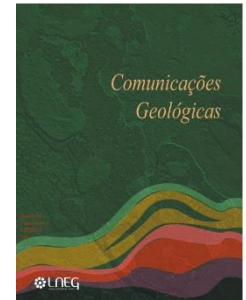


Comparación preliminar de la red trófica de los ecosistemas del Eoceno medio de la cuenca del Duero y las cuencas surpirenaicas (España) a partir del registro de vertebrados

Comparação preliminar da rede trófica dos ecossistemas do Eocénico médio da Bacia do Douro e das bacias sul-pirenaicas (Espanha) com base no registo de vertebrados

A preliminary comparison of the food-web of the middle Eocene Duero and Southern Pyrenean Basins (Spain) ecosystems based on vertebrate record



M. H. Corredera Barbero^{1*}, F. Escaso¹, F. Ortega¹

DOI: <https://doi.org/10.34637/n9hd-1136>

Recebido em 05/04/2020 / Aceite em 04/10/2020

Publicado online em maio de 2022

© 2021 LNEG – Laboratório Nacional de Energia e Geologia IP

Artigo original
Original article

Resumen: Se analizan las faunas de vertebrados terrestres identificadas en las cuencas de las regiones central y noreste del Eoceno medio español para comparar sus relaciones tróficas y sus interacciones interespecíficas. Para ello se han recopilado las referencias bibliográficas de las especies descritas en los niveles de referencia MP-13 a MP-16. Como resultado, se ha observado similitud entre las variables de la red trófica, pero diferencias significativas en la composición faunística de los ecosistemas de ambas regiones. En este sentido, se han obtenido valores inversos en la proporción de perisodáctilos y roedores entre las cuencas. De forma preliminar este análisis confirma la hipótesis de la existencia de dos paleobioprovincias faunísticas con ecosistemas diferentes en la península ibérica durante parte del Eoceno. La incorporación al estudio de otras faunas peninsulares y del resto de Europa permitirían ajustar el papel de los factores climáticos en la regionalización de la península durante el Eoceno.

Palabras clave: Vertebrados, Eoceno medio, redes tróficas, Cuenca del Duero, Cuencas surpirenaicas.

Resumo: As faunas de vertebrados terrestres identificadas nas bacias das regiões central e nordeste do Eocénico médio espanhol são analisadas para comparar as suas relações tróficas e as suas interações interespecíficas. Com este objetivo, foram compiladas as referências bibliográficas das espécies descritas nos níveis de referência do MP -13 ao MP-16. Como resultado desta análise, observou-se semelhanças entre as variáveis da rede trófica, mas diferenças significativas na composição faunística dos ecossistemas de ambas regiões. Neste sentido, foram obtidos valores inversos na proporção de perisodáctilos e roedores entre as bacias. De forma preliminar, esta análise confirma a hipótese de existência de duas paleobioprovincias faunísticas com diferentes ecossistemas na Península Ibérica durante parte do Eocénico. A incorporação no estudo de outras faunas peninsulares e de outras regiões da Europa permitiriam ajustar o papel dos fatores climáticos na regionalização da península durante o Eocénico.

Palavras-chave: Vertebrados, Eocénico médio, redes tróficas, Bacia do Douro, Bacias sul-pirenaicas.

Abstract: Spanish middle Eocene terrestrial vertebrate fauna from the central and northeastern regions were analyzed to compare their trophic relationships and interspecific interactions. For this a bibliographic

summary of the current species described at MP-13 to MP-16 biochronological levels was carried out. As a result, similarities among the distinct food-web variables but a significant differentiation on the faunal composition of both regions have been observed. Inverted values were obtained for perissodactyls and rodents between basins. Preliminarily, this analysis corroborates the existence in the Iberian Peninsula of two faunal paleobioprovinces characterized by distinct ecosystems during part of the Eocene. A study including other peninsular and European faunas would allow to adjust the role of climatic factors behind the regionalization of the Iberian Peninsula during the Eocene.

Keywords: Vertebrate, middle Eocene, food webs, Duero Basin, Southern Pyrenean Basins.

1 Grupo Biología Evolutiva, Universidad Nacional de Educación a Distancia, Avenida de Esparta, s/n, 28232, Las Rozas Madrid, España

* Autor correspondiente/Autor correspondente/Corresponding author: henarcorrederabarbero@gmail.com

1. Introducción

Los yacimientos con vertebrados fósiles del Eoceno de la península ibérica han sido objeto de gran cantidad de estudios durante décadas, aunque la composición faunística de las principales cuencas probablemente dista aún de estar bien conocida (Antunes 2003, Cuesta, 1991. Cuesta *et al.*, 2006; Badiola *et al.*, 2009). La información aportada por los análisis desarrollados hasta la fecha permitiría considerar la existencia de dos regiones paleogeográficas bien diferenciadas tanto climáticamente como en su composición biótica. De este modo, se ha propuesto que, durante el Eoceno, la península estaba conformada por dos paleobioprovincias, siendo los yacimientos incluidos en este estudio los pertenecientes a: la región surpirenaica (Cuencas Surpirenaicas: Grauss-Tremp y Ripollés-Berguedá), más pluviosa, húmeda y con mayor densidad arbórea, similar al resto del dominio Eoceno europeo, y otra, formada por las cuencas del centro-oeste ibérico (Duero, Oviedo y Miranda-Treviño) caracterizada por la presencia de ambientes más secos,

abiertos y que muestran una marcada tendencia a la aridez (Jiménez Fuentes, 1974; Checa and Casanovas, 1990; Cuesta, 1991; Checa, 1997; Cuesta *et al.*, 2006; Badiola *et al.*, 2009). Esta última paleobioprovincia se mantuvo aislada del dominio europeo alrededor de 11 millones de años, desde el Ypresiense hasta finales del Luteciense (Casanovas and Santafé, 1989; 1991; Meulenkamp *et al.*, 2000).

Estas condiciones de aislamiento produjeron una diferenciación faunística entre ambas cuencas que conduce a que, en este momento, su registro conocido únicamente comparta un taxón a nivel específico, el cocodrilo notosuquio *Iberosuchus macrodon*. Hasta la fecha, no se han explorado las interacciones entre las especies presentes en cada región, por lo que se propone la aplicación del análisis de redes tróficas (Dunne *et al.*, 2008; Roopnarine and Hertog, 2010) como una herramienta para compararlas a partir de sus interacciones tróficas.

Se analizarán las interacciones interespecíficas de la fauna de las dos regiones mediante un análisis de las relaciones tróficas de cada una de las paleobioprovincias agrupando, por un lado, las especies de los yacimientos de la cuenca del Duero y, por otro lado, las halladas en las cuencas surpirenaicas (Pirineo Oriental) pertenecientes al Eoceno medio. Mediante este análisis se pretende avanzar en la comprensión de las condiciones ecológicas de la península ibérica durante el Eoceno medio y comprender las presiones evolutivas que justifican la diferenciación faunística (Badiola, 2004; Badiola *et al.*, 2009).

2. Material y Métodos

Se ha recopilado información de 18 yacimientos pertenecientes al Eoceno medio de la península ibérica pertenecientes a los niveles de referencia biocronológicos MP13-16 (Bartoniense) (Tab. 1; Anexo 1). La elección de las cuencas del Duero y surpirenaicas se basa en la densidad de fósiles, localización y de referencias bibliográficas que facilitan este estudio.

En el estudio se han excluido las especies consideradas semiacuáticas o que pasan cortos periodos en tierra firme, por lo que muchos cocodrilos y tortugas, que son abundantes durante el Eoceno medio, no se han incluido en el presente trabajo. De la misma forma, no se clasifican las especies como especies tróficas (Dunne *et al.*, 2008), sino que se evalúan individualmente ya que de esta manera se puede apreciar el funcionamiento de la red, identificar especies clave y observar diferencias entre cuencas.

Los depredadores se dividieron en predadores y depredadores verdaderos o depredadores. En cuanto a los primeros, estos incluyen formas omnívoras con dentición bunodontia que engloba a artiodáctilos y otros pequeños mamíferos. Por su parte, los predadores verdaderos o depredadores se corresponden con formas con dentición secodontia. Las interacciones de ambos grupos, se realizaron evaluando la dentición y el tamaño-peso de depredadores y presas, a partir de datos obtenidos de la bibliografía (Morlo *et al.*, 2010; Ortega, 2004; Ring *et al.*, 2020; Solé *et al.*, 2021).

Con esos datos se relacionó el total de las especies con los predadores y depredadores formando una matriz de adyacencia en las que las interacciones se representan mediante los siguientes valores:

- 0: Sin conexión/consumición
- C: Consumición carroñera
- I: Consumición

Posteriormente las redes se construyeron con grafos dirigidos formados por vértices y flechas direccionales hacia los predadores, empleándose para ello el software para análisis y visualización de redes Gephi (<http://gephi.github.io/>).

Tabla 1. Listado de yacimientos de los que se han obtenido los datos (¹Badiola *et al.*, 2009; ²Antunes *et al.*, 1997; ³Buffetaut, 1986).

Tabela 1. Lista de jazidas das quais foram obtidos os dados (¹Badiola *et al.*, 2009; ²Antunes *et al.*, 1997; ³Buffetaut, 1986).

Table 1. List of the fossil-sites for which data was obtained (¹Badiola *et al.*, 2009; ²Antunes *et al.*, 1997; ³Buffetaut, 1986).

Nivel biocronológico (MP)	Yacimientos	
	Cuenca del Duero ¹	Cuencas surpirenaicas
16	Babilafuente Mazaterón Villamayor	
15/16	Caenes Cabrerizos Fuentesauco San Morales	
15		Pontils-26 ² Pontils-38 ² Sant Jaume de Frontanyà 1
14	Sanzoles	Tosalet del Morral ³ Sant Jaume de Frontanyà 2 ¹ Sant Jaume de Frontanyà 3 ¹
13/14	Casaseca de Campeán Corrales del Vino Jambrina Santa Clara del Avedillo	

Una vez construidas las redes, se llevó a cabo un análisis comparativo de las relaciones tróficas de cada cuenca analizando las siguientes medidas:

-C (L/S2): Conectancia, calcula el número máximo de conexiones binarias de un conjunto de especies midiendo la densidad de la red.

-L: Número de enlaces tróficos o interacciones observadas.

-S: Número de especies o taxones.

-L/S: Grado medio, mide el número de conexiones por especie, valores bajos indican un alto grado de especialización en carnívoros.

Se analizaron 72 y 36 especies (S) de las cuencas de Surpirenaicas y del Duero respectivamente, obteniéndose valores proporcionales a (S) en las interacciones (L) con y sin carroñeros.

En este análisis se tuvieron también en cuenta las interacciones de carroñeros para evaluar la importancia de esta forma de alimentación dentro del ecosistema y analizar por separado a los grupos consumidores de carne: carroñeros, omnívoros y carnívoros. Por este motivo se analizó el número de interacciones o enlaces (L) de los taxones consumidores de carne.

En ambas cuencas se registran creodontos indeterminados de la familia Hyaenodontidae. Debido a la ausencia de información sobre la talla de algunos ejemplares y teniendo en cuenta que el peso dentro de este grupo puede variar desde 1kg en formas como *Proviverra*, hasta un rango entre 4 y 50kg en las distintas especies de *Hyaenodon* (Morlo *et al.*, 2010; Solé *et al.*, 2021) en el estudio se ha propuesto la depredación hacia micromamíferos y pequeños artiodáctilos.

Se ha estimado una longitud de 3,117m para *Iberosuchus*, el depredador de mayor tamaño del Eoceno medio ibérico (Ortega, 2004) considerándose en el estudio como superdepredador. Por otro lado, *Duerosuchus piscator* es un cocodrilo planocránido semiacuático (Narváez *et al.*, 2019; In press) con una longitud inferior a la media de la familia (1,60m frente a los 2-3m estimados para Planocraniidae (Brochu, 2013) considerándose una

depredación hacia taxones de mediano tamaño, principalmente artiodáctilos.

Al género *Proviverra* se le atribuye depredación hacia animales pequeños con un peso aproximado de 1 kg y locomoción escansorial es un candidato a ser depredador de los grupos arborícolas además de roedores e insectívoros terrestres (Morlo *et al.*, 2010).

3. Resultados y discusión

3.1. Resultados y discusión

Respecto a las semejanzas y diferencias entre las cuencas se encontraron 9 géneros en común, incluyendo al cocodrilo notosuquio *Iberosuchus macrodon* que constituye supuestamente la única especie en común entre las cuencas. Los géneros comunes constituyen el 22,5% de los de la cuenca del Duero y el 44,9% de los de las cuencas surpirenaicas

Tras la elaboración del listado bibliográfico de las especies, se empleó el software de visualización obteniendo una representación gráfica de la red trófica de cada zona (Fig. 1).

Los diferentes colores/tonalidades de gris de los grafos en la Figura 1 corresponden a la modularidad de las redes, entendiendo por modularidad el grado de agrupamiento de las especies, basándonos en la matriz de predación de las cuencas, obteniendo a través del Software de visualización Gephi© un grado de modularidad para la cuenca del Duero de 0,342 correspondiéndose con 3 módulos, por su parte, en las cuencas surpirenaicas obtenemos un grado de modularidad de 0,16 con 2 módulos, ambos representados en la Figura 1.

La cuenca del Duero (Fig. 1a) presenta 3 módulos diferenciados, en este caso, las interacciones en color negro en la Figura 1a, indican una depredación a especies de mayor tamaño, principalmente, perisodáctilos por parte de la especie *Iberosuchus macrodon*. *Duerosuchus piscator* muestra una depredación hacia artiodáctilos representados en las interacciones de color plata en la Figura 1a. Finalmente *Proviverra* al igual que las especies bunodontas e indeterminadas, muestran un módulo de interacciones tróficas con especies de pequeño tamaño representadas en color gris en la Figura 1a.

Las cuencas surpirenaicas presentan una red con 2 módulos (Fig. 1b). Los grafos grises en la Figura 1b corresponden a las interacciones de *Iberosuchus macrodon* y un creodonto indeterminado hacia especies de ungulados. Por su parte, los grafos negros se corresponden con las interacciones de especies bunodontas y micromamíferos.

La ausencia de una interacción individual para *Iberosuchus* en las cuencas surpirenaicas es debida, posiblemente, a la ausencia de registro de megafauna que, de confirmarse en un futuro, indicaría la adaptación de *Iberosuchus* a la consumición de taxones de menor tamaño.

3.2. Análisis de las medidas estructurales

En la Tabla 2 se comparan las cuencas estudiadas mediante las variables de la teoría de la red trófica.

Respecto a la cuenca del Duero las interacciones producidas por carnívoros de dentición secodonta conforman el 67% del total mientras el 33% restante se corresponden con formas omnívoras con un grado de omnivoría variable. En el caso de las cuencas surpirenaicas, las interacciones de secodontos se reducen a un 19% mientras que el 81% restante de las interacciones se corresponden con omnívoros. Esta variación se explica por el menor número de especies carnívoras registradas en estas cuencas, con solamente 2 taxones en las cuencas Surpirenaicas en comparación con los 6 taxones presentes en la cuenca del Duero. Además, la diferente composición de las faunas representada en la Tabla 3, con una predominancia de especies de gran tamaño en el sector oeste y formas de menor tamaño en el este, determinan el número de interacciones de los taxones con dentición secodonta. En la Tabla 3, se observan las faunas dominantes para las cuencas, siendo la fauna dominante en la cuenca del Duero la perteneciente a Perisodactyla y en las cuencas Surpirenaicas los taxones incluidos en Rodentia ambas próximas al 50% del total de las especies analizadas.

Por su parte, tanto la fauna arborícola como insectívora es similar en ambas cuencas. Sin embargo, los artiodáctilos representan el 21% de la muestra en las cuencas surpirenaicas mientras que esta representatividad es del 13% en la cuenca del Duero. En las cuencas surpirenaicas, con 3 perisodáctilos y 7

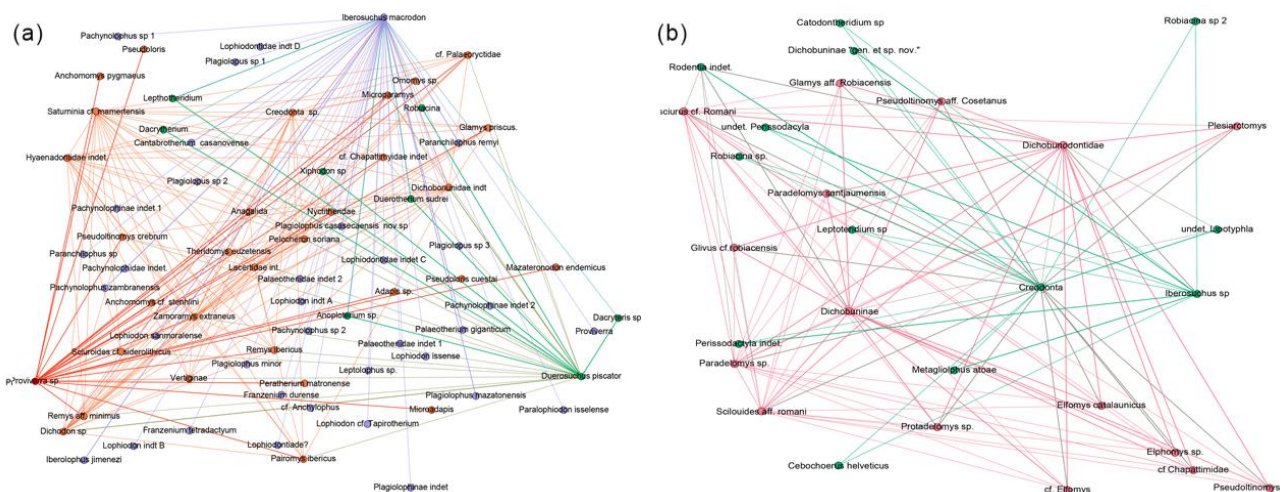


Figura 1. Representación de las redes tróficas: (a) Cuenca del Duero; (b) Cuencas surpirenaicas. Figuras creadas mediante el software para análisis y visualización de redes Gephi (<http://gephi.github.io/>).

Figura 1. Representação das redes tróficas: (a) Bacia do Douro; (b) Bacias sul-pirenaicas. Figuras criadas através de software para análises e visualização de redes Gephi (<http://gephi.github.io/>).

Figure 1. Food webs visualization: (a) Duero Basin; (b) South Pyrenean Basins. Figures created using the Gephi network analysis tool (<http://gephi.github.io/>).

especies de artiodáctilos, se refleja la tendencia global de aumento de artiodáctilos y descenso de perisodáctilos, desencadenada por el cambio de vegetación y la consecuente radiación de los artiodáctilos previamente adaptados a una dieta de menor calidad (Blondel, 2001).

Collison and Hooker (1987) determinaron que una baja proporción de pequeños mamíferos respecto a grandes mamíferos es característica de ambientes abiertos. Las diferencias obtenidas en la proporción de los valores relativos de pequeños mamíferos/grandes mamíferos (0,59 en la cuenca del Duero y 2,4 en las cuencas surpirenaicas) son un indicio que apoya la hipótesis de la existencia de dos paleobioprovincias caracterizadas por una diferente densidad arbórea.

Tabla 2. Variables de estudio en el análisis (con y sin interacciones de carroñeros) de las redes tróficas en la cuenca del Duero y cuencas surpirenaicas. Índices definidos en el apartado 2 (Materiales y métodos).

Tabela 2. Variáveis de estudo na análise (com e sem interações de necrófagos) das redes tróficas na Bacia do Douro e bacias sul-pirenaicas. Índices definidos na seção 2 (Materiais e métodos).

Table 2. Study variables in the of trophic network analysis (with and without scavengers) in the Duero basin and South Pyrenean basins. Indices are defined in Material and method section.

	S	L	C	L/S
Cuenca del Duero	72	548	11%	7,611
Cuenca del Duero sin carroñeros	72	217	4%	3,014
Cuencas surpirenaicas	36	226	17%	6,278
Cuencas surpirenaicas sin carroñeros	36	113	9%	3,139

Tabla 3. Especies depredadas en las cuencas el Duero y surpirenaicas y porcentajes respecto al total de especies de cada cuenca.

Tabela 3. Espécies de presas nas bacias do Douro e sul-pirenaicas e porcentagens relativamente ao total de espécies de cada bacia.

Table 3. Predated species in the Duero and South Pyrenean basins and percentages with respect to the total species in each basin.

	Cuenca del Duero	Cuencas surpirenaicas	Cuenca del Duero (%)	Cuencas surpirenaicas (%)
Arborícolas	10	6	15%	18%
Artiodáctilos	9	7	13%	21%
Insectívoros	3	1	4%	3%
Perisodáctilos	33	3	49%	9%
Roedores	10	16	15%	47%
Otros	2	1	3%	3%

La conectancia (C) muestra valores superiores en las cuencas surpirenaicas respecto a la cuenca del Duero en ambos análisis (Tabla 2). A pesar de ello, los bajos valores obtenidos son una posible consecuencia tanto del escaso número de depredadores como de la falta de determinación a nivel de género de varios taxones. Finalmente, el número de interacciones por especie (L/S) se sitúa en 3 especies en los análisis de las interacciones sin carroñeros y duplican su valor cuando se tienen en cuenta todas las interacciones, evidenciando, una especialización por parte de los depredadores (Tabla 2).

A pesar de las diferencias observadas en el número de taxones, la similitud entre las variables de conectancia (C) e interacciones

por especie (L/S) entre ambas cuencas, se explica por la diferente composición de la fauna. Por un lado, la fauna surpirenaica está compuesta por un porcentaje aproximado al 70% de formas herbívoras de pequeño tamaño (roedores y artiodáctilos) aumentando el número interacciones potenciales. Por otro lado, la fauna del Duero, conformada en aproximadamente un 50% por herbívoros de gran tamaño, limita su depredación a grandes depredadores, excluyendo a depredadores de tamaño medio.

4. Conclusiones

Los resultados obtenidos de este análisis preliminar de las interacciones de las faunas conocidas en la cuenca del Duero y las cuencas surpirenaicas (Pirineo Oriental) indican que los valores L/S son similares siendo L proporcional respecto al valor de S en cada cuenca. Respecto a la conectancia, presenta valores superiores en las cuencas surpirenaicas en las interacciones con y sin carroñeros.

Los géneros de vertebrados de hábitos terrestres compartidos entre la cuenca del Duero y las cuencas surpirenaicas se sitúan entre el 22-45% de los taxones registrados, evidenciando una diferencia en la composición faunística en ambas cuencas. Dentro de este grupo, los resultados obtenidos para ambas cuencas muestran valores inversos en la proporción de perisodáctilos y roedores siendo estos últimos el grupo predominante en las cuencas surpirenaicas. Tanto la diferencia entre el número de carnívoros secodontos entre las cuencas como el mayor número de micromamíferos presentes en las cuencas surpirenaicas producen diferencias entre la proporción de interacciones producidas por omnívoros y carnívoros estrictos.

En el caso de la cuenca del Duero, las interacciones obtenidas en el presente análisis muestran un mayor grado de complejidad. Esto es evidenciado por un mayor grado de modularidad y la especialización de los depredadores con módulos propios para las especies de cocodrilos *Iberosuchus macrodon* y *Duerosuchus piscator*. En relación con las cuencas surpirenaicas la ausencia de grandes ungulados establece una diferencia en la estructura trófica de *Iberosuchus* que aparece caracterizado en estas como un depredador generalista.

Para finalizar, los resultados obtenidos basados en la proporción de taxones pequeños (<2kg) y grandes (>2kg) confirman la existencia de dos paleobioprovincias caracterizados por una distinta densidad arbórea en el Eoceno medio español. Además, aportan información relevante sobre la estructura de las comunidades y sus tendencias evolutivas. El incremento en el conocimiento del funcionamiento de las comunidades sienta las bases para futuros estudios, con un mayor número de taxones y una revisión de la determinación específica, en especial de los depredadores, una de las grandes limitaciones de este trabajo. Finalmente, un análisis futuro entre las faunas peninsulares y europeas resultaría interesante para delimitar el papel de los factores climáticos en esta regionalización.

Material suplementario

Disponible apenas *online*.

Agradecimientos

Agradecer a los revisores del manuscrito y a todas las personas que han hecho posible este trabajo.

Referencias

Antunes, M. T., Casanovas, M. L., Cuesta, M. A., Checa, L., Santafé, J. V., Agustí, J., 1997. Eocene mammals from Iberian Peninsula. In: Aguilar, J.-

- P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds). *BiochroM' 97: Biochronologie mammalienne du Cénozoïque en Europe et domaines reliés*. Actes du Congrès BiochroM'97. Mem. Trav. EPHE Inst. Montpellier, **21**: 337-352.
- Antunes, M., 2003. Lower Paleogene Crocodylians from Silveirinha Portugal. *Paleovertebrata*, Montpellier, **32(1)**: 1-26.
- Badiola, A., 2004. *Estudio paleontológico del yacimiento superior de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica)*. *Paleobiología de Mamíferos e implicaciones Biocronológicas*. Unpublished PhD thesis. Universidad del País Vasco, Leioa, 417 p.
- Badiola, A., Checa, L., Cuesta, M. A., Quer, R., Hooker, J. J., Astibia, H., 2009. The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta*, **7(1-2)**: 243-258.
- Blondel, C., 2001 The Eocene-Oligocene ungulates from western Europe and their environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **168**: 125-139. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00252-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00252-2).
- Brochu, C. A., 2013. Phylogenetic relationships of Palaeogene ziphodont eusuchians and the status of *Pristichampsus* Gervais, 1853. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **103(3-4)**: 521-550. <https://doi.org/10.1017/S1755691013000200>.
- Casanovas-Cladellas, M. L., Santafé-Llopis, J. V., 1989. Dos nuevos Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **18**: 337-352.
- Casanovas-Cladellas, M. L., Santafé-Llopis, J. V., 1991. Los Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) de Llamaquique (Oviedo, España). In: Casanovas-Cladellas, M. L., Santafé-Llopis, J. V., Truyols, J. (Eds.), *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España)*. Boletín de Ciencias Naturales, IDEA, **41**: 101-188.
- Checa, L., Casanovas, M. L., 1990. El Eoceno Español: los yacimientos y sus faunas. *Paleontología i Evolució*, **23**: 17-39.
- Checa, L., 1997. Los perisodáctilos (Mammalia, Ungulata) del Eoceno catalán. *Paleontología i Evolució*, **30-31**: 149-234.
- Collison, M. E., Hooker, J. J., 1987. Vegetational and mammalian faunal changes in the early Tertiary of southern Eng-land. In: Friis, E. M., Chaloner, W.G., Crane, P. R. (Eds). *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*, Cambridge University Press, Cambridge, 259-304.
- Cuesta, M. A., 1991. *Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero*. Unpublished PhD Thesis. Universidad de Salamanca, Salamanca, 322 p.
- Cuesta, M. A., Checa, L., Casanovas, M. L., 2006. Los artiodáctilos del yacimiento ludiense de Sossis (Cuenca Prepirenaica, Lleida, España). *Revista Española de Paleontología*, **21(2)**: 123-144. <https://doi.org/10.7203/sjp.21.2.20486>.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., Martinez, N. D., Wood, R. A., Erwin, D. H., 2008. Compilation and network analyses of Cambrian food webs. *PLoS Biology*, **6(4)**: e102. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060102>.
- Jiménez Fuentes, E., 1974. Iniciación al estudio de la climatología del Paleógeno de la Cuenca del Duero y su posible relación con el resto de la península ibérica. *Boletín Geológico y Minero*, **85(5)**: 518-524.
- Narváez, I., De Celis, A., Martín de Jesús, S., Pérez-García, A., Rodríguez, A., Ortega, F., 2019. On the systematic position of the eusuchian *Duerosuchus piscator* (middle Eocene, Spain). XVII Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, Abstract Book, 79.
- Narváez, I., De Celis, A., Escaso, F., Martín de Jesús, S., Pérez-García, A., Rodríguez, A., Ortega, F., (in press). Redescription and phylogenetic placement of the Spanish middle Eocene eusuchian *Duerosuchus piscator* (Crocodylia, Planocraniidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1974868>.
- Morlo, M., Gunnell, G. F., Nagel, D., 2010. Ecomorphological analysis of carnivore guilds in the Eocene through Miocene of Laurasia. In: Goswami A., and Friscia, A. (Eds.). *Carnivoran Evolution: New Views on Phylogeny, Form, and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, 269-310. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139193436.011>.
- Meulenkamp, J. E., Sissingh, W., Calvo, J. P., Daams, R., Londeix, L., Cahuzac, B., Kovac, M., Nagymarosy, A., Badescu, R., Studencka, B., Beniamovskii, V. N., Scherba, I. G., Roger, J., Platel, J.-P., Hirsch, F., Sadek, A., Abdel-Gawad, G. I., Zaghbib-Turki, D., Ben Ismail-Latrache, K., Bouaziz, S., Karoui-Yaakoub, N., Yaich, C., 2000. Map 17: Early to Middle Ypresian (55-51 Ma), Map 18: Late Lutetian (44-41 Ma). In: Decourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, B., Barrier, E., Biju-Duval, B., Brunet, M., Cadet, J. P., Crasquin, S., Sandukescu, M. (Eds). *2000-Peri-Tethys: Paleogeographical maps*. Paris, Commission de la carte Géologique du Monde (24 maps, scale = 1: 10.000.000).
- Ortega, F., 2004. *Historia evolutiva de los cocodrilos Mesoeucrocodylia*. Unpublished PhD Thesis. Universidad Autónoma de Madrid, Cantoblanco, 204 p.
- Ring, S. J., Bocherens, H., Wings, O., Rabi, M., 2020. Divergent mammalian body size in a stable Eocene greenhouse climate. *Scientific Reports*, **10**: 3987. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60379-7>.
- Roopnarine, P. D., Hertog, R., 2010. Exploitation, Secondary Extinction and the Altered Trophic Structure of Jamaican Coral Reefs. *Nature Precedings*. <https://doi.org/10.1038/npre.2010.4186.1>.
- Solé, F., Fisher, V., Denayer, V. P., Spejger, R., Fourner, M., Levenger, K., Ladevêze, S., Folie, S., Smith, T., 2021. The upper Eocene-Oligocene carnivorous mammals from the Quercy Phosphorites (France) housed in Belgian collections. *Geologica Belgica*, **24(1-2)**: 1-16. <https://doi.org/10.20341/gb.2020.006>.

Anexo 1

Datos utilizados en el artículo para construir las redes tróficas de la Cuenca del Duero y de las cuencas surpirenaicas en forma de matrices de adyacencia.

Anexo 1

Dados usados neste artigo para construir as redes tróficas da Bacia do Douro e das bacias sul-pirenaicas sob a forma de matrices de proximidade.

Appendix 1

Data used in the article to build up the Duero Basin and Southern Pyrenean Basins paleo food-webs in the form of adjacency matrices.

Tabla 1. Matriz de adyacencia con las especies de la Cuenca del Duero consideradas en este análisis (0: sin conexión/consumición; C: consumición carroñera; 1: consumición; 2: presa preferente).

Tabela 1. Matriz de proximidade com as espécies da Bacia do Douro consideradas nesta análise (0: sem relação/consumo; C: consumo necrófago; 1: consumo; 2: presa preferente).

Table 1. Adjacency matrix with the Duero Basin species considered in the analysis (0: no consumption; C: scavenging; 1: consumption; 2: preferred prey).

	<i>Saturninia cf. mamertensis</i>	<i>Zamoramys extraneus</i>	<i>Dichodon sp.</i>	<i>Dichobonunidae indet.</i>	<i>Lacertidae indet.</i>	<i>Iberosuchus macrodon</i>	<i>Creodonta sp.</i>	<i>Hyaenodontidae indet.</i>	<i>Provirerra sp.</i>	<i>Duerosuchus piscator</i>
<i>Pseudotimomys crebrum</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Remys aff. minimus</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Remys ibericus</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Sciuroides cf. siderolithicus</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Theridomys euzetensis</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Zamoramys extraneus</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>cf. Chapattimyidae indet.</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Glamys priscus</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Pairomys ibericus</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Microparamys</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Adapis sp.</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Anchomomys cf. stenhlini</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Anchomomys pygmaeus</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Microadapis</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Mazateronodon endemicus</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Omomys sp.</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Pseudoloris</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Pseudoloris cuestai</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Peratherium matronense</i>	C	C	C	C	0	0	0	0	1	0
<i>Nyctitheridae</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Saturninia cf. mamertensis</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>cf. Palaeoryctidae</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Anagalida</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Pelocheron soriana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Vertiginae</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Robiacina</i>	0	C	C	C	0	1	C	C	0	1
<i>Xiphodon sp.</i>	0	C	C	C	0	1	C	C	0	1
<i>Lepthotheridium</i>	0	C	C	C	0	2	C	C	0	1
<i>Dichobonunidae indet.</i>	0	C	C	C	0	2	C	C	0	1
<i>Dichodon sp.</i>	0	C	C	C	0	2	C	C	0	1
<i>Anoploterium sp.</i>	0	C	C	C	0	2	C	C	0	1
<i>Duerotherium sudrei</i>	0	C	C	C	0	2	C	C	0	1
<i>Dacryteris sp.</i>	0	C	C	C	0	1	C	C	0	1
<i>Dacrytherium</i>	0	C	C	C	0	1	C	C	0	1

<i>Cantabrotherium casanovense</i>	C	C	C	C	0	2	C	C	0	C
<i>Franzenium durense</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Franzenium tetradactylum</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Iberolophus jimenezi</i>	C	C	C	C	0	2	C	C	0	C
<i>Palaeotherium giganticum</i>	C	C	C	C	0	2	C	C	0	C
<i>Palaeotheriidae indet. 1</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Palaeotheriidae indet. 2</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Leptolophus sp.</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Plagiolophinae indet.</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Plagiolophus mazatonensis</i>	C	C	C	C	0	2	C	C	0	C
<i>Plagiolophus minor</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Plagiolophus casasecaensis</i>	C	C	C	C	0	2	C	C	0	C
<i>Plagiolopus sp. 1</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Plagiolopus sp. 2</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Plagiolopus sp. 3</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>cf. Anchylophus</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Pachynolophus sp. 1</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Pachynolophus sp. 2</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Paranchilophus sp.</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Pachynolophinae indet. 1</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Pachynolophinae indet. 2</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Pachynolophidae indet.</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Pachynolophus zambranensis</i>	C	C	C	C		1	C	C		C
<i>Paranchilophus remyi</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lophiodon cf. tapirotherium</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lophiodon indet. A</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lophiodon indet. B</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lophiodon issense</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lophiodon sanmoralense</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lophiodontiade?</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lophiodontidae indet. C</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lophiodontidae indet. D</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Paralophiodon isselense</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Iberosuchus macrodon</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Creodonta sp.</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Hyaenadontidae indet.</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Proviverra</i>	C	C	C	C	0	1	C	C	0	C
<i>Lacertidae indet.</i>	C	C	C	C	1	1	C	C	0	C

Tabla 2. Matriz de adyacencia con las especies de las Cuencas surpirenaicas consideradas en este análisis (0: sin conexión/consumición; C: consumición carroñera; 1: consumición).

Tabela 2. Matriz de proximidade com as espécies das Bacias sul-pirenaicas consideradas nesta análise (0: sem relação/consumo; C: consumo necrófago; 1: consumo).

Table 2. Adjacency matrix with the Southern Pyrenean Basins species considered in the analysis (0: no consumption; C: scavenging; 1: consumption)

	<i>Suevosciurus cf. romani</i>	<i>Paradelomys sp.</i>	<i>Scilouides aff. romani</i>	<i>Dichobuninae</i>	<i>Dichobunodontidae</i>	<i>Creodonta</i>	<i>Iberosuchus sp.</i>
<i>Leptadapis</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Omomyidae gen. sp.</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Anchonomys frontanyensis</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Necrolemur anadoni</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Adapis sp.</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Pseudoloris pyrenaicus</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Marsupalia indet.</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Chiroptera</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Rodentia indet.</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Paradelomys santjaumensis</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Elfomys catalaunicus</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Glamys aff. robiacensis</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>cf. Elfomys</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Elphomys sp.</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Pseudoltinomys cosetanus</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Suevosciurus cf. romani</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Paradelomys sp.</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>cf. Chapattimidae</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Pseudoltinomys aff. cosetanus</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Scilouides aff. romani</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Protadelomys sp.</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Glivus cf. robiacensis</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Plesiartomys</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Lipotyphla indet.</i>	C	C	C	1	1	1	0
<i>Leptoteridium sp.</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Cebochoerus helveticus</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Catodontheridium sp.</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Metagiolophus atoae</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Perissodactyla indet.</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Perissodactyla indet.</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Dichobuninae gen. et sp. nov.</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Robiacina sp.</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Dichobunodontidae</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Robiacina sp. 2</i>	C	C	C	C	C	1	1
<i>Creodonta indet.</i>	C	C	C	C	C	0	0
<i>Iberosuchus sp.</i>	C	C	C	C	C	0	0