

Los yacimientos de Micromamíferos del área de Madrid

Por N. LOPEZ-MARTINEZ (*) C. SESE BENITO (**) y E. HERRAEZ (**)

RESUMEN

Los sedimentos Terciarios del área metropolitana de Madrid han proporcionado seis nuevos yacimientos paleontológicos de Micromamíferos. Los 400 restos identificados se reparten en 11 especies que permiten la correlación con las faunas del Aragoniense Medio de otras cuencas (Mioceno Inferior-Medio, —17 m.a. aprox.). Las asociaciones del Mioceno madrileño muestran rasgos tafanómicos y paleoecológicos peculiares, que interpretamos como propios de un clima relativamente árido y cálido.

ABSTRACT

The Tertiary deposits of the metropolitan area of Madrid have delivered six new paleontological localities containing Micromammals. The 400 identified samples, belonging to 11 species, allow the correlation with the Middle Aragonian fauna in other basins (Early-Middle Miocene, ca. —17 m.y.). The Miocene associations from Madrid show taphonomical and paleoecological peculiarities which have been related to relatively warm and dry climatic conditions.

INTRODUCCION

Describimos aquí las nuevas microfaunas fósiles descubiertas en el área de Madrid con motivo del estudio geológico realizado en el marco del proyecto «Geología de Madrid» del Excmo. Ayuntamiento, Excmo. Diputación, Instituto Geológico y Minero de España y Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad de Madrid.

En los años 82 y 83 se han recogido muestras de localidades favorables para la conservación de Micromamíferos fósiles. Se han hallado restos identificables en seis yacimientos muestreados para este estudio, que se completan con dos yacimientos más, hallados por los investigadores de la sección de Paleontología del Instituto de

Geología del CSIC (ALBERDI, 1985; SESÉ y col., 1985).

Los seis yacimientos que serán estudiados a continuación han proporcionado más de 400 restos identificables pertenecientes a 11 especies de Micromamíferos (Roedores, Quirópteros, Insectívoros y Lagomorfos). Todos ellos pertenecen al Aragoniense Medio (Mioceno Medio continental), y serán referidos a la escala bioestratigráfica regional de DAAMS y FREUDENTHAL (1981) y a las unidades faunísticas de MEIN (1975) y FAHLBUSCH (1976).

Los yacimientos

Los yacimientos hallados en el marco de este proyecto se encuentran en sedimentos finos (arcillas verdes, sepiolitas) de las formaciones denominadas «Arcillas verdes carbonatadas» y «Arcosas finas, o unidad arcósica inferior», entre cotas que oscilan de 610 a 675 m., dentro del municipio de Madrid. En el cuadro 1 se detalla la distribución de la fauna por yacimientos, y en el mapa 1 figura su localización.

Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto «Geología de Madrid», del Excmo. Ayuntamiento, Excmo. Diputación, Fac. S. S. Geológicas e Instituto Geológico y Minero de España, 1982-1984.

(*) Departamento de Paleontología, Facultad de C. Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid.

(**) Museo Nacional de Ciencias Naturales, C. S. I. C., U. E. Paleontología. Castellana, 86. 28003 Madrid.

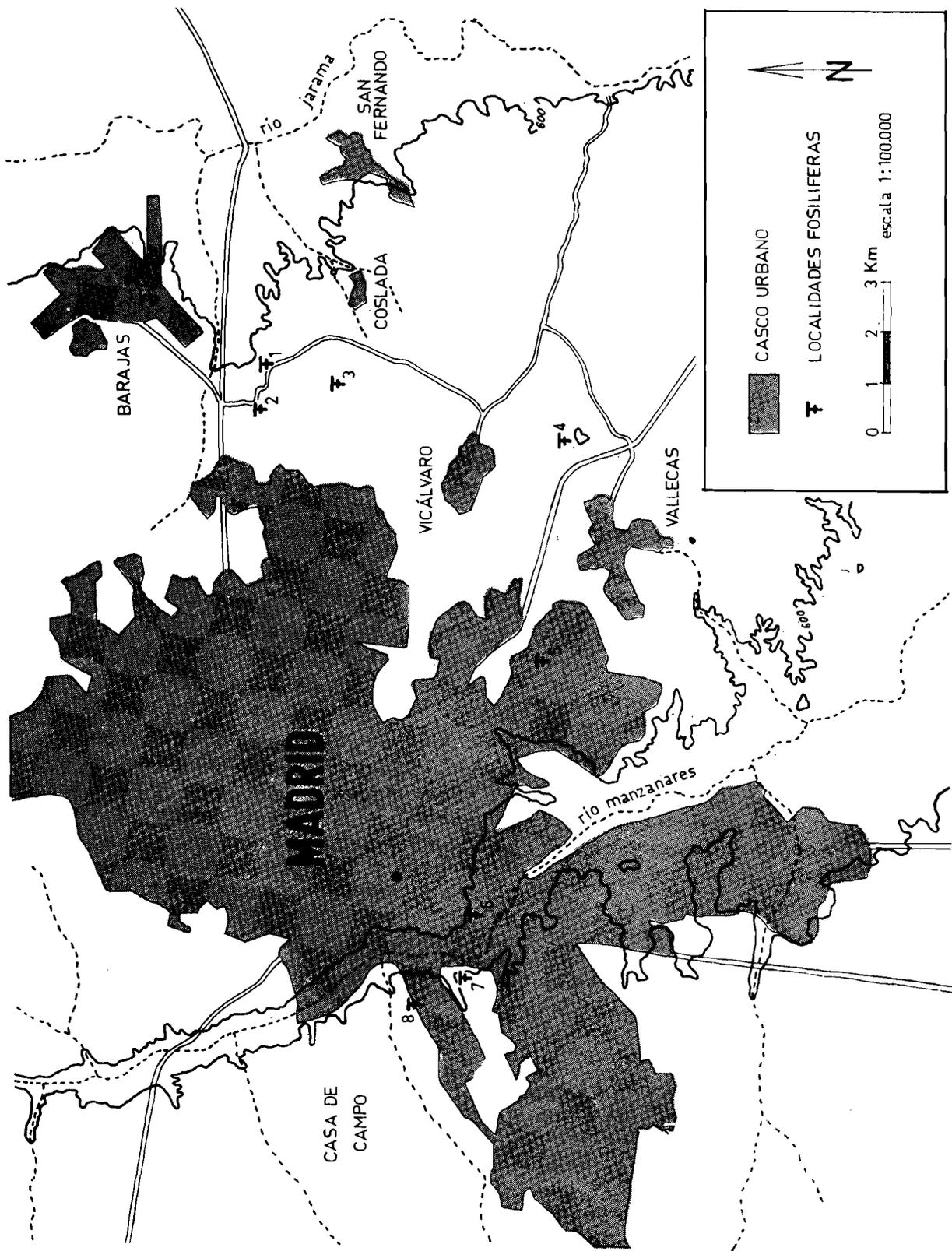


Figura 1.—Mapa de situación de los yacimientos de Micromamíferos del área de Madrid. 1: O'Donnell. 2: Ciudad Fegaso. 3: Casa del Trapero. 4: Cerro de Almodóvar. 5: Arroyo del Olivar. 6: Moratines. 7: San Isidro (Vía Carpetana); 8: Sondeo del Servicio Geológico de Obras Públicas (SGOP).

1. *O'Donnell*.—Con más de 1.600 restos de Micromamíferos, unos 300 dientes identificados, el yacimiento de O'Donnell es el más importante y más rico de los hallados hasta ahora en la cuenca central del Tajo. Sus coordenadas son 3° 35' 25" O y 40° 26' 34" N, y su altitud de 620 m. Se encuentra en un nivel de arcilla verde por encima de los carbonatos y arcillas de la unidad «Arcillas verdes carbonatadas», y unos 2 m. por debajo de los primeros niveles arcósicos.

2. *Ciudad Pegaso*.—Muy semejante al anterior, situado a 1 Km. al E de la localidad de O'Donnell, en un nivel equivalente de la misma unidad. Sus coordenadas son 3° 36' 00" O y 40° 26' 35" N; su altitud 640 m. No ha sido convenientemente explotado por haber sido cerrada la zanja de los colectores del PSIM donde fue hallado. Se ha solicitado al Ayuntamiento su apertura como Punto de Interés Singular para la geología de Madrid.

3. *Casa del Trapero*.—Situado a unos 2 Km. al S del yacimiento de O'Donnell, en la «Unidad arcósica inferior» o arcosas finas, en un banco arcilloso bajo un potente nivel de arcosas. Sus coordenadas son 3° 35' 00" y 40° 25' 50", y su altitud alrededor de 650 m.

4. *Cerro de Almodóvar*.—Situado a unos 6 Km. al S de la primera localidad, en el flanco N del conocido cerro en la zona de Vallecas. Corresponde a un nivel arcilloso verde, con granos de arcosa dispersos, situado inmediatamente por encima de un potente banco de sepiolita. Sus coordenadas son 3° 36' 01" O y 40° 23' 10" N, y la altitud del nivel fosilífero de unos 674 m., a unos 50 m. por debajo de la máxima cota del Cerro.

5. *San Isidro*.—Es el único yacimiento del área de Madrid hallado hasta ahora en la orilla derecha del Manzanares; se encuentra en la base del Cerro de S. Isidro, en el talud frente al lado N de este famoso cerro. Corresponde a un nivel de limos ocre intercalados en una secuencia de arcillas verdes y carbonatos edáficos incluida en las facies denominadas «peñuela». Sus coordenadas son 40° 24' 15" N y 30° 44' 00" O y su altitud de 610 m.

6. *Sondeo S. G. O. P.*—Una pequeña muestra procedente del testigo del sondeo realizado en la sede del Servicio Geológico de Obras Públicas, extraída a unos 200 m. de profundidad, proporcionó una mandíbula casi completa de *Lagopsis*

peñai. Procedía de una facies arcillosa, negruzca y micácea cuyo levigado no proporcionó más restos.

7. *Arroyo del Olivar*.—Este yacimiento de Puente de Vallecas, descubierto en un túnel construido para el PSIM, se encuentra a unos 5 m. bajo el nivel de la calle del mismo nombre. Sus coordenadas son 3° 39' 00" O y 40° 23' 10" N y su altitud de unos 665 m. Lo constituye una capa de arcillas verdes con cantos arcósicos dispersos situado entre niveles arcósicos pertenecientes a la unidad de las arcosas finas. Por su situación se puede relacionar con el yacimiento de grandes mamíferos de Puente de Vallecas descubierto por HERNÁNDEZ-PACHECO en 1926.

La fauna de estos yacimientos presenta una gran semejanza y nos referiremos a ellas como las *faunas de Madrid*. A continuación describimos el material asignado a cada especie para el conjunto de los yacimientos (ver distribución por yacimientos en el cuadro 1). La nomenclatura utilizada puede consultarse en SESÉ (1981). No se incluyen medidas detalladas dado el carácter preliminar de este informe; el estudio sistemático completo constituirá el tema de tesis doctoral de uno de los firmantes (E. H.).

Las faunas

Las microfaunas fósiles del área de Madrid presentan peculiaridades notables en relación a las de otras cuencas continentales de la misma época. En general, dominan los reptiles sobre los mamíferos. Los huesos se presentan desarticulados, dispersos, alterados en grados diversos, de coloración generalmente blanca. La diversidad de los Micromamíferos es baja, y dominan unas pocas especies, todas ellas propias de terrenos abiertos y de régimen xerotrófico: *Lagopsis*, *Armantomys*, *Heteroxerus*, *Megacricetodon*, por este orden. Hay pocos anfibios y no se han hallado peces.

— Orden Lagomorpha

Lagopsis peñai ROYO, 1929 (lám. 1, figs. 1 a 6).

Es la especie más frecuente y más abundante del Mioceno de Madrid. Ha aparecido en todas las localidades muestreadas, y sus restos comprenden mandíbulas completas, maxilares, dientes aislados y huesos postcraneales, principal-

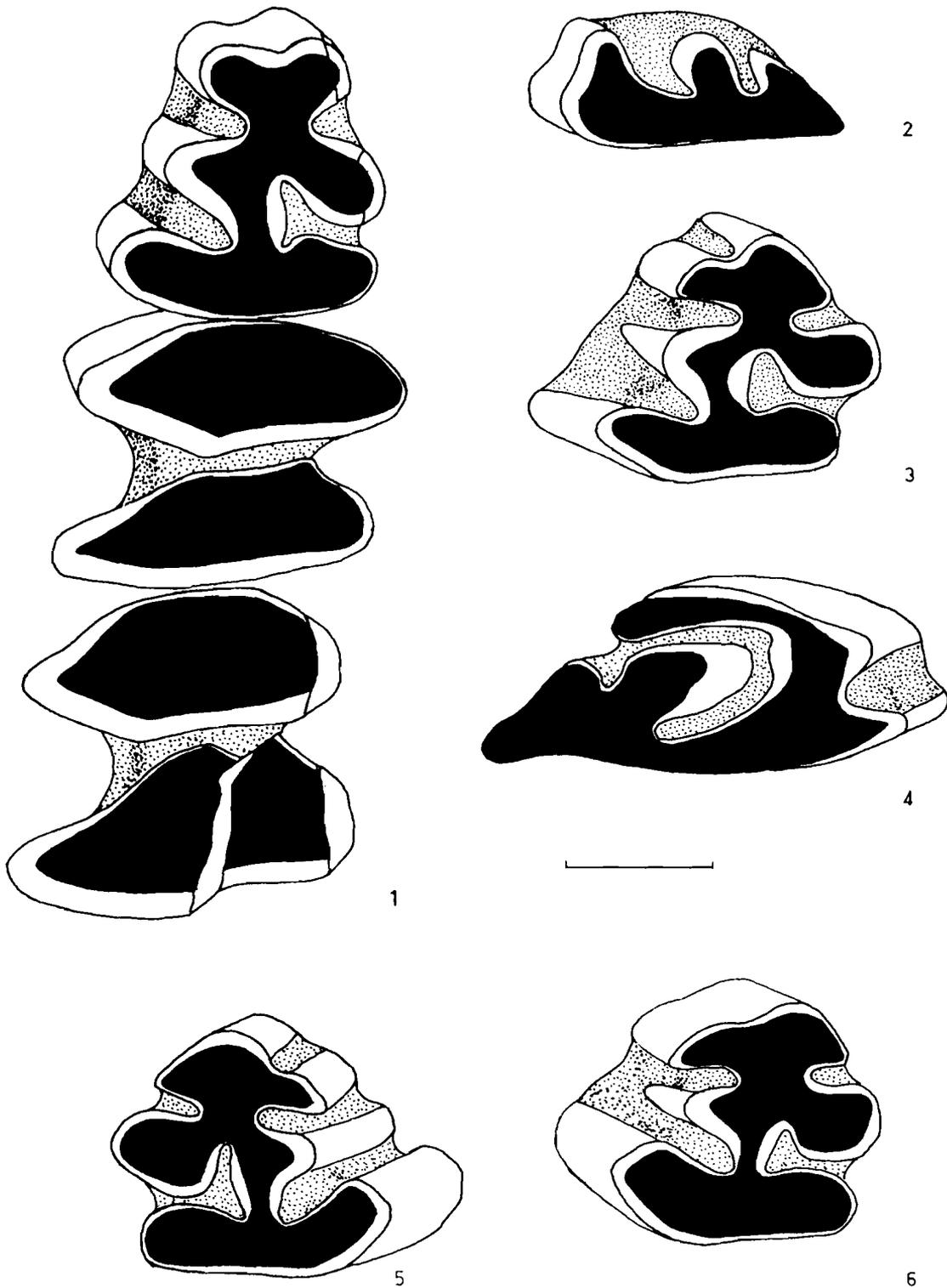


Lámina 1.—*Lagopsis peñai* de Madrid. 1: Mandíbula con P_3 - P_4 M_1 izq. del sondeo SGOP. 2: P^2 superior izq. de O'Donnell. 3: P_3 inferior izq. de O'Donnell. 4: P^3 superior dcho. de O'Donnell. 5: P_3 inferior dcho. de Ciudad Pegaso. 6: P_3 inferior izq. de Ciudad Pegaso.

CUADRO 1

Distribución de especies de Micromamíferos por yacimientos del área de Madrid hallados en el marco del proyecto «Geología de Madrid».

Kg sedimento tamizado	<u>Heteroxerus</u>	<u>Megacricetodon</u>	<u>Fahibuschia (2 sp)</u>	<u>Pseudodyromys robustus</u>	<u>Microdyromys</u>	<u>Arbantomyis</u>	<u>Lagopsis</u>	<u>Galerix</u>	cf. <u>Crocidurinae</u>	<u>Caenotherium</u>	Localidades	Altitud
150	■	■					■		■		Almodovar	674
60	■	■	■	■		■	■	■			A. del Olivar	665
30	■	■				■	■	■			Trapero	650
60		■	■			■	■	■		■	C. Pegaso	640
370	■	■	■	■		■	■	■	■		O'Donnell	620
240		■				■	■	■	■		S. Isidro	610
60	■	■		■		■	■			■	Moratines (ALBERDI y col'81)	600
0.2							■				S.G.O.P.	411

mente huesos del tarso, metápodos, húmeros, etc. En total han sido hallados unos 150 restos, incluido el único hallazgo del sondeo SGOP.

El género *Lagopsis* aparece, en Francia y España exclusivamente, en el Ageniense Superior, en los yacimientos de Laugnac, Bouzigues, Loranca, Navarrete, etc. (DÍAZ y LÓPEZ, 1979). La especie *Lagopsis peñai* aparece en el Aragoniense Inferior y Medio (yacimientos de Moratilla, Villafeliche, Buñol, Alcalá de Henares) y se distingue de los más primitivos *Lagopsis* por su mayor talla, por el mayor desarrollo del hipoflexo en los dientes yugales superiores, y sobre todo por la evolución del anterocónido del tercer premolar inferior (P₃), que pasa de ser pequeño y redondeado a ser grande, aplastado y fuertemente entallado por un surco. La especie *L. peñai* es mucho más abundante en España que en Francia, donde suele coexistir con el género *Prolagus*. En la cuenca del Tajo se presenta como el único lagomorfo del Mioceno Inferior y Medio. En el Aragoniense Superior *L. peñai* es sustituido por *L. cf. verus*, de mayor talla y con anterocónido bilobulado.

La atribución de una población fósil de *Lagopsis* a una especie determinada no ofrece dificultad, pero sí es más difícil su atribución en el caso de un individuo aislado, como el resto procedente

del sondeo SGOP. Esto es debido a la variabilidad intraespecífica, que produce un pequeño solapamiento en los caracteres de dos especies. La adquisición de los caracteres utilizados en la diagnosis es un fenómeno evolutivo en gran parte estadístico, y cuando se tiene una secuencia continua de faunas sucesivas, como en la cuenca de Calamocha, se puede observar el aumento de la frecuencia de morfotipos C en el P₃ de las poblaciones primitivas de *Lagopsis* (ver cuadro 2).

Por razones probabilísticas, un individuo muestreado al azar en una población fósil tiene más probabilidades de pertenecer a los morfotipos A y B en el caso de *Lagopsis* primitivos (85-100 por 100), y al tipo C en el caso de *L. peñai* (60-100 por 100). El animal hallado en el sondeo es de talla grande y morfotipo C, por tanto es, más probablemente, un *L. peñai*. Además es patente la gran hipsodoncia que presenta esta mandíbula, mucho mayor que la de *Lagopsis* primitivo aunque este carácter no ha sido nunca cuantificado por la dificultad de medirlo en dientes aislados.

En conclusión, todas las poblaciones de *Lagopsis* de Madrid pueden ser atribuidas a *Lagopsis peñai* ROYO. La aparición de este taxón en España es, con referencia a la biozonación regional, desde la parte media de la zona A hasta el techo de la zona E (ver DAAMS y FREUDENTHAL, 1981).

CUADRO 2

Distribución en porcentaje de los 3 morfotipos de P₃ en las distintas poblaciones de *Lagopsis* de España y Francia, del Mioceno Inferior y Medio. (Modificado de LOPEZ-MARTINEZ, 1984.)

Biozona DAAMS y V. MEULEN 1983	Localidad	Nº P ₃	 A	 B	 C
% morfotipos					
C	O'DONNELL	31			100
	BUÑOL	27			100
	S.G.O.P.	1			100
B	VILLAFELICHE 2	12			100
A	ESTREPOUY	12		16	84
	BAÑON 2	5		40	60
Z	MORATELLA	39		39	61
	VALHONDO 1	25	39	55	6
	LORANCA	48	22	68	10
	RAMBLAR 7	83	41	53	6
	RAMBLAR 4	23	33	52	15
	RAMBLAR 3	57	60	33	7
	RAMBLAR 1	11	63	37	
NAVARRETE	6	100			

En Francia se extiende desde la parte media de la unidad MN 3 de MEIN (1975) hasta la unidad MN 5. No existe todavía un acuerdo sobre la correlación entre estas dos escalas.

La significación paleoecológica de este animal comienza a ser actualmente interpretada. *Lagopsis* es un género semejante a las actuales «pikas», familia relacionada con los conejos y liebres. Poseen una dentición especializada para la vegetación dura, por eso se desarrollan durante el Mioceno en el momento de la evolución de las gramíneas.

La gran abundancia de *Lagopsis* en España, sobre todo en la cuenca del Tajo y en la Depresión Intermedia, contrasta con su mayor escasez al N del Ebro (cuenca del Vallés-Penedés) y en Francia, estando totalmente ausente de Europa Central (LÓPEZ, 1977). Este hecho ha sido interpretado por MEIN (1984) como un gradiente latitudinal ligado a la temperatura. *Lagopsis* sería un género termófilo, mientras su contemporáneo *Prolagus*, muy abundante en Alemania y N de Francia, sería menos tolerante a las altas temperaturas. No obstante, la abundancia de *Lagopsis* coincide a veces con la de otros taxones supuestamente ter-

móforos, como *Peridyromys* (DAAMS y V. DER MEULEN, 1984; LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1984).

Lagopsis disminuye en el Aragoniense Superior hasta desaparecer al inicio del Vallesiense.

— Orden Rodentia

Género *Heteroxerus* STEHLIN y SCHAUB, 1951 (lám. 2, figs. 1-2).

Especie *H. cf. grivensis* (MAJOR, 1893).

Este género de ardilla terrestre (tribu xerini), habitante de espacios abiertos al contrario que las ardillas arborícolas (tribu sciurini), es uno de los roedores más frecuentes de las microfaunas de Madrid. Aparece en los yacimientos de O'Donnell, Trapero y Almodóvar, con unos 50 restos entre incisivos y molares aislados. ALBERDI y col. (1981) lo citan asimismo en el yacimiento de Moratines.

El género *Heteroxerus* aparece en Europa desde el Oligoceno Superior hasta el Mioceno Superior, rara vez coexisten dos especies. Las diferencias específicas dentro de este género se refieren fundamentalmente a la talla, y aunque se han citado algunos caracteres evolutivos (desarrollo de anterolóbido y protosénido, reducción de mesocónido, evolución de metacónulo en M³) éstos no sirven para separar especies, presentándose siempre muy variables y disociados entre sí.

La talla de los *Heteroxerus* de Madrid coinciden en general con *H. grivensis* del Aragoniense Superior, pero en el Aragoniense Medio (zona E de DAAMS y FREUDENTHAL, 1981) coexiste esta especie con otra de menor talla, probablemente *H. rubricati*. A esta pequeña especie se ha atribuido la población de Moratines (ALBERDI y col., 1981), pero sólo los dientes superiores presentan pequeño tamaño, siendo los inferiores de tamaño mayor.

En este estado de la cuestión las poblaciones de Madrid pueden ser referidas provisionalmente como *H. cf. grivensis*, y es posible sospechar la presencia de otra especie de menor tamaño. Todavía no puede utilizarse esta ardilla en las divisiones bioestratigráficas hasta que no se clarifique su sistemática intragenérica. La revisión de las ardillas fósiles de España, emprendida por G. CUENCA en su Tesis Doctoral (Univ. de Zaragoza), es una labor indispensable para la interpretación de este material.

LAMINA 2

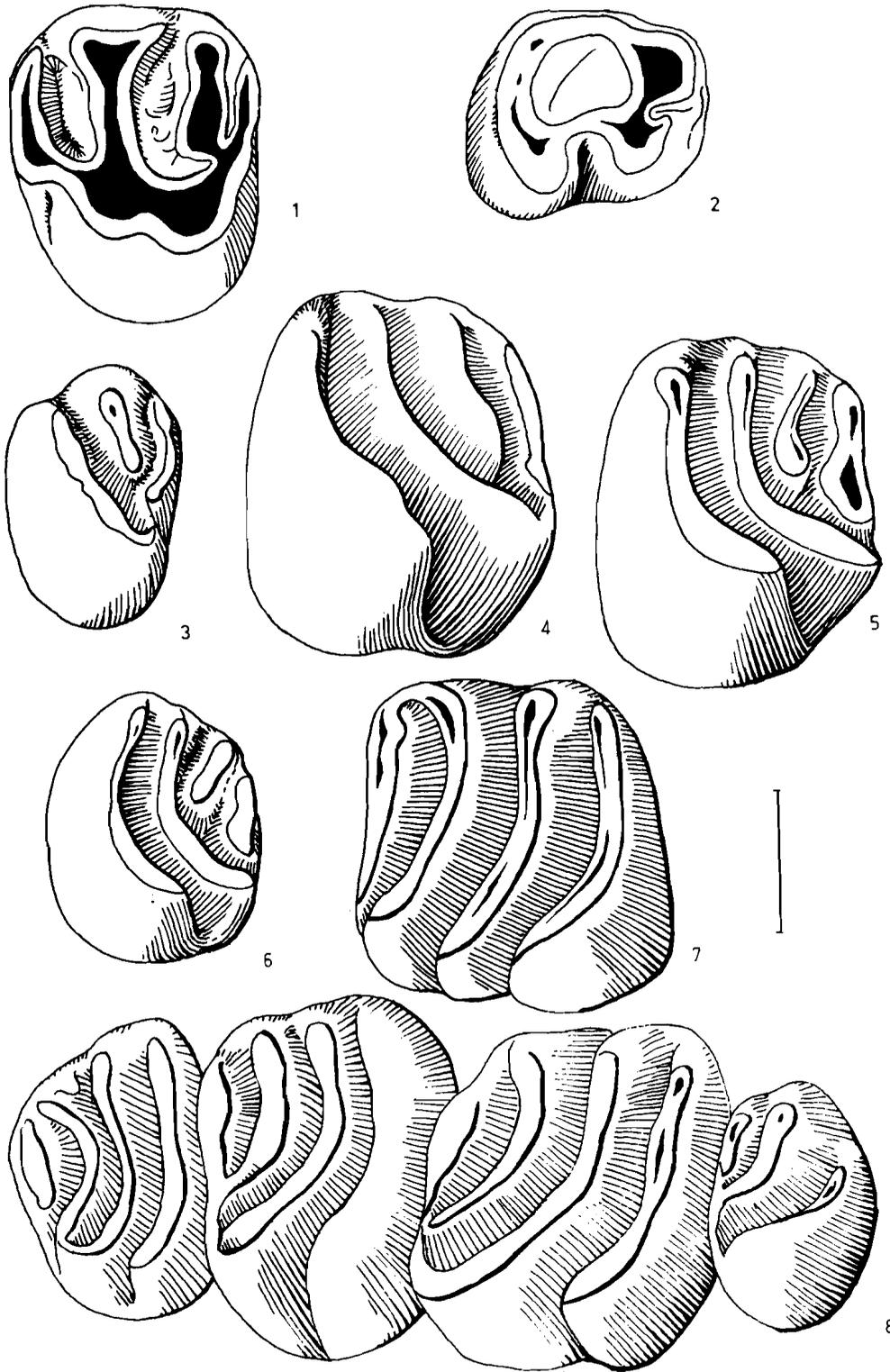


Lámina 2.—*Heteroxerus* cf. *grivensis* de O'Donnell. 1: M¹. sup. izq. 2: P₄ inferior dcho. *Arvantomys giganteus* de Madrid. 3: P⁴ sup. izq. 4: M¹ sup. izq. 5: M² sup. izq. 6: M³ sup. izq. 7: M₂ inferior izq., todos ellos de O'Donnell. 8: Maxilar completo con P⁴-M³ sup. dcho. de Arroyo del Olivar.

El género *Heteroxerus* puede ser, sin embargo, utilizado como marcador paleoambiental. El habitat fundamentalmente estepario de la tribu a la que pertenece (independientemente de la temperatura) puede ser atribuido a esta ardilla fósil. Su presencia y su gran abundancia en las faunas del Mioceno de Madrid hablan en favor de un ambiente árido con escasa cobertura vegetal.

Género *Armantomys* DE BRUIJN, 1967 (lám. 2, figs. 3 a 8).

Especie *A. giganteus* DE BRUIJN, 1967.

Este lirón de gran talla, taxón fósil endémico de la Península Ibérica, es el roedor más abundante de los yacimientos madrileños. Sus características peculiares de la dentición son inconfundibles: crestas muy elevadas e inclinadas; ausencia de centrolofos y de crestas accesorias; corona dentaria muy hipsodonta (de gran altura). Esta configuración es propia de un mamífero hervívoro muy especializado en vegetación dura, y V. MEULEN y DE BRUIJN (1982) le atribuyen consecuentemente un habitat estepario. Aparece en España en el Mioceno Inferior, y se extingue al final del Mioceno Medio, coincidiendo con la crisis del Vallesiense que supone un enfriamiento general en el Mediterráneo.

En Madrid, *Armantomys* ha sido registrado en los yacimientos de S. Isidro, O'Donnell y C. Pegaso, y se cita asimismo en Moratines (ALBERDI y col., 1981). Unos 75 restos son atribuidos a este lirón en la colección procedente del muestreo realizado para este proyecto.

El estudio sistemático de *Armantomys* está aún sin realizar, y ha sido emprendido por dos de nosotros (N. L. y C. S.) en colaboración con R. DAAMS. Desde el Mioceno Inferior se puede constatar la existencia simultánea de dos especies, una de gran tamaño y otra muy pequeña. Hasta ahora los autores han reconocido solamente la más grande, y ha recibido distintos nombres en yacimientos sucesivos (*A. aragonensis*-*A. giganteus*-*A. tricristatus*) en los que se aprecia un progresivo aumento de la hipsodoncia y de la talla, junto con modificaciones en el número y conexiones de las crestas.

Todas las poblaciones de Madrid son homogéneas y pueden ser referidas a *A. giganteus* (originalmente era una subespecie de *A. aragonensis*).

La talla es mayor que la de *A. aragonensis*; el anterolofos desaparece en P⁴, el posterolofos se reduce mucho en M² y M³, y las coronas dentarias son mucho más rectangulares en *A. giganteus* (más anchas que largas) que en *A. aragonensis*, que tienden a ser más cuadradas. La reducción de M₃ y de su posterolofos es un carácter poco útil en la distinción de estas especies por su fuerte variabilidad.

La distribución de estas especies en las secuencias biostratigráficas debe ser revisada junto con los caracteres sistemáticos, pero se puede resumir que *A. aragonensis* es propio del Aragoniense Inferior-base del A. Medio (zonas A-D) y *A. giganteus* se registra durante el Aragoniense Medio (zonas D y E), coexistiendo ambos según DE BRUIJN (1967), en Valdemoros 1A (zona D). En el Aragoniense Superior, *Armantomys* es muy raro en la cuenca de Calatayud-Daroca (DAAMS y FREUDENTHAL, 1981), pero se registra *Armantomys tricristatus* LÓPEZ en la cuenca de Almazán (LÓPEZ y col., 1977).

La importancia de este taxón en las faunas de Madrid es tanta que a menudo es el primer mamífero que se encuentra, y su abundancia no disminuye en el Aragoniense Superior (faunas de Paracuellos, ALBERDI y col., 1983). Su atribución a un habitat de estepa cálida puede ser confirmado en base a su asociación con *Lagopsis* y *Heteroxerus*, en faunas de escasa diversidad.

Género *Pseudodryomys* DE BRUIJN, 1967 (lám. 3, figs. 1 a 3).

Especie *P. robustus* DE BRUIJN, 1967.

Este lirón de tamaño mediano, de morfología muy simplificada y de corona dentaria relativamente alta, es mucho menos abundante, y sólo ha sido registrado en O'Donnell, donde se han hallado cinco dientes.

Las características de su morfología dentaria (ausencia de centrolofos, protocono muy retrasado) le aproximan al grupo de especies *P. robustus-simplicidens*; la talla es propia de *P. robustus*, pero la distinción de especies dentro de este grupo aún no está convenientemente establecida.

En Moratines, ALBERDI y col. (1981) describen un maxilar con serie dentaria completa de este

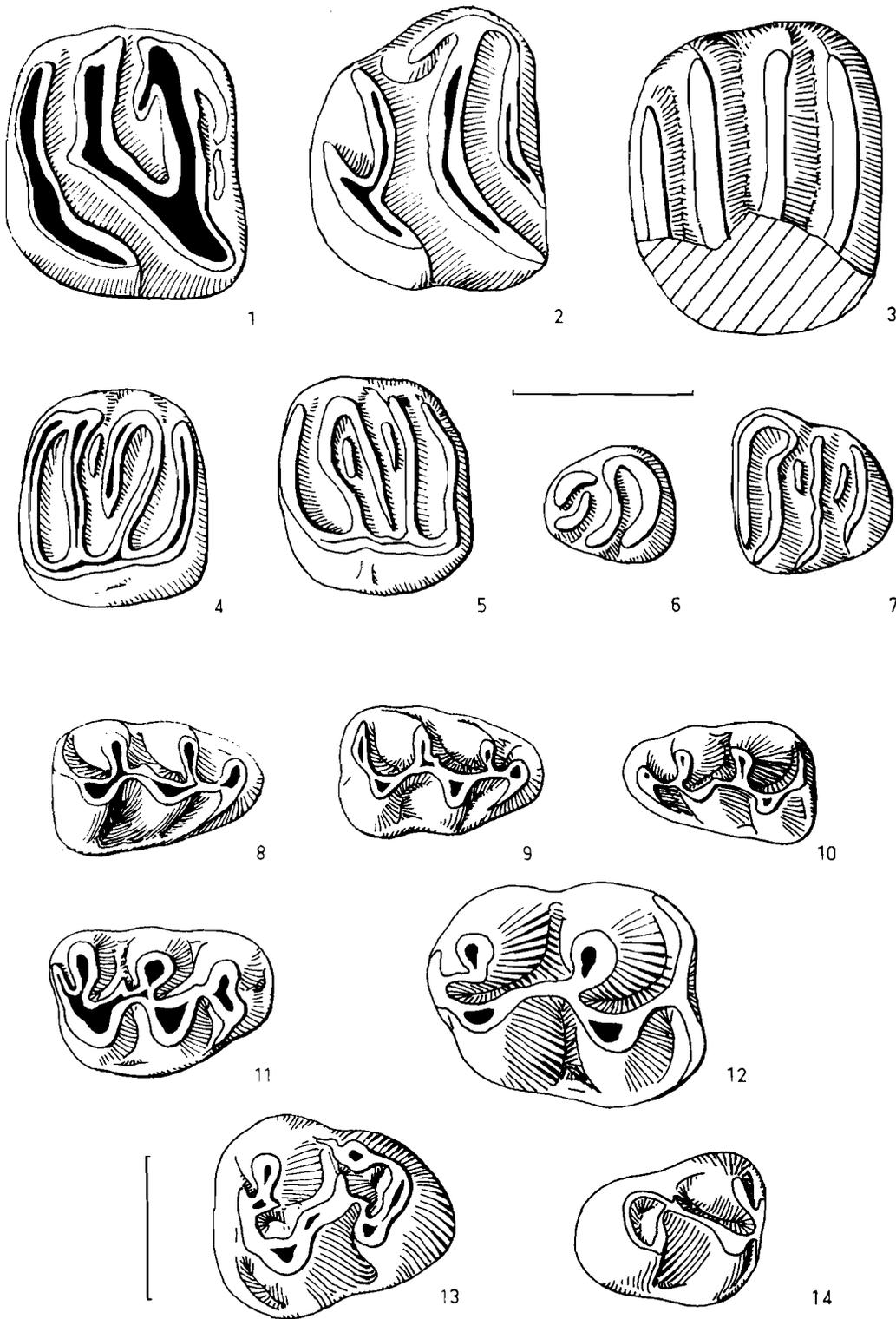


Lámina 3.—*Pseudodryomys robustus* de Madrid. 1: M^1 sup. izq. de O'Donnell. 2: M_3 inferior dcho. de Arroyo del Olivar. 3: M^2 sup. dcho. de O'Donnell con protocono fragmentado. *Microdyromys koenigswaldi* de O'Donnell. 4: $M^{1,2}$ sup. dcho. 5: $M^{1,2}$ sup. izq. 6: P_4 inferior izq. 7: M_3 inferior izq. *Megacricetodon collongensis* de Madrid. 8: M_1 inferior dcho. de Arroyo del Olivar. 9: M_1 inferior dcho. de S. Isidro. 10: M_1 inferior izq. de San Isidro. 11: M^1 superior dcho. de O'Donnell. *Fahlbuschia* sp. de Madrid. 12: M^2 sup. dcho. de Arroyo del Olivar. 13: M_3 inferior izquierda de O'Donnell. *Fahlbuschia* cf. *koenigswaldi* de O'Donnell. 14: M_3 inferior dcho.

mismo lirón, atribuyéndolo a *P. robustus*. El interés que tiene este hallazgo es que en la secuencia del Aragoniense estratotípico de Calatayud-Daroca (DAAMS y FREUDENTHAL, 1981), *Pseudodryomys* no existe en la zona E, extinguiéndose en el techo de la zona D. Aunque los criterios de extinción no son fiables en biostratigrafía, y este fenómeno está sujeto a una fuerte componente regional, la semejanza entre las faunas aragonesas y madrileñas es muy alta, y las diferencias que puedan observarse son muy significativas. En el caso de *Pseudodryomys robustus-simplicidens*, que son lirones endémicos de la Península Ibérica, y que nunca han podido ser interpretados desde el punto de vista paleoecológico, su comportamiento en ambas cuencas cobra una especial relevancia.

Género *Microdyromys* (lám. 3, figs. 4 a 7).

Especie *M. koenigswaldi* DE BRUIJN, 1967.

Se trata de un lirón muy pequeño, del tamaño de un ratón doméstico, que aparece en Europa en el Oligoceno Superior y se extingue al final del Aragoniense, quedando como una reliquia en el Vallesiense Superior de la cuenca del Duero (ALVAREZ, 1983). Tiene coronas dentarias bajas, complejas, con numerosas crestas accesorias y endolofos. Los dientes inferiores se asemejan a los de *Peridyromys*, pero los dientes superiores son inconfundibles. Sólo se ha hallado en el yacimiento de O'Donnell (10 restos).

Se distinguen cinco especies de *Microdyromys* en base a la talla y al número de crestas accesorias. DAAMS (1981) ha revisado el género y propuesto una sucesión de especies en la que coexisten tres especies (*M. monspeliensis*, *M. koenigswaldi* y *M. complicatus*) asociadas dos a dos en las tres combinaciones posibles, y procedentes de distintos ancestros. Según este esquema, *M. koenigswaldi* de talla grande y complicación dentaria intermedia, sería el más semejante a la población de Madrid. Esta especie se extiende en la cuenca de Daroca desde la base de la zona D hasta el final del Aragoniense.

La asociación de *Peridyromys* y *Microdyromys* muestra una sustitución del primer taxón por el segundo, que es progresiva si se contempla su abundancia relativa (DAAMS y V. MEULEN, 1984). Este reemplazamiento ha sido interpretado como una señal asociada a un aumento de temperatura.

Microdyromys es muy abundante en yacimientos especiales, como Sansan y Anwil (Aragoniense Superior del S de Francia y Suiza respectivamente) que constituyen enclaves microclimáticos de fauna tropical con numerosos primates; por esta razón, este taxón se considera un marcador termófilo que desaparece en el Vallesiense (con la crisis climática que inicia un ciclo de clima templado) salvo en enclaves especiales como la cuenca del Duero.

Género *Megacricetodon* FAHLBUSCH, 1964 (lámina 3, figs. 8 a 11).

Especie *M. collongensis*.

Es uno de los hamsters más frecuentes en el Mioceno de Europa occidental. El género se extiende desde el Aragoniense Medio hasta el Vallesiense Inferior. Desde el Aragoniense Superior coexisten dos especies de distinta talla en la mayoría de las localidades, mientras en el Aragoniense Medio sólo se encuentra una especie. Este es el caso de estas poblaciones de Madrid, que muestran una gran homogeneidad y se pueden atribuir todas a una sola especie.

Megacricetodon está representado por más de 50 restos procedentes de las localidades de O'Donnell, S. Isidro, C. Pegaso, Trapero y Almodóvar. Ha sido citado asimismo en Moratines (ALBERDI y col., 1981), y sus características concuerdan en todas las poblaciones: anterocónido simple, un único anterolofico labial, mesolofido muy reducido o ausente, anterocono dividido, mesolofos medio, que se detiene contra el flanco del metacono, uniones transversas o retroversas, posterolofos de tamaño medio. La talla de M_1 oscila entre 1,29 y 1,47 mm. de longitud.

Se han descrito más de 12 especies de *Megacricetodon* en Alemania, Francia y España y definido tendencias evolutivas dentro del grupo, que han sido utilizadas en las divisiones biocronológicas: aumento de la talla, división del anterocónido, reducción de mesolofos-mesolofidos, retroversión de las uniones entre cúspides en los molares superiores, reducción del posterolofos. Varios estudios sistemáticos sobre este género en España han sido emprendidos por FREUDENTHAL (1963), SESÉ (1977), AGUILAR (1980) y actualmente en curso por DAAMS. Las poblaciones de Calatayud-Daroca, Buñol (Valencia) y Portugal parecen ordenarse conforme a las tendencias evolutivas citadas, en

una secuencia de especies denominadas: *M. primitivus* (de Chelas 1 y Buñol, zona C) — *M. collongensis* (Valdemoros 3 B hasta Las Planas, zonas D y E) — *M. minor* + *M. crusafonti* (Manchones, zona G) y *M. minor/debruijni* + *M. ibericus* (Nombrevilla, zona H). Las poblaciones de Madrid pueden ser perfectamente incluidas en la especie de *M. collongensis* coincidiendo con las tallas de las poblaciones de la zona D (Valdemoros) que son más pequeñas que las de la zona E (Las Planas) (ver gráfico 3).

mente en base a las especies de *Megacricetodon*, con lo cual la filogenia era un círculo vicioso. Es de suponer que pueda proponerse un modelo estable cuando estén estudiadas las poblaciones de *Megacricetodon* de Calatayud-Daroca, que se encuentran en superposición estratigráfica.

AGUILAR (1981) ha propuesto una filogenia en la cual las poblaciones de *M. collongensis* francesas serían diacrónicas y más antiguas que las poblaciones semejantes de España. Nosotros retenemos sin embargo la hipótesis más parsimoniosa, en tanto no se conozcan las secuencias biostratigráficas que obliguen a pensar en tal diacronía.

Megacricetodon es más abundante todavía en el Aragoniense Superior, donde llega a constituir el 85 por 100 de la fauna de Roedores. Esta enorme superpoblación ha conducido a atribuir a este hamster un modo de vida gregario, a modo de plaga temporal como los actuales Microtinos. Se le supone un habitat de terreno abierto, de tipo sabana o «estepa» cálida (WEERD & DAAMS, 1976).

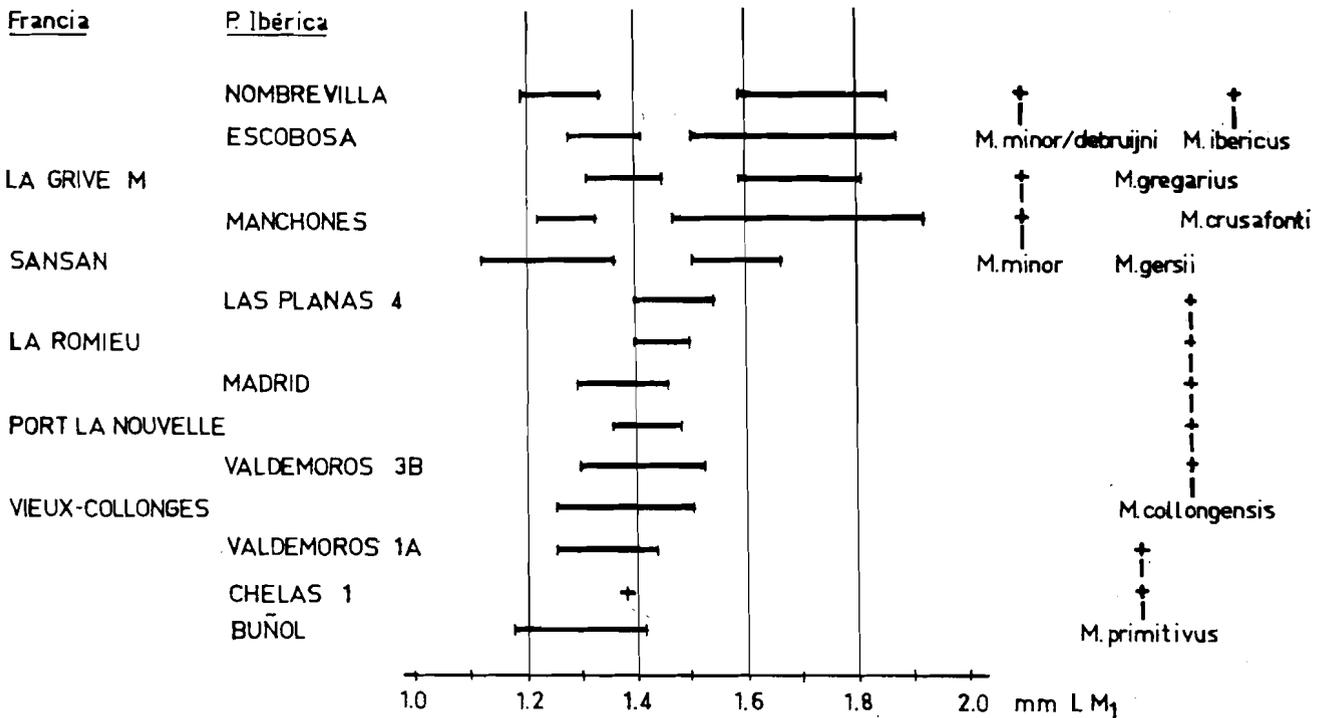


Figura 2.—Diagrama de la variación de tamaño del género *Megacricetodon* en distintas localidades del Aragoniense Medio y Superior de Francia, España y Portugal. Datos de FREUDENTHAL (1963), AGUILAR (1981) y propios.

Género *Fahlbuschia* MEIN & FREUDENTHAL, 1971.

Especies *F. koenigswaldi* y *F. sp.* (lám. 3, figs. 12 a 14).

Este hamster es típico del Aragoniense ibérico, y se asemeja al género *Democricetodon* con tallas siempre más grandes. Se atribuyen a este género unos 15 restos procedentes de las localidades de O'Donnell y C. Pegaso.

Las poblaciones de ambas localidades son heterogéneas, y se separan fácilmente en dos grupos de talla diferente. Es la primera vez que se reconocen dos especies de este género coexistiendo en la misma localidad. Hasta ahora sólo se había nombrado una especie en cada yacimiento, desde el Aragoniense Medio (*F. koenigswaldi*) hasta el Aragoniense Superior (*F. darocensis*).

La pequeña especie de Madrid muestra protolólculo doble en M^2 y M_1 de contorno rechoncho, con longitudes de M_1 de alrededor de 1,80 mm. Es mayor que *F. koenigswaldi* pero sus características morfológicas se asemejan a esta especie. La especie grande tiene protolólculo simple en M^2 y M_1 muy alargado, semejante a *Megacricetodon* pero con fuerte anterolólculo lingual. La denominamos *Fahlbuschia sp.* y sus M_1 miden alrededor de 2,15 mm.

El estudio sistemático detallado del género *Fahlbuschia* en la secuencia faunística de Calatáyud-Daroca está actualmente en curso por M. FREUDENTHAL. Este autor nos ha confirmado la existencia de dos especies simultáneas en algunas localidades de Aragón, y ambas se pueden relacionar perfectamente con las de Madrid. Dado que es en la cuenca de Daroca donde existen las mejores condiciones para el estudio de este grupo, dejamos esta nueva especie en nomenclatura abierta hasta que sea nombrada en Aragón.

— Orden Insectívora

Galerix exilis (de BLAINVILLE, 1890).

Durante el Mioceno hay en la Península Ibérica dos especies de este insectívoro: *Galerix exilis* y *Galerix socialis*. La primera especie es muy común desde el Aragoniense Inferior hasta el Aragoniense Superior y a partir del Vallesiense es reemplazada por *G. socialis* en el Vallés-Penedés (GIBERT, 1975). La diferenciación de estas dos especies es sutil: la serie dentaria inferior de *G. socialis* es cre-

ciente de P_1 a P_4 , sin embargo en *G. exilis* P_3 es más pequeño que P_2 ; otro carácter discriminante de ambas especies es el P^3 en el que en *G. socialis* hay dos cúspides en la parte lingual mientras que en *G. exilis* sólo hay una (SESÉ, 1980). El P^3 hallado en O'Donnell permite comprobar que la especie madrileña es *G. exilis*, restringida al Aragoniense. Este insectívoro aparece también en los yacimientos de Ciudad Pegaso, San Isidro y Arroyo del Olivar.

Cf. *Crocidurinae* gen. sp. indet. (fig. 3b).

Los caracteres invocados por REPENNING (1967) para la diferenciación de las diversas subfamilias de los Sorícidos: Crocidurinae, Soricinae, Heterosoricinae, Allosoricinae y Limnoecinae se refieren fundamentalmente a caracteres de la mandíbula (la forma del cóndilo mandibular) y la dentición (estructura de la parte posterior del P_4) que complementadas con otros caracteres morfológicos de la dentición permiten la separación taxonómica de subfamilias y géneros. El material de que disponemos en las poblaciones de Almodóvar, Trape-ro, San Isidro y O'Donnell es muy fragmentario. Sólo disponemos de algunos dientes aislados y un fragmento mandibular, pero faltan piezas tan claves como el cóndilo mandibular, P_4 inferior o series dentarias completas, lo que dificulta la atribución de este material a una u otra subfamilia.

Un carácter frecuentemente invocado para la distinción de algunas subfamilias de Sorícidos es la ausencia de pigmentación en los dientes de Crocidurinae y Allosoricinae y presencia de pigmentación en algunos representantes de Limnoecinae y la pigmentación característica en Soricinae. Sin embargo, REPENNING (1967) señala que en algunos géneros de Soricinae la pigmentación es débil y en otras ausente. Los dientes de nuestras reducidas poblaciones no presentan señales de pigmentación. Otro carácter señalado para la separación de las diversas subfamilias es la reducción del talónido en M_3 inferior a prácticamente una sola cúspide en Crocidurinae. REPENNING (1967) señala que aunque este carácter es prevalente en esta subfamilia, también se encuentra en algunos Soricinae y Limnoecinae, aunque no en Heterosoricinae. En el M_3 inferior de San Isidro el talónido está muy reducido con una sola cúspide presente (hipocónido). En ausencia de otros caracteres morfológicos más definitivos, creemos que el escaso material de Sorícidos de nuestras

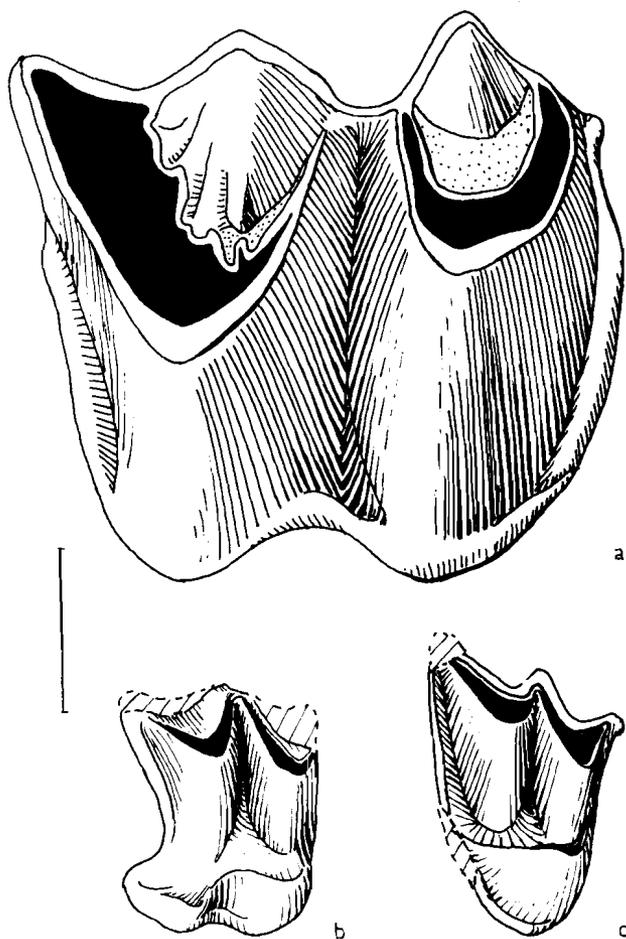


Figura 3.—a) M_1 inferior de *Caenotherium* sp. de O'Donnell. b) M_2 superior de cf. *Crocidurinae* gen. sp. indet. de S. Isidro. c) M_1 superior de Mamífero indet. de S. Isidro.

poblaciones podría asimilarse con reservas a la subfamilia *Crocidurinae* por dos caracteres: ausencia de pigmentación y reducción del talónido en M_3 , que aunque no son concluyentes, al menos este último carácter parece ser más propio de los *Crocidurinae* que de las demás subfamilias.

Mamífero indet.

Un único diente hallado en S. Isidro no se puede identificar fácilmente con ningún Micromamífero. Se trata de un M_1 superior derecho casi completo al que le falta un pequeño fragmento del metastilo y del cíngulo posterior (fig. 3c). Por la simetría de la muralla y el aspecto general del

diente se asemeja a los Quirópteros, pero se diferencia de los murciélagos comunes en la falta de saliente parastilar, y en la ausencia de cíngulo anterior, terminando la preprotocrista en el flanco del paracono. Estos dos caracteres lo diferencian del orden *Chiroptera* (SEVILLA, com. pers.) y lo asemejan a los *Insectívoros*. No obstante, no es posible incluirlo entre los *Insectívoros* por el cíngulo labial que rodea al protocono, ausente en los *Tálpidos* y *Erinaceidos*, y la falta de talón característico de los *Soricidos*.

Bioestratigrafía

Los yacimientos de Micromamíferos del área de Madrid se encuentran en la Unidad Intermedia del Terciario continental, salvo el resto hallado en el sondeo SGOP que pertenece a la Unidad Inferior (ALBERDI y col., 1983). Las unidades cartográficas han sido correlacionadas con criterios sedimentológicos y estratigráficos, dado que las faunas han sido homogéneas y no permiten distinciones biocronológicas.

En la figura 4 se resume un esquema de correlación litostratigráfica en una columna sintética y la posición correspondiente de las localidades fosilíferas. La secuencia faunística puede ser completada con los yacimientos de Paracuellos, situados en las arcosas gruesas a techo de la Unidad Intermedia, que no serán estudiados aquí por encontrarse fuera del área de Madrid.

La sucesión de Micromamíferos presenta muy pocas variaciones verticales, y todos los yacimientos constituyen una única unidad bioestratigráfica.

El yacimiento de Moratines (ALBERDI y col., 1981) presenta algunas diferencias con los demás, en lo que respecta al tamaño de *Heteroxerus* y *Armantomys*, que podrían representar dos especies cada género. El caso de *Heteroxerus* podría tener importancia en la correlación con la secuencia de la Cuenca de Calatayud (DE BRUIJN, 1967), pero su significado es aún poco claro, dada la escasez de fauna en Moratines y la falta de una revisión sistemática de las ardillas (Tesis Doctoral de CUENCA en curso).

Los yacimientos de las facies «peñuela» presentan una diferencia con los de las arcosas finas, la presencia de *Caenotherium*, pequeño *Artiodáctilo* del tamaño de una liebre, que es particular-

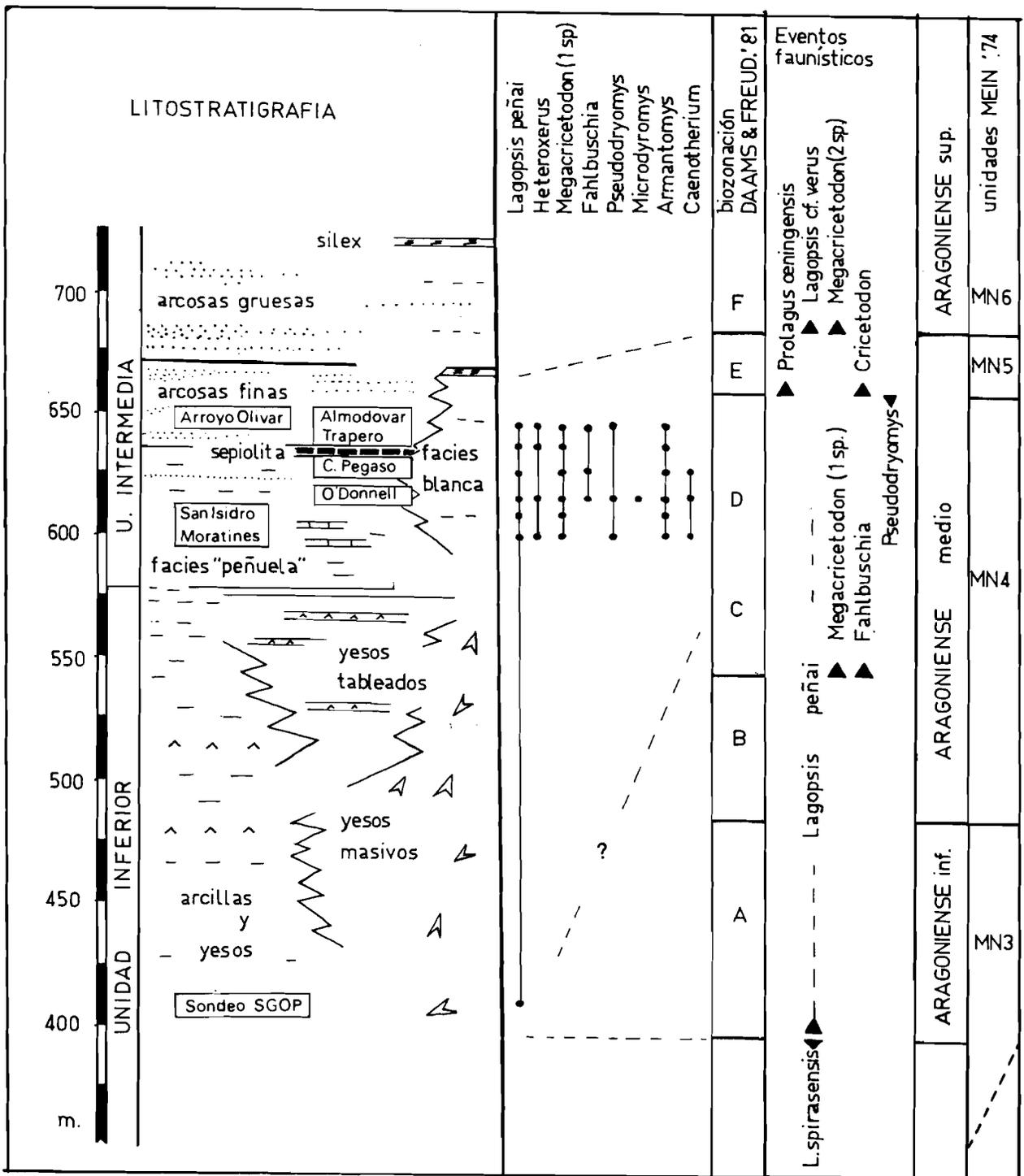


Figura 4.—Bioestratigrafía de los yacimientos de Micromamíferos del área de Madrid. Correlación con la escala bioestratigráfica de la Cuenca de Catalayud-Daroca, y con la escala biocronológica del Terciario continental europeo.

mente abundante en los yacimientos de O'Donnell y C. Pegaso. Este primitivo rumiante no aparece en los yacimientos estratigráficamente superiores. Su ausencia puede ser debida a una extinción evolutiva, ya que este animal es un paleoendemismo en el Mioceno ibérico y había sido ya eliminado en latitudes más templadas. Pero su ausencia puede ser debida simplemente a factores ecológicos, como ocurre con el équido *Anchitherium* que aparece asociado a las arcillas y muy raramente en las arcosas.

El escaso significado de estas diferencias en la secuencia faunística conduce a agrupar a todas las faunas del área de Madrid en una única unidad bioestratigráfica, fácilmente referible al Aragoniense Medio en base a la presencia de *Megacricetodon* con una sola especie, *Fahlbuschia* y *P. robustus*.

El Aragoniense, subdividido en tres periodos, posee una secuencia-tipo en el área de Daroca que puede ser correlacionada en detalle con la de Madrid. La zona D de DAAMS y FREUDENTHAL (1981) presenta una asociación semejante a las faunas del área de Madrid (ver fig. 4) con *Megacricetodon*, *Fahlbuschia*, *Heteroxerus*, *Armantomys*, *Pseudodryomys* y *Lagopsis peñai*. La única especie de *Megacricetodon* presente, *M. collongensis*, presenta en esta zona la misma talla que en Madrid (ver fig. 3).

Al contrario, las faunas de Daroca de la zona E se diferencian en su composición de las de Madrid; en la zona E aparecen *Cricetodon* y *Prolagus* ausentes en las de Madrid, y desaparece *Pseudodryomys* que, sin embargo, aparece en Madrid hasta en los niveles de Arroyo del Olivar.

Así, pues, según los criterios de las zonas de conjunto (Assemblage-zones) utilizados en el Aragoniense estratotípico, las faunas de la unidad de Madrid pueden correlacionarse con las de la zona D de la Cuenca de Calatayud-Daroca.

Sin embargo es posible anotar algunas diferencias en los caracteres de ciertas especies de Madrid respecto a faunas atribuidas a la zona D. El género *Heteroxerus* presenta en Madrid gran variabilidad, y en general un tamaño grande semejante a *H. grivensis*. Esta especie en Calatayud-Daroca aparece en el Aragoniense Superior (zona grivensis de DE BRUIJN, 1967, equivalente a las zonas F y G de DAAMS y FREUDENTHAL, 1981), y se

ha descrito también una fuerte variabilidad en *Heteroxerus* de poblaciones atribuidas a la zona E. En las de la zona D, sin embargo, se encuentra generalmente *H. rubricati* de talla más pequeña. Esta especie ha sido citada en Moratines (ALBERDI y col., 1981), pero el examen detallado muestra una mayor variabilidad de tamaño que la admitida para *H. rubricati*.

La secuencia de Madrid debe ser completada para poder interpretar las diferencias observadas y establecer las correlaciones precisas; pero, en principio, son más útiles los criterios de asociación, mientras no existan las revisiones sistemáticas definitivas que permitan utilizar los criterios evolutivos en la correlación. Por ejemplo, los casos de *Fahlbuschia* y *Armantomys*, utilizados en la distinción entre las unidades de MEIN MN 4 y MN 5 no son indicativos de una sucesión bioestratigráfica en faunas aisladas, porque existen dos líneas evolutivas simultáneas donde se había interpretado que existía sólo una.

El dato paleontológico procedente del sondeo SGOP es muy importante para la datación de la Unidad Inferior, pero insuficiente para una precisión bioestratigráfica. La aparición de *Lagopsis peñai* en la base del Aragoniense es el límite de edad que puede proponerse para este hallazgo; pero desde este límite hasta las faunas de Madrid existen al menos tres biozonas (A, B, C) que contienen *L. peñai* y que no pueden ser distinguidas en base a esta especie (ver fig. 4).

Introducción al estudio paleoecológico

El interés que los análisis paleoecológicos presentan para la interpretación paleoclimática y el significado de los procesos geológicos ha sido entendido en los estudios paleontológicos desde hace cien años. Sin embargo, hasta que no se ha avanzado en el conocimiento de las faunas fósiles y en los estudios ecológicos actuales no se han podido proponer modelos de interpretación paleoecológica.

Los análisis de faunas continentales están mucho más atrasados que los de faunas marinas debido a la falta de información anteriormente señalada. No obstante, desde SHOTWELL, 1955; DE VOORIES, 1969; OLSON, 1966, hasta los más recientes de WEERD y DAAMS, 1978, y el interin-colonio de Montpellier (1983), pasando por los es-

tudios tafonómicos sobre faunas actuales (BEHRENSMEYER et al., 1980) existen ya suficientes métodos para proponer interpretaciones paleoecológicas de faunas continentales.

Se han utilizado principalmente dos tipos de aproximaciones al problema:

- 1) El significado ambiental de algunos marcadores ecológicos ligados muy estrechamente al medio. Es el caso, por ejemplo, de los castores, las ardillas terrestres, etc. Este significado puede ser inferido (a partir de organismos actuales emparentados) o deducido (en base a consideraciones morfofuncionales o geográficas).
- 2) El estudio de algunas variables ecológicas tales como la diversidad, equitabilidad, distribución trófica, etc. A las variaciones de estos índices se les atribuye un significado preciso, deducido a partir de la comparación de ecosistemas actuales.

De forma todavía preliminar, las faunas de Madrid pueden ser interpretadas desde el punto de vista paleoecológico, con estos dos tipos de criterios. En primer lugar, los Micromamíferos de Madrid poseen pocas especies, tres o cuatro de entre ellas representadas por un gran número de individuos. Esta escasa diversidad es aún menor que la que se observa en otras faunas del Aragoniense Medio de la Depresión Intermedia (p. ejemplo, Córcoles, DÍAZ y LÓPEZ, 1979) y de Calatayud-Daroca. En segundo lugar, las especies dominantes en Madrid son herbívoros de coronas dentarias hipsodontas (*Lagopsis*, *Armantomys*, *Pseudodryomys*), especialistas en alimentación herbácea de tipo xerofítico. Estos dos criterios conducen a inferir para estas faunas un medio muy abierto y árido, dominado por la vegetación dura. La ausencia de taxones propios de ambientes húmedos como *Democricetodon*, *Eumyarion*, *Eomyidos*, ardillas arbóreas, etc., que existen en el Aragoniense Medio de Europa central y occidental indica que este tipo de ambiente no estaba extendido en la Cuenca de Madrid. Las condiciones de aridez vienen asimismo indicadas por la dominancia de los reptiles sobre los mamíferos, la ausencia de peces, y los factores tafonómicos observados: desconexión de los huesos, y coloración blan-

ca, que indican alteración de la materia orgánica en medio aéreo. En la figura 5 se propone una reconstrucción del paisaje y fauna del yacimiento de O'Donnell.

Respecto a la temperatura existente en este ambiente suponemos que debía ser cálida por la presencia de dos taxones supuestamente termófilos (*Lagopsis* y *Mycrodryomys*) y la abundancia de los reptiles. Muchos de los Micromamíferos de las faunas de Madrid son endemismos ibéricos o bien se encuentran limitados a bajas latitudes en Europa; casi todos desaparecen en el límite Aragoniense-Vallesiense, que se supone coincide con una fase de enfriamiento (GARCÍA-MORENO, 1983).

Estas condiciones subdesérticas atribuidas a las faunas de Madrid son las que CHAMLEY (1983) supone necesarias para la formación de minerales fibrosos de la arcilla (sepiolita, paliworsquita) tan abundantes en el Aragoniense madrileño.

La fase cálida y árida en el Mioceno Medio del Tethys ha sido detectada asimismo por alteración del cuarzo y por análisis isotópicos en conchas marinas (MÜLLER, 1984) y coincide en el mar con el Langhiense, y en el continente con las zonas D, E y F de DAAMS y FREUDENTHAL, 1981, situándose el máximo en la zona E (DAAMS y V. DER MEULEN, 1984).

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas han colaborado en el proyecto «Geología de Madrid», gracias a las cuales ha sido posible este estudio. El Dr. José Pedro Calvo, del Departamento de Petrología de la Universidad Complutense, dirigió eficazmente el área de Geología y contribuyó en la prospección paleontológica. El Dr. Antonio Goy, del Departamento de Paleontología, coordinó el proyecto y dirigió el área cultural. Dentro de ésta, agradecemos la labor del Sr. Ernesto Gallego en la promoción y protección de los yacimientos paleontológicos.

La mecanografía de este trabajo corrió a cargo de María de Andrés. Los dibujos son de una de las autoras (N. L. M.).

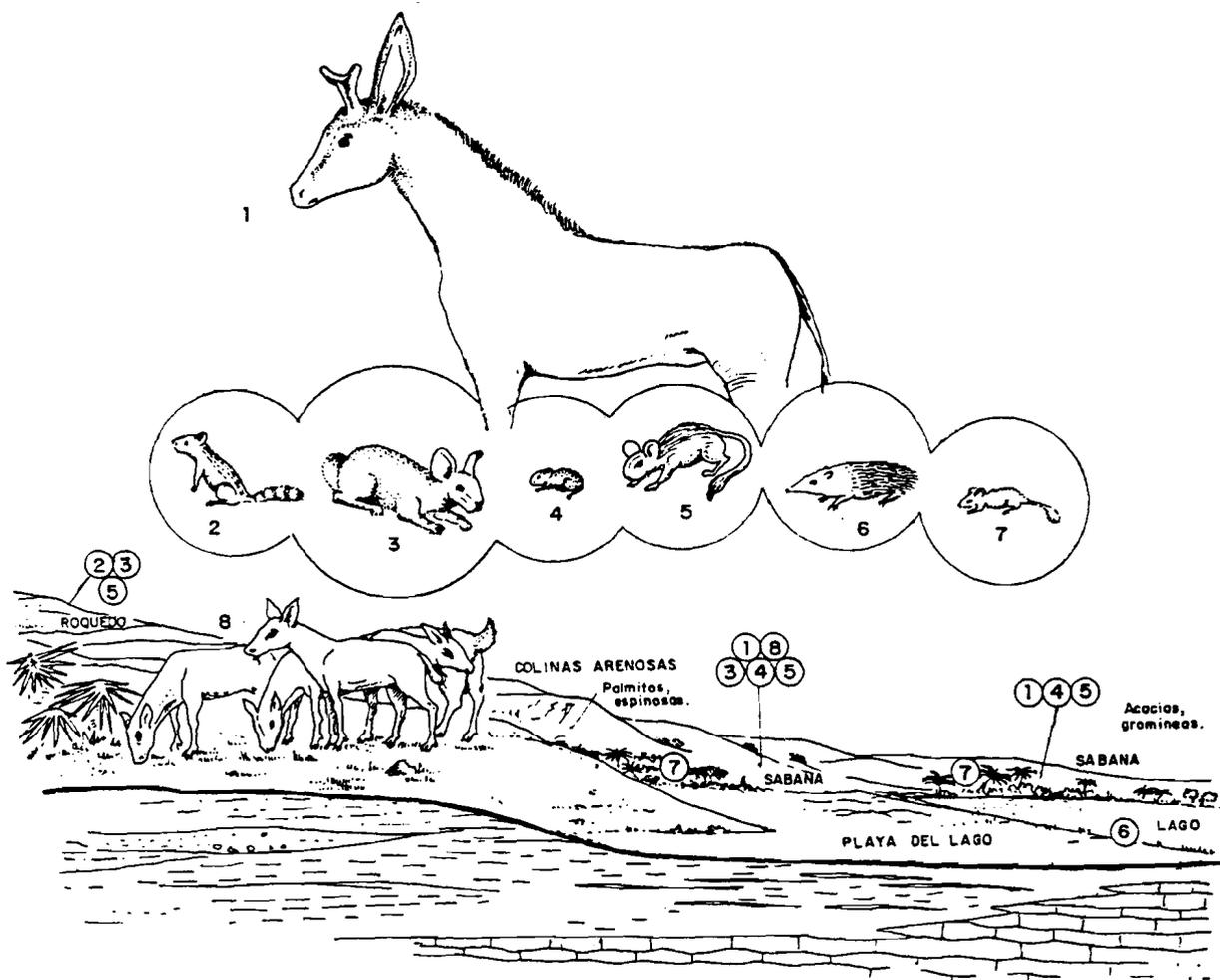


Figura 5.—Reconstrucción del paisaje y fauna del yacimiento de O'Donnell: 1, *Triceromeryx*, rumiante con 3 cuernos, habitante de sabana. 2, *Heteroxerus*, ardilla terrestre habitante de los terrenos abiertos, como los perritos de las praderas. 3, *Lagopsis*, liebre silbadora o pika, como *Heteroxerus* habitante de estepas y sabanas. 4, *Fahlbuschia*, hamster ibérico, y 5, *Armantomys*, lirón terrestre, ambos de la sabana. 6, *Galerix*, erizo musaraña, en las proximidades del lago. 7, *Microdyromys*, lirón enano, en matorral y sabana, y 8, *Caenotherium* o ciervo-liebre, en rebaños en la sabana.

BIBLIOGRAFIA

AGUILAR, J. P.: *Nouvelle interpretation de l'évolution du genre Megacricetodon au cours du Miocène*. Palaeovertebrata. Mem. Jub. R. Lavocat, 355-364 (1980).

AGUILAR, J. P.: *Evolution des Rongeurs Miocènes et Paléogeographie de la Méditerranée Occidentale*. Thèse Acad. Montpellier, 217 pp. (1981).

ALBERDI, M. T. (Ed.): *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. Mus. Nac. Cien. Nat., 8, 145 pp. (1985).

ALBERDI, M. T.; HOYOS, M.; JUNCO, F.; LÓPEZ-MARTÍNEZ, N.; MORALES, J.; SESE, C., y SORIA, D.: *Biostratigraphie et*

évolution sédimentaire du Néogène continental de l'aire de Madrid. Interim-Coll. RCMNS. Paleoclimatic Evol., Montpellier, 15-18 (1983).

ALBERDI, M. T.; JIMÉNEZ, E.; MORALES, J., y SESE, C.: *Moratinas: primeros micromamíferos en el Mioceno Medio del área de Madrid*. Estudios Geol., 37, 291-305 (1981).

ALVAREZ-SIERRA, M. A.: *Paleontología y Estratigrafía del Mioceno Superior del sector central de la Cuenca del Duero. Los Micromamíferos de la serie de Torremormojón (Palencia)*. Tesis de Licenciatura, Fac. C. Geológicas, Univ. Complutense de Madrid, 210 pp. (1983).

BAUDELLOT, S., y CROUZEL, F.: *La faune burdigalienne des*

- gisements d'Espira de Conflent (Pyrénées Orientales). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 110 (3-4), 311-326 (1974).
- BEHRENSMEYER, A. K., y HILL, A.: *Fossils in the Making*. Univ. Chicago Press, 415 pp. (1980).
- DE BRUIJN, H.: *Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Catalayud (prov. Zaragoza, España) y su relación con la biostratigrafía del área*. Bol. Inst. Geol. Min. España, 78, 187-373 (1967).
- CHAMLEY, H.: *Indications paléoclimatiques fournies par les successions argileuses du Néogène supérieur méditerranéen*. Interim-Coll. RCMNS, Paleoclimatic Evol. Montpellier, 39-42 (1983).
- DAAMS, R., y FREUDENTHAL, M.: *Aragonian: the stage concept versus Neogene Mammal zones*. Scripta Geol., 62, 1-17 (1981).
- DAAMS, R., y VAN DER MEULEN, A.: *Paleoenvironmental and Paleoclimatic interpretation of Micromammal faunal succession in the Uper Oligocene and Miocene of North Central Spain*. Palaeobiol. Cont., 14 (2), 241-258 (1984).
- DÍAZ-MOLINA, M., y LÓPEZ-MARTÍNEZ, N.: *El Terciario continental de la Depresión Intermedia (Cuenca)*. Biostratigrafía y Paleogeografía. Estudios Geol., 35, 149-167 (1979).
- FAHLBUSCH, V.: *Report on the International Symposium on Mammalian stratigraphy of the European Tertiary*. Newsl. Strat., 27 (5), 160-167 (1976).
- FREUDENTHAL, M.: *Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung*. Beaufortia, 119 (10), 51-157 (1963).
- GARCÍA-MORENO, E.: *Paleontología y Biostratigrafía del Mioceno Medio del sector central de la cuenca del Duero. Los Micromamíferos de la serie de Torremormojón*. Tesis de Licenciatura. Fac. C. Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 187 pp. (1983).
- GIBERT, J.: *Distribución biostratigráfica de los Insectívoros del Mioceno en el NE de España. Biotopos, comparación de cuencas y localidades. Relaciones faunísticas con América del Norte*. Acta Geol. Hisp., 10 (5), 167-169 (1975).
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N.: *Revisión sistemática y Bioestratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario Inferior de España*. Tesis Doctoral. Fac. C. Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 470 pp. (1977).
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N.: *Los Lagomorfos (Mammalia) de la sucesión del Mioceno Inferior de Calamocha (prov. de Teruel)*. Col-Pa, 39, 27-44 (1984).
- LÓPEZ, N.; SESE, C., y SANZ, J. L.: *La microfauna (Rodentia, Insectívora, Lagomorpha y Reptilia) de las fisuras del Mioceno Medio de Escobosa de Calatañazor (Soria, España)*. Acta Geol. Hisp., 12 (1-3), 60-68 (1977).
- MEIN, P.: *Biozonation du Neogene Méditerranéen à partir des Mammifères*. Report on Act. RCMNS Working Groups, VII Cong. Bratislava, 78-81 (1975).
- MEIN, P.: *Composition quantitative des faunes de mammifères du Miocène moyen et supérieur de la région lyonnaise*. Paleobiol. Cont., 14 (2), 339-346 (1984).
- VAN DER MEULEN, A., y DE BRUIJN, H.: *The Mammals from the lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece)*. Part 2. *The Gliridae*. Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch., 85 (4), 485-524 (1982).
- MULLER, C.: *Changes of relative surface water temperature through the Neogene and Quaternary in the Mediterranean and North Atlantic*. Paleobiol. Cont., 14 (2), 359-370 (1984).
- OLSON, E. C.: *Community evolution and the origin of Mammals*. Ecology, 47, 291-302 (1966).
- REPENNING, C. A.: *Subfamilies and Genera of the Soricidae*. Geol. Surv. Prof. Paper, 565, 1-71 (1967).
- SESÉ BENITO, C.: *Los Cricétidos (Rodentia, Mammalia) de las fisuras del Mioceno Medio de Escobosa de Calatañazor (Soria, España)*. Trab. Neog. Cuat., 8, 127-180 (1979).
- SESÉ BENITO, C.: *Mamíferos del Mioceno Medio de Escobosa de Calatañazor (Soria)*. Tesis Doctoral. F. C. Biológicas, Univ. Complutense, 388 pp. (1980).
- SESÉ, C.; LÓPEZ, N., y HERRÁEZ, E.: *Micromamíferos (Insectívoros, Roedores y Lagomorfos) de la provincia de Madrid*. In ALBERDI, M. T. (Ed.): *Geología y Paleontología del Terciario Continental de la provincia de Madrid*. Mus. Nac. Cien. Nat., 8, 29-40 (1985).
- SHOTWELL, J. A.: *An approach to the paleoecology of mammals*. Ecology, 36, 327-337 (1955).
- VOORHIES, M. R.: *Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene Vertebrate fauna, Knox Country, Nebraska*. Univ. Wyoming Contrib. Geol. Spec. Paper, 1, 69 pp. (1969).
- WEERD, A. VAN DER, y DAAMS, R.: *Quantitative composition of rodent faunas in the Spanish Neogene and paleoecological implications*. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., 81 (4), 448-473 (1978).

Recibido: Mayo de 1986.