

SUCCESSVOLLE KLEINE GRAZERS - EVOLUTIE VAN FLUITHAZEN IN HET MIOCEEN

KEES HORDIJK, VAKGROEP STRATIGRAFIE & PALEONTOLOGIE, INSTITUUT VOOR AARDWETENSCHAPPEN UTRECHT (IVAU), UNIVERSITEIT UTRECHT, POSTBUS 80.115, 3508 TC, UTRECHT.

Samenvatting

De fluithazen vertegenwoordigen een familie van kleine herbivoren die sterk verwant is met de familie van de konijnen en hazen. Fossielen van fluithazen zijn vrij regelmatig aanwezig in assemblages van, vooral Miocene, fossiele kleine zoogdieren. Recent paleontologisch promotieonderzoek aan enkele duizenden fossiele tanden was gericht op de ontrafeling van de evolutie en ontwikkeling van fluithazen en hun rol in zoogdiergemeenschappen in Spanje gedurende het Mioceen, in relatie tot grootschalige veranderingen in het mondiale klimaat. Dit artikel gaat in vogelvlucht in op diverse biologische en paleontologische aspecten van fluithazen, waarna wordt ingegaan op enkele resultaten van het onderzoek.

Abstract

Pikas represent a family of small herbivores that is closely related to the family of rabbits and hares. Pika fossils commonly occur in, mostly Miocene, small mammal assemblages. Recent palaeontological research on several thousand fossil teeth was aimed at unraveling the evolution and development of pikas and their role in mammal communities in Spain during the Miocene in relation to changes in global climate. This article gives a bird's eye view on various biological and palaeontological aspects of pikas and touches on some of the research results.

Fluithazen, of pikas, zijn vrij compacte, wat eigenaardige haasachtige beestjes met korte oren, korte pootjes en amper een staart (figuur 1). Alle levende vertegenwoordigers van deze familie, de Ochotonidae Thomas, 1897, behoren tot slechts één genus *Ochotona* Link, 1795 (Hoffmann & Smith, 2005). Hun huidige verspreidingsgebied is beperkt tot Azië (28 soorten) en bergachtige delen van westelijk Noord-America (2 soorten) (Smith *et al.*, 1990; Smith, 2008). Hoewel pikas nu in Europa praktisch uitgestorven zijn, waren ze er in het geologische verleden vrij algemeen aanwezig (Lopez-Martinez, 2001, 2008). Desondanks zijn fluithazen een relatief weinig bestudeerde zoogdiergroep.

Spanje is zeer rijk aan zoogdiervindplaatsen en -fossielen. De gesteentelagen in de buurt van dorpje Villafeliche in het Calatayud-Montalbán bekken staan bekend om hun rijke fossielenarchief van Miocene zoogdieren en vertegenwoordigen het type gebied van het Aragoon, een continentale etage waarvan de biozonering onlangs is gereviseerd (van der Meulen *et al.*, 2012). Het beschikbare fossiele materiaal omvat tienduizenden zoogdiertanden verzameld uit meer dan 100 vindplaatsen waarvan veelal de superpositie bekend is. De opeenvolging is voor een groot deel absoluut gedateerd door middel van paleomagnetisme en beslaat ruwweg de periode tussen 17-10 miljoen jaar geleden (Krijgsman *et al.*, 1994, 1996; Daams *et al.*, 1999a). Deze combinatie van factoren geeft een ideaal uitgangspunt voor de bestudering van evolutie-trends, migraties en patronen in de faunasamenstelling op de geologische tijdschaal.

Het Mioceen wordt onder andere gekenmerkt door een aantal opvallende fasen en veranderingen in het mondiale klimaat (Zachos *et al.*, 2008; figuur 2). Het zogenaamde Miocene Klimaat Optimum vertegenwoordigt de warmste fase van de laatste 23 miljoen jaar, waarbij er subtropische condities heersten tot in Duitsland (Kürschner & Kvaček, 2009; Tütken & Vennemann, 2009; Bohme, 2010). De daaropvolgende Midden-Miocene Klimaat Transitie is een van de grote verkoelingsfasen van de laatste 65 miljoen jaar die gekenmerkt wordt door een sterke ijsuitbreiding op Antarctica (Flower & Kennett, 1994; Holbourn *et al.*, 2007; Mourik *et al.*, 2011). Deze markante klimaatperioden beïnvloedden in sterke mate

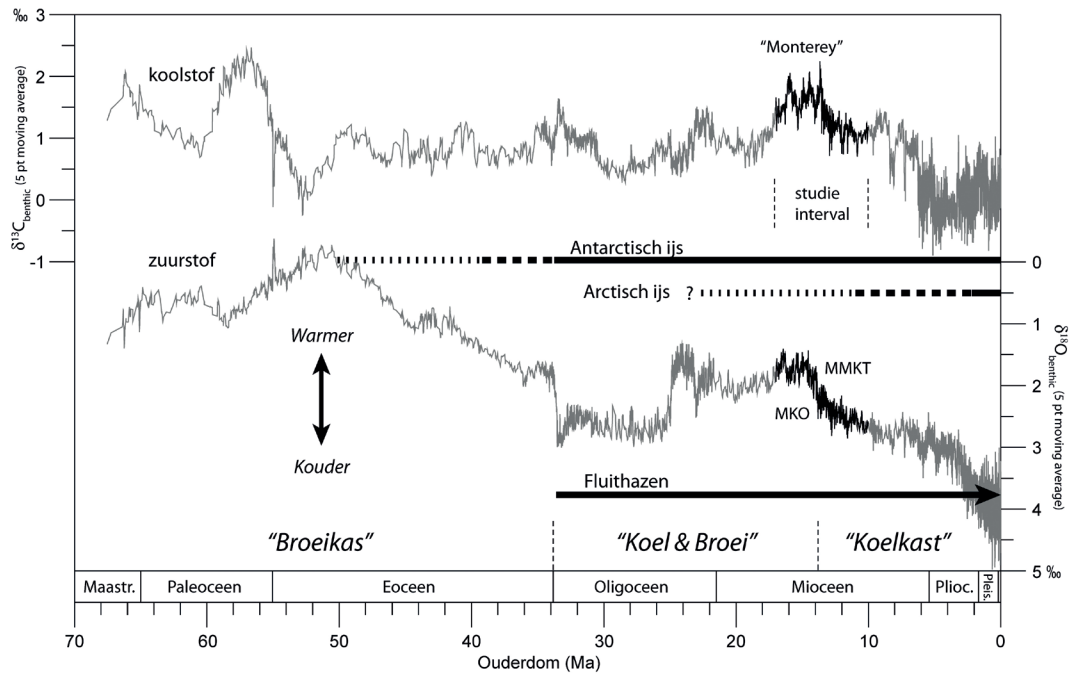
lokale en regionale neerslagpatronen, die op hun beurt bepalend zijn geweest voor de evolutie en lokale diversiteit van zoogdieren.

Voorgaande studies van de opeenvolging bij Villafeliche hebben zich voornamelijk gericht op de aanwezige



Figuur 1: Fluithaas op een P3 (door Ivo Duijnstee).

AUTEUR
KEES HORDIJK



Figuur 2: Trends van stabiele zuurstof (O) en koolstof (C) isotopen gemeten in marine benthonische foraminiferen die model staan voor veranderingen in het mondiale klimaat in het Cenozoïcum (gemodificeerd naar Zachos et al. (2008)).

knaagdierfamilies: hamsters, slaapmuizen, eekhoorns en de inmiddels uitgestorven eomyiden. Recentelijk is de rol van de fluithazen familie in deze context onder de loupe genomen waarbij de diverse aspecten zijn belicht, zoals de taxonomie, evolutie in samenhang met morfologische variatie, de rol van fluithazen in zoogdiergemeenschappen en al het voorgaande in relatie tot de klimatologische en regionale ecologische veranderingen gedurende het Midden-Mioceen (Hordijk, 2010).

FLUITHAZEN

De oudst bekende fluithaasfossielen zijn gevonden in Azië en zijn van Vroeg-Oligocene ouderdom (Kraatz & Barnosky, 2004; Dawson, 2008). Gedurende het Mioceen beleefden de fluithazen hun grootste bloeiperiode, waarbij de hoogste diversiteit werd bereikt en hun geografische verspreiding Azië, Noord-Amerika, Europa en delen van Afrika besloeg (Dawson, 2008; Lopez-Martinez, 2008). Van de ongeveer 20 Neogene genera die worden vermeld door Lopez-Martinez (2008) overleefden er slechts twee tot in de historische tijd, *Ochotona* en *Prolagus* Pomel, 1853, waarbij beide tot vrij recentelijk nog voorkwamen in Europa.

Het verspreidingsgebied van de steppe pika, *Ochotona pusilla* (Pallas, 1769), reikte tot in het Laat-Pleistoceen nog tot in het huidige Verenigd Koninkrijk, maar is gedurende het begin van het Holoceen tot in de 19^e eeuw sterk naar het oosten toe ingekrompen, waar het tegenwoordig is gereduceerd tot de regio van Kazachstan tot aan de grens met China en delen van Rusland in het oostelijke grensgebied van Europa (Fisher & Yalden, 2004; Smith & Johnston, 2008a).

Het genus *Prolagus* is inmiddels uitgestorven (Smith & Johnston, 2008b) na een stratigrafische range van meer dan 20 miljoen jaar (Lopez-Martinez, 2001). De laatste overgebleven vertegenwoordiger, *Prolagus sardus* (Wagner, 1829) waarvan de laatste veronderstelde waarneming dateert van omstreeks 1774 AD (Smith, 2008), blies ergens op de eilanden Corsica en Sardinië de laatste adem uit. Uit archeologische vondsten blijkt dat mesolithische en neolithische mensen deze fluithaas veelvuldig in geroosterde vorm hebben gegeten (Vigne et al., 1981, 2003). Desondanks is de Sardijnse fluithaas een van de weinige lokale eilandsoorten die de vestiging van de moderne mens en alles in zijn kielzog in eerste instantie heeft overleefd (Vigne & Valladas, 1996).

BIOLOGIE & ECOLOGIE

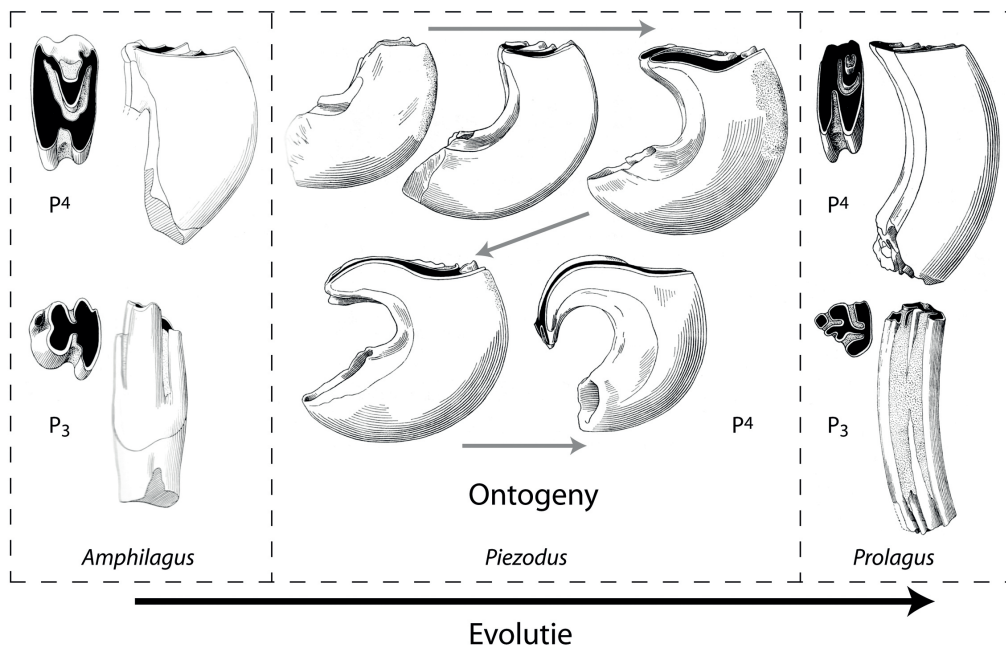
De familie van de fluithazen is nauw verwant aan de familie van de hazen en konijnen, Leporidae Fischer, 1817, en samen vormen ze de orde Lagomorpha Brandt, 1855. Beide families worden onder andere gekenmerkt door de afwezigheid van een winterslaap en door een herbivoor dieet in combinatie met caecotrofie (Hirakawa, 2001; Chapman & Flux, 2008). Caecotrofie, de inname van speciale in de blinde darm geproduceerde zachte keutels van voorverteerd materiaal, is een zeer belangrijke aanpassing die bijdraagt aan het succes van de orde Lagomorpha. De mogelijkheid om voedsel tweemaal door het spijsverteringskanaal te laten passeren stelt deze groep onder andere in staat om hun verteringsefficiëntie te vergroten, waardoor de combinatie van een fibereus plantaardig dieet en een klein lichaamsgewicht mogelijk is.

Ondanks de specialisaties voor het eten van plantaardig materiaal zijn er uitzonderingen die de regel bevestigen. Bij fluithazen die leven op nunataks in het zuiden van Alaska is vastgesteld dat ze dode vogels eten in perioden waarin er te weinig geschikte vegetatie beschikbaar is (Locke, 1998).

Naast de aanpassingen aan het einde van het spijsverterings-traject, hebben alle lagomorfen ook een zeer gespecialiseerd gebit, dat het verwerken van vezelig plantaardig voedsel aan het beginpunt van de spijsvertering sterk bevordert. De gebitsmorfologie van lagomorfen en nauwe verwanten was al in hoge mate gespecialiseerd in het Paleoceen. De nomenclatuur voor de gebitsmorfologie, in het bijzonder voor de bovenkaak, is hoofdzakelijk beschrijvend, aangezien de homologien in het tribosfene gebitsmodel zeer moeilijk te herleiden zijn (López-Martínez, 1986; Kraatz et al., 2011).

De gebitsformule van fluithazen is: (2, 0, 3, 2)/(1, 0, 2, 2/3). Enkele genera, waaronder *Prolagus*, missen de M_3 , *Prolagus* heeft dit gemis opgelost door de hypoconulid van de bilofodonte M_3 sterk te ontwikkelen tot een volwaardige derde lob, wat resulteert in een functioneel vergelijkbare kiezenrij in vergelijking met genera zoals *Lagopsis* Schlosser, 1884 en *Ochotona*.

Een van de meest in het oog springende aanpassingen die vele evolutionaire lijnen binnen de orde hebben geëvolueerd is het verhogen van de kroon. Dit resulteerde in diverse aanpassingsproblemen bij de accommodatie van grotere kiezen binnen de kaak of schedel. Bovenkaakskiezen kunnen hierdoor zowel een sterke rotatie als een sterke torsie hebben om slijtage mo-



Figuur 3: Voorbeeld van de evolutie van hypsodontie in fluihazen en ontogenetische variatie. (Afbeeldingen gecompileerd uit Tobien (1974, 1975)).

gelijk te maken binnen de gegeven ruimte (Tobien, 1974, 1975; Bair, 2007). Dit heeft tot gevolg dat bij het gebruik van een kies gedurende de ontogenetische ontwikkeling de maten en morfologie sterk veranderen (figuur 3). De morfologische variatie van een specifieke tand in een fossielenassemblage is daardoor potentieel vrij groot, wat gevolgen heeft voor de paleontologische bruikbaarheid en interpretatie. Dit effect is het grootst bij de relatief primitievere soorten die al wel een hypsodont gebit hebben, maar ook nog een wortel bezitten en dus nog geen hypselodontie hebben ontwikkeld, maar is ook van invloed op de meer geëvolueerde vormen met doorgroeiende kiezen.

Permanent doorgroeiende kiezen zijn in meerdere pika genera ontstaan en eveneens in meerdere regio's. In Europa is dit gedurende het Vroeg-Mioceen geëvolueerd met het

ontstaan van de genera *Prolagus*, *Lagopsis* en *Albertona* López-Martínez, 1986. In Noord Amerika vertegenwoordigt *Oreolagus* Dice, 1917 een Vroeg Mioceen genus met wortelloze kiezen (Kraatz & Barnosky, 2004). Een Aziatisch genus zoals *Sinolagomys* Bohlin, 1937 heeft al wat eerder wortelloze tanden geëvolueerd in het Laat-Oligoceen (López-Martínez, 1986). Het grofweg gelijktijdige verloop van deze evolutionaire trends op verschillende continenten markeren een zeer succesvolle stap in de evolutie van fluihazen, die mogelijk samenhangt met globale veranderingen naar meer open, grasrijke ecosystemen. De primitievere gewortelde vormen hielden het nog een tijdje vol naast de wortelloze soorten, maar moesten uiteindelijk toch het onderspit delven. Met de sterk ontwikkelde blindedarm en de evolutie van hoogkronigheid waarbij uiteindelijk de laagkronige varianten verdwijnen, volgen de fluihazen een enigszins vergelijkbaar evolutiepatroon met dat van de paarden, die gedurende het Mioceen ook een sterke ontwikkeling hebben doorgemaakt (MacFadden, 2005).

Net als bij hun hedendaagse vertegenwoordigers, is de veronderstelde habitat van de meeste fossiele fluihaasoorten geassocieerd met diverse graslandtypen en open boslandschappen, maar sommige fossiele soorten worden geassocieerd met wat dichtere begroeide ecosystemen (López-Martínez, 2001).

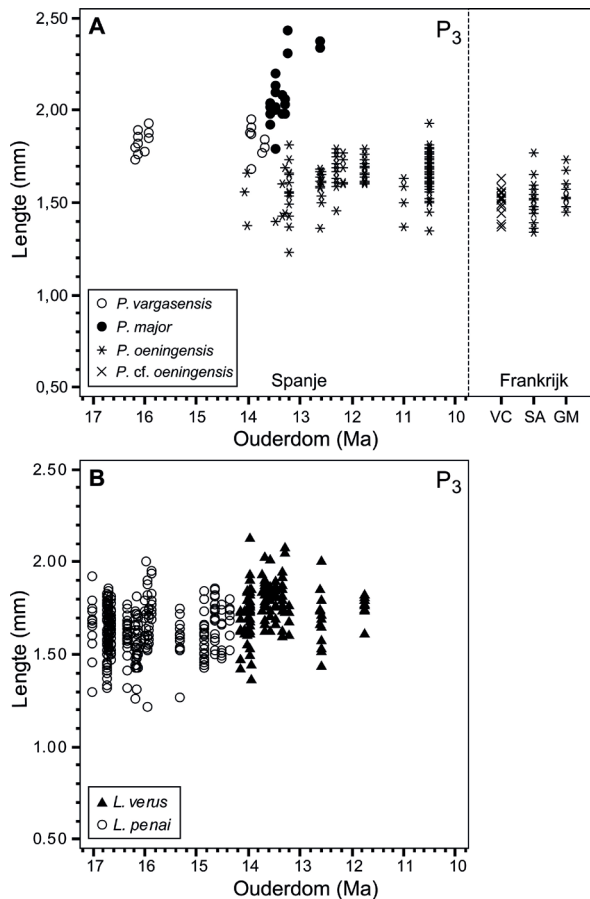
Diverse ecologische studies hebben aangetoond dat recente fluihaasoorten potentieel een sleutelrol kunnen innemen in de faunas en ecosystemen waarin ze floreren (Smith & Foggin, 1999; Lai & Smith, 2003; McIntire & Hik, 2005; Retzer, 2007; Wesche *et al.*, 2007). Dit wordt vooral gerelateerd aan hun graafgedrag (behalve bij de op gesteentehellingen levende soorten), hun intensieve graasactiviteit en de daarmee geassocieerde aanleg van voedselvoorraden (hooibergjes), en hun rol als prooidier voor een schare predatoren zoals roofvogels, marterachtigen, hond- en katachtigen, beren en slangen (Smith *et al.*, 1990). Hoewel dit niet direct is vastgesteld, hebben enkele fossiele soorten mogelijk ook een significante rol gespeeld in zoogdiergemeenschappen.



Figuur 4: SEM foto's van tanden van de drie morfologische groepen in het studiemateriaal. P3: 1. *Lagopsis penai* (Royo 1928); 2. *Prolagus tobieni* López-Martínez 1977; 3. *Prolagus oeningensis* (König 1825). P2: 4. *Prolagus major* López-Martínez 1977; 5. *P. oeningensis*. P3: 6. *Lagopsis verus* (Hensel 1856); 7. *P. tobieni*; 8. *P. oeningensis*.

MIDDEN MIOCENE FLUIHAZEN IN SPANJE

De rijke zoogdieroepenvolging bij Villafeliche is de afgelopen tientallen jaren uitgebreid onderzocht, wat heeft geleid tot nieuwe inzichten in taxonomie, regionale biostratigrafie,



Figuur 5: P₃ lengte door de tijd (gemodificeerd naar Hordijk (2010)). A) Twee nauw verwante evolutionaire lijnen in *Prolagus*. Afkortingen refereren naar Franse sites Vieux-Collonges (~16 Ma), Sansan, (~14.1 Ma) en La Grive M (~12.3 Ma). B) Anagenetische evolutie in *Lagopsis*.

evolutie en patronen in de faunasamenstelling (de Bruijn, 1967; Freudenthal, 1988; Daams *et al.*, 1999a, 1999b; van der Meulen *et al.*, 2003, 2005, 2012). Spaanse Mioocene fluithazen zijn uitgebreid beschreven door López-Martínez (1989), maar op een relatief lage temporele resolutie, zonder absolute dateringen en uit een groot gebied. De goed gedateerde secties in het typegebied van het Aragon bieden daarom een ideale mogelijkheid om de ontwikkeling van de fluithazen in groot detail te bestuderen (Hordijk, 2010).

Bij fluithazen zijn de P₁, P₂ en P₃, de tanden met de grootste diagnostische waarde voor de taxonomie, waarbij vooral de P₃ van groot belang is voor het onderscheid op soortniveau (figuur 4). De morfologie van andere gebitselementen geeft ook potentieel nuttige informatie, maar op grotere schaal.

Het onderzoeksproject heeft zich in eerste instantie gericht op een revisie van de bestaande taxonomie op basis van het uitgebreide materiaal, enkele duizenden tanden, uit de 100 vindplaatsen in de opeenvolging. De resolutie en de hoeveelheid van het beschikbare materiaal in stratigrafisch verband geven een sterk verbeterd beeld van de morfologische variatie binnen en tussen de verschillende evolutielijnen die naast elkaar voorkomen (figuur 5), waarbij twee nieuwe soorten zijn beschreven, respectievelijk *Prolagus lopezmartinezae* Hordijk & van der Meulen, 2010 en *Prolagus vargasensis* Hordijk & van der Meulen, 2010. Deze soorten geven een nieuw inzicht in het ontstaan en de ontwikkeling van de vier evolutionaire lijnen in het Midden Mioceen van continentaal Spanje. Eén lijn behoort tot het genus *Lagopsis*, de andere drie tot *Prolagus*. Deze vier lijnen worden in het bestudeerde tijdsinterval vertegenwoordigd door zeven soorten die ingedeeld kunnen worden in drie verschillende morfologische groepen.

Drie *Prolagus* soorten behoren tot dezelfde morfologische groep, maar verschillen, naast enkele andere details, duidelijk

van elkaar in grootte (figuur 5). Deze drie soorten vertegenwoordigen twee aparte evolutionaire lijnen die beide via een migratie vanuit het noorden in de Spaanse Mioocene zoogdiergemeenschap terecht zijn gekomen. De veronderstelde bron van beide lijnen betreft echter één evolutionaire lijn, die al wat langer aanwezig was in de regio van o.a. Frankrijk, Duitsland en Zwitserland. Uit de gegevens blijkt dat deze lijn in twee instanties gedurende het Mioceen naar het zuiden is gemigreerd wat uiteindelijk heeft geresulteerd in de twee aparte evolutionaire lijnen die zich hebben gevestigd in Spanje. Een soortgelijk patroon is gedocumenteerd bij hamsters afkomstig uit dezelfde gesteenteoepenvolging (Van der Meulen *et al.*, 2003).

Uit de analyse van de variatie van morfologische tandkenmerken binnen en tussen soorten en uit de co-existentiepatronen blijkt dat naast klimaat interspecifieke competitie waarschijnlijk ook een rol heeft gespeeld in de evolutie van de Spaanse pikas in het Mioceen.

In de groep van de primaire consumenten binnen de kleine zoogdieren in de bestudeerde opeenvolging (in dit geval betreft dit de knaagdieren en lagomorfen) is het gemiddelde populatieaandeel van fluithazen in de fossiele assemblages ongeveer 19%, variërend tussen 0 en 55%. Analyse van de faunasamenstellingen bevestigt eerder bij de knaagdieren vastgestelde patronen (Van der Meulen *et al.*, 2005) in de afbraak, opbouw en successie van kleine-zoogdiergemeenschappen door de tijd. Drie van de vier fluithaaslijnen blijken hierbij tot de groep van kernsoorten te behoren, die de lokale zoogdiergemeenschappen door de geologische tijd definieert en worden gekenmerkt door lange verblijftijden. Hierdoor zijn deze fluithazen mogelijk belangrijke componenten in Spaanse ecologische gemeenschappen in het Mioceen.

Verder werd vastgesteld dat de timing van evolutionaire aanpassing en van migraties in de kleine zoogdierfaunas, waaronder die van fluithazen, evenals veranderingen in de faunasamenstelling door uitsterven, sterk verband lijken te houden met veranderingen in het mondiale klimaat en de daaraan gekoppelde veranderingen in de lokale en regionale humiditeit.

Zoals vele andere goed fossiliserende organismen kunnen fossiele fluithazen een potentieel nuttige bijdrage leveren aan de studie van de ontwikkeling van het leven in het verre verleden.

DANKWOORD

Mijn dank gaat uit naar Natasja den Ouden die mij in de gelegenheid heeft gesteld om een bijdrage te mogen leveren aan dit nummer. Daarnaast wil ik Albert van der Meulen, Jelle Reumer, Pablo Peláez-Campomanes, Ivo Duijnste, Wilma Wessels, Hemmo Abels, Hans de Bruijn, Bram van den Berk-mortel en Petra Schoon bedanken voor al hun onmisbare hulp tijdens de uitvoering van het onderzoek. Verder ben ik dank verschuldigd aan het Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid), Universidad Complutense Madrid, en NCB Naturalis (Leiden) voor hun gastvrijheid en het beschikbaar stellen van fossiel materiaal voor onderzoek.

REFERENCES

- Bair, A.R. (2007) A model of wear in curved mammal teeth: controls on occlusal morphology and the evolution of hypsodonty in lagomorphs. *Paleobiology* 33(1), 53-75.
- Böhme, M. (2010) Ectothermic vertebrates (Actinopterygii, Al-loudata, Urodela, Anura, Crocodylia, Squamata) from the Miocene of Sandelzhausen (Germany, Bavaria) and their implications for environment reconstruction and palaeoclimate. *Paläontologische Zeitschrift* 84(1), 3-41.
- Chapman, J.A., J.E.C. Flux (2008) Introduction to the Lagomorpha. in: Alves, P.C., N. Ferrand, K. Hackländer (Eds.), *Lagomorph Biology: Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1-9.

- Daams, R., A.J. van der Meulen, M.A. Alvarez Sierra, P. Peláez-Campomanes, J.P. Calvo, M.A. Alonso Zarza, W. Krijgsman (1999a) Stratigraphy and sedimentology of the Aragonian (Early to Middle Miocene) in its type area (North-Central Spain). *Newsletters on Stratigraphy* 37(3), 103-139.
- Daams, R., A.J. van der Meulen, P. Peláez-Campomanes, M.A. Alvarez-Sierra (1999b) Trends in rodent assemblages from the Aragonian (early-middle Miocene) of the Calatayud-Daroca Basin, Aragon, Spain. in: Agustí, J., L. Rook, P. Andrews (Eds.), *The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, 127-139.
- Dawson, M.R. (2008) Lagomorpha. in: Janis, C.M., G.F. Gunnell, M.D. Uhen (Eds.), *Evolution of Tertiary mammals of North America. Volume 2: Small mammals, xenarthrans, and marine mammals*. Cambridge University Press, New York, 293-310.
- De Bruijn, H. (1967) Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, España) y su relación con la bioestratigrafía del área. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España* 78, 187-373.
- Fisher, C.T., D.W. Yalden (2004) The steppe pika *Ochotona pusilla* in Britain, and a new northerly record. *Mammal Review* 34(4), 320-324.
- Flower, B.P., J.P. Kennett (1994) The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 108, 537-555.
- Freudenthal, M. (Ed.) (1988) *Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain)*. Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden.
- Hirakawa, H. (2001) Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. *Mammal Review* 31, 61-80.
- Hoffmann, R.S., A.T. Smith (2005) Order Lagomorpha. in: D.E. Wilson and Reeder D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 185-211.
- Holbourn, A., W. Kuhnt, M. Schulz, J.-A. Flores, N. Andersen (2007) Orbitally-paced climate evolution during the middle Miocene "Monterey" carbon-isotope excursion. *Earth and Planetary Science Letters* 261, 534-550.
- Hordijk, K. (2010) Perseverance of pikas in the Miocene. Interplay of climate and competition in the evolution of Spanish Ochotonidae (Lagomorpha, Mammalia). *Geologica Ultraiectina* 333.
- Kraatz, B.P., A.D. Barnosky (2004) Barstovian ochotonids from Hepburn's Mesa, Park County, Montana, with comments on the biogeography and phylogeny of *Oreolagus*. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 36, 121-136.
- Kraatz, B.P., J. Meng, M. Weksler, C. Li (2011) Evolutionary patterns in the dentition of Duplicidentata (Mammalia) and a novel trend in the molarization of premolars. *PLoS One* 5(9), e12838.
- Krijgsman, W., C.G. Langereis, R. Daams, A.J. van der Meulen (1994) Magnetostratigraphic dating of the middle Miocene climate change in the continental deposits of the Aragonian type area in the Calatayud-Teruel basin (Central Spain). *Earth and Planetary Science Letters* 128, 513-526.
- Krijgsman, W., M. Garcés, C.G. Langereis, R. Daams, J. van Dam, A.J. van der Meulen, J. Agustí, L. Cabrera (1996) A new chronology for the middle to late Miocene continental record in Spain. *Earth and Planetary Science Letters* 142, 367-380.
- Kürschner, W.M., Z. Kvaček (2009) Oligocene-Miocene CO₂ fluctuations, climatic and palaeofloristic trends inferred from fossil plant assemblages in central Europe. *Bulletin of Geosciences* 84(2), 189-202.
- Lai, C.H., A.T. Smith (2003) Keystone status of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*): effect of control on biodiversity of native birds. *Biodiversity and Conservation* 12, 1901-1912.
- Locke, S. 1998. Pikas are not picky eaters. *yourYukon, Column 105, Series I*. <http://www.taiga.net/yourYukon/coll05.html>
- López-Martínez, N. (1986) The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). VI: The ochotonid lagomorph *Albertona balkanica* n. gen. n. sp. and its relationships. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 89(2), 177-194.
- López-Martínez, N. (1989) Revisión sistemática y biostratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) de Terciario y Cuaternario de España. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* 3(3), 1-350.
- López-Martínez, N. (2001) Paleobiogeographical history of *Prolagus*, an European ochotonid (Lagomorpha). *Lynx* 32, 215-231.
- López-Martínez, N. (2008) The lagomorph fossil record and the origin of the European rabbit. in: Alves, P.C., N. Ferrand, K. Hackländer (Eds.), *Lagomorph Biology: Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 27-46.
- MacFadden, B. J. (2005) Fossil horses - Evidence for evolution. *Science* 307, 1728-1730.
- McIntire, E.J.B., D.S. Hik (2005) Influences of chronic and current season grazing by collared pikas on above-ground biomass and species richness in subarctic alpine meadows. *Oecologia* 145(2), 288-297.
- Mourik, A.A., Abels, H.A., Hilgen, F.J., di Stefano, A. Zachariasse, W.J. (2011) Improved astronomical age constraints for the middle Miocene climate transition based on high-resolution stable isotope records from the central Mediterranean Maltese Islands. *Paleoceanography* 26(PA1210), 1-14.
- Retzer, V. (2007) Forage competition between livestock and Mongolian Pika (*Ochotona pallasi*) in Southern Mongolian mountain steppes. *Basic and Applied Ecology* 8, 147-157.
- Smith, A.T. (2008) The world of pikas. in: Alves, P.C., N. Ferrand, K. Hackländer (Eds.), *Lagomorph Biology: Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 89-102.
- Smith, A.T., J.M. Foggin (1999) The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. *Animal Conservation* 2, 235-240.
- Smith, A.T., Johnston, C.H. (2008a) *Ochotona pusilla*. in: *IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2*. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 03 February 2012.
- Smith, A.T., Johnston, C.H. (2008b) *Prolagus sardus*. in: *IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2*. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 03 February 2012.
- Smith, A.T., N.A. Formozov, R.S. Hoffmann, C. Zheng, M.A. Erbajeva (1990) The pikas. in: J.A. Chapman and Flux J.E.C. (Eds.), *Rabbits, Hares and Pikas: Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Lagomorph Specialist Group, Gland, 14-60.
- Tobien, H. (1974) Zur Gebißstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Amphilagus* und *Titanomys* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen* 3, 95-214.
- Tobien, H. (1975) Zur Gebißstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden* 103, 103-186.
- Tütken, T., T. Vennemann (2009) Stable isotope ecology of Miocene large mammals from Sandelzhausen, southern Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 83(1), 207-226.
- Van der Meulen, A.J., P. Peláez-Campomanes, R. Daams (2003) Revision of medium-sized Cricetidae from the Miocene of the Daroca-Villafeliche area in the Calatayud-Teruel basin (Zaragoza, Spain). *Coloquios de Paleontología, Volumen Extraordinario 1*, 385-441.
- Van der Meulen, A.J., P. Peláez-Campomanes, S.A. Levin (2005) Age structure, residents, and transients of Miocene rodent communities. *The American Naturalist* 165(4), E108-E125.
- Van der Meulen, A.J., I. García-Paredes, M.A. Álvarez-Sierra, L.W. van den Hoek Ostende, K. Hordijk, A. Oliver, P. Peláez-Campomanes (2012) Updated Aragonian biostratigraphy: Small mammal distribution and its implications for the Miocene European chronology. *Geologica Acta*, in press, doi: 10.101344/101105.000001710.
- Vigne J.-D., (2003) Le Lapin rat : *Prolagus sardus* (Wagner, 1829). in: Pascal, M., O. Lorvelec, J.-D. Vigne, P. Keith, P. Clergeau (Eds.), *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France: invasions et disparitions*, 108-110.
- Vigne, J.-D., H. Valladas (1996) Small mammal fossil assemblages as indicators of environmental change in Northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archaeological Science* 23(2), 199-215.
- Vigne, J.-D., M.-C. Marival-Vigne, F. de Lanfranchi, M.-C. Weiss (1981) Consommation du "Lapin-rat" (*Prolagus sardus* Wagner) au Néolithique ancien méditerranéen Abri d'Araguina-Sennola (Bonifacio, Corse). *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 78(7), 222-224.
- Wesche, K., K. Nadrowski, V. Retzer (2007) Habitat engineering under dry conditions: The impact of pikas (*Ochotona pallasi*) on vegetation and site conditions in southern Mongolian steppes. *Journal of Vegetation Science* 18(5), 665-674.
- Zachos, J., G.R. Dickens, R.E. Zeebe (2008) An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451, 279-283.