



Representatividad de las faunas de mamíferos: implicaciones para los yacimientos pliocenos de La Gloria-4 y La Calera (= Aldehuela), Teruel

Ana Rosa Gómez Cano^{1,2} & Manuel Hernández Fernández^{2,3}

1. Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. C/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. E-mail: anarosa.bio@gmail.com

2. Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria, 28040, Madrid, Spain. E-mail: hdezfdz@geo.ucm.es

3. Unidad de Investigación en Paleontología, Instituto de Geología Económica, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, C/ José Antonio Novais 2, 28040, Madrid, Spain.

Abstract

In this work we propose an approach in relation to the potential loss of species associated to taphonomic processes occurring in fossil sites. We attempt to determine the possible value of bioclimatic analysis as a suitable methodology in assessing the number of species not registered in fossil sites. The analysis has been carried out with the data from six modern mammalian communities from tropical deciduous woodland and savanna environments, in order to compare them to two fossil sites: La Gloria-4 and La Calera (=Aldehuela). On each community and palaeocommunity we have deleted species randomly. Comparison of original and virtually impoverished communities by χ^2 analyses allowed us to conclude that the pattern of functionality loss was similar in both kinds of modern environments. Furthermore, by comparing the patterns of the modern localities and the fossil sites, it was possible to infer the possible loss of 10-30 % of species in the taphocoenosis respect of original paleocommunities.

Keywords: *bioclimatic analysis, mammalian communities, methodology, Palaeoecology, Palaeoclimatology, sampling biases, taphocoenosis*

Palabras clave: *análisis bioclimático, comunidades de mamíferos, metodología, Paleoeología, Paleoclimatología, sesgos de muestreo, tafocenosis.*

1. Introducción

La importancia que han adquirido los estudios paleoclimáticos y paleoecológicos ha sido creciente en las últimas década-

das, ya que aportan información de gran importancia para el conocimiento del pasado. Debido al interés que estas áreas han despertado en la comunidad científica, se han desarrollado variadas técnicas

de inferencia ambiental que abordan el estudio desde diferentes enfoques (Nieto & Rodríguez 2003). Entre ellas, las metodologías de inferencia ambiental basadas en un enfoque sinecológico se fundamentan en que la comunidad no es una unión fortuita de especies (Roger 1980, Margalef 1995) sino que está determinada por numerosos factores, entre ellos las características ambientales del medio (Primack & Ross 2002).

Las comunidades de mamíferos resultan de especial interés ya que de su estudio se pueden inferir características macroclimáticas (Mares & Willig 1994, Andrews 1995, Hernández Fernández 2001, Mendoza et al. 2005), además de por la gran importancia cuantitativa y cualitativa que este grupo tiene en el registro fósil continental (Fortelius et al. 2002). No obstante en el caso del estudio de las tafocenosis existe un problema intrínseco a la propia formación de los yacimientos, ya que los restos fósiles obtenidos raramente pueden ser considerados como representativos de la totalidad de la paleocomunidad original (Meléndez 1970, Behrensmeyer et al. 1992, Andrews 1996, Brenchley & Harper 1998). Pueden existir multitud de factores que conlleven alteraciones en la composición faunística (Fig.1): incremento de especies por homogeneización temporal y mezcla espacial de comunidades (“time averaging” y “space averaging”) de manera que podrían verse asociados restos de distintos periodos o de distintas regiones debido a procesos tafonómicos (Culter et al 1999, Lyman 2003, Yanes et al. 2007), o pérdida de especies presentes en la paleocomunidad original.

Particularmente, en este estudio he-

mos desarrollado un primer acercamiento cuantitativo a esta problemática basado exclusivamente en los procesos que pudieran dar lugar a pérdida de especies en los yacimientos (Behrensmeyer et al. 1992, Andrews 1996, 2006, Gómez Cano et al. 2006), enfocado a averiguar en qué medida la tafocenosis se ve empobrecida respecto a la paleocomunidad original. Basados en esta cuestión, trabajos anteriores analizaron de manera cuantitativa la aplicabilidad del análisis bioclimático, como metodología de inferencia ambiental, al estudio de comunidades empobrecidas. Los resultados obtenidos (Fig.2) mostraron que la estructura de las comunidades se mantiene estable hasta que el número de especies retiradas es muy elevado, por lo que esta técnica se muestra como un útil indicador paleoambiental (Gómez Cano 2007, Gómez Cano et al. 2006, Gómez Cano & Hernández Fernández 2007). Surgió a partir de estos estudios una cuestión muy interesante, que será el objetivo de este trabajo, en el que se trata de determinar si los restos fósiles obtenidos en un yacimiento son suficientemente representativos de la paleocomunidad original.

2. Material y métodos

2.1 Áreas de estudio

Se han empleado los listados faunísticos de mamíferos de dos yacimientos del Plioceno, pertenecientes a la fosa de Teruel-Alfambra, ya que para ambos se tenían datos del análisis bioclimático (Hernández Fernández et al. 2007), así como de otros estudios paleoambientales independientes (Pérez & Soria 1989,

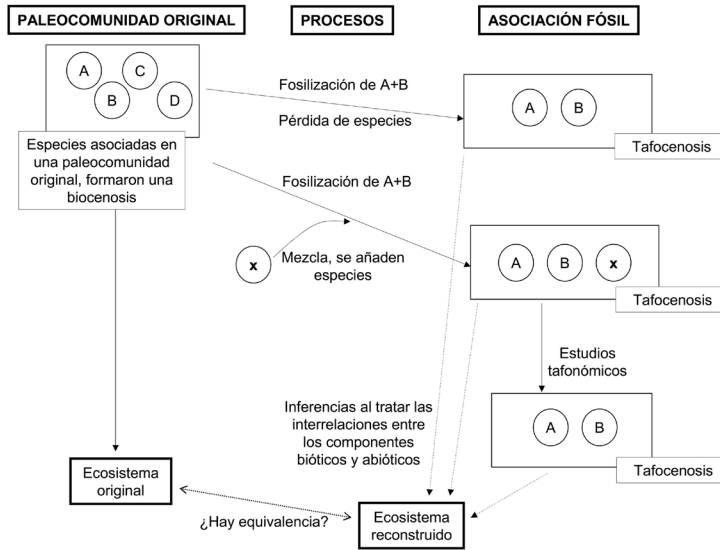


Fig.1. Relaciones entre las paleocomunidades originales y las comunidades fósiles (modificada de Brenchley & Harper 1998)

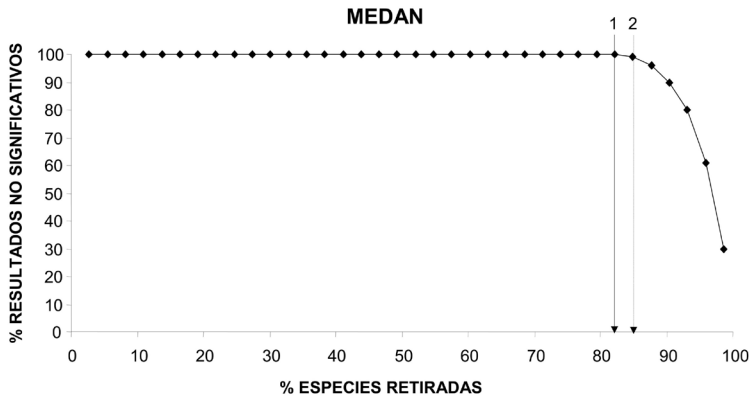


Fig.2. Resultado tipo, para determinar la aplicabilidad del análisis bioclimático al estudio de comunidades faunísticas empobrecidas. Se puede ver como la estructura de la comunidad se mantiene estable, siendo necesaria la retirada de más del 80% de las especies para comenzar a obtener diferencias significativas entre la estructura de la comunidad original y la de las comunidades virtualmente empobrecidas (Gómez Cano & Hernández Fernández, 2007). Se indican en la figura dos puntos de inflexión, 1: corresponde al mayor porcentaje de especies retiradas para el que no obtenemos diferencias significativas en el test χ^2 y 2: es el menor porcentaje de especies retiradas para el que se obtienen diferencias significativas.

Alcalá 1994, Albesa et al. 1997). El yacimiento de La Gloria-4 forma parte de la fosa neógena de Teruel, situándose al NE de esta ciudad. La fauna de mamíferos del yacimiento consta de 41 especies, contando con especies tanto de microcomo de macromamíferos. Los estudios paleoambientales indican que se trataba de un sistema lacustre y los tafonómicos que se trata de un yacimiento de carácter autóctono. Los estudios bioestratigráficos datan este yacimiento en 4.8 m.a. (Alcalá 1994, Albesa et al. 1997, Domingo et al. 2007). El yacimiento de La Calera (=Aldehuela) cuenta con 29 especies, y está caracterizado sedimentológicamente como un sistema fluvio-lacustre, se encuentra también formando parte de la fosa de Teruel. Pertenece a la sección estratigráfica de la zona de Aldehuela y es uno de los yacimientos más importantes de mamíferos del Plioceno en esta zona (Pérez & Soria 1989, Alcalá 1994).

Para ambos yacimientos existen estudios paleoambientales que los definen como ambientes análogos a los biomas II (bosque tropical deciduo) y/o II/III (sabana) (Pérez & Soria 1989, Alcalá 1994, Albesa et al. 1997, Hernández Fernández et al. 2007). Se trata de dos tipos bioclimáticos distintos pero con características climáticas muy similares, ya que ambos presentan un periodo estacional de lluvias y otro de sequía. No obstante la diferencia entre ambos biomas se basa en la duración de este último periodo, el cual es mayor en el bioma de sabana, haciendo que éste se defina como más árido que el bioma de bosque tropical deciduo (Walter 1970).

Como comunidades actuales de comparación se han utilizado seis localidades

(Tabla 1) para las que existen estudios de análisis bioclimático (Hernández Fernández 2005) y que quedan englobadas en los biomas II y II/III (Walter 1970). En cada uno de estos biomas hemos incluido tres localidades, y en todos los casos una pertenece al continente americano, otra es africana y otra asiática, intentando así recoger una mayor variabilidad biogeográfica.

2.2 *Análisis bioclimático*

Esta metodología de inferencia ambiental, ideada por Hernández Fernández (2001), se basa en el estudio de listados faunísticos de mamíferos. Se desarrolló como una técnica de análisis paleoambiental de gran precisión, que permite obtener datos paleoclimáticos comparables a partir del estudio de comunidades faunísticas de distintos grupos de mamíferos. Esta técnica ha sido utilizada para inferir los cambios climáticos en el Pleistoceno de Europa (Hernández Fernández 2006, Hernández Fernández & Peláez-Campomanes 2003, 2005), y Plio-Pleistoceno de la Península Ibérica (Hernández Fernández et al. 2007), basándose en listados faunísticos de roedores.

Las variables empleadas en el análisis son los diez componentes bioclimáticos que, basados en la clasificación de los biomas de Walter (1970), conforman el espectro bioclimático de cada comunidad. Su cálculo se detalla en Hernández Fernández (2001) y, por tanto, en este trabajo lo exponemos de manera muy resumida. En primer lugar, se calcula para cada especie el Índice de Restricción Climática (CRI), en cada uno de los componentes bioclimáticos, de manera que

tendrá valor 0 en aquellos biomas donde la especie no aparezca, y valor $1/n$ en aquellos donde sí esté presente, siendo n el número total de biomas que ésta ocupa. El valor de cada uno de los diez componentes bioclimáticos (BC) se calcula como la suma de los CRI de todas las especies en cada uno de los biomas convertido en porcentajes respecto al total de las especies presentes en la comunidad:

$$BC_i = (\sum CRI_i) 100 / S$$

donde i es la localidad i , y S es el número de especies en dicha localidad.

El conjunto de diez valores obtenidos es lo que se define como espectro bioclimático, que es característico de cada localidad en función de las especies que presenta.

Los datos correspondientes a las localidades actuales (Roque Saenz Peña, Patna y Ziguinchor, para el bioma de bosque tropical deciduo -II- y Catamarca, Jaipur y Zinder para el bioma de sabana -II/III-) fueron obtenidos de Hernández Fernández (2005). En el caso de los yacimientos obtuvimos la información necesaria para el cálculo de los componentes bioclimáticos de Hernández Fernández (2005), salvo para algunas especies, para las cuales fue necesario calcular este valor a partir del estudio de análogos ecológicos actuales.

2.3 Empobrecimiento de comunidades

Mediante un análisis de rarefacción se simuló la pérdida de un porcentaje de especies respecto a la comunidad original. Para ello, trabajando con los listados

de faunas de mamíferos de cada comunidad y de las tafocenosis estudiadas, se eliminaron especies secuencialmente de forma aleatoria en grupos de cuatro en cuatro (obteniendo nuevas comunidades virtualmente empobrecidas en 4 especies respecto al listado original, en 8 especies, en 12, y así sucesivamente). Así se consiguieron nuevos valores del espectro bioclimático correspondiente a estas comunidades virtualmente empobrecidas. Dado que se trata de un análisis de rarefacción aleatoria cada secuencia de eliminación se repitió 50 veces. Es decir, finalmente se contó para cada una de las localidades estudiadas (incluidos los yacimientos), con 50 comunidades virtualmente empobrecidas para cada uno de los conjuntos de especies retiradas (menos 4, menos 8, menos 12, etc.).

Mediante un análisis χ^2 , se realizaron comparaciones entre los valores del espectro bioclimático de las comunidades virtualmente empobrecidas (valores observados) y el espectro de su respectiva comunidad original (valores esperados).

2.4 Cuantificar la pérdida de especies

La pérdida de especies se cuantificó a partir de las gráficas obtenidas al representar el porcentaje de resultados que no presentaron diferencias significativas en la comparación χ^2 . La resolución de estas curvas vino determinada por haber quitado las especies en grupos de cuatro en cuatro.

Para cuantificar la pérdida de especies se midieron las distancias entre dos puntos de inflexión, uno correspondiente a cada uno de los yacimientos y otro

correspondiente a la media de los puntos de inflexión correspondientes a las localidades actuales. Estos puntos de inflexión son aquellos donde la curva cambia su tendencia. Se ha decidido realizar el análisis respecto a dos posibilidades: por un lado, tomando como punto de inflexión en cada curva el mayor porcentaje de especies retiradas para el que no hay resultados estadísticamente significativos (1), y por otro lado, el menor porcentaje de especies retiradas para el que se obtienen resultados significativos (2) tanto en los yacimientos como en la media de los datos correspondientes a las localidades actuales. Se midieron dos distancias para cada yacimiento obteniendo así un rango de valores para cuantificar la pérdida de especies del yacimiento.

3. Resultados y discusión

Los espectros bioclimáticos correspondientes a las comunidades completas empleadas en este estudio, se muestran en la Tabla 1. Los resultados obtenidos de la comparación, mediante análisis χ^2 , entre la estructura bioclimática de las comunidades virtualmente empobrecidas y las respectivas comunidades originales se muestran en la Fig. 3. Se puede observar que todas las comunidades actuales tienen un comportamiento muy similar, de manera que su estructura se mantiene estable hasta que se ha retirado un elevado porcentaje de especies, confirmando los resultados obtenidos en estudios anteriores (Gómez Cano et al. 2006, Gómez Cano & Hernández Fernández 2007).

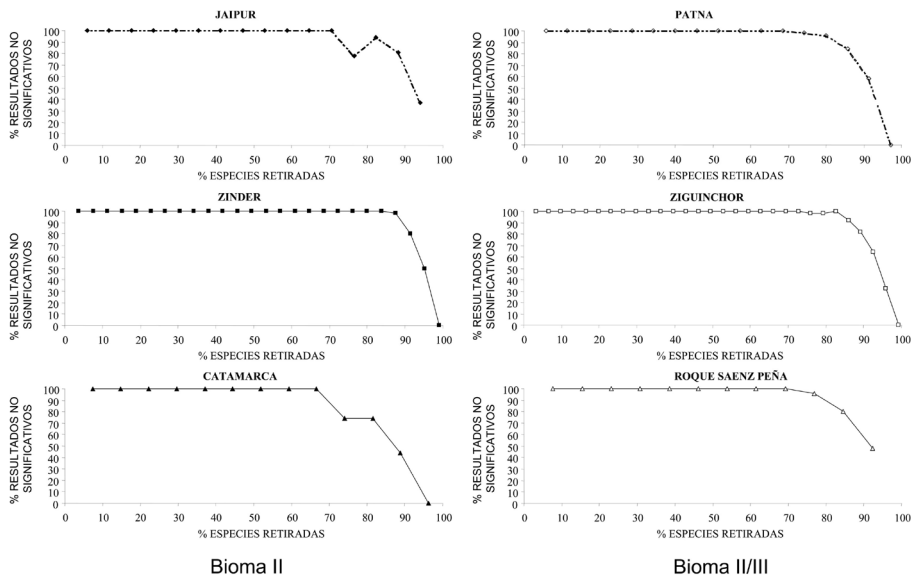


Fig.3. Gráficas resultantes para las localidades actuales estudiadas para el bioma II y bioma II/III. Las curvas resultantes están definidas por puntos que representan el porcentaje de resultados no significativos obtenidos en la comparación χ^2 entre el espectro bioclimático de las 50 comunidades virtualmente empobrecidas y el espectro bioclimático de su respectiva comunidad original.

		COMPONENTES BIOCLIMÁTICOS										
	LOCALIDAD	N° de especies	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Bosque tropical deciduo (Bioma II)	Roque Sáenz Peña	52	15,817	33,237	24,583	2,660	1,891	18,686	1,250	1,635	0,240	0,000
	Patna	70	17,398	38,922	28,207	6,551	3,660	3,303	1,469	0,490	0,000	0,000
	Ziguinchor	121	16,192	39,272	21,434	8,928	5,980	7,839	0,236	0,118	0,000	0,000
	Catamarca	54	7,615	18,742	44,514	5,594	3,773	11,581	2,088	5,655	0,437	0,000
Sabana (Bioma II/III)	Jaipur	68	14,233	29,296	33,831	10,802	5,130	3,904	1,723	1,082	0,000	0,000
	Zinder	105	6,485	27,304	37,145	12,637	7,510	8,510	0,272	0,136	0,000	0,000
YACIMIENTOS	La Gloria-4	41	10,562	17,175	8,696	4,283	25,305	6,240	10,018	10,586	5,808	1,327
	La Calera	29	8,559	23,822	10,050	6,118	16,192	5,347	8,962	14,811	5,106	1,033

Tabla 1. Valores del espectro bioclimático para las localidades estudiadas (de Hernández Fernández, 2005)

Este porcentaje se sitúa en torno a 68-85% para las localidades del bioma II y II/III. Se comprobó mediante un análisis T-Student que no existían diferencias significativas entre los puntos de inflexión de las localidades de los biomas ($t = -0.858$; $p = 0.476$ para el punto 1 y $t = -0.657$; $p = 0.547$ para el punto 2). Dado que entre las localidades actuales no encontramos diferencias significativas, se calcularon los puntos de inflexión medios entre estas curvas. Este corresponde a un porcentaje de especies retiradas del 71.9% si tomamos como puntos de inflexión el mayor porcentaje de especies retiradas para el que no tenemos resultados estadísticamente significativos (1), y del 77.6% si tomamos como puntos de inflexión los valores correspondientes al menor porcentaje de especies retiradas para el que comienzan a aparecer resultados significativos (2).

Los yacimientos estudiados (Fig.4) poseen un comportamiento general similar al descrito para las comunidades actuales. Sin embargo, al comparar los puntos de inflexión de las curvas obtenidas para el yacimiento de La Gloria-4 (58.5% y 68.3%) y de La Calera (=Aldehuela) (41.4% y 55.17%) con los de las medias de las localidades actuales (Figs.5 y 6), se puede ver que las curvas de ambos yacimientos aparecen ligeramente desplazadas respecto a las de las localidades actuales. Estas distancias (A y B en las Figs.5 y 6), se podrían considerar como evidencia de un empobrecimiento de especies en los yacimientos. Éste puede ser cuantificado, tal y como se indica en la Tabla 2, detectando la pérdida de entre 4 y 6 especies para el yacimiento de La Gloria-4, y de entre 8 y 13 para el de La

Calera (=Aldehuela).

La comparación de los resultados obtenidos para los dos yacimientos y las distintas localidades actuales, ha permitido detectar de manera precisa, la pérdida de especies en las paleocomunidades originales de los yacimientos estudiados. Esto implica que, en estos dos casos durante la fosilización se han producido procesos que conllevaron una pérdida de especies, la cual no resulta ser muy elevada en ninguno de los yacimientos. Esto pudiera ser debido a la naturaleza lacustre que se ha determinado para ambos (Alcalá 1994, Albesa et al. 1997, Pérez & Soria 1989), ya que la utilización de estos entornos por parte de la fauna de hábitats circundantes hace que puedan resultar zonas donde se den concentraciones de poblaciones de distintos grupos de vertebrados terrestres, lo cual puede favorecer la diversidad encontrada en este tipo de yacimientos (Cutler et al 1999, Alberdi et al 2001).

Los porcentajes que representan las especies teóricamente no registradas en los yacimientos de La Gloria-4 y La Calera (=Aldehuela), no resultan ser lo suficientemente elevados como para invalidar la aplicabilidad de la metodología de inferencia ambiental del análisis bioclimático (Gómez Cano et al. 2006, Gómez Cano & Hernández Fernández 2007). No obstante, determinar la representatividad de las tafocenosis con respecto a las paleocomunidades originales, podría ser un factor fundamental antes de realizar estudios de inferencia ambiental mediante metodologías sinecológicas, ya que el sesgo existente puede implicar alteraciones graves en la interpretación de la estructura de las comunidades (Nieto

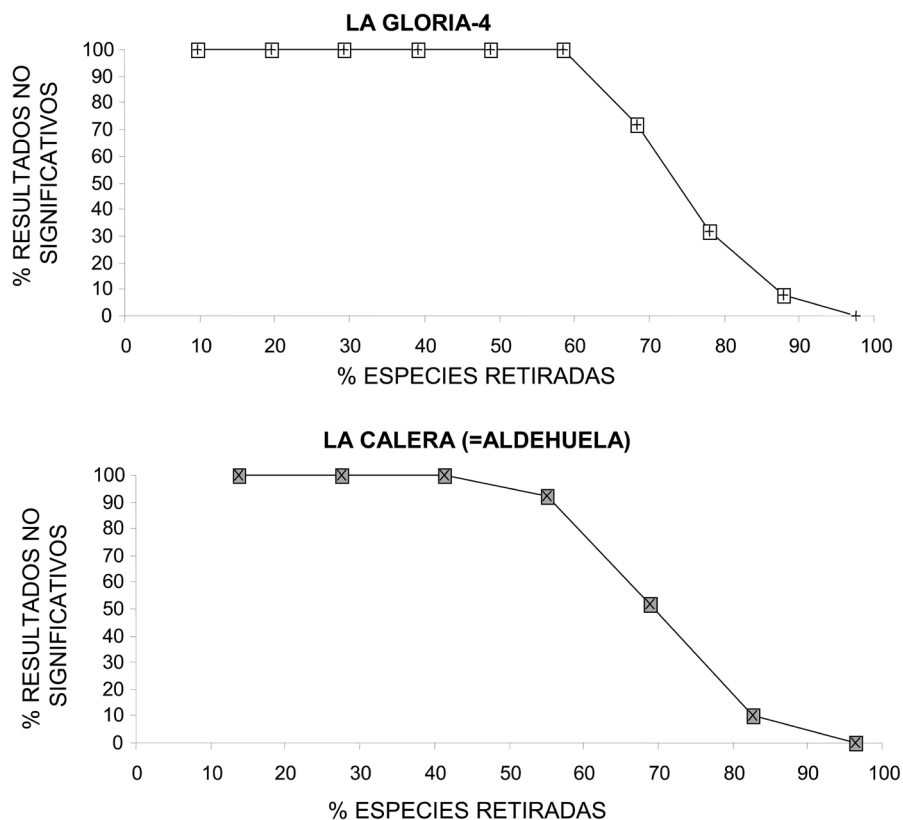


Figura 4. Gráficas resultantes para los yacimientos estudiados. Las curvas resultantes están definidas por puntos que representan el porcentaje de resultados no significativos obtenidos en la comparación χ^2 entre el espectro bioclimático de las 50 comunidades virtualmente empobrecidas y el espectro bioclimático de su respectiva tafocenosis

& Rodríguez 2003, Gómez Cano 2007).

4. Conclusiones

Se ha podido comprobar que la estructura bioclimática de las comunidades se mantiene sin cambios significativos, hasta que el porcentaje de pérdida de especies es muy elevado, y que esto ocurre en las localidades actuales y en los yacimientos estudiados. El análisis bioclimá-

tico nos ha permitido inferir que en los yacimientos de La Gloria-4 y de La Calera (=Aldehuela) se produjo un sesgo en el registro de especies. No obstante, dado que solo afecta a un limitado porcentaje de especies, estas pérdidas no implican la invalidez del análisis bioclimático como metodología de estudio paleoambiental.

Finalmente, queremos recalcar la importancia de los resultados obtenidos en este trabajo, que dan pie a proponer

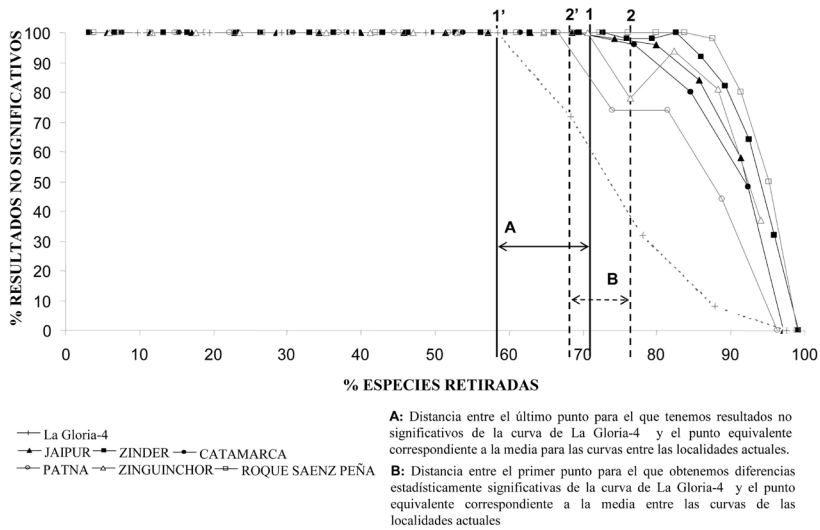


Figura.5. Representación conjunta de las curvas obtenidas para todas las localidades actuales estudiadas y el yacimiento de La Gloria-4. Se indican en la figura dos puntos de inflexión, 1 y 2 (ver Fig.2).

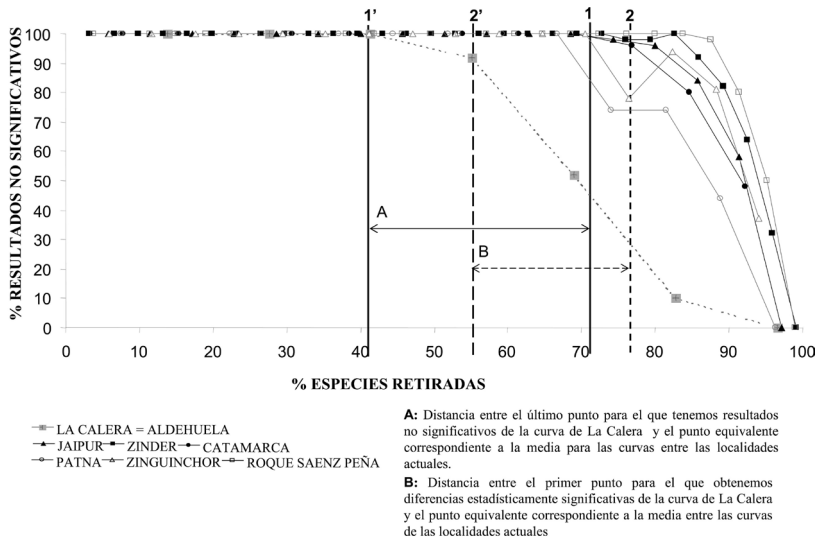


Figura 6. Representación conjunta de las curvas obtenidas para todas las localidades actuales estudiadas y el yacimiento de La Calera (=Aldehuela). Se indican en la figura dos puntos de inflexión, 1 y 2 (ver Fig.2).

Punto de inflexión* medio de las localidades actuales	71.93		Punto de inflexión* medio de las localidades actuales	77.57	
	La Gloria-4	La Calera		La Gloria-4	La Calera
Diferencia entre el porcentaje de especies retiradas para el que comienzan a aparecer resultados significativos entre el yacimiento y la media de las localidades actuales	71.93 - 58.54 = 13.40	71.93 - 41.38 = 30.55	Diferencia entre el porcentaje de especies retiradas para el que comienzan a aparecer resultados significativos entre el yacimiento y la media de las localidades actuales	77.57 - 68.29 = 9.27	77.57 - 55.17 = 22.40
% Que representan el total de especies en cada yacimiento	100 - 13.40 = 86.60	100 - 30.55 = 69.45	% Que representan el total de especies en cada yacimiento	100 - 9.27 = 90.72	100 - 22.40 = 77.60
Nº especies identificadas en cada yacimiento (tafocenosis)	41	29	Nº especies identificadas en cada yacimiento (tafocenosis)	41	29
¿Cuántas serían el 100%?	41sp --> 86.60% x sp --> 100%	41sp --> 69.45% x sp --> 100%	¿Cuántas serían el 100%?	41sp --> 90.72% x sp --> 100%	41sp --> 77.60% x sp --> 100%
¿Cuántas especies faltarían?	x = 47.34 --> faltarían: » 6 especies	x = 41.76 --> faltarían: » 13 especies	¿Cuántas especies faltarían?	x = 45.19 --> faltarían: » 4 especies	x = 37.37 --> faltarían: » 8 especies
*Considerando el punto de inflexión al mayor porcentaje de especies retiradas para el que NO obtenemos resultados significativos.			*Considerando el punto de inflexión al menor porcentaje de especies retiradas para el que obtenemos resultados significativos.		

Tabla 2. Cálculo del rango de especies que podrían faltar en los yacimientos estudiados.

nuevas hipótesis y futuros trabajos donde se deberá tener en cuenta la posibilidad de que la pérdida de especies debida a sesgos tafonómicos o paleoecológicos no siga un patrón aleatorio sino que esté determinada selectivamente por diversos factores propios de las especies o del yacimiento. Para ello se habrá de tener en cuenta la abundancia relativa de las diferentes especies, sus tamaños corporales, etc. Además, trabajos aún más complejos deberían asumir la posibilidad de que haya una mayor diversidad de la esperable, debido a posibles efectos de homogeneización espacial y temporal, o que ambos procesos (pérdida y ganancia de especies) se dejen sentir de manera combinada.

Agradecimientos

Este trabajo se ha beneficiado de diversas discusiones con Nieves López Martínez (Universidad Complutense de Madrid), así como con mis compañeros del grupo de trabajo teórico formado para la asignatura de Paleontología de Vertebrados: Edoardo Prediletto y Alberto Rodríguez Rodríguez. Agradecemos a Marián Álvarez Sierra, Soledad Domingo y un revisor anónimo sus comentarios, que han permitido mejorar el manuscrito inicial. Este estudio ha sido financiado por los proyectos CGL2006-01773/BTE y CGL2005-03900/BTE del MEC y es una contribución del Grupo de Investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de

Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos, dirigido por Marián Álvarez Sierra (UCM). M.H.F. disfruta de un contrato UCM del Programa “Ramón y Cajal” del Ministerio de Educación y Ciencia. A.R.G.C. es investigadora en formación del CSIC, dentro del programa: “Junta de Ampliación de Estudios”.

Referencias

- Alberdi, M.T., Alonso, M.A., Azanza, B., Hoyos, M. & Morales, J. 2001. Vertebrate taphonomy in circum-lake environments: three cases in the Guadix-Baza Basin (Granada-Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 165: 1-26
- Albesa, J., Calvo, J. P., Alcalá, L. & Alonso Zarza, A. M. 1997. Interpretación paleoambiental del yacimiento de La Gloria 4 (Plioceno, Fosa de Teruel) a partir del análisis de facies y de asociaciones de gasterópodos y de mamíferos. *Cuadernos de Geología Ibérica*. 22: 239-261.
- Alcalá, L. 1994. Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel. 1-554. Instituto de Estudios Turolenses y Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Andrews, P. 1995. Mammals as palaeoecological indicators. *Acta zoologica Cracoviensia*. 38 (1): 59-72.
- Andrews, P. 1996. Palaeoecology and hominoid palaeoenvironmental. *Biological Reviews*. 71: 257-300.
- Andrews, P. 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 241 (3-4): 572-589.
- Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichelle, W. A., Potts, R., Sues, H. & Wing, S. 1992. Terrestrial ecosystems through time. *Evolutionary paleoecology of terrestrial plant and animals*. 1-458. The University Chicago Press.
- Brenchley, P. J. & Harper, D. A.T. 1998. *Paleoecology. Ecosystems, environments and evolution*. 1-402. Chapman&Hall.
- Culter, A.H., Behrensmeyer, A.K. & Champman, R.E. 1999. Environmental information in a recent bone assemblage: roles of taphonomic processes and ecological change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 149: 359-372
- Fortelius, M., Eronen, J., Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobokova, I., Zhang, Z. & Zhou, L. 2002. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evolutionary Ecology Research*. 4: 1005-1016.
- Gómez Cano, A.R. 2007. Redundancia ecológica en comunidades de mamíferos y su influencia sobre la aplicabilidad paleoambiental del análisis bioclimático. Tesis de Licenciatura. Departamento de Geología. Universidad Complutense de Madrid: 1-40.
- Gómez Cano, A.R., García Yelo, B.A. & Hernández Fernández, M. 2006. Cenogramas, análisis bioclimático y muestreo en faunas de mamíferos: implicaciones para la aplicación de métodos de análisis paleoecológico. *Estudios Geológicos*. 62: 135-144.
- Gómez Cano A.R. & Hernández Fernández, M. 2007. Bondad del análisis bioclimático en estudios paleoambientales de faunas de mamíferos tropicales. In: Cambra Moo, O., Martínez Pérez, C., Chavero Macho, B., Escaso Santos,

- F., Esteban de Trivigno, S. & Marugán Lobón, J. (Eds.). *Cantera Paleontológica*. 207-213. Diputación Provincial de Cuenca.
- Hernández Fernández, M. 2001. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*. 10 (2): 113-128.
- Hernández Fernández, M. 2005. Análisis paleoecológico y paleoclimático de las sucesiones de mamíferos del Plio-Pleistoceno ibérico. Servicio de publicaciones de la Universidad Complutense de Madrid: 1-379.
- Hernández Fernández, M. 2006. Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years. *Quaternary Research*. 65: 308-323.
- Hernández Fernández, M. & Peláez-Campomanes, P. 2003. The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. *Global Ecology and Biogeography*. 12: 507-517.
- Hernández Fernández, M. & Peláez-Campomanes, P. 2005. Quantitative palaeoclimatic inference based on terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*. 14: 39-56.
- Hernández Fernández, M., Álvarez Sierra, M.A. & Peláez-Campomanes, P. 2007. Bioclimatic analysis of rodent palaeofaunas reveals severe Plio-Pleistocene climatic changes in the Iberian Peninsula, Southwestern Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 251: 500-526.
- Lyman, R.L. 2003. The influence of time averaging and space averaging on the application of foraging theory in zooarchaeology. *Journal of Archaeological Science*. 30: 595-610.
- Mares, A. M. & Willig, M.R. 1994. Inferring biome associations of recent mammals from samples of temperate and tropical faunas: paleoecological considerations. *Historical Biology*. 8: 31-48.
- Margalef, R. 1995. *Ecología*. 1-951. Editorial Omega.
- Melendez, B. 1970. *Paleontología*. Tomo I: Parte general e invertebrados. 1-714. Editorial Paraninfo.
- Mendoza, M., Janis, C.M. & Palmqvist, P. 2005. Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: a 'taxon-free' characterization. *Evolutionary Ecology Research*. 7: 505-530.
- Nieto, M & Rodríguez, J. 2003. Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: Limitaciones metodológicas. *Coloquios de Paleontología*. Vol. Ext. 1: 459-474.
- Pérez, B. & Soria, D. 1989. Análisis de las comunidades de mamíferos del Plioceno de Layna (Soria) y La Calera (Teruel). *Paleontología y evolución*. 23: 231-238.
- Primack, R. B. & Ross, J. 2002. Introducción a la biología de la conservación. 1-375. Editorial Ariel.
- Roger, J. 1980. *Paleoecología*. 1-202. Editorial Paraninfo.
- Walter, H. 1970. Vegetationszonen und Klima. 1-245. Eugen Ulmer.
- Yanes, Y., Kowalewski, M., Ortiz, J.E., Castillo, C., de Torres, T. & De la Nuez, J. 2007. Scale and structure of time-averaging (age mixing) in terrestrial gastropod assemblages from Quaternary eolian deposits of the eastern Canary Islands, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 251: 283-299.