocène Moyen d'Atapuerca (Burgos, Spagne). *Geobios*, 21: 81-99.

- Cerdeño, E. y Sánchez, B. (1998). *Aceratherium incisivum* (Rhinocerotidae) en el Mioceno Superior de Cerro de los Batallones (Madrid). *Rev. Esp. Paleont.*, 13: 51-60.
- Cerdeño, E. y Sánchez, B. (2000). Intraspecific variation and evolutionary trends of *Alicornops simorreense* (Rhinocerotidae) in Spain. *Zool. Scripta*, 29: 275-305.
- Christol, J. de (1834). *Recherches sur les caractères des grandes espèces de Rhinoceros fossiles*. J. Martel Ainé édit, Montpellier, 70 págs.
- CINZ, (2000). *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica*. Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 4.^a edición, 156 págs.
- Codrea, V. (1994). A tapir from the Pontien coal deposits at Sarmasag (Salaj County). The Miocene from the Transylvanian Basin-Romania. Cluj-Napoca, 1994: 97-104.
- Cope, E. D. (1885). The Vertebrata of the Swift Current Creek Region of the Cypress hills. *Ann. Rep. Geol. & Nat. Hist. Survey of Canada*, C: 79-85.
- Cope, E. D. (1891). On Vertebrata from the Tertiary and Cretaceous Rocks of the Northwest Territory. *Contrib. Canadian Paleont., Geol. Survey of Canada*, 3: 1-25.
- Crusafont, M. (1960). Le Quaternaire Espagnol et sa faune de Mammifères. Essai de synthèse. *Anthropos*, 1: 55-64.
- Crusafont, M. (1969). Sobre la edad del yacimiento de Mamíferos fósiles de Buñol (Valencia). *Actas Geol. Hispánica*, 4: 64-66.
- Crusafont, M. y Casanova, M. L. (1973). *Mammalia Tertiaria Hispaniae. Fossilium Catalogus*. 1: Animalia. Pars, 121: 1-198.
- Crusafont, M. y Golpe, J. M. (1971). Biozonation des Mammifères néogènes d'Espagne. *Mém. Bur. Recher. Géolog. et Min. V Congrès du Neogene Méditerranéen*, Lyon 1971, 78: 121-129.
- Crusafont, M. y Golpe, J. M. (1972). Algunos nuevos yacimientos de vertebrados del Vallesense inferior de los alrededores de Sabadell. *Acta Geol. Hispánica*, 7: 69-70.
- Crusafont, M. y Golpe, J. M. (1974). Asociación de *Anchiterium* Mey., 1834., con *Hipparion* Chist, 1832, en el Alto Mioceno del Vallés. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, 72: 75-93.
- Crusafont, M. y Sondaar P. (1971). Une nouvelle espèce d'*Hipparion* du Pliocène Terminal d'Espagne. *Palaeo-vertebrata*, 4: 59-66.
- Crusafont, M. y Truyols, J. (1957a). Descubrimiento del primer yacimiento de mamíferos miocénicos de la cuenca valenciana. *Not. Com. Inst. Geol. Min. España*, 48: 3-20.
- Crusafont, M. y Truyols, J. (1957b). Le premier gisement de Mammifères miocènes du bassin de Valencia (Espagne). *C. R. Som. Sc. Soc. Géol. France*, 13: 275-276.
- Crusafont, M. y Truyols, J. (1960). Sobre la caracterización del vallesense. *Not. Com. Inst. Geol. Min. España*, 60: 109-126.
- Crusafont, M. y Truyols, J. (1964). Aperçu chronostratigraphique des bassins de Calatayud-Teruel. *Curs. Conf. Inst. «Lucas Mallada»*, 9: 89-92.
- Crusafont, M. y Villalta, J. F. (1947). Sobre un interesante rinoceronte (*Hispanotherium*) del Mioceno del valle del Manzanares. *Las Ciencias*, 12: 869-883.
- Crusafont, M. y Villalta, J. F. (1955). Sur l'âge des Mammifères d'Alcoy (Espagne). *C. R. Som. Sc. Soc. Géol. France*, 7-8: 148-149.
- Cuesta, M., Morales, J. y Jiménez, E. (1983). Vertebrados del Aragoniense superior de Coca (Segovia). *Studia Geol. Salmanticensis*, 19: 161-185.
- Daams, R., Freudenthal, M. y Van de Weerd, A. (1977). Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. *Newslet. Stratigr.*, 6: 42-55.
- De Blainville, H. M. D. (1844). *Ostéographie des mammifères*, 3, atlas. *Des rhinocéros*. (J. B. Baillière & Fils édit.). Paris, 232 págs.
- Deng, T. (2003). New material of *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae, Perissodactyla) from Laogou of Hezheng County (Gansu, China), with special reference to the Chinese Middle Miocene elasmotheres. *Geobios*, 36: 141-150.
- Domingo, M. S., Alberdi, M. T., Cerdeño, E. y Sánchez, B. (2005-2006). La Fauna Cuaternaria de la cornisa Cantábrica en las Colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales. *Munibe*, 57: 325-350.
- Duvernoy, M. (1852-53). Nouvelles études sur les rhinocéros fossiles. *Arch. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 7: 144 págs.
- Eisenmann, V. (1981). Les caractères évolutifs des crânes d'*Hipparion* s. l. (Mammalia, Perissodactyla) et leur interprétation. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 293: 735-738.
- Eisenmann, V., Alberdi, M. T., De Giuli, C. y Sondaar, P. (1988). *Studying Fossil Horses. Vol 1: Methodology*. E. J. Brill, 1-71.
- Forsten, A. (1968): Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Acta Zool. Fennica*, 119: 1-131.
- Forsten, A. (1997). Caballoid hipparions (Perissodactyla, Equidae) in the Old World. *Acta Zool. Fennica*, 205: 27-51.
- Forsten, A. (1998a). A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms. *Quat. Sci. Reviews*, 18: 1373-1408.
- Forsten, A. (1998b). *Equus* species as stratigraphic markers reality of wishful thinking? *Quat. Sci. Rev.*, 17: 1097-1100.
- García-Fernández, D. y Cerdeño, E. (1999). Nuevos datos sobre *Aceratherium incisivum* (Rhinocerotidae) del Turolense de Piera (Barcelona) y Concud (Teruel). *Butlletí Centre d'Estudis de la Natura B-N*, 4: 279-289.
- García Fernández, D., Cerdeño, E., Galobart, A. y Ros, X. (2001). *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae) del Plioceno Superior de Crespí (Gerona, NE de España). *Rev. Esp. Paleont.*, 16: 145-160.
- García-Fernández, D., Galobart, A. y Cerdeño, E. (2003a). Perisodáctilos del Pleistoceno inferior de los yacimientos de Incarcàl (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontologia i Evolució*, 34: 175-183.
- García Fernández, D., Galobart, A., Ros, X. y Cerdeño, E. (2003b). *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae) en el Villafranquiense de Crespí (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontologia i Evolució*, 34: 279-296.

- Geraads, D. y Koufos, G. D. (1990). Upper Miocene Rhinocerotidae (Mammalia) from Pentalophos-1, Macedonia, Greece. *Palaeontographica*, (A), 210: 151-168.
- Giaourtsakis, I. X., Theodorou, G., Roussiakis, S., Athanassiou, A. y Lliopoulos, G. (2006). Late Miocene horned rhinoceroses (Rhinocerotinae, Mammalia) from Kerassia (Euboea, Greece). *N. J. Geol. Paläont. Abh.*, 239: 367-398.
- Ginsburg, L., Maubert, F. y Antunes, M. T. (1987). Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3: 303-311.
- Golpe, J. M. (1980). Consideraciones sobre la dentición de *Tapirus priscus* KAUP de Can Llobateres (Vallesiense medio). *Bul. Infor. Inst. Paleon. Sabadell*, 12: 51-61.
- Golpe, J. M. (1979). Los yacimientos con restos fósiles del Vindoboniense superior al Vallesiense superior de la región Sabadell-Tarrasa. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, 77: 199-212.
- Golpe, J. M. (1981). Los Mamíferos de las Cuencas de Cerdanya y Seu d'Urgell (depresiones pirenaicas) y sus yacimientos; Vallesiense Medio-Superior. *Bol. Geol. Min.*, 92: 91-100.
- Golpe, J. M. y Crusafont, M. (1982). Caracterización de *Tapirus priscus* en el Mioceno superior del Vallés-Penedés. *Acta Geol. Hispanica*, 17: 95-101.
- Groves, C. P. (1983). Phylogeny of the living species of rhinoceros. *Zeitsch. Zool. Syst. Evolution.*, 21: 293-313.
- Guérin, C. y Eisenmann, V. (1982). Repartition Stratigraphique des Tapirs (Mammalia, Perissodactyla) Neogene et le Quaternaire d'Europe Occidentale. 9.^a Reunion *Annuelle des Sciences de la Terre*, Paris, 298.
- Guérin, C. y Eisenmann, V. (1994). Les tapirs (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, 27: 113-127.
- Guérin, C. y Heintz, E. (1971). «*Dicerorhinus etruscus*» (Falconer, 1859), Rhinocerotidae, Mammalia, du Villafranchien de la Puebla de Valverde (Teruel, Espagne). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 3: 1-22.
- Guérin, C. y Santafé, J. V. (1978). «*Dicerorhinus miguelcrusafonti*» nov.sp., une nouvelle espèce de Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement Pliocène Supérieur de Layna (Soria, Espagne) et de la Formation Pliocène de Perpignan (Pyrénées-Orientales, France). *Geobios*, 11: 457-491.
- Harlé, E. (1920). Restes d'éléphant et des rhinocéros trouvés récemment dans le Quaternaire de Catalogne. *Bull. Inst. Catal. Hist. Nat.*, 1920: 40-43.
- Herráez, E. y Alberdi, M. T. (1983). *Anchitherium aurelianense* del yacimiento del Puente de Vallecas. *Estudios Geol.*, 39: 409-415.
- Hernández Pacheco, E. (1914). Los vertebrados terrestres del Mioceno de la Península Ibérica. *Mem. R. Soc. Española Hist. Nat.*, 443-488.
- Hernández Pacheco, E. (1921a). La llanura manchega y sus mamíferos fósiles. *Com. Invest. Paleont. Prehist.*, 28: 1-42.
- Hernández Pacheco, E. (1921b). El yacimiento de mamíferos cuaternarios de Valverde de Calatrava y edad de los volcanes de Ciudad Real. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, Cincuentenario, 98-114.
- Hernández Pacheco, F. y Dantin, J. (1915). Geología y paleontología del Mioceno de Palencia. *Com. Investig. Paleont. Prehist.*, 5: 1-295.
- Hernández Pacheco, F. (1926). Nota sobre la estratigrafía de los mamíferos miocénicos de Nombrevilla (Zaragoza). *Bol. Inst. Geol. Min. España*, 47: 1-10.
- Hernández Pacheco, F. (1930). Fisiografía, Geología y paleontología del territorio de Valladolid. *Com. Investig. Paleont. Prehist.*, 37: 1-205.
- Íñigo, C. (1993). *Estudio de los Perisodáctilos del yacimiento Mioceno de Córcoles (Guadalajara)*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 559 págs.
- 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.
- Íñigo, C. (1998). A new macrodont anchithere (Equidae) from the late Aragonian (Miocene) of Madrid (Spain). *Bol. Geol. Min.*, 109: 243-250.
- Íñigo, C. y Cerdeño, E. (1997). The *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae) from Córcoles (Guadalajara, Spain): its contribution to the systematics of the Miocene Iranotheriina. *Geobios*, 30: 243-266.
- Kaup, J. J. (1832-39). *Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Museu Grand Ducal de Darmstadt*. Darmstadt, J. G. Heyer.
- Kaup, J. J. (1844). Über einige tertiäre Säugethier-Knochen von Madrid. *N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd.*, 1840: 537-541.
- Kaya, T. y Heissig, K. (2001). Late Miocene rhinocerotids (Mammalia) from Yulafli (Corlu-Thrace, Turkey). *Geobios*, 34: 457-467.
- Kretzoi, M. (1951). The *Hipparion*-fauna from Csákvár. *Föld. Közl.*, 81: 384-417.
- Lartet, E. (1851). *Notice sur la Colline de Sansan*. Auch: J. A. Portes.
- Lydekker, R. (1881). Siwalik Rhinocerotidae. *Mem. Geol. Surv. India Pal. Ind Ser.*, Calcuta, 10: 1-62.
- Maldonado, F. (1996). *Revisión de los équidos del Pleistoceno medio y superior de España*. Universidad Complutense de Madrid. Tesis doctoral, 248 págs.
- Marín, M. (1986). Relación cronoestratigráfica de los yacimientos Plio-Pleistocenos del Oeste de Europa a través de las variaciones de *Equus stenonis*, Cocchi. *Paleontologia i Evolució*, 20: 241-244.
- Martín Penela, A. J. (1987). Los grandes mamíferos del yacimiento Achelense de La Solana de Zamborino, Fonelas (Granada, España). *Antrop. Paleoeoc. Hum.*, 5: 29-188.
- Meyer, H. von (1840). Über die fossilen Knochen aus dem Tertiär-Gebilde des Cerro de San Isidro bei Madrid. *N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd.*, 1844: 289-310.
- Montoya, P., Peñalver, E., Ruiz-Sánchez, F., Santisteban, C. de, Alcalá, L., Belinchón, M. y Lacomba, J. I.

- (1996). Los yacimientos Paleontológicos de la cuenca Terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Rev. Española Paleont.*, N.º Extr., 215-224.
- Osborn, H. F. (1898). The extinct rhinoceroses. *Mem. A.M.N.H.*, 1: 75-164.
- Osborn, H. F. (1900). Phylogeny of the rhinoceroses of Europe. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 13: 229-267.
- Osborn, H. F. (1904). New Miocene rhinoceroses with revision of known species. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 20: 307-326.
- Pérez Ripoll, M. (1977). Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra (Játiva, Valencia). *Serv. Invest. Prehist. Diput. Prov. de Valencia*, 53: 1-141.
- Pesquero, M. D. (2003). *Hipparion* del Turoliense superior de Las Casiones (Fosa de Teruel). *Col-Pa*, Vol. Extr., 1: 511-548.
- Pesquero, M. D., Alberdi, M. T. y Alcalá, L. (2006). New Species of *Hipparion* from La Roma 2 (Late Vallesian; Teruel, Spain): A study of the morphological and biometric variability of *Hipparion primigenium*. *J. Paleont.*, 80: 343-356.
- Pesquero, M. D., Alberdi, M. T. y Montoya, P. (en prensa). *Hipparion* (Equidae, Mammalia) from Venta del Moro (Valencia Province, Spain). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*
- Pirlot, P. L. (1956). Les formes Européennes du Genre *Hipparion*. *Mem. Com. Inst. Geol.*, 14: 1-151.
- Prado, C. de (1864). *Descripción física y geológica de la provincia de Madrid*. Junta General de Estadística, 219 págs.
- Prat, F. (1977). L'Equidé du gisement Acheuléen de Torralba (Soria, Espagne). *INQUA. Suppl. Bulletin AFEQ*, 50: 33-46.
- Royo y Gómez, J. (1929). Nuevos yacimientos de mamíferos miocenos en la provincia de Valladolid. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 29: 105-112.
- Royo y Gómez, J. (1935). Descubrimiento de bisonte y rinoceronte en el Cuaternario madrileño. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 35: 235-236.
- Ruiz Bustos, A. (1973). Estudio de unos restos de *Dicerorhinus etruscus*, Falconer, encontrados en Granada. *Cuadernos Cienc. Biol.*, 2: 2-89.
- Ruiz Bustos, A. (1975). Presencia de «*E. stenorhinus* cf. *senezensis*» F. Prat. 1964 en la depresión de Granada. *Cuaderno Cienc. Biol.*, 3: 15-59.
- Ruiz Bustos, A. (1976). *Estudio sistemático y ecológico sobre la fauna del Pleistoceno Medio en las Depresiones Granadinas. El yacimiento de Cúllar de Baza-1*. Tesis Doctoral. Univ. Granada, 293 págs.
- Ruiz Bustos, A. (1978). Edad y estudio faunístico del yacimiento kárstico de Las Yedras (sierra de Alfragura, Granada). *Estudios Geol.*, 34: 323-330.
- 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.
- Sánchez, B. y Cerdeño, E. (1999). Perissodactyla del yacimiento del Pleistoceno medio de Galería (Sierra de Atapuerca). *Mem. Arqueol. Castilla y León*, 7: 169-174.
- Sánchez, B. y Cerdeño, E. (2000). Los rinocerontes fósiles de la Comunidad de Madrid. En: *Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid*. (J. Morales, coord.) Comunidad de Madrid. Serie Arqueología, Paleontología y Etnografía. 6: 386 págs.
- 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.
- Santafé, J. V. (1978). *Rhinocerótidos fósiles de España*. Tesis Doctoral: 489 págs. Univ. Central de Barcelona.
- Santafé, J. V. y Belinchón, M. (1988). *Brachypotherium aurelianense* (Nouel) (Perissodactyla, Rhinocerotidae) del Mioceno inferior continental valenciano (Buñol, Valencia). *Acta Geol. Hispánica*, 23: 217-222.
- Santafé, J. V., Calzada Badía, S. y Casanovas-Cladellas, M. L. (1979). Precisiones a la estratigrafía del Vallesiense terminal de los alrededores de Terrassa (Barcelona). *Estudios Geol.*, 35: 291-298.
- Santafé, J. V. y Casanovas, M. L. (1978). Los rinocerótidos de Can Perellada y Can Jofresa (Vallesiense terminal de los alrededores de Terrassa, Barcelona, España). *Acta Geol. Hispánica*, 13: 105-112.
- Santafé, J. V. y Casanovas, M. L. (1982). Los rinocerótidos (Mammalia, Perissodactyla) del Turoliense del Penedés (Piera, Barcelona). *Bull. Inf. Inst. Paleont. Sabadell*, 14: 39-47.
- Santafé, J. V. y Casanovas, M. L. (1983-84a). Elementos del esqueleto postcranial de *Dicerorhinus schleiermacheri* y *Aceratherium incisivum* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) de la localidad turoliense de Concud (Teruel). *Paleont. i Evol.*, 18: 95-103.
- Santafé, J. V. y Casanovas, M. L. (1983-84b). Revisión de la fauna de Rinocerótidos fósiles (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos de Paracuellos-I (Cerro de los Guardias) y Paracuellos-II (Depresión del Tajo). *Paleont. i Evol.*, 18: 105-119.
- Santafé, J. V. y Casanovas, M. L. (1992). Los rinocerótidos (Mammalia, Perissodactyla) de la localidad vallesiense de Polinyá (Barcelona). *Treb. Mus. geol. Barcelona*, 2: 45-67.
- Santafé, J. V., Casanovas, M. L. y Llorens, A. I. (1989-1990). Sobre un yacimiento de rinocerótidos (Mammalia, Perissodactyla) del Serrat de can Feu (Sant Quirze del Vallés, Barcelona). *Paleont. i Evol.*, 23: 187-198.
- Santafé, J. V., Casanovas, M. L. y Belinchón, M. (1985). El *Aceratherium platyodon* Mermier (Rhinocerotidae, Perissodactyla, Mammalia) del Orleaniense de Buñol (Valencia, España). *Paleontología i Evolució*, 19: 61-67.
- Santafé, J. V., Casanovas, M. L. y Belinchón, M. (1987). Una nueva especie de *Dicerorhinus*, *D. montesi* (Rhinocerotidae, Perissodactyla) del yacimiento de Buñol (Orleaniense medio) (Valencia, España). *Paleont. i Evolució*, 21: 271-293.
- Santafé, J. V., Casanovas-Cladellas, M. L. y Alférez, F. (1982). Presencia de *Aceratherium tetradactylum* (Lartet, 1837) y *Aceratherium (Alicornops) simorreense* (Lartet, 1837) (Mammalia, Perissodactyla) en el Vallesiense de Nombrevilla (Daroca, Teruel). *Acta Geol. Hispánica*, 17: 63-76.
- Sondaar, P. (1961). Les *Hipparion* de l'Aragon meridional. *Estudios Geol.*, 17: 209-305.

- Torres, J. T. (1970). Un caballo microdonte del Pleistoceno Medio de Vizcaya. *Bol. Geol. Min.*, 81-86: 569-585.
- Torrubia, P. (1774). *Aparato para la Historia Natural española*. Madrid, 204 págs.
- Villalta, J. F. (1948). Una nueva especie de *Hipparion* en el Villafranquiense. *Arrahona*, 4: 5-14.
- Villalta, J. F. (1952). Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del plioceno de Villarroya (Logroño). *Bol. Inst. Geol. Min. España*, 64: 1-204.
- Villalta, J. F. y Crusafont, M. (1945a). Los vertebrados del Mioceno Continental de la Cuenca del Vallés-Penedés (Provincia de Barcelona). III. Ungulados: Perisodáctilos, Chalicotheriinae. *Estudios Geol.*, 1: 111-163.
- Villalta, J. F. y Crusafont, M. (1945b): Un *Anchitherium* en el Pontense español. *Anchitherium sampelayoi*, nova sp. *N. Com. Inst. Geol. Min. España*, 14: 51-82.
- Villalta, J. F. y Crusafont, M. (1957). Dos nuevas especies de «*Hipparion*» del Pikermiense Español. *Curs. Conf. Inst. «Lucas Mallada»*, 4: 65-69.
- Woodburne, M. O. (1989). *Hipparion* horses: A pattern of endemic evolution and intercontinental dispersal. En D. R. Prothero & R. M. Schoch (eds.). *The Evolution of Perissodactyla*. Oxford University Press, 15: 197-233.

Recibido el 5 de octubre de 2006
Aceptado el 16 de noviembre de 2006