

Cidaris

Revista Ilicitana de Paleontología y Mineralogía

Referencia a este artículo:

Sanisidro, O. y López Cantalapiedra, J. Nuevas técnicas paleobiogeográficas aplicadas a la Familia Rhinocerotidae (Perissodactyla). En: Moreno-Azanza, M., Díaz-Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R. y Sauqué, V. (coords). *Cidaris*, número 30, VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, volumen de actas, 293-298.

Núm. 30
2010

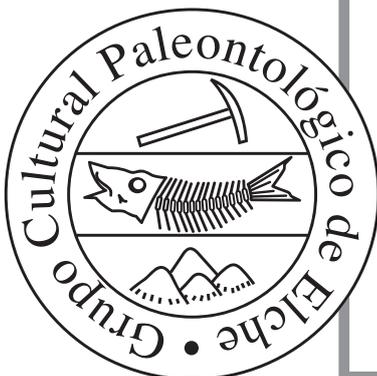


VIII EJIP



ENCISO - LA RIOJA

VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología
VOLUMEN DE ACTAS



NUEVAS TÉCNICAS PALEOBIOGEOGRÁFICAS APLICADAS A LA FAMILIA RHINOCEROTIDAE (PERISSODACTYLA)

NEW PALAEOBIOGEOGRAPHIC TOOLS APPLIED TO THE FAMILY RHINOCEROTIDAE (PERISSODACTYLA)

Oscar Sanisidro y Juan López Cantalapiedra

Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). C/ Pinar
25, 28006 Madrid. osanisidro@mncn.csic.es, jlopez@mncn.csic.es

RESUMEN

La filogenia de Rhinocerotidae (Perissodactyla) ha sido tema de debate durante años. Sin embargo, algunos taxones han sido revisados recientemente. Uno de los grupos mejor conocidos es la subtribu Elasmotheriina, un grupo especializado de rinocerontes extendido a lo largo de Eurasia y África. Su historia paleobiogeográfica es compleja y no fácilmente explicable. En este trabajo presentamos el árbol filogenético del grupo, basado en una hipótesis cladística y los rangos paleobioestratigráficos publicados, que apunta hacia un pico de diversidad del grupo a principios del Mioceno superior. Este hecho está posiblemente relacionado con la expansión de la continentalización del clima a lo largo de Asia Central durante el Vallesiense y la vicarianza provocada por estos cambios. Además, se ha realizado una reconstrucción biogeográfica utilizando el Análisis de Evolución de Rangos Geográficos por Máxima Probabilidad (LAGRANGE) recientemente desarrollado, para examinar los patrones de diversificación de estos “rinocerontes corredores” a través de sus rangos geográficos ancestrales.

Palabras clave: Rhinocerotidae, Elasmotheriina, paleoecología, paleobiogeografía, paleoclimatología, Vallesiense, LAGRANGE, diversificación.

ABSTRACT

Even though phylogenetic relationships within Rhinocerotidae (Perissodactyla) have been controversial for many years, some taxa have been recently reviewed. One of the best known is the subtribe Elasmotheriina, a specialized group of Neogene rhinoceroses with a widespread distribution throughout Eurasia and Africa. Its paleobiogeographic history is complex and not easy to explain. Here we show the phylogenetic tree of this group of rhinoceroses combining both a cladistic hypothesis and published paleobiostratigraphic data, which points out to a maximum diversification event during the early late Miocene. This fact could reflect the expanding savannah-like terrestrial environment along Central Asia during the Vallesian and the vicariance due to climatic forcing. Furthermore, we conduct a biogeographic reconstruction using the recently developed Likelihood Analysis of Geographic Range Evolution (LAGRANGE) in order to examine the diversification of these fossil “running rhinoceroses” through their ancestral geographic ranges.

Keywords: Rhinocerotidae, Elasmotheriina, palaeoecology, palaeobiogeography, palaeoclimatology, Vallesian, LAGRANGE, diversification.

1. INTRODUCCIÓN

Linneo estableció en 1758 el género *Rhinoceros* Linneo 1758 para clasificar a todos los rinocerontes actuales. Más tarde Fischer von Valdeheim describió los restos del primer género de rinoceronte fósil, bautizándolo como *Elasmotherium* (Fischer 1808). Las grandes diferencias morfológicas entre *E. sibiricum* (Fischer 1808) y el resto de los rinocerontes descritos hasta el momento hicieron que Bonaparte (1845) lo incluyera dentro de un grupo propio, la subfamilia Elasmotheriina Bonaparte 1945. Desde entonces se han descrito numerosas especies y géneros de rinocerontes elasmoterios, revelando una enorme di-

versidad de formas y tamaños. Posteriormente, el grupo de los elasmoterios ha ido cambiando sucesivamente de rango: desde familia (Kretzoi, 1943) a subtribu (Antoine, 2000,2002; Prothero, 2005). En el presente trabajo seguiremos esta última asignación. De manera general, los elasmoterios son considerados rinocerontes gráciles con dentición hipsodonta. Las formas más derivadas presentan molares de crecimiento continuo y complejos pliegues del esmalte (Heissig, 1989). De forma más detallada, Antoine (2002) define la subfamilia Elasmotheriinae como miembros de la subtribu Elasmotheriini, diagnosticados por tres caracteres dentales (sinapomorfías del análisis cladístico): presencia de cíngulo lingual, postfoseta desa-

rollada en los premolares superiores tercero y cuarto y fuerte constricción del protocono los molares superiores primero y segundo.

A pesar de que se han realizado varios intentos de abordar el estudio de las relaciones filogenéticas de los Rhinocerotidae fósiles, sus conclusiones divergen considerablemente entre sí. La aparición de filogenias moleculares no ha solucionado el conflicto, ya que todos los rinocerontes actuales pertenecen a un pequeño grupo relicto de entre toda la variedad de formas fósiles. Cerdeño (1995) realizó el primer análisis cladístico de toda la familia Rhinocerotidae. En él plantea los Elasmotheriina como un grupo parafilético, por una parte emparentado con las especies más derivadas de Rhinocerotini *Coelodonta* Bronn 1831+*Stephanorhinus* Kretzoi 1942 y por otra como un grupo especializado de Rhinocerotinae. Sin embargo, actualmente se acepta el planteamiento realizado previamente por Heissig (1989), en el que se considera Elasmotheriina como un grupo monofilético. Finalmente, Antoine (2000, 2002, 2003) y Deng (2008) apoyan la monofilia de la tribu Elasmotheriini.

M. T. Antunes propone las primeras hipótesis biogeográficas para algunos grupos de elasmoterinos (Antunes, 1979; Antunes y Ginsburg, 1983), pero el análisis paleobiogeográfico de Elasmotheriina en conjunto no fue abordado hasta los estudios realizados por Antoine (2000, 2002). Éste plantea un origen asiático para el grupo, del que proceden las diversas especies que se distribuyen a lo largo de Eurasia. También plantea la posibilidad de un linaje africano de elasmoterinos primitivos, que persiste hasta el Mioceno superior.

En este trabajo presentamos una hipótesis paleobiogeográfica basada en una hipótesis filogenética, los datos paleontológicos publicados de Elasmotheriina y la reconstrucción de las áreas geográficas ancestrales utilizando un programa de análisis basado en modelos de máxima probabilidad.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. HIPÓTESIS FILOGENÉTICA

En este artículo se ha empleado la hipótesis filogenética de Elasmotheriina propuesta recientemente por Deng (2008) (ver Fig. 1), a partir de un análisis cladístico en el que se revisa algunas incorrecciones en la codificación de caracteres cometidas en trabajos anteriores y posee un bajo número de politomías. En total, el grupo de estudio incluye 15 especies y 20 Ma de intervalo temporal. La posición filogenética de *Diceratherium* Marsh 1875 y *Menoceras* (Troxell 1921) ha sido discutida: mientras los estudios clásicos los sitúan dentro de la tribu Menocerotini (Cerdeño, 1995, otros más recientes lo emplazan como tribu Elasmotheriini (Antoine, 2002; Deng, 2008). Deng (2008) excluye a *Diceratherium* y *Menoceras* de la tribu Elasmotheriini, mientras que Antoine (2002) incluye a *Menoceras* (incluyéndolo en la subtribu hermana de Elasmotheriina). Nosotros consideramos a ambos como *stem* Elasmotheriina. El resto de especies están incluidas dentro de Elasmotheriina *sensu* Antoine (2002).

2.2. INFERENCIA DE RANGOS GEOGRÁFICOS

Empleamos un modelo de reconstrucción biogeográfica basado en máxima probabilidad denominado DEC (Dispersal-Extinction-Cladogénesis) incluido en el paquete informático LAGRANGE (Likelihood Analysis of Geographic Range Evolution) desarrollado por Ree y Smith (2008; ver también Ree *et al.*, 2005). El modelo permite fijar la configuración de las conexiones entre áreas a lo largo de la escala temporal y admite dos o más áreas como posibilidad para una sola especie. Asume tasas de dispersión y extinción constantes a lo largo de todo el árbol y trabaja con una matriz de tasas instantáneas de transición, vicarianza y extinción que funciona en pasos temporales infinitesimales, dando a la reconstrucción una dinámica mucho más real (Ree y Smith, 2008; Maguire y Matzke, 2009).

El análisis requiere que el árbol filogenético esté completamente resuelto, es decir, que no presente politomías.

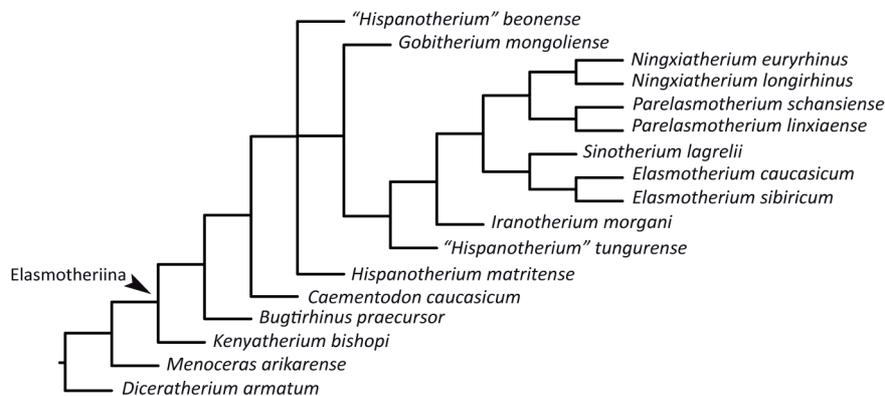


Figura 1. Hipótesis filogenética de Elasmotheriina propuesta por Deng (2008) empleada como base del presente estudio. *Menoceras* y *Diceratherim* se consideran *stem group* del grupo.

Sin embargo, el cladograma propuesto por Deng tiene una (fig. 1), de manera que se repitió el análisis para las tres topologías resueltas posibles, cotejándose luego las tres inferencias obtenidas para cada una.

2.3. DISTRIBUCIÓN PALEOBIOGEOGRÁFICA

La división en regiones corológicas se ha realizado atendiendo a la distribución biogeográfica del grupo, fruto de la recopilación bibliográfica detallada en la Fig. 1. La reconstrucción paleogeográfica se basa fundamentalmente en los trabajos de Popov *et al.* (2004) y Rögl (1998).

Los cálculos de máxima probabilidad requieren el cómputo de todas las combinaciones de todos los parámetros en juego (tasas de vicarianza, extinción local y dispersión) y con el aumento del número de áreas los cálculos necesarios crecen exponencialmente. Para realizar el análisis dentro de un tiempo razonable, hemos limitado el número de intervalos temporales a 10 y el de áreas a siete. La distribución geográfica de todas las especies de *Elasmotheriina* ha sido dividida en los siguientes territorios: África, Oeste de Europa, Europa Central y del Este, Norte de Eurasia, Asia menor y Sudoeste asiático, y Centro de Asia y Mongolia. Además, se ha incluido América del Norte para incluir la distribución de los géneros *Diceratherium* y *Menoceras*. Las divisiones se han trazado atendiendo a barreras geográficas, por lo que se ha obviado el efecto producido por otras barreras como las climáticas, mucho más difíciles de establecer por la escala temporal y geo-

gráfica del modelo. Éstas deberán ser testadas en análisis posteriores para comprobar sus efectos junto con las anteriores.

Como se ha mencionado en el apartado anterior, LAGRANGE permite introducir información sobre disponibilidad temporal de puentes terrestres entre las áreas de estudio. Los eventos que marcan las diferentes configuraciones temporales de los puentes terrestres entre áreas se muestran en la Fig. 4.

3. RESULTADOS

3.1. ÁRBOL FILOGENÉTICO

El árbol filogenético de *Elasmotheriina* y su *stem group* (*Diceratherium* y *Menoceras*) se muestra en la Fig. 3.

3.2. RECONSTRUCCIÓN BIOGEOGRÁFICA

La reconstrucción detallada de la biogeografía del grupo, que incluye la de las tres resoluciones de la politomía presente en el cladograma original (Deng, 2008), se muestra con detalle en la Fig. 4. Para una interpretación detallada ver la discusión.

4. DISCUSIÓN

La distribución y taxonomía de las faunas de mamíferos están directamente influenciadas por la evolución paleogeográfica de su entorno (Vrba, 1992; Barnosky, 2001; Benton, 2009). La síntesis de la extensa historia paleogeográfica del Hemisferio Norte presentada puede parecer una sobresimplificación de un proceso extremadamente complejo, pero se trata de un paso necesario para la modelización de la corología de un grupo animal dado.

La distribución de los restos fósiles, base de nuestro estudio, no permite una reconstrucción precisa del nodo basal, pero apunta claramente hacia un origen del grupo y una distribución del grueso del *stem group* claramente circum-Tethys. Los resultados del análisis LAGRANGE muestran a *Elasmotheriina* ampliamente distribuido poco después de su primera aparición, próxima al límite Oligoceno-Mioceno (Fig. 4). Los resultados de las tres topologías, una vez resuelta la politomía, muestran resultados muy similares.

A diferencia de *Diceratherium*, una forma típica norteamericana, los restos de *Menoceras* han sido encontrados en yacimientos del Mioceno inferior de América del Norte y Europa occidental (Becker, 2003; Prothero, 2005). Ambos géneros cuentan con varias especies de cuernos pares lateralmente enfrentados, adaptadas a espacios abiertos. *Menoceras* aparece en el registro fósil de Estados Unidos sin haberse descrito ningún pariente próximo en el continente norteamericano. El gran número de yacimientos de este momento ubicados en las *badlands* del Medio-Oeste

Especie	Fuente
<i>Diceratherium armatum</i>	Prothero, 2005
<i>Menoceras arikarensense</i>	Prothero, 2005
<i>Bugtirhinus praecursor</i>	Antoine, 2000
<i>Kenyatherium bishopi</i>	Aguirre y Guérin, 1974
<i>Caementodon caucasicum</i>	Antoine, 2002
" <i>Hispanotherium</i> " <i>beonense</i>	Antoine, 2002
" <i>Hispanotherium</i> " <i>tungurense</i>	Cerdeño, 1996; Antoine, 2002
<i>Hispanotherium matritense</i>	Cerdeño e Íñigo 1997; Deng, 2003
<i>Gobitherium mongoliense</i>	Kretzoi, 1943; Heissig, 2007
<i>Ningxiatherium euryrhinus</i>	Deng, 2008
<i>Ningxiatherium longirhinus</i>	Chen, 1977
<i>Parelasmotherium schansiense</i>	Killgus, 1923
<i>Parelasmotherium linxiaense</i>	Deng, 2001
<i>Iranotherium morgani</i>	Deng, 2005
<i>Sinootherium lagrelii</i>	Ringström, 1924
<i>Elasmotherium caucasicum</i>	Borissiak, 1914
<i>Elasmotherium sibiricum</i>	Fischer, 1808; Noskova, 2001
Bibliografía general	Cerdeño, 1998

Figura 2. Referencias bibliográficas seguidas para cada una de las especies incluidas en el presente trabajo.

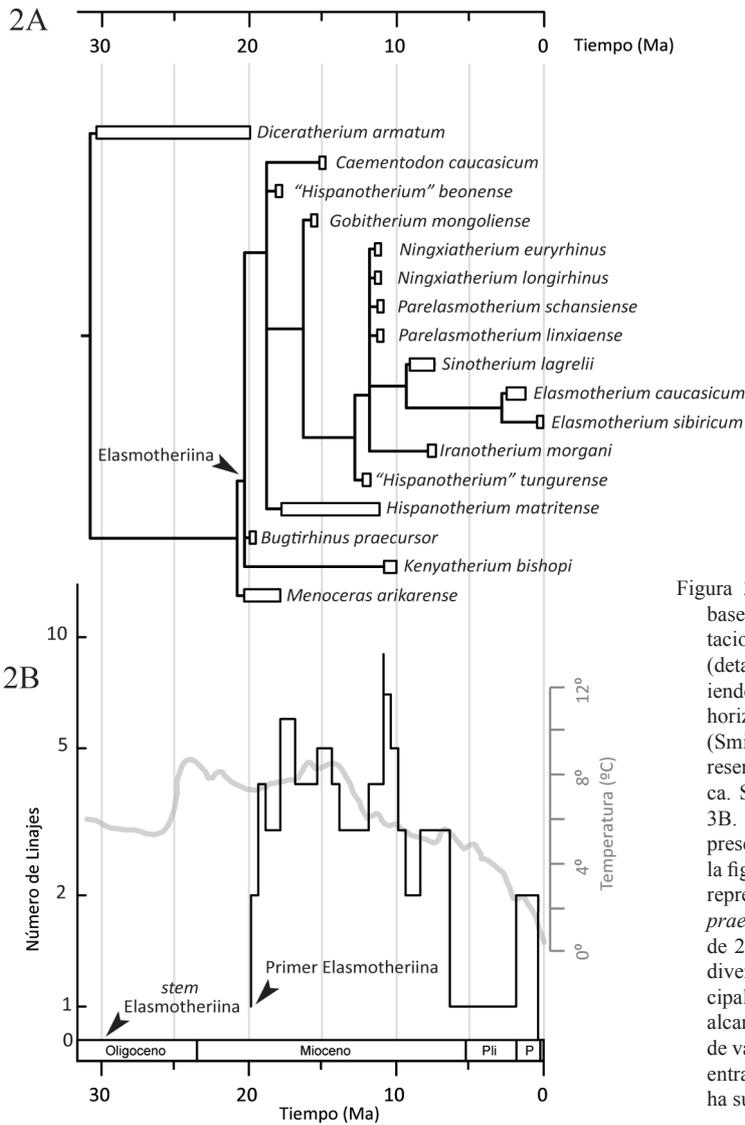


Figura 3. 3A. Hipótesis filogenética calibrada de Elasmotheriina en base a las relaciones cladísticas propuestas por Deng (2008) y dataciones publicadas en las descripciones de las distintas especies (detalladas en la Fig. 2). Dichas dataciones han sido realizadas siguiendo métodos radiométricos y de correlación faunística. Las líneas horizontales representan linajes fantasma y extensiones de rango (Smith, 1994) que hay que añadir a los rangos estratigráficos, representados por barras, para que coincidan con la hipótesis cladística. Se señala con una flecha el nodo que contiene Elasmotheriina. 3B. Curva de diversificación de los Elasmotheriina incluidos en el presente estudio en base a las relaciones filogenéticas propuestas en la figura 3A. A principios del Mioceno inferior aparecen los primeros representantes del grupo, representados por la especie *Bugtirhinus praecursor* del yacimiento de Bugti-Hills, Pakistán, hace alrededor de 20 Ma. A continuación, el grupo experimenta un aumento en su diversidad que alcanza un máximo hace unos 17 Ma compuesto principalmente por especies procedentes de Europa y Asia menor. El grupo alcanza su apogeo a finales del Mioceno superior gracias a la aparición de varias especies en China y Mongolia. Tras este momento, el grupo entra en declive, siendo *Elasmotherium* el último género del grupo. Se ha superpuesto la curva de temperatura de Zachos *et al.* (2001).

permiten descartar la falta de registro fósil. La reconstrucción paleobiogeográfica planteada confirma la hipótesis previa en que la presencia de *Menoceras* en América del Norte es considerada fruto de una migración desde Eurasia (Prothero, 2005; Becker, 2003). El paso de un clima cálido y húmedo del Eoceno a un clima seco y árido acompañado por una estacionalidad marcada del Oligoceno de América del Norte favoreció la expansión de esta forma próxima a *Elasmotheriina* (Prothero, 2005).

Kenyatherium bishopi es un elasmoterino de 9 Ma de antigüedad encontrado en el yacimiento de Nakali, Kenia (Aguirre y Guérin, 1974). Su posición filogenética basal implica que forma parte de un linaje primitivo de elasmoterinos que emigró a África desde Asia (Antoine, 2002; Guérin y Pickford, 2003). *Ougandatherium napakense* (Guérin y Pickford 2003), procedente del yacimiento de Napak-1 en Uganda, no ha sido incluido hasta la fecha en ningún análisis filogenético del grupo. Dicho yacimiento data de hace unos 19 Ma, lo que lo sitúa próximo al origen de los Elasmotheriina. Dado que no se ha realizado hasta la fecha ningún análisis filogenético de *O. napakense*, no podemos saber con certeza si se encuentra emparentado con *K. bishopi*, como plantean Guérin y Pickford (2003).

Sin embargo, las características primitivas de *K. bishopi*, la presencia de *O. napakense* hace unos 20 Ma y la extensión de rango que sitúa el linaje de *K. bishopi* en África hacia ese momento parecen indicar el desarrollo de un linaje propio de elasmoterinos africanos diez millones de años antes de la aparición de *Kenyatherium*. Esto corroboraría las hipótesis propuestas por Antoine (2000) y Guérin y Pickford (2003), en las que se plantea la permanencia de un posible linaje de elasmoterinos basales africanos de los cuales no se tiene registro intermedio entre los 19 a los 9 Ma. La revisión de las dos especies africanas y el esclarecimiento de la posición filogenética de *O. napakense* permitirán contribuir a esclarecer las relaciones filogenéticas del grupo durante el Mioceno inferior, añadiendo más resolución a sus patrones de diversificación.

Los elasmoterinos se dispersan por Eurasia en diversas oleadas de forma temprana. Durante el Mioceno inferior la diversificación del grupo es gradual, ocupando las zonas periféricas de África, Europa y el Sur y Oeste de Asia. La reconstrucción paleogeográfica realizada por LAGRANGE muestra un origen asiático común a todas las formas a partir del Mioceno medio. A finales del Mioceno medio el grupo sufre una desaparición masiva de formas curso-

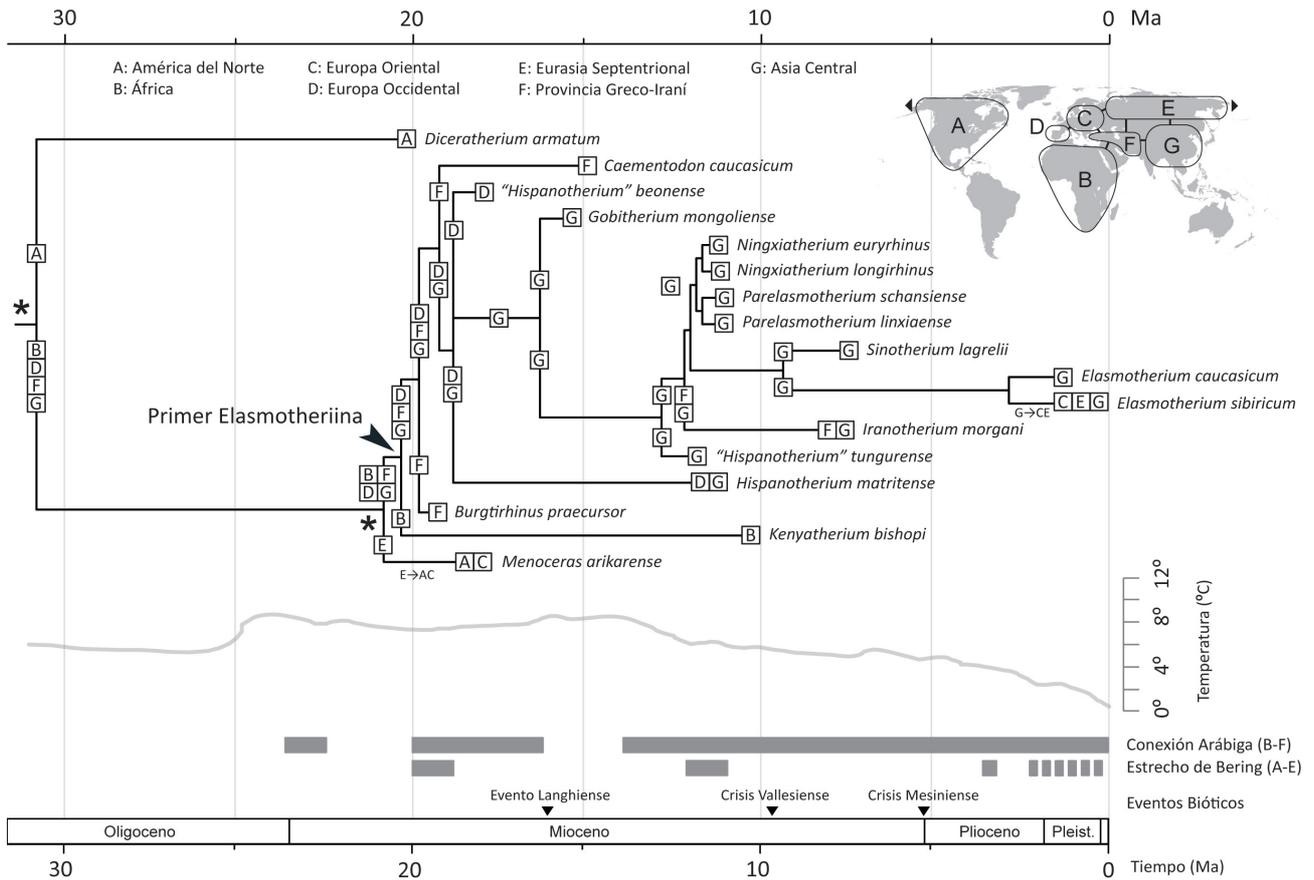


Figura 4. Reconstrucción biogeográfica de Elasmotheriina representada sobre el árbol filogenético del grupo. La topología del árbol está ligeramente modificada con el fin de poder incluir los símbolos de las áreas reconstruidas. Se indican las áreas ocupadas por cada linaje hijo descendiente de cada nodo. En el mapa se representan las diferentes regiones geográficas empleadas de forma esquemática y todas las conexiones posibles (los triángulos representan la conexión del estrecho de Bering), así como la leyenda. Se ha representado la curva de Zachos *et al.* (2001), que representa la temperatura oceánica media en el Hemisferio Norte. Debajo, las barras sombreadas representan los momentos de presencia de las conexiones Arábigo (entre África y la provincia Grecoirani, B-F) y del Estrecho de Bering (entre América del Norte y Asia, A-E). Sobre la escala se muestran eventos importantes del Neógeno. Un asterisco (*): acompaña los nodos para los que hay otras opciones de reconstrucción cuyos valores de probabilidad caen dentro de las dos unidades logarítmicas. Ma: millones de años antes del presente.

riales típicas de latitudes ecuatoriales (como *Hispanotherium* (Crusafont y Villalta 1947) o *Caementodon* Heissig 1972) y son sustituidas por formas pesadas y de gran tamaño típicas de latitudes más altas a partir del Plioceno (como *Elasmotherium* o *Iranotherium* Ringström 1924). Durante el Plio-Pleistoceno el grupo se vio drásticamente reducido en géneros y morfologías. Las diferentes especies de *Elasmotherium* eran formas muy hipsodontas, mediportales y de gran tamaño adaptadas a alimentarse de pastos pobres en nutrientes y abrasivos, vegetación típica de los biomas continentales fríos. Su especialización a hábitats propios de los intervalos glaciares del Pleistoceno los relegó a las llanuras del Norte de Eurasia. A pesar de la conexión intermitente entre Asia y América del Norte, nuestro análisis sugiere que este linaje fue incapaz de atravesar el estrecho de Bering en los momentos de máximo glaciar. Su extinción se produjo en un momento donde los elasmoterinos ya se encontraban en declive y coincidió con la de otros muchos macromamíferos.

5. CONCLUSIONES

El rango bioestratigráfico de Elasmotheriina se extiende desde principios del Mioceno al Pleistoceno. Su histo-

ria paleobiogeográfica comienza a escribirse en Asia hace alrededor de 20 Ma. Desde allí se extienden a Europa y África. Tras un máximo en el número de linajes del grupo, su diversidad desciende, quedando un único género tras el Plioceno inferior que sobrevive hasta el Pleistoceno medio. El análisis de la historia paleobiogeográfica de los elasmoterinos supondrá una pieza fundamental a la hora de la reconstrucción corológica de los miembros fósiles de la Familia Rhinocerotidae.

6. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. Esperanza Cerdeño y al revisor anónimo sus útiles comentarios, que han ayudado a mejorar considerablemente el manuscrito original. A María Teresa Alberdi, Israel M. Sánchez y Jorge Morales (MNCN-CSIC) la ayuda prestada durante la preparación inicial del manuscrito. A Kaitlin Maguire y Nick Matzke (University of California Berkeley) los consejos y disquisiciones sobre LAGRANGE y códigos Python. Finalmente agradecer a Rafael Guerrero (University of Texas) la ayuda prestada con el software R! Ambos autores se benefician de dos becas predoctorales FPU dependientes del Ministerio de Educación y trabajan en el marco del proyecto

CGL2008-05813-C02-01/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación. Este estudio está incluido en el grupo de investigación CAM-UCM 910607.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, E. y Guérin, C. (1974): Première découverte d'un Iranotheriinae (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) en Afrique: *Kenyatherium bishopi* nov. gen. nov. sp. de la formation vallésienne (Miocène supérieur) de Nakali (Kenya). *Estudios Geológicos*, 30, 229-233.
- Antoine, P.O. (2000): *Origine et différenciation des Elasmotheriina parmi les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla): analyse cladistique et implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques*. Tesis doctoral inédita, 360 pp.
- Antoine, P.O. (2002): Phylogeny and Elasmotheriina evolution (Mammalia, rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 188, 1-359.
- Antoine, P.O. (2003): Middle Miocene elasmotheriine Rhinocerotidae from China and Mongolia: taxonomic revision and phylogenetic relationships. *Zoologica Scripta*, 32, 2, 95-118.
- Antunes, M.T. (1979): *Hispanotherium* fauna in Iberian Middle Miocene; its importance and paleogeographical meaning. *Annales Geologiques Pays Hellen*, VIIth International Congress on Mediterranean Neogene.
- Antunes, M.T. y Ginsburg, L. (1983): Les Rhinocerotidés du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paléobiogéographie, valeur stratigraphique. *Ciências da Terra (UNL)*, 7, 17-98.
- Barnosky, A.D. (2001): Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the northern Rocky Mountains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21, 1, 172-185.
- Becker, D. (2003): Paléoécologie et paléoclimats de la Molasse du Jura (Oligo-Miocène): apport des Rhinocerotidae (Mammalia) et des minéraux argileux. Tesis doctoral, 327 pp.
- Benton, M.J. (2009): The Red Queen and the Court Jester: Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time. *Science*, 323(5915), 728-732.
- Bonaparte, C.L. (1845): *Systema Vertebratorum*. Transactions of the Linnean Society of London, 18, 31-41.
- Borissiak, A. (1914): Mammifères fossiles de Sebastopol, I. *Trudy Geologicheskago Komiteta. Novaja Seria*, 87, 1-154.
- Bronn, H.G. (1831): Ueber die fossilen Zähne eines neuen Geschlechtes aus der Dickhauer-Ordnung, Coelodonta, Hoehlenzahn. *Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, 2, 51-61.
- Cerdeño, E. (1995): Cladistic analysis of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *American Museum Novitates*, 3143, 1-25.
- Cerdeño, E. (1996): Rhinocerotidae from the Middle Miocene of the Tung-gur Formation, Inner Mongolia (China). *American Museum Novitates*, 3184, 1-43.
- Cerdeño, E. (1998): Diversity and evolutionary trends of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 141, 13-34.
- Cerdeño, E. e Iñigo, C. (1997): *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae) de la ciudad de Madrid (España) y su relación con el paleoambiente del Aragoniense medio (Mioceno Medio). *Revista Española de Paleontología*, 12, 1, 80-90.
- Chen, G.F. (1977): A new genus of Iranotheriinae of Ningxia. *Vertebrata Palasiatica*, 15, 143-147.
- Crusafont, M. y Villalta, J.F. (1947): Sobre un interesante rinoceronte (*Hispanotherium*) del Mioceno del Valle de Manzanares. *Las Ciencias*, 12, 869-883.
- Deng, T. (2001): New remains of *Parelasmotherium* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the late Miocene in Dongxiang, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 39, 306-311.
- 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.
- Deng, T. (2005): New discovery of *Iranotherium morgani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China, and its sexual dimorphism. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25, 2, 442-450.
- Deng, T. (2008): A new elasmothere (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China. *Geobios*, 41, 719-728.
- Fischer G.F. v. W. (1808): Notice d'un animal fossile de Sibérie inconnu aux naturalistes. Programme d'Invitation aux Séances *Publiques de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 4, 19-20.
- Guérin, C. (1980): Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale: comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 79, 1-1184.
- Guérin, C. y Pickford, M. (2003): *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp., le plus ancien Rhinocerotidae Iranotheriinae d'Afrique. *Annales de Paléontologie*, 89, 1, 1-35.
- Heissig, K. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung Paläontologie und historische Geologie*, 14, 37.
- Heissig, K. (1989): The Rhinocerotidae. En: *The evolution of Perissodactyls* (Prothero, D. y R. M. Schoch ed.). Oxford University Press, 399-417.
- Heissig, K. (2007): Oligocene-Miocene Vertebrates from the Valley of Lakes (Central Mongolia): Morphology, phylogenetic and stratigraphic implications. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 108, A, 233-269.
- Killgus, H. (1923): Unterpliozäne Säuger aus China. *Paläontologische Zeitschrift*, 5, 3, 251-257.
- Kretzoi, M. (1942): Präokkupierte und durch ältere zu ersetzende Säugtiernamen. *Földtany Közlöny*, 72, 345-349.
- Kretzoi, M. (1943): *Gobitherium* n. g. (Mammalia, Rhinocerotidae). *Földtany Közlöny*, 73, 268-271.
- Linneo, C. (1758): Tomus I. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Holmiae (Laurentii Salvii), 1-4, 1-824.
- Maguire, K.C. y Matzke, N. (2009): Maximum Likelihood estimation of biostratigraphic histories using the fossil record. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 3A, 140.
- Marsh, O.C. (1875): Notice of new early Tertiary mammals. *American Journal of Science*, 3, 407-410, 485-488.
- Popov, S.V., Rögl, S., Rozanov, A.Y., Steininger, F.F., Shcherba, I.G. y Kovac, M. (2004): Lithological-paleogeographical maps of the Paratethys. *Courier Forschung-Institut Senckenberg*, 250, 1-46.
- Prothero, D. (2005): *The Evolution of North American Rhinoceroses*. Cambridge University Press, 218 pp.
- Ree, R.H., Moore, B.R., Webb, C.O. y Donoghue, M.J. (2005): A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution*, 59, 2299-2311.
- Ree, R.H. y Smith, S.A. (2008): Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57, 1, 4-14.
- Ringström, T.J. (1924): Nashörner der Hipparion Fauna Nord-Chinas. *Palaeontologia Sinica, Series C*, 1, 1-156.
- Rögl, F. (1998): Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Annales Naturhistorisches Museum Wien*, 99, 279-310.
- Smith, A.B. (1994): Systematics and the fossil record. *Backwell Scientific Publications*, 232 pp.
- Troxell, E.L. (1921): A study of *Diceratherium* and the diceratheres. *American Journal of Science*, 5, 41-51.
- Urba, E. S. (1992): Mammals as a Key to Evolutionary Theory. *Journal of Mammalogy*, 73, 1, 1-28.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. (2001): Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292, 686-693.

VIII EJIP



ENCISO - LA RIOJA



Organiza: Instituto de Estudios Riojanos, Universidad de la Rioja, Centro Paleontológico de Enciso, Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Grupo Aragosaurus, Universidad de Zaragoza.



Patrocina: Fundación Cidaris, Museo Paleontológico de Elche, Ministerio de Ciencia e Innovación, Ayuntamiento de Enciso, Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja, Fundación para el estudio de los Dinosaurios de Castilla y León, Instituto Universitario de Ciencias Ambientales de Aragón, Geoterna S.L., Portosaurios S. L., Paleomás S. L., Instituto de Cultura Juan Gil-Albert.



Colabora: Fundación Caja Rioja, Gobierno de La Rioja, Sociedad Española de Paleontología.