

GENERALIDADES SOBRE LOS CARNÍVOROS DEL VILLAFRANQUIENSE SUPERIOR EN RELACIÓN CON EL REGISTRO FÓSIL DE FONELAS P-1

REFLECTIONS ON THE CARNIVORES OF THE UPPER VILLAFRANCHIAN REPRESENTED IN THE FOSSIL RECORD OF THE FONELAS P-1 SITE

Guiomar Garrido y Alfonso Arribas

Área de Investigación en Patrimonio Geológico, Departamento de Investigación en Recursos Geológicos.
Instituto Geológico y Minero de España. Ríos Rosas, 23. 28003 Madrid. g.garrido@igme.es

RESUMEN

Este artículo constituye un trabajo fundamentalmente bibliográfico en el que se presentan algunos caracteres anatómicos generales del Orden Carnivora, así como de las familias y géneros representados en el yacimiento de Fonelas P-1 con sus respectivos encuadres paleogeográficos y cronológicos. Se incluyen además las especies actuales y fósiles descritas en cada uno de los géneros y un breve resumen de los conocimientos actualizados sobre su origen y relaciones filogenéticas.

PALABRAS CLAVE: Mustelidae, Canidae, Hyaenidae, Felidae, Plioceno superior terminal.

ABSTRACT

This mainly bibliographical work discusses a number of general anatomical characteristics of the Order Carnivora and of its families and genera represented at the Fonelas P-1 site, against the background of their respective chronological and palaeogeographical settings. A brief summary of current knowledge regarding the origin and phylogenetic relationships of the modern day members of these genera is provided.

KEYWORDS: Mustelidae, Canidae, Hyaenidae, Felidae, late Upper Pliocene.

INTRODUCCIÓN

Los carnívoros son mamíferos euterios caracterizados esencialmente por presentar adaptaciones anatómicas orientadas hacia una dieta a base de carne. En la dentición, estas adaptaciones se ven reflejadas en el último premolar superior (P⁴) y en el primer molar inferior (M₁), elementos denominados comúnmente "carniceras" (Fig. 1), los cuales se encuentran, en general, más especializados que el resto de los elementos yugales. Esta especialización consiste principalmente en que la cara lingual del metastilo de P⁴

y la región mesial de la cara labial del trigónido de M_1 realizan juntos una función cortante al ocluir entre sí a modo de cuchillas. P^4 y M_1 se encuentran más desarrollados en los grupos de régimen estrictamente carnívoro, mientras los grupos omnívoros muestran unas carniceras mejor preparadas para machacar que para cortar. Otra característica de la dentición en este grupo de animales es que, generalmente, el protocono de P^4 aparece relativamente alejado del paracono y los molares se encuentran reducidos a excepción de $M^1/1$.

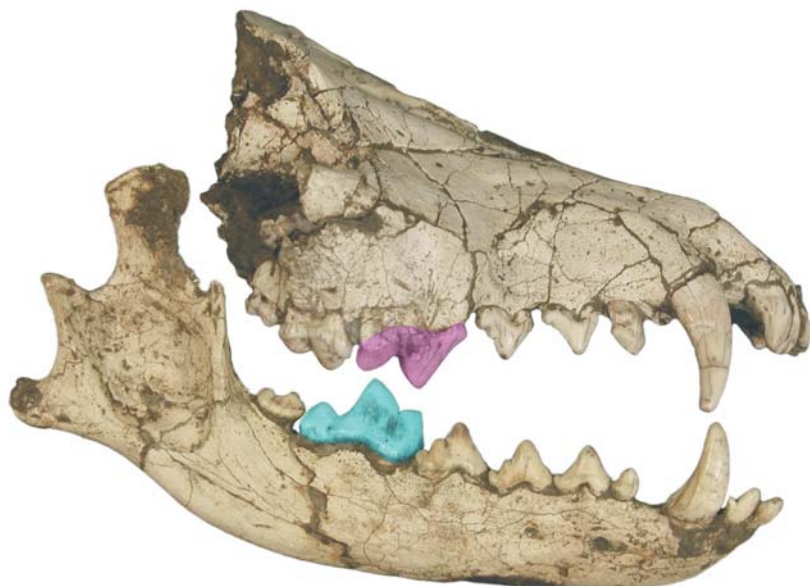


Figura 1. Fragmento de cráneo y mandíbula de *Canis etruscus* procedente del yacimiento de Fonelas P-1 donde se marcan en color las carniceras (P^4 y M_1) que caracterizan al Orden Carnívora.

Los carnívoros podrían haber evolucionado a partir de insectívoros primitivos o bien desde el grupo basal que dio lugar a los órdenes Primates y Chiroptera (Wozencraft, 1989a; Novacek, 1992). Los primeros representantes considerados Carnívora aparecen durante el Paleoceno y pertenecen a las familias Viverridae y Miacidae. En estos carnívoros primitivos las bullas timpánicas no se encuentran osificadas y los huesos del carpo están individualizados. A finales del Eoceno y principios del Oligoceno aparecen grupos de carnívoros más avanzados, con bullas timpánicas osificadas y fusión de los carpos escafoides, central y lunar, para formar un único hueso denominado escafolunar. Durante el Oligoceno y el Mioceno los carnívoros adquieren un gran éxito evolutivo, dispersándose por todos los continentes excepto Oceanía y la Antártida.

El Orden Carnívora fue originalmente dividido en dos grupos, Pinnipedia y Fissipedia (Simpson, 1945; Ewer, 1973), según criterios basados principalmente en sus respectivos caracteres derivados de su adaptación a la vida acuática y terrestre. Esta clasificación ha dejado hoy en día de ser aceptada, ya que los pinnípedos parecen estar estrechamente relacionados con dos familias de carnívoros terrestres (Mustelidae y Ursidae) incluidos en origen en Fissipedia (Tedford, 1976). En el año 1982, Flynn y Galiano vuelven a poner en vigor una terminología creada por Kretzoi en la década de 1940, la cual dividía los carnívoros en dos subórdenes, Caniformia y Feliformia, y que será utilizada en este trabajo. Sin embargo, ciertos auto-

res (p. ej. Morales y Soria, 1990) optan por utilizar unos términos equivalentes a los anteriores, propuestos anteriormente por Flower en 1869, en la cual los carnívoros considerados por Kretzoi (1945) como Caniformia son denominados Arctoidea y aquellos incluidos en Feliformia equivaldrían a Aeluroidea.

Una de las propuestas recientes de clasificación sistemática del Orden Carnivora es la siguiente (McKenna y Bell, 1997):

Suborden Caniformia Kretzoi, 1943

Familia Mustelidae Fischer de Waldheim, 1817

Familia Procyonidae Gray, 1825

†Familia Miacidae Cope, 1880

Familia Canidae Fischer de Waldheim, 1817

†Familia Amphicyonidae Haeckel, 1866

Familia Ursidae Fischer de Waldheim, 1817

†Familia Hemicyonidae Frick, 1926

Familia Otariidae Gray, 1825

Familia Phocidae Gray, 1821

Suborden Feliformia Kretzoi, 1945

†Familia Viverravidae Wortman y Matthew, 1899

†Familia Nimravidae Cope, 1880

Familia Hyaenidae Gray, 1821

Familia Felidae Fischer de Waldheim, 1817

Familia Viverridae Gray, 1821

Familia Herpestidae Bonaparte, 1845

Familia Nandiniidae Pocock, 1929

†: Taxón extinto.

Los miembros del suborden Caniformia Kretzoi, 1943 se caracterizan, entre otras cosas, por presentar un cíngulo completo rodeando al protocono en los molares superiores y, salvo excepciones, por carecer de parastilo en la carnífera superior. La distribución geográfica actual de los Caniformia es principalmente paleártica, alcanzando la región neotropical en su aislamiento durante el Terciario (Morales y Soria, 1990).

Aquellas familias incluidas en el suborden Feliformia Kretzoi, 1945 se caracterizan básicamente por la ausencia de cíngulo completo alrededor del protocono, por la presencia general de parastilo en la carnífera superior y por carecer de terceros molares, tanto superiores como inferiores. La distribución geográfica actual de los Feliformia es fundamentalmente oriental y etiópica, salvo algunas excepciones, y solamente los félidos ocupan determinadas áreas de las regiones paleártica y neotropical (Morales y Soria, 1990).

En el yacimiento de Fonelas P-1 aparecen representantes fósiles de 4 familias de carnívoros, dos de ellas pertenecientes al Suborden Caniformia (Mustelidae y Canidae) y otras dos pertenecientes al Suborden Feliformia (Hyaenidae y Felidae).

El número total de restos hallados durante los años 2001 y 2002 en Fonelas P-1 pertenecientes al Orden Carnivora es de 84, lo que supone un porcentaje del 14% sobre el total de elementos identificables recuperados (Garrido, 2006).

FAMILIA MUSTELIDAE Fischer de Waldheim, 1817

Generalidades

La familia Mustelidae pertenece al suborden Caniformia Kretzoi, 1943, y en ella se incluyen las subfamilias Lutrinae, Mephitinae, Mustelinae, Mellivorinae, Guloninae y Melinae, con representantes fósiles y actuales, y la subfamilia Leptarctinae, con todos sus representantes extintos. Los mustélidos se originaron durante el tránsito Eoceno-Oligoceno en Europa (*Mustelictis*) y Norteamérica (*Mustelavus*) (Hunt, 1996).

Esta familia, probablemente parafilética (Muizon, 1982), es la más diversificada dentro del Orden Carnivora, estando formada por especies de pequeño tamaño, con cuerpo generalmente alargado y patas cortas (Fig. 2). El cráneo de los mustélidos, normalmente robusto, muestra un esplanocráneo corto en relación al neurocráneo. La fosa suprameatal se encuentra oculta bajo la apófisis mastoides, carecen de canal aliesfenoides, los procesos paraoccipitales son prominentes y las apófisis postglenoideas siguen un recorrido curvo, limitando la movilidad de la mandíbula (Morales y Soria, 1990; Fernández-Salvador, 1996). La fórmula dentaria de los mustélidos es 3/3 I, 1/1 C, 2-4/2-4 P, 1/1-2 M. En cuanto a la dentición, estos animales se caracterizan por presentar incisivos no especializados, caninos alargados, premolares pequeños con denticúlos elevados y, en ocasiones, reducidos en número, carníceras desarrolladas, y un M¹ que muestra, en la mayoría de los casos, una constricción que divide al diente longitudinalmente en una región lingual y otra labial. M² suele estar reducido o ausente en la mayoría de los géneros. M₂, en caso de estar presente, se encuentra reducido a un pequeño botón uniradiculado. Las extremidades de Mustelidae son cortas, con cinco dedos cada una. En la extremidad anterior, el húmero muestra una fuerte tuberosidad deltoidea, una epífisis distal provista de un ancho foramen supracondilar y una cresta epicondilar lateral con forma de aleta; la ulna presenta una epífisis proximal oblicua debido a la inclinación medial del olécranon, además de un proceso ancóneo y unas superficies articulares distales anchas; el radio presenta un proceso coronoides muy prominente, una tuberosidad del radio muy desarrollada y una epífisis distal muy ancha, con una cresta transversal y surcos pronunciados para la extensión de los dedos. En la extremidad posterior, el fémur muestra una cabeza muy individualizada del cuello y la diáfisis, y un trocánter mayor débilmente desarrollado; la tibia presenta una epífisis proximal muy ensanchada y una tuberosidad tibial suave, la epífisis distal destaca por el fuerte desarrollo del maléolo medial. Las garras, comprimidas lateralmente y curvadas, no son retráctiles. Los machos son mayores que las hembras y portan báculo. La mayoría de los géneros presentan glándulas odoríferas subcaudales.

Entre los mustélidos es posible distinguir especies hipercarnívoras, como las englobadas en las subfamilias Mustelinae y Guloninae, las cuales presentan carníceras grandes y cortantes y un M¹ reducido, al igual que el talónido de M₁ y M₂, y especies hipocarnívoras, como es el caso de Melinae, las cuales muestran una reducción de P⁴ y un mayor desarrollo de M¹ y del talónido de M₁. Entre ambos extremos de carnivoridad se encuentran subfamilias intermedias, denominadas mesocarnívoras, como Mephitinae, Leptarctinae, Lutrinae y Potamothereiinae, con géneros adaptados a la vida acuática (Ginsburg y Morales, 2000). Por tanto, las principales características de Melinae son, por una parte, el gran desarrollo de la función moledora de su dentición, caracterizada por el incremento en la longitud de M¹ y del talónido de M₁, y por otra, la reducción de las zonas cortantes, marcada por un acortamiento de P⁴, el cual posee un grueso cíngulo distal, y por el bajo trigónido que muestra M₁.

En la actualidad, la familia Mustelidae agrupa 23 géneros con 65 especies (Nowak, 1999) que ocupan la mayor parte del globo excepto algunos territorios insulares.

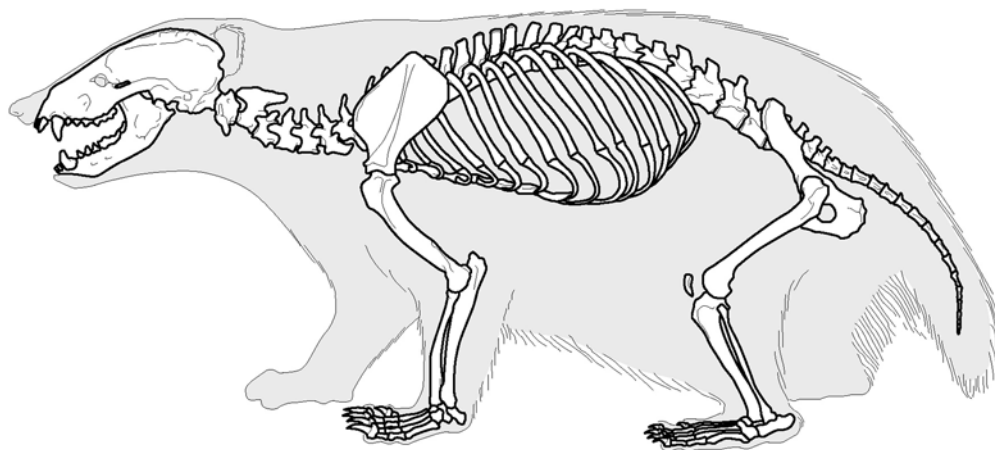


Figura 2. Esqueleto y contorno del tejón euroasiático actual *Meles meles*. Tomado de Coutureau, modificado de Pales y García (1981) (<http://www.archeozoo.org/fr.>).

En Fonelas P-1 han sido registrados fósiles de un mustélido perteneciente a la subfamilia Melinae Bonaparte, 1838. Esta subfamilia está actualmente representada por los tejones en sentido amplio, aunque se reconocen numerosas formas fósiles conocidas desde el Mioceno inferior (Ginsburg y Morales, 2000). Existen ciertas discrepancias en cuanto a los géneros actuales englobados en Melinae. Petter (1971) considera los géneros actuales *Taxidea*, *Meles*, *Arctonyx*, *Melogale* y *Mydaus* pertenecientes a esta subfamilia. Sin embargo, Wozencraft (1989b) elimina el género *Taxidea* de Melinae y McKenna y Bell (1997) tampoco reconocen como Melinae los géneros *Taxidea* y *Mydaus*, a los cuales incluyen en las subfamilias Mustelinae y Mephitinae, respectivamente. Nowak (1999) vuelve a añadir los géneros *Mydaus* y *Taxidea*, mientras Ginsburg y Morales (2000) reconocen únicamente como pertenecientes a Melinae los géneros *Meles*, *Arctonyx* y *Taxidea*, clasificando los géneros *Melogale* y *Mydaus* en la subfamilia Mephitinae. El género americano *Taxidea* ha sido históricamente relacionado con el tejón euroasiático (*Meles*) debido a semejanzas en el patrón de coloración del pelaje. Sin embargo, *Taxidea* presenta caracteres craneales que no se encuentran en *Meles*, por lo que es incluido provisionalmente en *Incertae sedis* (Wozencraft, 1989b).

En el yacimiento de Fonelas P-1 se ha identificado una nueva especie de mustélido perteneciente al género *Meles*, nominado *Meles iberica* (Arribas y Garrido, 2007). Este nuevo taxón se encuentra representado hasta el momento por 3 elementos que constituyen un 0,5% del total de fósiles identificables recuperados y un 3,6% de los carnívoros representados en el yacimiento (Garrido, 2006).

Género *Meles* Brisson, 1762

Los tejones son mustélidos de constitución robusta, extremidades cortas y locomoción semiplantigrada. Las garras no son retráctiles y se encuentran muy desarrolladas debido a sus hábitos excavadores. Los tejones euroasiáticos actuales (*Meles meles*) son omnívoros, pudiendo alimentarse de una gran variedad de recursos, tales como frutos, semillas, tubérculos y raíces, pequeños mamíferos, reptiles, aves, anfibios, moluscos, insectos, larvas e incluso carroña (Nowak, 1999).

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

En 1939 Viret propone que el género *Meles*, originario de China, alcanzó Europa durante el Plioceno inferior, edad de la cual procedía el registro fósil más antiguo conocido. Durante el Plioceno superior y Pleistoceno se reconocen en Eurasia cinco especies del género, el cual ha alcanzado la actualidad con un único representante, el tejón euroasiático que forma el taxón nominal *Meles meles*. El registro fósil parece indicar además que este género ha estado confinado a territorios euroasiáticos durante toda su historia evolutiva.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los tejones del Viejo Mundo incluidos en el género *Meles* presentan una caja craneal grande y alargada, unas órbitas pequeñas y una región frontonasal de perfil convexo, con una gran abertura nasal y un par de grandes forámenes infraorbitarios (Fig. 3). Además, se caracterizan por presentar crestas frontales prominentes que se reúnen en una cresta sagital, suave en las hembras y gruesa en los machos, para la inserción de los músculos involucrados en la masticación; unas bullas timpánicas de contorno subtriangular y un *foramen magnum* de contorno elíptico transversal (Petter, 1971; Crégut-Bonnoure, 1996a). La fórmula dental en *Meles* es 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 1/2 M. Los primeros premolares, tanto superiores como inferiores, son muy pequeños y se encuentran ligeramente desplazados hacia el margen lingual de la serie dentaria, pudiendo faltar en muchos ejemplares. M¹ se encuentra hipertrofiado. La carniceira inferior ha perdido su función cortante, transformándose en una robusta superficie moledora, lo que indica una clara adaptación a la omnivoridad. En resumen, la evolución de la dentición en Melinae puede entenderse como un incremento general progresivo de las regiones adaptadas para moler, en detrimento de las zonas cortantes (Kurtén, 1965).



Figura 3. Réplica del cráneo de tejón euroasiático *Meles meles*.

Especies actuales y fósiles

Tradicionalmente se reconocían en Eurasia tres especies de tejones (Viret, 1950): *Meles taxus* en Europa, *Meles leucurus* en Tibet y China, y por último, *Meles anakuma* de Japón. Posteriormente estas especies

se agrupan, reconociéndose un único representante actual del género *Meles*, la especie tipo *Meles meles* (Linnaeus, 1758) o tejón euroasiático, de distribución holártica (Corbet, 1978; Long y Killingley, 1983). No obstante, algunos autores recientes continúan reconociendo la presencia en Eurasia de dos especies de tejones: *Meles meles* en Europa y *Meles anakuma* en Asia (Baryshnikov y Potapova, 1990; Lynch, 1994; Kurose *et al.* 2001; Baryshnikov *et al.*, 2002), o incluso tres (*M. meles*, *M. leucurus* y *M. anakuma*; Abramov, 2002), aunque en ocasiones estas especies se determinan normalmente como subespecies de la especie nominal *Meles meles*, habiendo sido descritas hasta el momento 23 subespecies diferentes (Nowak, 1999). En 1914 Cabrera diferencia a nivel de subespecie entre el tejón europeo (*Meles meles meles*) y el tejón que habita en la Península Ibérica (*Meles meles marianensis*), clasificación que continúa siendo aceptada en la actualidad (Barea, 1999b). *Meles meles* se encuentra registrado en numerosos yacimientos del Pleistoceno superior y Holoceno. Los representantes actuales del género *Meles* muestran una elevada variabilidad individual, muy marcada en lo que su dentición se refiere (Baryshnikov y Potapova, 1990; Baryshnikov *et al.*, 2002). Tanto es así que algunas de las especies fósiles que han sido descritas hasta el momento entrarían dentro del rango de variabilidad observado para los representantes actuales. Esta variabilidad podría llegar a justificar la inclusión de ciertas especies descritas en el Pleistoceno europeo en la especie actual (Wolsan, 1993; Argant y Mallye, 2005), aunque por el momento se prefiere optar por conservar las antiguas denominaciones para los taxones fósiles hasta que se esclarezcan las relaciones conespecíficas de los tejones actuales. Entre las especies fósiles del género se encuentran:

- *Meles genevauxi* Viret, 1939.- Descrita en el Plioceno inferior de Montpellier. Se trata de la especie más antigua conocida del género, la cual muestra un gran tamaño y una dentición de morfología primitiva. No obstante, esta especie ha sido recientemente incluida por algunos autores en el género *Arctomeles* (Harington, 2001; Tedford y Harington, 2003).
- *Meles thoralis* Viret, 1950.- Se trata de una especie localizada por vez primera en el Plioceno superior de Saint Vallier, en Francia. Presenta una talla similar a la del tejón euroasiático *Meles meles*, y ciertos caracteres anatómicos algo primitivos. *Meles thoralis* ha sido posteriormente citada en las localidades búlgaras de Slivnitsa (Spassov, 1998) y Varshets (Spassov, 2000) y en el yacimiento griego de Vatera (Vos *et al.*, 2002). En 1971, Bonifay describe en el Pleistoceno medio de Lunel Viel la subespecie *Meles thoralis spelaeus*, considerada por ciertos autores como un sinónimo reciente del tejón euroasiático actual, *Meles meles* (Kurtén y Poulianos, 1977; Argant y Mallye, 2005).
- *Meles iberica* Arribas y Garrido, 2007.- Se trata de una especie de pequeño tamaño y constitución robusta localizada por vez primera en el yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18). Este nuevo tejón muestra a su vez una cresta sagital muy prominente, unas órbitas muy cerradas por procesos zigomáticos del frontal muy desarrollados, así como unos forámenes infraorbitarios muy reducidos. En cuanto a la dentición cabe destacar, entre otros caracteres, un talón en M¹ muy poco desarrollado distalmente (Arribas y Garrido, 2007, 2008a).
- *Meles dimitrius* Koufos, 1992.- Especie descrita por vez primera en el yacimiento macedonio de Gerakarou (Koufos, 1992) y citada posteriormente en Apollonia-1 (Koufos y Kostopoulos, 1997). El registro fósil conocido de este taxón se encuentra por el momento restringido a Grecia. Autores como Argant y Mallye (2005) no reconocen la identidad de esta nueva especie, sugiriendo que los fósiles atribuidos hasta el momento a *M. dimitrius* pertenecen a *M. thoralis*, especie que presentaría una gran variabilidad intraespecífica. Por el contrario, a nuestro modo de ver *Meles dimitrius* muestra suficientes caracteres anatómicos propios para representar una especie independiente.
- *Meles hollitzeri* Rabeder, 1976.- Taxón originariamente descrito sobre unos materiales registrados en el yacimiento austriaco de Deutsch-Altenburg 2. Wolsan (1993) considera esta especie como un

sinónimo de *Meles atavus*, aunque este mismo autor en un trabajo posterior (Wolsan, 2001) identifica *Meles hollitzeri* en el Pleistoceno inferior de Untermassfeld. Esta especie ha sido también citada en los yacimientos de Deutsch-Altenburg 4B (Mais y Rabeder, 1984) y en la Cueva de Treugolnaâ en el Cáucaso (Baryshnikov, 1993).

- *Meles atavus* Kormos, 1914.- Taxón descrito en el Pleistoceno inferior de Beftia 5 (Püspökfürdo) en Rumania y sinonimizada unos años más tarde por Kretzoi (1938) con la especie actual *Meles meles*, constituyendo una subespecie fósil de la misma (*Meles meles atavus*). Esta última clasificación es aceptada tanto por Kurtén (1968) como por Petter (1971). La subespecie *Meles meles praeglacialis* Kretzoi, 1941 representa a su vez un sinónimo reciente de *Meles meles atavus* (Wolsan, 2001). *M. atavus* ha sido citado en los yacimientos de Gombaszög 1, Süssenborn, Hundsheim, Eprfingen 3, Koneprusy C718, Mosbach 2, Stránská Skála 1 y Kozi Grzbiet, entre otros (Heller, 1958; Kahlke, 1961; Musil, 1968; Kurtén, 1968; Bonifay, 1971; Wiszniowska, 1989; Wolsan, 1993; Terzea, 1996). La mayor parte de los registros fósiles de este taxón proceden de yacimientos localizados en Europa oriental, en países como Alemania, Rumania, Polonia, Hungría, República Checa, etc. Existe una única cita en la Península Ibérica de esta subespecie, procedente del Pleistoceno medio de Villacastín (Arribas, 1994), aunque probablemente también se encuentre presente en el yacimiento de Trinchera-Galería en Atapuerca (García y Arsuaga, 1998) y en la Cueva de los Torrejones (Arribas *et al.*, 1995).

Origen y relaciones filogenéticas

Tanto Kurtén (1968) como Petter (1971) proponen un origen a partir del género *Melodon*, el cual durante el Mioceno superior habría dado lugar a las primeras formas de *Meles*. Tanto las relaciones entre las especies fósiles descritas del género, como el origen de los actuales tejones europeos y asiáticos permanecen por el momento sin resolver, aunque la especie *Meles thoralis* ha sido propuesta como ancestro de los actuales *Meles meles* y *Meles anakuma*, cuya divergencia tendría lugar a principios del Pleistoceno, diferenciándose ya las dos especies en el Pleistoceno medio (Baryshnikov *et al.*, 2002).

FAMILIA CANIDAE Fischer de Waldheim, 1817

Generalidades

Los cánidos (familia Canidae) se incluyen en el suborden Caniformia Kretzoi, 1943, en el cual se agrupan a su vez las familias extintas Miacidae, Amphicyonidae y Hemicyonidae, junto con las actuales Ursidae, Otariidae, Phocidae, Mustelidae y Procyonidae.

Las primeras especies pertenecientes a la familia Canidae se originaron durante el Eoceno y estuvieron restringidas a Norteamérica hasta finales del Mioceno, periodo en el cual se dispersan hacia Eurasia a través del estrecho de Bering. Los cánidos se diversificaron, una vez colonizado el Viejo Mundo, en una gran variedad de especies de tamaño medio con hábitos tanto carnívoros como omnívoros (Martin, 1989). Los primeros cánidos norteamericanos evolucionaron para adaptarse a la persecución de presas en zonas abiertas, adquiriendo cuerpos macizos, grupas algo caídas y extremidades prolongadas y resistentes, con locomoción digitígrada (Fig. 4). La cursorialidad de estos carnívoros mejoró sustancialmente con la fusión de tres de los huesos del carpo (escafoides, central y lunar) y la unión mediante cartilago del radio y la ulna, evitando así la rotación de los mismos.

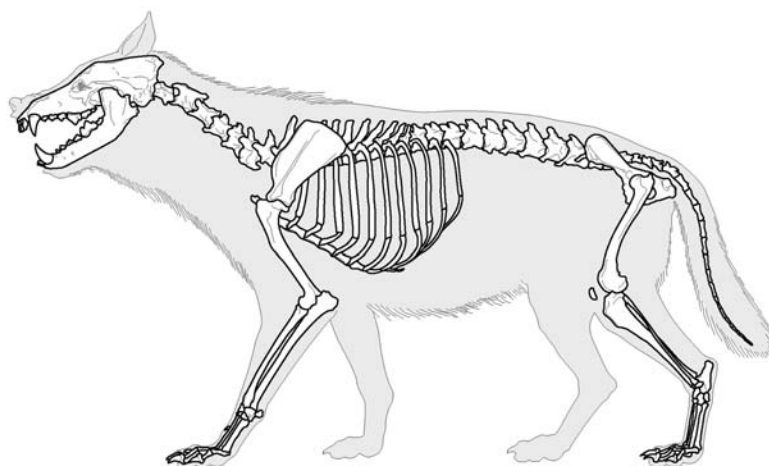


Figura 4. Esqueleto y contorno del lobo actual *Canis lupus*. Tomado de Coutureau, modificado de Pales y García (1981) (<http://www.archeozoo.org/fr.>).

La historia evolutiva de la familia Canidae está integrada principalmente por tres grandes radiaciones (Tedford, 1978; Martin, 1989): las dos primeras, acontecieron de modo exclusivo a Norteamérica, mientras que la última, y probablemente la más importante, afectó también al Viejo Mundo.

La primera radiación tuvo lugar durante el Eoceno superior y se caracterizó por una gran diversificación de especies pertenecientes a la subfamilia Hesperocyoninae. El apogeo de estas especies, entre las que se encuentra *Hesperocyon*, tuvo lugar entre finales del Oligoceno y el Mioceno temprano, cuando numerosas formas de pequeño tamaño poblaron las llanuras norteamericanas y las Montañas Rocosas (Hunt, 1996). Estos ecosistemas parecen haber sido el primer centro de evolución y radiación de la familia en su historia evolutiva.

La segunda de las radiaciones experimentada por Canidae estuvo protagonizada por la subfamilia Borophaginae, la cual se desarrolló a partir de Hesperocyoninae en el Oligoceno tardío. Borophaginae comenzó agrupando a un conjunto de pequeños cánidos del tamaño de un zorro (géneros como *Tomarctus* o *Nothocyon*), que durante el Mioceno experimentaron un aumento considerable de talla y una diversificación importante. Esta diversificación se desarrolló como adaptación a los tipos de hábitat de Norteamérica durante el Mioceno tardío y Plioceno, constituidos por grandes extensiones de sabanas y prados abiertos poblados por grandes manadas de ungulados. Esta segunda radiación termina hacia el Plioceno en Norteamérica con la especie *Borophagus*.

La última y más importante radiación fue protagonizada por la subfamilia Caninae, la cual se dispersa por primera vez hacia otros continentes, alcanzando Eurasia, África y Sudamérica. Una especie del tamaño de un coyote, *Eucyon davisii*, cruzó por Beringia hacia Eurasia, donde Caninae experimentó la mayor diversificación de su historia evolutiva, dando lugar a los típicos cánidos modernos como lobos, cuones y chacales. Durante el Villafranchiense ya se encuentran varias especies del linaje del lobo (*Canis*), zorros (*Vulpes*) y perros mapache (*Nyctereutes*). Contemporáneamente aparecen en Norteamérica especies relacionadas con el actual coyote (*Canis lepophagus*).

Una vez que abandonaron el continente americano, el centro de radiación de los cánidos modernos se

localizó en Asia. Lobos, cuones y zorros cruzaron de nuevo Beringia e invadieron Norteamérica a principios del Pleistoceno, periodo en el cual alcanzan por primera vez Sudamérica.

En la actualidad la familia Canidae agrupa un total de 16 géneros y 36 especies que habitan de forma natural en todos los continentes exceptuando Australia y otros territorios insulares (Nowak, 1999).

Los representantes actuales de la familia Canidae suelen dividirse en dos grandes grupos: el "linaje del lobo" (tribu Canini Fischer de Waldheim, 1817) que incluye los géneros *Canis*, *Lycaon*, *Cuon*, *Speothos*, *Atelocynus*, *Nyctereutes*, *Cerdocyon*, *Chrysocyon*, *Lycalopex* y *Pseudalopex*; y el "linaje del zorro" (tribu Vulpini Hemprich y Ehrenberg, 1832) incluyendo géneros como *Vulpes*, *Urocyon*, y *Otocyon*. Sin embargo, los resultados de los análisis moleculares reflejan la separación de tres grandes grupos diferentes, interpretados como líneas monofiléticas distintas desde el origen de los cánidos recientes, denominados "linaje del lobo" en el que se incluyen los géneros *Canis*, *Lycaon* y *Speothos*, "linaje de los cánidos sudamericanos", con los géneros *Chrysocyon*, *Dusicyon* y *Cerdocyon*, y "linaje del zorro", con *Vulpes*, *Alopex* y *Fennecus* (Wayne *et al.*, 1989). Los géneros *Speothos*, *Urocyon*, *Otocyon* y *Nyctereutes* representarían linajes independientes.

En el yacimiento de Fonelas P-1 se encuentran registradas cuatro especies de cánidos, entre las que se reconoce un representante de la tribu Vulpini (*Vulpes*) y tres especies de Canini incluidas en el género *Canis*. El número total de fósiles de cánidos registrados durante las campañas de 2001 y 2002 es de 47, entre los cuales se ha identificado únicamente un elemento perteneciente al género *Vulpes* y 46 al género *Canis*. Estas cifras constituyen un 7,9% del total de fósiles identificables recuperados y un 56% de los carnívoros representados en el yacimiento (Garrido, 2006).

Género *Vulpes* Frisch, 1775

El género *Vulpes* agrupa un conjunto de cánidos de pequeño tamaño denominados comúnmente zorros o raposos y representados en la actualidad por numerosas especies distribuidas prácticamente por todo el planeta, habitando Eurasia, América y África.

Los representantes actuales de *Vulpes* se caracterizan por presentar un cuerpo alargado y bajo, extremidades relativamente cortas, un hocico largo y estrecho, orejas anchas y puntiagudas y una cola muy poblada que representa, al menos, la mitad de la longitud de la cabeza y el cuerpo. El peso corporal oscila entre 1,5 y 14 kilogramos (Nowak, 1999). Todas las especies son muy oportunistas, utilizando una gran variedad de técnicas de caza. Las diferencias en la alimentación de cada una de las especies están sujetas a la disponibilidad de presas en cada territorio, pudiendo dar caza desde pequeños artiodáctilos, lagomorfos, roedores, aves o incluso peces, hasta todo tipo de invertebrados. En determinadas estaciones la fruta puede llegar a formar una parte importante de su dieta. Los zorros son de hábitos solitarios, aunque en ocasiones pueden formar grupos compuestos por un macho y varias hembras (McDonald, 1999). Los límites territoriales, delimitados por excrementos y marcas odoríferas, oscilan en la especie tipo (*Vulpes vulpes*) entre 1 y 10 Km².

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El género *Vulpes* aparece en Eurasia a mediados del Villafranchense, durante el Plioceno. Desde entonces, el zorro se encuentra abundantemente representado en yacimientos cuaternarios. Los primeros testimonios de registro fósil de *Vulpes* en África proceden del Pleistoceno inferior (Savage, 1978). Este

género ha alcanzando un gran éxito evolutivo en la actualidad, estando representado por una decena de especies, con una distribución geográfica prácticamente cosmopolita.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los representantes del género *Vulpes* presentan, en general, un tamaño pequeño, menor que aquellos pertenecientes al género *Canis*. Tanto el neurocráneo como la región maxilo-facial son alargados y estrechos; la constricción postorbitaria, situada inmediatamente tras el proceso zigomático del frontal, se encuentra muy marcada y los parietales presentan un perfil fuertemente convexo (Fig. 5). Uno de los caracteres anatómicos típicamente diagnóstico de este género es la presencia de un "surco vulpino" en el proceso zigomático del frontal. En cuanto a la dentición, está formada por elementos pequeños y estrechos, de cúspides elevadas y muy cortantes. La fórmula dentaria en *Vulpes* es 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/3 M. Los caninos son muy gráciles y agudos; P² y P³ no poseen cúspide accesoria posterior (c.a.p.); el protocono de P⁴ se encuentra muy desarrollado y bien individualizado del paracono; las tuberculosas muestran un cíngulo labial muy grueso y la torsión distal de ambos molares es, en general, muy débil o nula. En la dentición inferior P₃ y P₄ presentan trazas de c.a.p. y el protocónido de P₄ alcanza la misma altura que el paracónido de M₁. La carniceira inferior muestra un metacónido bien desarrollado e individualizado del protocónido. En ocasiones aparece un metastílido entre el entocónido y el metacónido (Crégut-Bonnoure, 1996b).



Figura 5. Cráneo de zorro rojo actual, *Vulpes vulpes*.

Especies actuales y fósiles

En la actualidad se reconocen una decena de especies del género *Vulpes*, con distribución euroasiática (*Vulpes corsac*, *Vulpes ferrilata*, *Vulpes cana*, *Vulpes bengalensis*), americana (*Vulpes velox* y *Vulpes macrotis*) y africana (*Vulpes rueppelii*, *Vulpes pallida* y *Vulpes chama*). El actual zorro rojo *Vulpes vulpes* ocupa la mayor parte de Eurasia, Norteamérica y el norte de África (Nowak, 1999), representando el carnívoro actual más adaptable y ampliamente distribuido (McDonald, 1999).

Durante el Neógeno-Cuaternario se registran en Europa las siguientes especies del género *Vulpes*:

- *Vulpes alopecoides* (Forsyth-Major, 1877).- Se trata de un zorro de pequeña talla registrado en yacimientos del Plioceno superior y Pleistoceno inferior, tales como Villarroya, Saint Vallier, Dafnero, Pirro

- Nord, Apollonia-1 y varias localidades del Valdarno superior, entre otros. Asimismo, esta especie ha sido reconocida entre la asociación faunística de Fonelas P-1 (Garrido, 2008a).
- *Vulpes praeglacialis* Kormos, 1932.- Representa un pequeño zorro, de dimensiones ligeramente mayores que la especie precedente y posiblemente emparentado con el actual zorro ártico (*Alopex lagopus*). Se encuentra presente en yacimientos del Pleistoceno inferior-medio tales como Venta Micena, Beftia 2, Quibas, Stránská-Skála, Le Vallonet, Gombaszog, Cúllar de Baza, Petralona, Montoussé 4, Atapuerca TD 6, L'Escale y L'Aragò.
 - *Vulpes praecorsac* Kormos, 1932.- Zorro de menor tamaño que los anteriores, considerado el ancestro del actual zorro corsac de las estepas asiáticas, *Vulpes corsac*. Su registro fósil se encuentra presente en localidades como Villany, Episcopia, Nagyharsanyhegy, Gundersheim, Deutsch Altenburg y Volaks.
 - *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758.- Los representantes fósiles del zorro rojo (*Vulpes vulpes jansoni*, entre otros) presentan una talla ligeramente menor y proporciones más gráciles que las poblaciones actuales. Se encuentra presente en numerosos yacimientos europeos del Pleistoceno medio y superior.

Origen y relaciones filogenéticas

El origen del género *Vulpes* permanece por el momento incierto. Una especie similar a *Vulpes alopecoides* descrita en el Villafranchense de China ha sido propuesta como posible ancestro de los representantes posteriores del género (Kurtén, 1968). Estos vulpinos podrían a su vez descender del taxón americano *Eucyon davisii*, en ocasiones determinado como *Vulpes davisii* (Kurtén y Anderson, 1980), el cual habría migrado hacia el Viejo Mundo durante el Plioceno. Ciertos autores plantean, sin embargo, la existencia de un tronco común para los géneros *Nyctereutes* y *Vulpes* (Martin, 1971). Por el contrario, existen opiniones que defienden que la especie descrita por Martin (1973) en el Plioceno inferior de Saint Estève, *Canis adoxus*, pertenecería al género *Vulpes*, constituyendo así el vulpino más antiguo conocido (Pons-Moyà y Crusafont, 1978a), aunque también este último taxón ha sido posteriormente atribuido al género *Eucyon* (Rook, 1993). Tedford y Qiu (1996) rechazan la relación entre el cánido de St. Estève tanto con el género *Eucyon* como con los vulpinos. Recientemente "*Canis*" *adoxus* se ha relacionado con el nuevo género descrito en el Plioceno de Mongolia *Nurocyon* (Sotnikova, 2006). Por tanto, a día de hoy no se conoce con certeza cual fue el origen del género. Por otra parte, los análisis moleculares parecen indicar que el "linaje del zorro" se originó hacia el Mioceno medio, y no es hasta principios del Plioceno cuando se escinden del tronco basal de este linaje las primeras especies del género *Vulpes* (Wayne *et al.*, 1989).

En Eurasia, la especie más antigua conocida del género es *Vulpes alopecoides*, la cual ha sido propuesta como ancestro de los representantes actuales de los géneros *Vulpes* y *Alopex* (Villalta, 1952; Kurtén, 1968). Aun así, las relaciones filogenéticas distan mucho de estar esclarecidas. En la mayoría de los trabajos *V. alopecoides* es propuesto como ancestro del zorro rojo *V. vulpes*, mientras que *V. praeglacialis* lo sería del zorro ártico *A. lagopus* (Kormos, 1932; Viret, 1954; Kurtén y Anderson, 1980). Otros autores, sin embargo, defienden la existencia de una mayor proximidad entre *V. alopecoides* y el actual zorro corsac *Vulpes corsac* (Stehlin y Dubois, 1933). De hecho, las relaciones entre las especies actuales son todavía confusas, ya que ciertos autores consideran *Vulpes* como subgénero de *Canis* (Van Gelder, 1978) o no reconocen el género *Alopex* e incluyen al zorro ártico en *Vulpes* (Geffen *et al.*, 1992). *Vulpes alopecoides* ha sido además propuesto como ancestro de *Vulpes praeglacialis* (Bonifay, 1971), e incluso podría representar para algunos autores un sinónimo del mismo (Kurtén, 1968).

Género *Canis* Linnaeus, 1758

El género *Canis* agrupa a aquellos cánidos modernos de tamaño mediano o grande representados de forma natural en la actualidad por lobos, coyotes y chacales. Éstos se caracterizan por presentar un cuerpo alto, extremidades largas y una cola cilíndrica bastante poblada. En el cráneo se observa una fuerte cresta sagital y un hocico en general más corto que los cánidos vulpinos (a excepción de *Canis simensis*). El sentido del olfato se encuentra extremadamente desarrollado, pudiendo detectar olores, en el caso del lobo (*Canis lupus*), a una distancia de hasta 2,4 Km. Los lobos son los cánidos de mayor tamaño, con un peso muy variable (10-80 kilogramos). Cazán normalmente presas de gran talla como ciervos, gamos, corzos, alces, caribues, bisontes, cabras monteses o bueyes almizcleros. Por el contrario, coyotes y chacales son más pequeños y oportunistas, concentrándose en dar caza a vertebrados de tamaño mediano y pequeño como antílopes, lagomorfos, aves y roedores, aunque también se nutren de huevos, reptiles, peces, insectos e incluso fruta. Los lobos son animales sociales, ya que forman manadas jerarquizadas centradas en una pareja dominante, mientras los coyotes pueden ser solitarios o formar pequeños grupos y los chacales suelen vivir en parejas con su camada. En general, los cánidos incluidos en este género son de hábitos fundamentalmente nocturnos o crepusculares y los límites territoriales varían mucho de una especie a otra.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El registro fósil de los cánidos modernos pertenecientes al género *Canis* abarca un intervalo cronológico de unos 4 Ma. Durante este amplio periodo de tiempo, que comprende desde el Plioceno inferior hasta la actualidad, diversas especies han formado parte de las paleocomunidades de todo el planeta, exceptuando el continente antártico y, hasta hace relativamente poco tiempo, Australia.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los representantes del género *Canis* se caracterizan por mostrar una serie de patrones anatómicos muy homogéneos, con cráneos alargados provistos de una fuerte cresta sagital, región maxilofacial alargada, suave constricción postorbital, arcos zigomáticos fuertemente proyectados hacia los laterales del cráneo y parietales globosos (Fig. 6), cuya anchura supera levemente aquella que alcanzan los procesos zigomáticos del frontal (Crégut-Bonnoure, 1996b). La fórmula dentaria del género *Canis* es 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/3 M.

En cuanto a la dentición superior, el género *Canis* muestra incisivos que aumentan de tamaño hacia los laterales, esto es $I^3 > I^2 > I^1$. En I^1 e I^2 se observan dos pequeños denticulos, uno medial pequeño y próximo a la cara oclusal y otro lateral de mayor tamaño y más alejado de la cara oclusal del diente. I^3 es caniniforme, y no presenta denticulo lateral alguno. Los caninos se encuentran muy desarrollados, con una corona muy puntiaguda de contorno oclusal ovalado. Los premolares están comprimidos labio-lingualmente, con P^1 , P^2 y P^3 provistos de un protocono desplazado hacia el margen mesial del diente. En P^2 y P^3 generalmente se observa una cúspide accesoria posterior. La carnífera superior presenta un paracono y un metacono muy desarrollados y un protocono que forma una cúspide mesio-lingual pequeña y baja. Los molares superiores muestran un contorno subtriangular, se encuentran curvados hacia la región distal y presentan una distribución de cúspides similar al patrón tribosfénico primitivo.

Los incisivos inferiores son similares a los superiores, excepto I_3 , que en este caso no es caniniforme, sino que sigue el mismo patrón morfológico que I_1 e I_2 , con denticulos laterales más desarrollados que los mediales. Los caninos inferiores, también de contorno oclusal ovalado, se encuentran a su vez muy des-

arrollados y su recorrido sigue una curvatura ligeramente más pronunciada que los caninos superiores. P_1 es un diente pequeño y unicuspidado. El resto de premolares inferiores, comprimidos labio-lingualmente, presentan un protocónido alto y un engrosamiento del cíngulo distal. Además, en P_3 y P_4 suele aparecer una c.a.p. entre el protocónido y el cíngulo distal, aunque existen casos (por ej. *Canis latrans*) en los que esta c.a.p. únicamente se observa en P_4 . La carniceira inferior presenta un trigónido provisto de un protocónido alto muy prominente precedido de un paracónido a su vez muy desarrollado y un metacónido lingual bajo y relativamente prominente, aunque poco individualizado del protocónido. En el talónido de M_1 se observan dos pequeñas cúspides, un hipocónido labial y un entocónido lingual. M_2 presenta un contorno oclusal ovalado mesio-distalmente y está provisto de un trigónido bicuspidado y un talónido con una única cúspide. Por último, M_3 es un diente sencillo, botoniforme, unicuspidado y uniradiculado.



Figura 6. Réplica del cráneo de lobo actual, *Canis lupus*.

Especies actuales y fósiles

En la actualidad se reconocen 8 especies pertenecientes al género *Canis* (Nowak, 1999). Entre las 3 especies de chacales actuales, *Canis mesomelas* Schreber, 1775 o chacal de lomo negro se encuentra restringido al continente africano, existiendo numerosas citas de su presencia en yacimientos del Plioceno africano (Garrido, 2002); *Canis adustus* Sundevall, 1847 o chacal rayado, también africano, ha sido a su vez citado en el Plioceno de este continente y *Canis aureus* Linnaeus, 1758 o chacal dorado, de distribución asiática y norteafricana, cuyas poblaciones procedentes de Asia se unen a las de chacales africanos (*C. mesomelas* y *C. adustus*) en el este de África en el último medio millón de años (Van Valkenburgh y Wayne, 1994).

El lobo *Canis lupus* Linnaeus, 1758 se difunde por toda Eurasia durante el Pleistoceno superior. Actualmente continúa habitando en gran parte de la región paleártica euroasiática y en algunas zonas del norte de África, Norteamérica y Méjico. El perro doméstico *Canis familiaris* Linnaeus, 1758 parece haber derivado de *Canis lupus* hace unos 15.000 años, siendo clasificado por la mayoría de los autores como una subespecie del mismo: *Canis lupus familiaris* (Van Gelder, 1978).

El coyote *Canis latrans* Say, 1823 aparece en Norteamérica durante el Pleistoceno inferior, aunque sus fósiles no son realmente abundantes hasta bien entrado el Pleistoceno medio. Actualmente ocupa grandes extensiones del continente americano, desde Alaska hasta Panamá.

La especie etíope *Canis simensis* Rüppell, 1840, en ocasiones denominado chacal de Simien, lobo etíope o caberú, del que no existen testimonios conocidos de registro fósil, parece estar más cercanamente emparentada con el lobo (*Canis lupus*) y con el coyote (*Canis latrans*) que con el resto de cánidos africanos (Gotelli *et al.*, 1994; Sillero-Zubiri y Gotelli, 1994), representando un relicto de una población ancestral de lobos que se dispersó por el Norte de África desde Eurasia. No obstante, siguen existiendo opiniones que lo relacionan con el linaje de los chacales (Rook y Azzaroli-Puccetti, 1996). Esta especie habita únicamente en las montañas de Etiopía, estando fuertemente amenazado por la extinción debido, entre otras cosas, al riesgo de hibridación con perros domésticos.

Por último, el denominado lobo rojo *Canis rufus* Audubon y Bachman, 1851 había sido considerado desde antaño como un relicto de la especie pliocena *Canis priscolatrans*. No obstante, según recientes análisis genéticos este taxón procedería de la hibridación entre lobos y coyotes durante los últimos 10.000 años (Reich *et al.*, 1999). Actualmente, el lobo rojo ocupa escasos territorios del sur de los Estados Unidos, considerándose una especie amenazada en peligro de extinción.

La gran homogeneidad de caracteres morfológicos existente en este grupo de animales no permite una distinción clara entre algunas de las especies fósiles del género *Canis*, observándose una disparidad de criterios importante a la hora de clasificar los materiales. Entre las especies fósiles descritas del género *Canis* se encuentran:

- *Canis lephogagus* Johnston, 1938. Se trata del representante de *Canis* s.s. más antiguo conocido, registrado en localidades de principios del Plioceno en Norteamérica.
- *Canis priscolatrans* Cope, 1899 (= *Canis edwardi*).- Especie de tamaño ligeramente mayor que el actual coyote. Aparece en Norteamérica durante el límite Plioceno-Pleistoceno.
- *Canis armbusteri* Gidley, 1913.- Cánido de gran tamaño, muy común en el Pleistoceno medio de Norteamérica, sustituido por *Canis dirus* a finales de este periodo.
- *Canis dirus* Leidy, 1858 (= *Canis indianensis*, *Canis mississippiensis*, *Canis ayersi*).- Especie de gran tamaño y dentición extremadamente robusta que pobló Norteamérica durante el Pleistoceno superior, siendo muy abundante en yacimientos de este periodo.
- *Canis cedazoensis* Mooser y Dalquest, 1975.- Pequeño cánido del Pleistoceno medio de Méjico.
- *Canis chihliensis* Zdanski, 1924.- Especie descrita en los depósitos villafranquienses de Nihowan. *C. chihliensis* ha sido propuesto como sinónimo de *Canis etruscus* (Torre, 1967), aunque para otros autores se encontraría más estrechamente relacionado con el grupo de *Canis (Xenocyon) falconeri* (Rook, 1993). La subespecie *Canis chihliensis palmidens* Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930, también descrita en Nihowan, es identificada posteriormente como un representante asiático de la especie europea *Canis arnensis* (Rook, 1993), mientras Torre (1967) proponía a su vez su sinonimia con *C. etruscus*. Por el contrario, la subespecie *Canis chihliensis minor* Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930, también procedente del Plioceno superior de Nihowan y considerada por Torre (1967) como un sinónimo de *Canis arnensis*, ha sido finalmente incluida en el género *Eucyon* (Rook, 1993; Spassov y Rook, 2006), conformando la especie *Eucyon minor*.
- *Canis cautleyi* Bose, 1879.- Taxón procedente del Villafranchiense superior de Siwaliks. Se encuentra mayoritariamente aceptado que representa un sinónimo reciente de *C. etruscus* (Torre, 1967; Rook, 1993).
- *Canis etruscus* Forsyth-Major, 1877.- Cánido de talla media bien representado en el Plioceno supe-

rior y Pleistoceno inferior de Italia, siendo su registro más esporádico en otros países. Bonifay (1971) identifica esta especie en el yacimiento de L'Escale, concluyendo que *C. etruscus* persiste hasta el Pleistoceno medio. Ciertos autores han seguido la opinión de Bonifay, citando la presencia de *C. etruscus* en depósitos post-villafranquienses (Morales y Soria, 1979; Pons-Moyà, 1987), e incluso le han añadido un valor estratigráfico diferenciando entre *Canis etruscus etruscus* y *Canis etruscus mosbachensis* (Pons-Moyà, 1987; Agustí *et al*, 1987). Torre (1974) por el contrario sostiene que el cánido de L'Escale guarda más parecido con las formas lupescas actuales que con los cánidos villafranquienses, opinión mantenida a su vez por Sotnikova (2001). De hecho, Rook (1993) identifica el material de L'Escale como *Canis* aff. *arnensis*, probablemente un sinónimo de *Canis mosbachensis* (García y Arsuaga, 1999). En nuestra opinión, *Canis etruscus* habitó durante el Plioceno superior y el tránsito Plio-Pleistoceno, siendo reemplazado durante el Pleistoceno inferior por la línea *C. arnensis-C. mosbachensis*. La especie *C. etruscus* aparece bien representada en el yacimiento de Fonelas P-1 (Garrido, 2008a), coexistiendo con una nueva especie del género de menor tamaño (Garrido y Arribas, 2008a).

- *Canis kuruksaensis* Sotnikova, 1989.- Cánido de pequeño tamaño descrito en el yacimiento de Kuruksay, en la República de Tayikistán. De pertenecer realmente al género *Canis*, esta especie evidenciaría la migración de este grupo de cánidos modernos hacia Europa y África hace unos 2,5 Ma. Sin embargo, recientemente esta especie ha sido relacionada con el género *Eucyon* (Spassov y Rook, 2006).
- "*Canis senezensis*" Martin, 1973.- Especie descrita en el yacimiento francés de Senèze. Los únicos elementos registrados en este yacimiento (dos hemimaxilares pertenecientes probablemente al mismo individuo) no presentan diferencias anatómicas ni métricas con la especie *C. arnensis*, por lo que constituye un sinónimo reciente de la misma (Garrido, 2002, 2006; Garrido y Arribas, 2008a).
- *Canis arnensis* Del Campana, 1913.- Se trata de un pequeño cánido extinto anatómicamente afín al actual coyote (*Canis latrans*), identificado en varias localidades del Pleistoceno inferior del Valdarno superior (Tasso, Faella, Bucine) y Sainzelles, entre otras. "*Canis senezensis*" es, como se ha comentado con anterioridad, sinónimo de *C. arnensis*, por lo que el registro más antiguo de la especie *C. arnensis* se localiza en Senèze, dentro de la zona MNQ18, en una cronología poco más antigua de los dos millones de años. Por otra parte, Rook (1993) identifica un nuevo taxón al que nombra provisionalmente *Canis* aff. *arnensis*, considerándolo una forma avanzada de los últimos *Canis arnensis* del Villafranquiense europeo, ya que muestra ciertos caracteres derivados (Rook y Torre, 1996). Esta forma aparecería representada en numerosos yacimientos de la Europa mediterránea del final del Villafranquiense y principios del Galeriense (Venta Micena, Pirro Nord, Le Vallonet, Cueva Victoria, Huescar-1, Colle Curti, Cúllar de Baza-1, L'Escale, Petralona) y en el yacimiento israelí de Oubeidiyah. García y Arsuaga (1999) plantean la sinonimia entre *Canis* aff. *arnensis* y *Canis mosbachensis*, opinión mantenida en este trabajo.
- *Canis accitanus* Garrido y Arribas, 2008.- Este nuevo cánido (Garrido y Arribas, 2008b), presente en el Plioceno superior terminal (zona MNQ18) de Fonelas P-1, muestra una talla sustancialmente menor que *Canis arnensis*, presentando una combinación de caracteres comunes a dicha especie fósil junto con una serie de caracteres propios, nunca antes descritos en representantes de este género, además de algunos caracteres afines a *Vulpes* no presentes en otras especies del género *Canis* (*C. etruscus*, *C. arnensis*, *C. lupus* y *C. latrans*). Este nuevo cánido comparte asimismo ciertos caracteres con *C. etruscus* y *C. lupus*, diferentes en *C. arnensis* y *C. latrans*. Probablemente, esta especie ibérica derive de poblaciones ancestrales de *C. arnensis*.

- *Canis apolloniensis* Koufos y Kostopoulos, 1997.- Especie descrita en la localidad griega de Apollonia-1, del Villafranchiense superior, y citada también en los yacimientos de Pirro Nord y Petralona. Representa un cánido de tamaño intermedio entre *C. etruscus* y *C. arnensis*. Probablemente *C. apolloniensis* no posea identidad específica propia y represente un sinónimo reciente de *Canis mosbachensis*.
- *Canis mosbachensis* Soergel, 1925.- El denominado vulgarmente *lobo del Pleistoceno* representa un cánido de talla media registrado en numerosos yacimientos del Pleistoceno inferior y medio europeo, el cual aumentaría progresivamente de tamaño para dar lugar al lobo actual (*C. lupus*). Ciertos autores consideran este taxón como una subespecie del lobo, denominándolo *Canis lupus mosbachensis* (Lumley *et al.*, 1988). Otros, por el contrario, perciben una relación más estrecha con *C. etruscus*, reconociendo la subespecie *C. etruscus mosbachensis* (Bonifay, 1971; Agustí *et al.*, 1987). En nuestra opinión no existe relación de descendencia directa entre *C. etruscus* y *C. mosbachensis*, ya que probablemente éste último evolucionó a partir del linaje de *C. arnensis*. Tal como proponen García y Arsuaga (1999), los especímenes clasificados como *Canis aff. arnensis* del Pleistoceno inferior y medio deberían ser finalmente incluidos en esta especie.
- *Canis (Xenocyon) falconeri* Forsyth-Major, 1877.- Cánido hipercarnívoro de gran tamaño bien representado en yacimientos italianos del final del Villafranchiense. En ocasiones este grupo de cánidos es citado bajo el género *Xenocyon* o incluso *Lycaon* (Martínez-Navarro y Rook, 2003). En la Península Ibérica *Canis (Xenocyon) falconeri* ha sido identificado hasta el momento en los yacimientos de Cueva Victoria y Venta Micena (Pons-Moyà, 1987), ejemplares que son clasificados por Martínez-Navarro y Rook (2003) en la especie *Lycaon lycaonoides*. *Canis cf. falconeri* se encuentra registrado en Fonelas P-1 (Garrido, 2008a).
- *Canis (Xenocyon) lycaonoides* (Kretzoi, 1938).- Especie descrita en Gombasek y citada posteriormente en varios yacimientos del Pleistoceno medio europeo (ver revisión en Sotnikova, 2001).
- *Canis (Xenocyon) antonii* Zdansky, 1924.- Cánido de gran tamaño que constituye el representante asiático de la especie europea *Canis (Xenocyon) falconeri*, habiendo sido identificada en yacimientos del Plioceno superior y Pleistoceno inferior.
- *Canis (Xenocyon) africanus* Pohle 1928 (= "*Canis atrox*" Broom, 1939).- Se trata de un gran cánido probablemente emparentado con los actuales licaones, habiendo sido registrado en yacimientos africanos del Plioceno superior y Pleistoceno inferior. Martínez-Navarro y Rook (2003) proponen la inclusión de estos grandes cánidos en el género *Lycaon*. Por el contrario, otros autores consideran que estos grandes cánidos se encuentran más estrechamente emparentados con el lobo que con el licaón (Ewer, 1955b; Turner, 1986, 1992a).

Origen y relaciones filogenéticas

Es difícil precisar cual es el primer registro conocido del género *Canis*, ya que existen numerosas citas dudosas en yacimientos del Mioceno y Plioceno inferior que han desencadenado opiniones muy dispares respecto a su atribución genérica. La cita más antigua corresponde a la especie "*Canis*" *cipio*, descrita por Crusafont (1950) en el Turolense de la Península Ibérica, taxón que parece estar relacionado con "*Canis*" *michauxi* Martin, 1973 del Plioceno de Perpignan (Torre, 1979). Ambas formas presentan caracteres muy primitivos y a su vez difieren netamente del género *Eucyon*, por lo que hasta que sea esclarecida su problemática taxonómica, serán incluidos con ciertas dudas en el género *Canis*. También en depósitos de finales del Mioceno, Morales (1981) identifica *Canis* sp. en el yacimiento de Venta del Moro, ejemplares que

posteriormente han sido determinados como *Eucyon monticinensis* (Rook, 1992). En este mismo género se han incluido finalmente las especies *Eucyon davisii*, *Eucyon minor* o *Eucyon odessanus*, clasificados en algún momento en el género *Canis*.

Algo similar ocurre con los registros africanos, ya que los materiales más antiguos procedentes del Plioceno y Plio-Pleistoceno han sido asignados a "*Canis*" *brevirostris*, especie que Rook (1993) atribuye al género *Eucyon*. Recientemente Werdelin y Lewis (2000) describen una especie de cánido en el yacimiento plioceno de South Turkwel (*Canis* sp. 1) que, de confirmarse su clasificación, representaría el testimonio africano más antiguo conocido del género.

Por tanto, aunque probablemente el género *Canis* apareció durante el Mioceno, no es hasta el Plioceno inferior cuando es posible confirmar su presencia, siendo en la Formación Mazegu, dentro de la Cuenca de Yushe en China, donde se registran los fósiles euroasiáticos más antiguos conocidos asignables al género *Canis*, en depósitos de unos 3,4 Ma (Flynn *et al.*, 1991). Esta forma presenta características anatómicas afines a la especie europea del Villafranchiense superior, *Canis etruscus* (Tedford *et al.* 1991).

Las relaciones filogenéticas de los cánidos modernos han sido objeto de numerosas y variadas interpretaciones en función de los hallazgos paleontológicos incluidos en las revisiones taxonómicas realizadas y de la clasificación de los mismos.

En cuanto a las relaciones de los cánidos actuales, éstas han sido ampliamente discutidas. Según el análisis molecular de Wayne *et al.* (1989), tanto el linaje del lobo como el linaje de los cánidos sudamericanos se escindirían del resto de los cánidos hace unos 9 Ma. Las especies *Canis lupus*, *Canis latrans* y *Lycyon pictus* divergirían juntos de un tronco ancestral hace unos 3 Ma.

El representante más antiguo conocido del género, *C. lepophagus*, fue en un principio relacionado con el actual coyote, *C. latrans* (Kurtén, 1974). Más tarde, Kurtén y Anderson (1980) también relacionan este cánido americano con la especie europea *C. arnensis*, argumentando que probablemente representen extremos de una única población de distribución holártica originada en Norteamérica. *C. arnensis* ha sido considerado por algunos autores como el antepasado del lobo del Pleistoceno (Soergel, 1928; Thenius, 1954; Kurtén y Poulianos, 1977; De Beaumont, 1979, 1980), aunque también ha sido relacionado con el linaje del chacal (Torre, 1967; Kurtén, 1968), o con el linaje del coyote (Kurtén, 1974; Torre, 1979; Sotnikova, 2001).

Rook y Torre (1996) no excluyen la posibilidad de que en la transición Pleistoceno inferior-Pleistoceno medio existieran en Eurasia dos linajes diferentes. Por un lado *Canis arnensis* (forma primitiva) y *Canis* aff. *arnensis* (forma avanzada) poblarían regiones mediterráneas, y por otro la línea *Canis etruscus*-*Canis mosbachensis* habitarían áreas del centro y norte de Eurasia. Por el contrario, García y Arsuaga (1999) plantean la sinonimia entre *Canis* aff. *arnensis* y *Canis mosbachensis*, constituyendo así una única especie que poblaría Europa desde los inicios del Pleistoceno. En nuestra opinión, *C. etruscus* no guarda relación alguna con *C. mosbachensis* o *C. lupus*, habiéndose extinguido a inicios del Cuaternario, siendo remplazado por la línea *C. arnensis*-*C. mosbachensis*.

La especie *C. priscolatrans* representaría un estadio evolutivo intermedio entre *C. lepophagus* y *C. latrans*-*C. arnensis*. Rook (1993) relaciona la especie *C. priscolatrans* con el actual lobo rojo (*C. rufus*), al cual asume como descendiente. Esta hipótesis, propuesta previamente por Nowak (1979), parece ser actualmente rechazada ya que los análisis moleculares indican que la especie *C. rufus* representa un híbrido relativamente reciente entre lobos y coyotes (Reich *et al.*, 1999).

Canis mosbachensis ha sido considerado desde hace décadas el antepasado del lobo actual (Thenius, 1954; Kurtén, 1968, Torre, 1974). Durante años ha estado generalmente aceptado que *C. etruscus* evolucionó hacia una forma de menor tamaño, *C. mosbachensis*, para después aumentar de talla y dar lugar al

verdadero lobo, *C. lupus*, durante el Pleistoceno medio (Torre, 1967, 1974, 1979; Kurtén, 1968; Martin, 1973; Sotnikova, 1989; Argant, 1991; Rook y Torre, 1996). En este trabajo no se reconoce una relación de descendencia entre *C. etruscus* y *C. lupus*, tal como se ha comentado anteriormente, ya que se acepta una línea *C. arnensis* - *C. mosbachensis* - *C. lupus* totalmente independiente de *C. etruscus*. En cuanto a *C. simensis*, Gotelli *et al.* (1994) consideran que representa un relicto de una población ancestral de lobos que se dispersó por el norte de África desde Eurasia.

Por otra parte, *C. ambusteri* ha sido relacionado filogenéticamente con la especie europea *C. falconeri* (Kurtén, 1967, Kurtén y Anderson, 1980; Berta, 1988). Esta última especie presenta caracteres morfológicos afines a *C. (X.) antonii* y *C. (X.) africanus*. Torre *et al.* (1992) diferencia entre la forma europea del Villafranchiense, *Canis (Xenocyon) falconeri*, y las formas del Pleistoceno medio, nominadas *Canis (Xenocyon) lycaonoides*. Pons-Moyà (1987) sugiere a su vez la sinonimia de estas dos últimas especies, dándole prioridad a *Canis (Xenocyon) falconeri*. Esta sinonimia propuesta por Pons-Moyà no ha tenido apenas aceptación posterior (Rook, 1993, 1994). Recientemente, Martínez-Navarro y Rook (2003) reclasifican los materiales procedentes del Valdarno superior como *Lycaon falconeri*, junto con aquellos procedentes del continente asiático atribuidos previamente a *Canis (Xenocyon) antonii*. Sin embargo, los fósiles procedentes del Pleistoceno inferior de Venta Micena, Cueva Victoria, Pirro Nord y Colle Curti son identificados por estos autores como *Lycaon lycaonoides*, junto con los materiales de varios yacimientos euroasiáticos y africanos del Pleistoceno inferior final y medio, previamente atribuidos a *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, *Canis (Xenocyon) africanus* o *Xenocyon* sp. Se creen necesarios estudios más profundos sobre las relaciones filogenéticas de *Canis falconeri*, ya que las semejanzas que presenta el esqueleto postcranial con la especie actual *Lycaon pictus* no se ven respaldadas por la anatomía dentaria, la cual es extremadamente más afín al género *Canis*.

FAMILIA HYAENIDAE Gray, 1821

Generalidades

La familia Hyaenidae pertenece al suborden Feliformia Kretzoi, 1945, en donde a su vez se incluyen las familias extintas Viverravidae y Nimravidae, y las actuales Felidae, Viverridae y Herpestidae. Actualmente se acepta una división de los hiénidos en cuatro subfamilias, dos de ellas extintas, Ictitheriinae y Percrocutinae, y otras dos con representantes actuales, Hyaeninae y Protelinae (McKenna y Bell, 1997).

Los representantes de Hyaenidae se caracterizan por presentar un cráneo de perfil convexo, con crestas sagital y occipital bien desarrolladas, región occipital en forma de triángulo isósceles y protuberancia occipital externa muy prominente. Además, presentan una región maxilofacial ancha, apófisis zigomáticas del frontal bien desarrolladas, parietales abombados, apófisis yugular puntiaguda que sobrepasa la base de los cóndilos occipitales, apófisis pterigoidea alargada y bullas timpánicas unicameradas. La mandíbula se caracteriza por presentar una apófisis angular muy desarrollada, una fosa masetérica profunda y una apófisis coronoides curvada hacia la región posterior.

En cuanto a la dentición, las formas más primitivas presentan elementos dentarios "tipo vivérrido", observándose en las formas más avanzadas una tendencia a la reducción progresiva de la serie molar (pierden M_2 y reducen M^1) y un robustecimiento de la serie premolar como adaptación para romper huesos. En estas últimas formas, P^4 es un diente largo con un protocono muy desarrollado. El resto de premolares son muy robustos, con denticulos principales altos y de forma cónica. M_1 presenta un trigónido

estrecho, en ocasiones provisto de metaconídeo lingual, y un talónido corto. Entre las especies actuales, *Proteles* presenta una dentición muy simple y vestigial debido a unos hábitos alimenticios a base de termitas, mientras los géneros *Hyaena* y *Crocuta* muestran una dentición más adaptada a romper huesos, con una fórmula dentaria $3/3 I, 1/1 C, 4/3 P, 0-1/1 M$. El primer molar superior puede faltar en el género *Crocuta*, ausencia que parece estar relacionada con la desaparición del metaconídeo en M_1 .

El esqueleto postcraneal de los hiénidos recuerda vagamente al de la familia Canidae (Fig. 7). El húmero muestra una diáfisis robusta, una tuberosidad deltoidea bien marcada y un gran foramen supratroclear, aunque no presenta fosa supracondilar. En el fémur se distingue un trocánter mayor redondeado que nunca sobrepasa el plano proximal de la cabeza femoral. En la tibia, la cresta tibial se prolonga sobre la diáfisis hacia la región distal y la epífisis distal muestra unos maléolos medial y lateral que alcanzan aproximadamente el mismo nivel distal. Las hienas no presentan báculo. Las garras no son retráctiles y la locomoción es completamente digitigrada (Morales y Soria, 1990; Crégut-Bonnoure, 1996c).

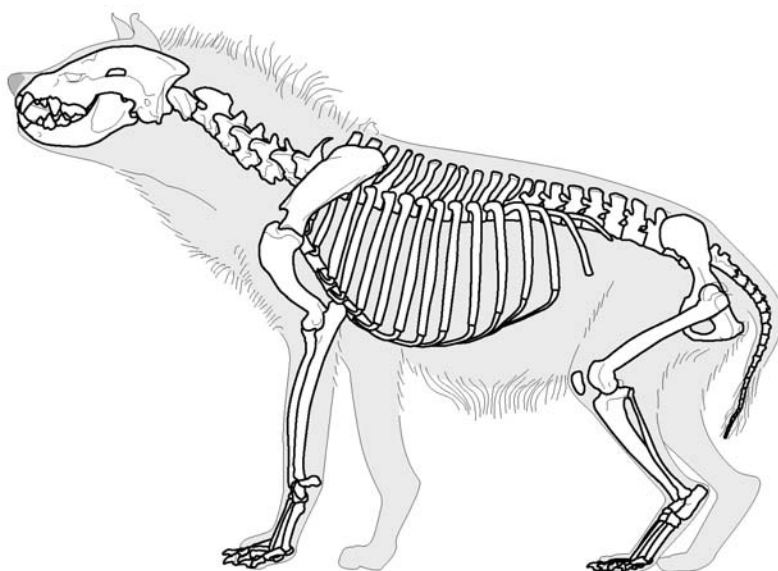


Figura 7. Esqueleto y contorno de la hiena manchada actual *Crocuta crocuta*. Tomado de C. Beauval y M. Coutureau (2004) (<http://www.archeozoo.org/fr>).

Los orígenes evolutivos de esta familia son, de momento, bastante oscuros. Aunque la gran mayoría de autores aceptan que los primeros representantes evolucionaron a partir de vivérridos o herpéstidos primitivos durante el Oligoceno (Hunt, 1987), cabría también la posibilidad de que hubieran evolucionado independientemente del resto de familias de carnívoros (Hunt, 1991). No obstante, parecen existir estrechas relaciones filogenéticas entre las familias Hyaenidae y Felidae, las cuales habrían derivado de un ancestro vivérrido a principios del Mioceno (Martin, 1989). Durante finales del Plioceno y comienzos del Pleistoceno, la familia Hyaenidae alcanza un gran éxito evolutivo, apareciendo numerosas especies en Eurasia, donde esta familia es considerada la más abundante en el registro fósil de los mamíferos carnívoros, tanto en número de especímenes registrados, como en número de especies fósiles descritas (Werdelin y Solounias, 1991).

En Europa se encuentran hiénidos desde el Mioceno hasta el Pleistoceno superior. En el continente americano los únicos hiénidos registrados aparecen durante el Plioceno y el Pleistoceno inferior de Norteamérica, estando representados por la hiena corredora *Chasmaporthetes* (Berta, 1981).

En la actualidad, la familia Hyaenidae se encuentra representada por tres géneros y cuatro especies: *Hyaena hyaena* (hiena rayada), *Hyaena brunnea* (hiena parda), *Crocota crocota* (hiena manchada) y *Proteles cristatus* (lobo de tierra). Todas ellas se encuentran restringidas al continente africano excepto *H. hyaena*, la cual habita también en Oriente próximo, sur de Rusia, Pakistán e India (Nowak, 1999).

En el yacimiento de Fonelas P-1 esta familia se encuentra representada por 15 elementos que constituyen un 2,5% del total de fósiles identificables recuperados durante la campaña de excavación de 2001 y 2002 y un 17,8% del total de los carnívoros registrados (Garrido, 2006).

Género *Pachycrocota* Kretzoi, 1938

El género *Pachycrocota* agrupa a un conjunto de hiénidos extintos que han sido objeto de diversas controversias taxonómicas debido, entre otras cosas, a su parcial convergencia anatómica con los representantes actuales del género *Hyaena*.

La etimología de *Pachycrocota* podría resultar algo confusa, ya que para algunos autores los representantes Pliocenos y Pleistocenos de este género presentarían determinados caracteres morfológicamente más afines al género *Hyaena* que a *Crocota*, aunque según nuestras apreciaciones el patrón general en la dentición parece relacionar más estrechamente a *Pachycrocota* con *Crocota*, tal como sugirieron previamente Pilgrim (1932), Kretzoi (1938) o Viret (1954). El intento posterior de Qiu (1987) de trasladar los representantes de *Pachycrocota* al género *Pliohyaena* parece no haber tenido suficiente aceptación en posteriores trabajos.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El registro fósil de *Pachycrocota* se encuentra restringido al Viejo Mundo, encontrándose en numerosos yacimientos de Eurasia y África en cronologías comprendidas entre el límite Mio-Plioceno y finales del Pleistoceno inferior o principios del Pleistoceno medio.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los representantes del género *Pachycrocota* están caracterizados por presentar un cráneo muy voluminoso, con maxilares altos. La fórmula dentaria es 3/3 I, 1/1 C, 4/3 P, 1/1 M. En cuanto a la dentición superior P² y P³ presentan un contorno oclusal ligeramente bilobulado, con un paracono reducido a un pequeño engrosamiento del cíngulo basal, más grueso en P³, y un pequeño denticulo tras el protocono. En la mandíbula la apófisis angular es corta y robusta. El margen superior del cóndilo mandibular se sitúa en un nivel por encima de la superficie oclusal de los elementos dentarios yugales. En P₂ y P₃ apenas se observa paracónido, mientras que en P₄ esta cúspide se encuentra desarrollada e individualizada. P₃ es masivo y presenta un aspecto "crocotoide" al tener un diámetro buco-lingual (DBL) muy grande en relación a su diámetro mesio-distal (DMD), mostrando así una sección subcuadrada en vista oclusal. La longitud de P₄ es netamente menor que la longitud de M₁, y en este M₁ es posible observar un trigónido desprovisto de metacónido y un talónido corto con cúspides reducidas (Howell y Petter, 1980; Crégut-Bonnoure, 1996c; Arribas *et al.*, 2003).

Especies fósiles

Se incluye a continuación una breve introducción histórica del género *Pachycrocuta*, con objeto de evitar posibles confusiones provocadas por una terminología cambiante a lo largo de los últimos dos siglos:

Las hienas carroñeras del Plioceno y Pleistoceno del Viejo Mundo fueron incluidas de manera cambiante en los géneros *Hyaena* y *Crocuta*, hasta que en 1938 Kretzoi propone una nueva terminología, utilizando el género *Pachycrocuta* para las especies clasificadas anteriormente como *Hyaena sinensis* y *Hyaena brevirostris*, y el género *Pliocrocuta* para aquellos ejemplares clasificados previamente como *Hyaena perrieri*.

En el continente europeo Croizet y Jobert distinguen en 1828 dos especies de hienas entre los fósiles pliocenos de Etouaires, clasificándolas como *Hyaena arvernensis* y *Hyaena perrieri*. Unos años más tarde Depéret (1890) describe la hiena rusciniense de Serrat d'en Vaquer en el Rousillon francés, creando para este ejemplar una nueva variedad o subespecie a la que denomina *Hyaena arvernensis* "raza" *pyrenaica*. En 1954 Viret revisa los fósiles de Etouaires e identifica en este yacimiento una única especie de hiena a la cual renombra, debido a su afinidad con la hiena manchada actual, como *Crocuta perrieri*, presente también en el yacimiento de Saint Vallier. Viret reconoce a su vez las diferencias existentes entre el material que Croizet y Jobert habían atribuido a *H. arvernensis* y el material descrito por Depéret como *H. arvernensis pyrenaica*, dándole a esta última el nombre de *Hyaena donnezani*. Por antigüedad, *Hyaena pyrenaica* tendría validez sobre la especie propuesta por Viret, *H. donnezani*, por lo que actualmente es clasificada como *Pachycrocuta pyrenaica*.

En posteriores trabajos no se reconoce el género *Pliocrocuta* propuesto por Kretzoi para *Crocuta perrieri*, atribuyendo la forma de Saint Vallier a la especie *Pachycrocuta perrieri* (Howell y Petter, 1980; Ficarelli y Torre, 1970). Sin embargo, ciertos autores distinguen entre los géneros *Pachycrocuta* y *Pliocrocuta*, y no aceptan la validez de la especie *P. pyrenaica*, sinonimizando esta especie con *Pliocrocuta perrieri* (Werdelin y Solounias, 1991).

En el continente asiático, las especies *Hyaena sinensis*, *Hyaena licenti* y *Hyaena bathygnatha* son consideradas representantes orientales de la especie europea *Pachycrocuta brevirostris* (Werdelin y Solounias, 1991; Werdelin, 1999).

En cuanto al continente africano, la especie *Hyaena bellax* es actualmente incluida en el género *Pachycrocuta*, habiendo sido relacionada con la especie euroasiática *P. brevirostris* (Howell y Petter, 1980; Randall, 1981; Turner, 1987a, 1990a; Turner y Antón, 1996; Werdelin y Solounias, 1991; Werdelin y Turner, 1996 a y b; Werdelin, 1999).

En este trabajo se adopta la terminología empleada por Ficarelli y Torre (1970), seguida también por Howell y Petter (1980) y Crégut-Bonnoure (1996c), en contra de la propuesta por Qiu (1987) o Werdelin y Solounias (1991). Por tanto, se utiliza el género *Pachycrocuta* para designar a un grupo de hienas carroñeras del Plioceno y Pleistoceno de Eurasia, entre las cuales se distinguen las especies *Pachycrocuta pyrenaica*, *Pachycrocuta perrieri* y *Pachycrocuta brevirostris*:

- ***Pachycrocuta pyrenaica*** (Depéret, 1890).- Constituye una especie que ha sido propuesta como el ancestro de las hienas "crocutoides" europeas del Plio-Pleistoceno (Ficarelli y Torre, 1970), y es considerada el antepasado directo de la especie villafranquiense *Pachycrocuta perrieri* (Schütt, 1971; Howell y Petter, 1980). Además del registro de Serrat d'en Vaquer, esta especie se encuentra presente en el yacimiento soriano de Layna, material que fue atribuido en un primer momento a *Hyaena donnezani* (Crusafont y Aguirre, 1971). Adrover *et al.* (1976) también identifican *H. pyrenaica* (= *H. donnezani*) en La Calera II, en cronologías Mio-Pliocenas. Alcalá (1994) amplía el registro iden-

- tificando esta especie en el yacimiento de La Gloria 4. Para Howell y Petter (1980) los fósiles clasificados por Iâtsko (1956) como *Hyaena sivalensis* procedentes del yacimiento pontiense de Odessa Catacombs (Ucrania) podrían representar la mayor muestra conocida de *P. pyrenaica*. Sorprendentemente, Werdelin y Solounias (1991) consideran que esta especie representa un sinónimo reciente de *P. perrieri*.
- *Pachycrocuta perrieri* (Croizet y Jobert, 1828).- Representa la hiena más común de las asociaciones de grandes mamíferos del Plioceno superior de Europa y Asia Occidental, encontrándose fósiles de la misma en numerosos yacimientos. Su registro se inicia en el Villafranchiense inferior (Etouaires) y, según algunos autores que sinonimizaron erróneamente a *Hyaena prisca* con esta especie, persistiría en Europa hasta el Pleistoceno medio (Werdelin y Solounias, 1991; Turner, 1992 a y b), aunque su registro fidedigno finaliza en torno al límite Plioceno-Pleistoceno. Esta especie ha sido citada en otras localidades como Perrier, Saint Vallier, Ardé, Le Coupet, Senèze y Blassac en Francia, varias localidades del Valdarno en Italia; Red Crag en Reino Unido; Tegelen en Holanda; Gundersheim, Erpfinger Cave y Mauer en Alemania; Hajnacka en Eslovaquia; Gülazy y Kamisli en Turquía; Kuruksay en Tayikistán y en la región de Shanshi en China. Recientemente Geraads (1997) identifica una nueva subespecie en el yacimiento marroquí de Ahl al Oughlam, *Pachycrocuta perrieri latidens*, que constituye la primera cita conocida de esta especie en el continente africano. Por último, en la Península Ibérica ha sido citada la especie *P. perrieri* en los yacimientos de Villarroya (Soria, 1979), La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977) y con ciertas dudas en El Rincón-1 (Alberdi *et al.*, 1997) y en Las Higuieruelas (Arribas y Antón, 1997). En 1952 Villalta identifica una nueva especie de hiena entre los fósiles de Villarroya, denominándola *Hyaena marini*. Esta nueva especie, fundamentada en una combinación de caracteres anatómicos de dos especies de hienas diferentes, resultó posteriormente invalidada (Viret, 1954; Soria, 1979; Arribas y Bernad, 1994), ya que Villalta consideró un cráneo de *Chasmaporthetes lunensis* y una hemimandíbula de *Pachycrocuta perrieri* como pertenecientes a un mismo taxón. *P. perrieri* precede en Europa a *P. breviostris*, coexistiendo localmente con ella hasta el Pleistoceno medio según algunos autores (Howell y Petter, 1980), aunque para Kurtén y Poulianos (1981) estos hiénidos nunca llegarían a coexistir, consideración que corrobora el registro fósil ibérico (Arribas y Palmqvist, 2001).
 - *Pachycrocuta breviostris* (Aymard, 1846).- Especie descrita por primera vez en el yacimiento francés de Sainzelles y posteriormente citada en numerosas localidades europeas, tales como Olivola, Forest Bed, Süssenborn, Mosbach, Gombaszog, Untermassfeld, Vallonet, Stránska Skála, Gombasek, Petralona, Incarcál, Cueva Victoria o Venta Micena, entre otras. Esta especie se encuentra a su vez presente en el yacimiento de Fonelas P-1 (Arribas y Garrido, 2008b). En este trabajo se aceptan como sinónimos de *P. breviostris* los especímenes asiáticos determinados originalmente como *Pachycrocuta sinensis*, por lo que esta especie se encontraría registrada también en Choukoutien, Siwaliks, Java y Nihowan. Asimismo se acepta la especie *Pachycrocuta bellax* como sinónimo reciente de *P. breviostris*, por lo que su registro se ampliaría a los yacimientos pliocenos africanos de Makapansgat, Kromdraai A, Sterkfontein, Hadar y la cuenca de Turkana. El centro de origen de *P. breviostris* es desconocido por el momento, ya que los registros africanos y asiáticos más antiguos conocidos se remontan ambos hasta hace unos 3 Ma.

Origen y relaciones filogenéticas

El origen de *Pachycrocuta* parece remontarse hasta el Mioceno, habiendo evolucionado a partir del linaje de *Hyaenichthierium* (Howell y Petter, 1980). La especie descrita por Andrews (1918) en el Mioce-

no de Grecia, *Hyaena salonicae* ha sido propuesta como ancestro del resto de representantes Pliocenos del género *Pachycrocuta* (Ficcarelli y Torre, 1970).

Como se avanzó anteriormente, el registro fósil de la familia Hyaenidae ha sido ampliamente revisado por varios autores (Ficcarelli y Torre, 1970; Galiano y Frailey, 1977; Howell y Petter, 1980; Kurtén y Werdelin, 1988; Werdelin y Solounias, 1991), existiendo numerosas interpretaciones divergentes sobre las relaciones filogenéticas de los miembros que componen esta familia, probablemente heredadas de la gran imprecisión existente en la clasificación taxonómica de estos registros. Debido a la abundancia de hipótesis filogenéticas, en este apartado se intenta dar una perspectiva histórica hasta conocer el estado actual de la problemática, incluyendo las diferentes posibilidades propuestas por los autores estudiados.

En lo que respecta a la clasificación de las hienas del Plio-Pleistoceno euroasiático y sus relaciones con las especies actuales, el género *Pachycrocuta* ha sido filogenéticamente relacionado tanto con el género *Hyaena* como con el género *Crocuta*. Muy tempranamente Gaudry (1862-1867) sostiene la hipótesis de la existencia de dos líneas evolutivas diferentes, por un lado se encontrarían *H. hyaena*, *H. brunnea* y *P. brevirostris*, independientes del linaje de *P. perrieri* y *C. crocuta*. Sin embargo, Pilgrim (1932) relaciona las especies *P. perrieri* y *P. brevirostris* con la actual hiena manchada, incluyendo los taxones fósiles en el género *Crocuta*. Por el contrario, Thenius (1966) sitúa a las especies incluidas actualmente en el género *Pachycrocuta* más próximas a los representantes actuales del género *Hyaena*. Kurtén (1968) relaciona filogenéticamente *P. perrieri* con la especie actual *H. brunnea*, anticipando que podrían haber compartido un ancestro común.

Para Ficcarelli y Torre (1970) la ubicación sistemática de *P. perrieri* es incierta, ya que guarda semejanzas en sus relaciones métricas dentarias tanto con *P. brevirostris* como con los géneros actuales *Hyaena* y *Crocuta*. Aun así, la carencia o presencia vestigial de metacónido en M_1 y el tamaño de este diente, de media mayor que lo observado en *H. hyaena* y *H. brunnea*, sugiere una mayor relación con *P. brevirostris* que con el género *Hyaena*. A su vez, estos autores no reconocen una relación próxima entre *Pachycrocuta* y *Crocuta*, y apuntan a que los géneros *Hyaena* y *Pachycrocuta* podrían representar un único género en base a sus semejanzas anatómicas y métricas, con lo cual tendrían un único origen mioceno. Aun así, Ficcarelli y Torre (1970) optan por separar ambos taxones y proponen un ancestro para el género *Hyaena* (*Hyaenictitherium hyaenoides*) y un origen independiente para *Pachycrocuta* a partir de la especie *Hyaena salonicae*.

Galiano y Frailey (1977), siguiendo a Schlosser (1890), agrupan *Pachycrocuta*, *H. brunnea* y *Crocuta*, todas ellas separadas de *H. hyaena*.

Howell y Petter (1980) intentan una nueva aproximación al problema, reconsiderando las relaciones entre *Hyaena* y *Pachycrocuta*. Para ellos, la "línea crocutoide" del Plio-Pleistoceno de Eurasia debe ser nombrada bajo el género *Pachycrocuta*, clasificación que ya habían introducido Ficcarelli y Torre en 1970. La especie rusciniense *P. pyrenaica* representaría el ancestro de la forma Villafranquiense *P. perrieri*, de la cual habría derivado *P. brevirostris*, la última especie conocida de este linaje. El hiénido característico del Plioceno superior, *P. perrieri*, presentaría una clara convergencia anatómica, aunque no una relación filogenética, con la actual hiena parda *H. brunnea*.

Por último, para Turner (1986, 1987a, 1988, 1990a) y Turner y Antón (1996) no cabe duda de la estrecha relación filogenética que guardarían los géneros *Pachycrocuta* y *Hyaena*.

Género *Hyaena* Brünnich, 1771

El género *Hyaena* se incluye en la subfamilia Hyaeninae Gray, 1821 junto con el género actual *Crocuta* y numerosos géneros fósiles tales como *Pachycrocuta* y *Chasmaporthetes*, entre otros. Las especies

actuales del género presentan un tamaño mediano, apariencia externa canoide y grupa tendida. Estos animales son de hábitos nocturnos, solitarios o parcialmente gregarios y fundamentalmente carroñeros.

En cuanto al registro fósil del género *Hyaena*, existen numerosas discrepancias entre los distintos autores a la hora de clasificar algunos de los taxones descritos, tal como se avanzó en el apartado referido al género *Pachycrocuta*, sin que exista por el momento un consenso definido en cuanto a la asignación genérica de muchos de estos representantes fósiles. Esta imprecisión deriva fundamentalmente de las diferencias en la importancia de los caracteres anatómicos frente a los caracteres métricos analizados. Mientras que ciertos autores utilizan variables anatómicas cualitativas presentes en la dentición (Galiano y Frailey, 1977), ampliándolas en algunos casos al esqueleto postcraneal (Werdelin y Solounias, 1991), otros prefieren usar índices métricos dentarios (Ewer, 1954; Ficcarelli y Torre, 1970; Howell y Petter, 1980), los cuales varían considerablemente dependiendo de las muestras utilizadas en el estudio. A esta ambigüedad taxonómica habría que sumar los errores derivados de una variabilidad intraespecífica desconocida en los diferentes taxones analizados. Por tanto, en este trabajo se ha optado por reflejar la terminología adoptada por los autores más trascendentes hasta que estas determinaciones sean consensuadas y finalmente establecidas.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

Hoy en día parece generalmente aceptado que la distribución bioestratigráfica del género *Hyaena* se extiende desde el Plioceno inferior hasta la actualidad. Se conocen citas del género en el Plioceno y Pleistoceno tanto en Eurasia como en el continente africano.

Aunque el género *Hyaena* ha sido citado históricamente en numerosos yacimientos de cronologías comprendidas entre el Mioceno superior y la actualidad, muchos de estos registros, al ser posteriormente revisados, han sido reclasificados en géneros tales como *Hyaenictitherium*, *Ictitherium*, *Ikelohyaena*, *Pericrocuta*, *Adcrocuta* o *Crocuta*, por lo que dichas citas no serán mencionadas en este trabajo. Los especímenes atribuidos en origen al género *Hyaena* y reclasificados posteriormente como *Pachycrocuta* ya se mencionaron en el apartado anterior dedicado a este último género, por lo que no se repetirán aquí.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los representantes del género *Hyaena* presentan una caja craneal baja y una región maxilofacial alargada y de perfil convexo, menos robusta que en *Crocuta* (Fig. 8). Los nasales son estrechos, los procesos zigomáticos del frontal están bien desarrollados y la órbita se encuentra cerrada en unas ? partes de su recorrido. La mandíbula presenta una rama horizontal alta y robusta, con un margen inferior prácticamente rectilíneo y una fosa masetérica cuyo límite anterior se localiza tras el borde distal de M_1 . En el cóndilo mandibular, la cara superior se sitúa a nivel de la cara oclusal de los dientes yugales. El proceso angular es alargado y se proyecta posteriormente sobre el margen caudal del cóndilo mandibular. La fórmula dentaria en *Hyaena* es $3/3 I, 1/1 C, 4/3 P, 1/1 M$. P^1 es un diente simple, unirradicado. P^2 y P^3 se encuentran implantados de manera oblicua al eje longitudinal del cráneo, presentando un protocono alto y un par de dentículos situados en posición mesial y distal, respectivamente. P^4 es un diente masivo y robusto con un protocono que forma un ángulo recto con el parastilo, un paracono alto y un metacono relativamente corto provisto de un cíngulo lingual basal. M^1 presenta unas dimensiones muy reducidas. En cuanto a la dentición inferior, el género *Hyaena* muestra unos premolares provistos de un gran protocónido, una c.a.a. poco desarrollada y una gran c.a.p. poco individualizada del protocónido. P_3 es grácil y de sección subrectan-

gular, con un diámetro mesio-distal mayor que el diámetro buco-lingual. M_1 presenta un DMD similar al de P_4 , con un trigónido provisto de un protocónido y un paracónido de longitud equivalente y un metacónido lingual bien desarrollado. El talónido en M_1 es relativamente largo y ancho, provisto de un hipocónido bien visible y de un entocónido desarrollado en forma de labio. En general, la dentición de los representantes de este género muestra adaptaciones a una dieta a base de carroña, con elementos masivos y robustos para romper huesos. El esqueleto postcraneal de *Hyaena* presenta los caracteres anatómicos de la familia, con proporciones ligeramente más gráciles que en *Crocuta* (Howell y Petter, 1980; Crégut-Bonnoure, 1996c; Arribas *et al.*, 2003).



Figura 8. Réplica del cráneo de la hiena rayada actual *Hyaena hyaena*.

Especies actuales y fósiles

En la actualidad, el género *Hyaena* se encuentra representado por dos especies, las cuales tienen a su vez representantes fósiles desde el Plioceno:

- *Hyaena hyaena* (Linnaeus, 1758).- Representa a la actual hiena rayada distribuida por buena parte de África, Oriente próximo, sur de Rusia, Pakistán e India (Nowak, 1999). Especímenes fósiles excepcionales asignables a esta especie son *Hyaena makapani* Toerien, 1952 procedente de Makapansgat, considerada posteriormente como subespecie de la actual hiena rayada, *H. hyaena makapani* (Ewer, 1967) o simplemente como un ejemplar primitivo de *H. hyaena* (Turner, 1986). Por otra parte, el ejemplar procedente de Ahl al Oughlam atribuido por Geraads (1997) a *Hyaenictitherium? barbarum* podría considerarse un representante de *Hyaena hyaena* con dientes supernumerarios (Arribas *et al.*, 2001).
- *Hyaena brunnea* Thunberg, 1820.- Se trata de la hiena parda, restringida hoy día al sur del continente africano. Aunque su registro fósil es escaso, el rango de distribución paleobiogeográfica de *Hyaena brunnea* debió ser bastante más amplio que en la actualidad. Hasta el descubrimiento de Fonelas P-1, el registro fósil conocido de hiena parda procedía de los yacimientos sudafricanos del

Pleistoceno inferior de Swartkrans (Ewer, 1955a; Turner, 1988, Ruiters, 2003), Kromdraai A (Turner, 1986) y Coopers D (Berger *et al.*, 2003), y del Pleistoceno medio de Kenia (Werdelin y Bathelme, 1997). Recientemente Ruiters (2003) revisa las asociaciones de macromamíferos de los diferentes niveles fosilíferos de Swartkrans, confirmando la presencia de *Parahyaena brunnea* en el Miembro 1: Hanging Remnant (1,6 Ma de antigüedad; Curnoe *et al.*, 2001) y Lower Bank, y en los Miembros 2 y 3 (1,1 Ma y 0,7 Ma de antigüedad respectivamente; Vrba, 1995). Existen además algunos materiales identificados en principio como *H. brunnea* y que posteriormente bien han sido reclasificados o bien se ha puesto en duda su determinación taxonómica debido a la escasez de fósiles registrados. Este es el caso de Hendey (1973), quien cita *H. cf. brunnea* en Kromdraai B con un M_1 aislado, el cual Turner (1986) atribuye a *H. hyaena*. Howell y Petter (1976) sugieren además la presencia de *H. brunnea* en Omo, y aunque algunos dudan de la asignación taxonómica de estos restos (Werdelin y Solounias, 1991), rectifican posteriormente (Werdelin y Bathelme, 1997) para coincidir con Howell y Petter (1976, 1980) en la existencia de un hiénido muy similar a *H. brunnea* en depósitos datados entre 4 y 3 Ma de antigüedad, tales como Kanapoi, Laetoli y Omo, asumiendo también la presencia de *H. brunnea* en Olduvai. En un trabajo posterior los materiales de Kanapoi son identificados por Werdelin (2003) como una especie nueva: *Parahyaena howelli*, aunque éstos no difieren ni anatómicamente ni métricamente de *H. brunnea*. Desde nuestra perspectiva los fósiles de Kanapoi representarían la población más antigua conocida (4,1-4,0 Ma) de la hiena parda actual. Savage (1978) cita la presencia de *H. brunnea* en los yacimientos africanos de Langebaanweg, Olduvai II, Hopefield, Florisbad, Mumbwa, Melkbos, Swartklip, y con ciertas dudas en Makapansgat y Olduvai IV. Estos datos que presenta Savage constituyen listas faunísticas aisladas, por lo que se acogen en este trabajo con suma cautela por haber sido imposible la confirmación de los mismos. Klein (1986) cita *H. brunnea* en varios yacimientos de Sudáfrica, entre los cuales destacan Elandsfontein y Swartklip, aunque debido a que estos materiales no han sido por el momento descritos ni publicados tampoco serán tenidos en cuenta en este trabajo. Por tanto, queda únicamente confirmada la presencia de *H. brunnea* fósil en Sudáfrica (1,6-0,7 Ma) y en Kenia (0,7-0,4 Ma), existiendo una forma ancestral muy similar en Tanzania, Kenia y Etiopía. El hallazgo de *Hyaena brunnea* en Fonelas P-1 representa por tanto la primera cita conocida de este taxón fuera del continente africano (Arribas y Garrido, 2008b).

Conviene adelantar en este apartado la existencia de otra especie de hiénido descrito en 1828 por De Serres *et al.* en el Pleistoceno medio de Lunel Viel: ***Hyaena prisca*** [sin. *Hyaena monspessulana* Christol, 1828], especie identificada más tarde en la gruta de L'Escaie (Bonifay, 1971). *Hyaena prisca* ha sido posteriormente citada en los yacimientos mesopleistocenos de Montsaunès, Es-Taliens, Montmaurin, Greusnach, Hollabrunn y Furninha (Crégut-Bonnoure, 1996c), G.R.A. (Mussi y Palombo, 2001) y Ponte Galeria (Petronio y Sardella, 1997). La analogía que muestra este hiénido con la actual hiena rayada *H. hyaena* provocó que fuera clasificada por Kurtén (1956) como una subespecie de la misma, *H. hyaena monspessulana*. Bonifay (1971) considera que *H. prisca* habría derivado de *P. pyrenaica*, aunque Howell y Petter (1980) son partidarios de relacionar esta especie con el linaje de *Hyaena hyaena*, tal como Kurtén había sugerido previamente. *H. prisca* ha sido erróneamente sinonimizada por varios autores con *Pachycrocuta perrieri*, la cual habría tenido que sobrevivir en Europa más de un millón de años sin registro fósil, con posterioridad a su extinción en el tránsito Plioceno-Pleistoceno. La presencia del género *Hyaena* en Fonelas P-1 permite revisar el significado de *Hyaena prisca* durante el Pleistoceno medio, tal como se discute en esta monografía (Arribas y Garrido, 2008b).

Origen y relaciones filogenéticas

El origen de *Hyaena* parece situarse a finales del Mioceno o principios del Plioceno, cuando a partir del linaje de *Hyaenictitherium* aparecen sus primeros representantes (Ficcarelli y Torre, 1970; Galiano y Frailey, 1977). Debido a su proximidad filogenética, las relaciones entre el género *Hyaena* y el género *Pachycrocuta* se avanzaron en el apartado anterior.

En lo que a la hiena parda (*Hyaena brunnea*) se refiere, ésta ha sido filogenéticamente relacionada con los taxones fósiles *Hyaena prisca* (Schlosser, 1890) o *Pachycrocuta perrieri* (Kurtén, 1968), pudiendo compartir un ancestro común. Las afinidades morfológicas entre *P. perrieri* y *H. brunnea* podrían ser debidas a convergencias anatómicas o a una estrecha relación filogenética (Howell y Petter, 1980).

En cuanto a las relaciones entre las especies de hiénidos actuales, *Hyaena brunnea* ha sido en ocasiones situada más próxima a *Crocuta crocuta* que a *Hyaena hyaena* (Schlosser, 1890; Hendey, 1974a y c; Galiano y Frailey, 1977; Werdelin y Solounias, 1991), por lo que los dos representantes actuales del género *Hyaena* únicamente compartirían características plesiomórficas y no formarían un grupo natural. Sin embargo, otros autores relacionan estrechamente las actuales *Hyaena brunnea* y *Hyaena hyaena* (Arambourg y Piveteau, 1929; Pilgrim, 1932; Ewer, 1955a; Thenius, 1966; Ficcarelli y Torre, 1970), relación apoyada por recientes análisis genéticos, los cuales parecen indicar una gran proximidad entre las especies *H. hyaena* y *H. brunnea*, claramente distanciadas de *C. crocuta* y *P. cristatus* (Koepli *et al.*, 2006). Para Jenks y Werdelin (1998) el reloj molecular indica una separación entre ambas especies del género *Hyaena* hace unos 2-4 Ma, y una escisión del linaje de *Crocuta* hace unos 3-6 Ma, mientras Koepli *et al.* (2006) proponen una cifra de 4,6 Ma para el primer nodo y de 8,6 Ma para el segundo.

FAMILIA FELIDAE Fischer de Waldheim, 1817

Generalidades

Los félidos pertenecen al suborden Feliformia Kretzoi, 1945, junto con viverrávidos, nimrávidos, vivérridos, herpéstidos y hiénidos. Esta familia se encuentra subdividida a su vez en 5 subfamilias (McKenna y Bell, 1997), dos de las cuales se han extinguido en la actualidad (Proailurinae y Machairodontinae), mientras las otras tres exhiben representantes actuales (Felinae, Pantherinae y Acinonychinae).

Entre las adaptaciones craneodentales de los félidos destacan un cráneo redondeado con una región maxilofacial corta y órbitas frontalizadas, bullas timpánicas tabicadas, series dentarias yugales reducidas con carniceras de cúspides afiladas y comprimidas lateralmente y caninos alargados bien desarrollados. La fórmula dentaria en Felidae es 3/3 I, 1/1 C, 2-3/2 P, 1/1 M. La reducción de los elementos dentarios, provocada por un acortamiento del rostro y la mandíbula, se traduce en un aumento de la potencia del mordisco. Excepto en los macairodontinos, la mandíbula de los félidos posee capacidad para efectuar movimientos exclusivamente verticales.

El esqueleto postcranial de los félidos se caracteriza por la gran flexibilidad que ostenta la columna vertebral y por el alargamiento del zeugópodo y el autópedo (Fig. 9), lo que les posibilita para alcanzar gran velocidad en la carrera y lograr una potente y ágil emboscada. La locomoción es digitígrada. Los félidos poseen cinco dedos en sus patas delanteras y cuatro en las traseras. Las garras son generalmente retráctiles, estando protegidas, a excepción del guepardo (*Acinonyx jubatus*), por fundas dérmicas que evitan el progresivo desgaste. Las uñas cumplen una importante función entre los miembros de esta familia,

ya que son utilizadas para atrapar y sujetar a sus presas e incluso para trepar. El báculo es rudimentario en los félidos actuales.

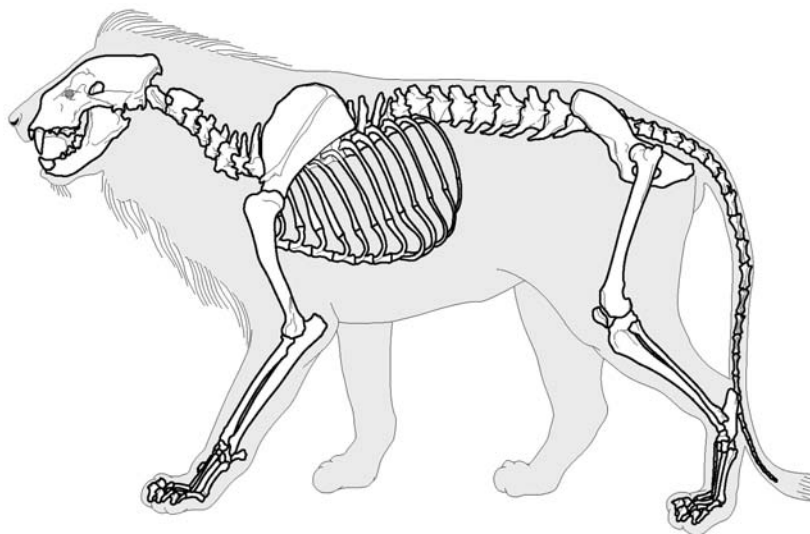


Figura 9. Esqueleto y contorno del león africano actual *Panthera leo*. Tomado de Coutureau, modificado de Pales y García (1981) (<http://www.archeozoo.org/fr/>).

La familia Felidae apareció en Eurasia durante el Oligoceno, con formas de pequeño tamaño como *Proailurus*. Estos primeros félidos podrían haberse originado a partir de la familia Miacidae a comienzos del Terciario (Argant y Ballesio, 1996). Felidae alcanza el Nuevo Mundo a principios del Mioceno con géneros como *Pseudaelurus*, y durante este periodo hace también su aparición por vez primera en el continente africano. A mediados del Mioceno se diversificó considerablemente, apareciendo los grandes macairodontinos o *dientes de sable*, los panterinos y los felinos, los cuales se dispersaron por Eurasia, África y Norteamérica. Hacia finales del Plioceno colonizan Sudamérica, estando representados por macairodontinos como *Smilodon*, panterinos como el jaguar (*Panthera onca*) y felinos como el puma (*Puma concolor*).

En Fonelas P-1 se han hallado representantes fósiles de 3 de las 5 subfamilias que componen la familia Felidae: Felinae, Acinonychinae y Machairodontinae.

La subfamilia Felinae Fischer de Waldheim, 1817 agrupa formas con caninos moderadamente desarrollados, de sección transversal circular y recorrido ligeramente curvo que funcionan a modo de puñales para sujetar e introducirse en el cuerpo de la presa. Los caninos superiores e inferiores son similares en longitud. Los incisivos son pequeños, con forma de espátula, y se disponen en línea recta. Los felinos carecen siempre de P^1 , P_1 , P_2 y M_2 . P^2 y M^1 se encuentran muy reducidos, faltando en algunos casos. P^4 presenta un protocono ancho, situándose siempre en un nivel inferior a la fosa glenoidea (Martin, 1989). M_1 está formado por un paracónido y un protocónido cortantes y triangulares en vista lateral, estando separados entre sí por una profunda escotadura. Las extremidades posteriores se encuentran más desarrolladas que las anteriores, con el fin de potenciar el salto sobre la presa. Esta subfamilia se originó a principios del Mioceno con formas primitivas como *Pseudaelurus*, y actualmente comprende géneros de tamaño pequeño-medio como *Felis*, *Lynx*, *Puma*, *Prionailurus* o *Herpailurus*, entre otros.

La subfamilia Acinonychinae Pocock, 1917 se originó durante el Plioceno inferior y comprende únicamente a los géneros extintos *Sivapanthera* y *Miracinonyx* y el actual *Acinonyx*. Presentan un cráneo muy corto y un P⁴ de protocono estrecho. El esqueleto postcranial es muy grácil, estando las extremidades posteriores más desarrolladas que las anteriores. El éxito en la caza se encuentra fundamentado en una carrera muy veloz, siendo el actual guepardo, *Acinonyx jubatus*, el más rápido de los mamíferos terrestres.

La subfamilia Machairodontinae Gill, 1872 comprende félicos de caninos superiores alargados y de sección transversal comprimida, comúnmente llamados *dientes de sable*. Por el contrario, los caninos inferiores se encuentran reducidos y separados de I₃ por un gran diastema que aloja al canino superior en posición de oclusión. Éstos félicos carecen de P². En el cráneo, la porción temporal del zigomático se alarga, desplazando anteriormente la cavidad glenoidea y provocando un acortamiento de la arcada zigomática. Los cóndilos occipitales se desplazan posteriormente para permitir una mayor movilidad de la cabeza. Tanto el proceso mastoideo como las apófisis transversas de las vértebras cervicales se encuentran muy desarrollados, anclando potentes músculos flexores y extensores de la cabeza y el cuello (cleido-mastoideo y esterno-mastoideo). En la mandíbula, la apófisis coronoides se encuentra reducida, posibilitando una amplia apertura mandibular que permita exponer completamente los caninos superiores. A diferencia de los félicos modernos, los macairodontinos presentan miembros relativamente cortos, con extremidades delanteras fuertemente desarrolladas para inmovilizar a sus presas, mientras las traseras tienden a una locomoción plantígrada (Martin, 1989). Los macairodontinos se dividen en tres grupos (Turner y Antón, 1997): la tribu Metailurini con formas como *Dinofelis* y *Metailurus*, los "félicos con dientes de daga" o Smilodontini, con géneros como *Smilodon* o *Megantereon* y los "félicos con dientes de cimitarra" o tribu Homotherini, con géneros como *Machairodus* y *Homotherium*. Metailurini aparece a finales del Mioceno, con una distribución principalmente euroasiática, y sus representantes portan caninos superiores moderadamente largos y aplanados. Homotherini se originó a mediados del Mioceno, con formas de gran tamaño provistas de caninos superiores robustos y relativamente cortos, con márgenes normalmente aserrados. Smilodontini se originó a finales del Mioceno, con formas de largos caninos superiores comprimidos buco-lingualmente.

Debido a la gran longitud y relativa fragilidad de sus caninos superiores, el modo de caza de los macairodontinos ha sido objeto de numerosos estudios (Matthew, 1910; Simpson, 1941; Piveteau, 1961; Miller, 1969, 1980, 1984; Emerson y Radinsky, 1980; Martin, 1980; Akersten, 1985; Bicknevicus *et al.*, 1996; Turner y Antón, 1997; Antón *et al.*, 1998), los cuales establecen varias hipótesis más o menos posibles. Gracias a la baja posición que ocupa la cavidad glenoidea, junto con una apófisis coronoides poco desarrollada y un potente músculo digástrico, la mandíbula es capaz de abrirse hasta alcanzar una posición vertical, liberando los caninos superiores. La clásica idea elaborada por Matthew (1910) de que los caninos superiores hubieran actuado a modo de puñales sobre la garganta de la presa tras un fuerte movimiento descendente de la cabeza parece improbable, ya que una brusca sacudida de la víctima habría provocado la rotura inmediata de estos dientes. Otra hipótesis propone que los caninos habrían sido utilizados sobre el abdomen de una presa ya inmovilizada (Akersten, 1985), provocando la pérdida de sangre y la consiguiente muerte del animal. Por el contrario, Martin (1980), Bicknevicus *et al.* (1996) y Turner y Antón (1997) optan por un ataque localizado en la región del cuello, una vez inmovilizada la presa, como la mejor estrategia de caza.

Los representantes actuales de la familia Felidae (Felinae, Pantherinae y Acinonychinae) son hipercarnívoros, con formas cazadoras fuertemente especializadas. En términos generales, los félicos que cazan presas de pequeño tamaño introducen sus caninos entre las vértebras de la captura, fracturando la médula espinal, mientras aquellos que se alimentan de presas de gran tamaño suelen matar por asfixia, mor-

diendo de forma continuada el hocico o la garganta de la víctima (Barea, 1999a). El rostro corto y los grandes ojos frontales facilitan una visión estereoscópica, permitiéndoles detectar cualquier movimiento y ubicar con precisión la distancia a la que se encuentra la presa. La abundancia de bastones en la retina les proporciona además una excelente visión nocturna. Por otra parte, la presencia de bullas timpánicas tabicadas les confiere una gran sensibilidad auditiva, incluso a bajas frecuencias (García-Perea, 1996). Excepto el león (*Panthera leo*) y el guepardo (*Acinonyx jubatus*), el resto de félidos actuales son habitualmente solitarios.

En la actualidad la familia Felidae agrupa 37 especies clasificadas en tres linajes (Wayne *et al.*, 1989): el linaje del ocelote, el linaje del gato y el linaje de los panterinos, los cuales divergieron entre sí hace unos 10 Ma. El primero de ellos, el linaje del ocelote, se escinde tempranamente del tronco ancestral y a él pertenecen la mayoría de félidos sudamericanos. La aparición de félidos de pequeño tamaño en Norteamérica y su posterior diversificación en Sudamérica tras completarse el istmo de Panamá dispuso la abundancia de nichos ecológicos favorables para estos pequeños carnívoros confinados a este continente. El linaje del gato diverge hace unos 8-10 Ma en la región mediterránea e incluye especies de pequeño tamaño clasificadas en el género *Felis*. La radiación temprana de los miembros de este linaje y sus posibilidades de adaptación a climas muy diversos permitió la ocupación de gran parte del Viejo Mundo. Por último, el linaje de los panterinos constituye el grupo más amplio y heterogéneo, incluyendo especies de talla mediana con 12 géneros actuales distribuidos por todo el planeta (*Panthera*, *Acinonyx*, *Lynx*, *Caracal*, *Catopuma*, *Herpailurus*, *Leptailurus*, *Prionailurus*, *Profelis*, *Puma*, *Neofelis* y *Pardofelis*). Este linaje parece haberse separado del tronco ancestral hace unos 7-5 Ma.

En Fonelas P-1 se han recuperado, durante las campañas de excavación paleontológica sistemática llevadas a cabo durante 2001 y 2002, 19 fósiles pertenecientes a esta familia, representada por 4 géneros, lo que constituyen un 3,2% del total de fósiles identificables y un 22,6% del total de carnívoros registrados. Entre éstos, 2 fósiles pertenecen a la subfamilia Felinae, uno a Acinonychinae y 16 a Machairodontinae (Garrido, 2006).

Género *Lynx* Kerr, 1792

El género *Lynx* se incluye en la subfamilia Felinae Fischer de Waldheim, 1817 y agrupa a un conjunto de especies fósiles y actuales de tamaño intermedio entre los géneros *Felis* y *Puma*.

Muchos autores, la mayoría en trabajos neontológicos, consideran *Lynx* como un subgénero de *Felis* (Van Gelder, 1977; Hemmer, 1978; Groves, 1982; Corbet y Hill, 1980; Tumlison, 1987; McKenna y Bell, 1997; McDonald, 1999; Nowak, 1999). Sin embargo, la mayoría de paleontólogos y muchos neontólogos continúan considerando *Lynx* como un género monofilético, el cual reuniría tanto las especies de linceas actuales como las formas fósiles del Plioceno superior y Pleistoceno (Werdelin, 1981, 1990; Wozencraft, 1989b; Corbet y Hill, 1991; Sunquist, 1992).

La idea generalizada sobre la proximidad filogenética entre *Lynx* y *Felis* en términos morfológicos (Hemmer, 1978; Werdelin, 1983; Salles, 1992) parece ser recientemente remplazada por una relación más estrecha entre *Lynx* y *Panthera*, fundamentada tanto en análisis genéticos (Wayne *et al.*, 1989; O'Brien, 1996), como morfológicos (Bininda-Emonds *et al.*, 1999), ratificando así la validez del género *Lynx*, el cual quedaría incluido en el linaje de los panterinos.

Los linceas son predadores que han demostrado su resistencia y adaptabilidad sobreviviendo en hábitats muy variados. Las especies actuales se caracterizan por presentar un tamaño medio (45-75 cm de altura en la cruz), con un pelaje gris o pardo provisto de un moteado negro muy variable, rayas dorsales y fran-

jas en las extremidades. Todos los linces poseen barbas en las mejillas y las puntas de sus orejas terminan en unos pinceles de pelo negro. La cola es relativamente corta (11-24 cm de longitud), y termina en un penacho oscuro. El peso medio habitual en las especies actuales está comprendido entre 8 y 14 kilogramos, aunque algunos ejemplares de linces europeos pueden llegar a alcanzar los 38 kilogramos. Generalmente, las hembras son menores que los machos. En cuanto a sus hábitos alimenticios los linces están especializados en la captura de animales del tamaño de lagomorfos y roedores, aunque los linces boreales también son capaces de dar caza a grandes presas, preferentemente en invierno (Miller, 1992). Los linces son animales solitarios, huidizos y, en general, de hábitos nocturnos o crepusculares. A falta de una gran velocidad, poseen una vista y un oído muy desarrollados para localizar a sus presas. El acecho suele ser muy lento, para dar un rápido salto hacia la presa a una distancia de unos 10 metros. Si, como suele suceder, falla en el intento, raramente la persigue demasiado lejos. Los requerimientos territoriales de los linces varían según las estaciones del año, edad y sexo del individuo, y dependen tanto de la disponibilidad de presas como de la presencia de otros linces. En el lince boreal estos territorios, señalizados con marcas odoríferas, oscilan entre los 15 y 120 Km² (Miller, 1992).

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El registro fósil conocido del género *Lynx* se remonta hasta el Plioceno inferior, con la aparición en Europa durante el Rusciense de la especie *Lynx issiodorensis*. Los linces del Plioceno se diversificaron durante el Pleistoceno, habiendo persistido hasta la actualidad representados por cuatro especies de distribución euroasiática y norteamericana.

Recientemente, Morales *et al.* (2003) reclasifican los especímenes determinados previamente como *Lynx issiodorensis* en el género *Caracal*, concluyendo que no existen evidencias de linces en el Plioceno de Europa occidental. En este trabajo se ha optado por asumir la determinación clásica de estos especímenes como *Lynx issiodorensis*, a la espera de que futuros estudios permitan corroborar o descartar esta comprometida hipótesis.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los linces constituyen un grupo de felinos con una serie de características propias, de las cuales la más citada es la ausencia de P² (Teilhard de Chardin, 1945). Hoy en día es posible constatar que este carácter es variable (Glass y Todd, 1977), manifestándose a su vez como un carácter polimórfico en varias especies de félidos (Werdelin, 1981). Esta ausencia podría estar directamente relacionada con un cambio en las proporciones relativas que alcanza la serie dentaria superior decidua, ya que el gran tamaño de DP³ impediría el desarrollo ontogénico de DP², lo que a su vez provocaría que P² no erupcionase (Russell *et al.*, 1995).

Además, el género *Lynx* se caracteriza por presentar un cráneo relativamente pequeño (Fig. 10), premolares de corona muy alta y comprimida lateralmente, extremidades largas y cola corta (Kurtén, 1978; Werdelin, 1981). A diferencia de *Felis*, *Lynx* muestra unas ramas nasales del premaxilar más estrechas, un proceso postorbitario más fino y agudo y un surco menos profundo del extremo suborbital del palatino (Tumlison, 1987). La fórmula dentaria en *Lynx* es 3/3 I, 1/1 C, 2/2 P, 1/1 M. M₁ suele presentar un talónido reducido en su extremo distal. La presencia de metacónido en este mismo diente constituye un carácter muy variable entre las especies actuales y fósiles del género, por lo que debe ser considerado con cierta precaución, tal como se comentará más adelante (Garrido, 2008b).



Figura 10. Réplica del cráneo de lince boreal actual *Lynx lynx*.

Especies actuales y fósiles

En la actualidad se reconocen cuatro especies de lince: el lince boreal (*Lynx lynx*), el lince ibérico (*Lynx pardinus*), el lince rojo americano o bobcat (*Lynx rufus*) y el lince canadiense (*Lynx canadensis*):

- *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758).- El lince boreal constituye una especie de talla intermedia entre la especie fósil *Lynx issiodorensis* y el actual lince ibérico *Lynx pardinus*, con extremidades más gráciles que el primero. El cráneo es relativamente ancho, con una región maxilofacial corta y series dentarias muy divergentes. En la actualidad, el lince boreal habita desde regiones occidentales de Europa hasta Siberia y Tibet (Nowak, 1999). Restos fósiles de *L. lynx* se encuentran en Weimar (Hemmer, 1984), Moustayous (Clot, 1988), Cueva de Equi (Del Campana, 1947), Isturitz (Passemar, 1924), Espèche y Vache (Clot y Duranthon, 1990), entre otros.
- *Lynx pardinus* (Temminck, 1827).- El lince ibérico ha sido históricamente clasificado como una subespecie del lince boreal, siendo su atribución taxonómica objeto de discusión durante los últimos 50 años (Werdelin, 1990). Sin embargo hoy en día la mayoría de los taxónomos consideran al lince ibérico, *Lynx pardinus*, una especie independiente (Werdelin, 1981, 1990; García-Perea y Gisbert-Palacios, 1985; García-Perea, 1992), clasificación respaldada por análisis moleculares (Beltrán *et al.*, 1996). En los trabajos revisados se observan ciertas diferencias en la denominación de esta especie, ya que mientras unos autores optan por la nomenclatura *Lynx pardina*, derivada de la clasificación original de Temminck, *Felis pardina*, otros consideran el género *Lynx* masculino, utilizando la terminología *Lynx pardinus*, tal como es citado por Wozencraft (1989), Werdelin (1990), García-Perea (1992), Nowell y Jackson (1996) o Blanco (1998), entre otros. Estas discrepancias nomenclaturales son heredadas de la ambigüedad genérica de *Lynx* en la antigüedad, ya que se trata de un término latinizado heredado de griego, el cual fue citado en femenino por Virgilio (70-19 A.C.) y en masculino por Horacio (65-8 A.C.), constituyendo los primeros textos conocidos donde se hace mención a este animal. La datación exacta de estos textos es problemática, por lo que no es posible definir con precisión cual de los trabajos es anterior. En este trabajo se considera *Lynx* un género masculino, tal

como acepta el *Integrated Taxonomic Information System* (<http://www.itis.usda.gov/>), por lo que se adopta la nomenclatura *Lynx pardinus* (Artículos 30 y 31 del *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica*). Fósiles de *Lynx pardinus* han sido identificados en el Pleistoceno inferior de Quibas (Montoya *et al.*, 1999), en el Pleistoceno medio de la Solana del Zamborino (Martín-Penela, 1988), y en el Pleistoceno superior de yacimientos como Alleröd (Bonifay, 1971), Cueva Horá (Fuentes y Meijide, 1975), Zafarraya (Geraads, 1995), Lezetxiki (Altuna, 1972), Cova del Gegant (Viñas y Villalta, 1975), Los Casares (Altuna, 1973), Axlor (Altuna, 1972), Gibraltar (Bate, 1928) y La Carihuela (*com. pers.* A. Arribas), entre otros. En 1996 Argant y Ballesio proponen que los fósiles identificados en origen como *Felis issiodorensis* procedentes del Pleistoceno medio de Mauer y Soleilhac podrían representar los primeros registros conocidos de *Lynx pardinus*. El lince ibérico fue, hasta el siglo XVIII, una especie parcialmente simpátrica con el lince boreal, *Lynx lynx*, con el cual cohabitaría en el suroeste de Europa sin que exista evidencia alguna de hibridación entre ellos (Werdelin, 1990; García-Perea, 1992). El lince boreal fue desplazando progresivamente al lince ibérico hasta quedar confinado a la Península Ibérica en poblaciones relictas probablemente abocadas a la extinción. Hoy en día *Lynx pardinus* es considerado por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como el felino actual más amenazado del mundo (Nowell y Jackson, 1996).

- *Lynx canadensis* Kerr, 1792.- El lince canadiense ha sido considerado por ciertos autores como subespecie de *L. lynx* (Tumlison, 1987; Corbet y Hill, 1991), aunque existen varios caracteres cualitativos que permiten separar con claridad ambas especies (García-Perea, 1992). *L. canadensis* ocupa en la actualidad regiones boscosas del norte de Estados Unidos y Canadá.
- *Lynx rufus* Schreber, 1776.- El lince rojo americano comparte ciertos caracteres anatómicos con *L. canadensis* que no se observan en las especies paleárticas, lo que contradice la creencia general de que *L. canadensis* se encuentra más relacionado con *L. lynx* que con otras especies de linceos (García-Perea, 1992). *L. rufus* habita exclusivamente en el continente americano, desde el sur de Canadá hasta el sur de Méjico.

Entre las especies fósiles descritas del género *Lynx* se reconocen las siguientes:

- *Lynx issiodorensis* (Croizet y Jobert, 1828).- Representa el lince de mayor tamaño conocido. Aunque Agustí y Antón (2002) estiman una altura en la cruz de unos 60 cm, ésta debió ser más elevada, ya que los fósiles de *Lynx issiodorensis* evidencian un tamaño netamente mayor que el lince boreal actual *Lynx lynx*, el cual alcanza hasta 75 cm en la cruz (Miller, 1992). Los fósiles de *L. issiodorensis* se caracterizan por presentar una anatomía menos especializada que los linceos actuales, con una región maxilofacial más alargada, unas inserciones musculares más potentes, un cuello y un cuerpo relativamente más largos y unas extremidades más cortas y robustas (Viret, 1954; Kurtén, 1978). El cráneo y la mandíbula son más grandes y masivos que en *L. lynx*, aunque los dientes son relativamente más pequeños. El nicho ecológico que ocupó *L. issiodorensis* se encontraría más próximo al que ocupa el actual lince ibérico que al del lince boreal (Kurtén, 1978). Los registros fósiles más antiguos conocidos proceden del Rusciniense, habiendo sido citado en yacimientos como Layna (Pérez y Soria, 1989-1990), La Calera (Pérez y Soria, 1989-1990; Alcalá, 1994), La Gloria-4 (Alcalá, 1994), Serrat d'en Vaquer (Depéret, 1890) y Çalta (Ginsburg, 1998). En el Plioceno inferior de Cuevas de Almazora (Almería) se halló, en sedimentos marinos, una mandíbula asignable a *L. issiodorensis* (Montoya *et al.*, 2001). Probablemente también se encuentre representado *L. issiodorensis* en El Pozo de Piedrabuena (Mazo y Torres, 1989-1990; Arribas y Antón, 1997). Cabe además la posibilidad de que esta especie se encuentre en el Plioceno inferior de Langebaanweg en Sudáfrica,

donde Hende y (1974b) identifica *Felis* aff. *issiodorensis*, determinación respaldada por Werdelin (1981). Durante el Villafranchiense, *L. issiodorensis* se encuentra bien representado en yacimientos como Etouaires (Croizet y Jobert, 1828; Kurtén, 1963, 1978), Saint Vallier (Viret, 1954), La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977), Villarroya (Villalta, 1952), El Rincón-1 (Alberdi *et al.*, 1997), Apollonia-1 (Koufos, 1992; Koufos y Kostopoulos, 1997), Graunceanu y Pietris (Bolomey, 1965) y Untermassfeld (Hemmer, 2001). Parece ser que los registros de Kvabebý (Vekua, 1972), las citas que menciona Wolsan (1993) procedentes de Europa central (Beftia 5, Villány 5) y aquellos que describe Voelcker (1930) procedentes de Mosbach y Mauer, podrían pertenecer también a esta especie. En el Villafranchiense superior aparece registrada una variedad de menor tamaño que es clasificada por Werdelin (1981) como una subespecie independiente denominada *Lynx issiodorensis valdarnensis*, cuya localidad tipo es Il Tasso. Esta misma subespecie aparece representada también en los yacimientos de Untermassfeld, Casa Frata, Selvella, Apollonia 1 y Fonelas P-1 (Garrido, 2008b). Por otra parte, en el continente americano Savage (1960) describe los fósiles de un felido proveniente de Cita Canyon en Texas, identificándolo como *Felis* ?aff. *Felis (Lynx) issiodorensis*. Schultz y Martin (1972) identifican en Mullen (Nebraska) una nueva subespecie a la que denominan *L. issiodorensis kurteni*. Morales *et al.* (2003) reclasifican los fósiles de *L. issiodorensis* incluyéndolos en el género *Caracal*. Según estos autores no habría evidencia alguna de la presencia de verdaderos linceos en el Plioceno occidental, ya que los registros clasificados como *L. issiodorensis* deberían ser determinados como *Caracal issiodorensis*.

- *Lynx pardinus spelaeus* (Boule, 1906).- Representa un lince de talla intermedia entre *L. issiodorensis* y *L. pardinus*, cubriendo a su vez el vacío cronológico existente entre el registro fósil de una y otra especie (Kurtén, 1978) y constituyendo para algunos autores un ancestro directo del linceo ibérico (Werdelin, 1981), hipótesis aceptada en este trabajo. Sin embargo, otros autores son de la opinión de que *L. p. spelaeus* está más relacionado con el linceo boreal que con el linceo ibérico (Bonifay, 1971), aunque existiría una cierta convergencia morfológica con este último. Por el contrario, otros autores ubican a *L. p. spelaeus* en un linaje independiente de origen asiático (Ficcarelli y Torre, 1977). El denominado “linceo de las cavernas” es descrito por primera vez en Grimaldi (Mónaco), y clasificado por Boule (1906) como una variedad de gran tamaño del actual linceo ibérico [*Felis (Lynx) pardina* raza *spelaeae*], clasificación aceptada por otros autores posteriores (Kurtén y Granqvist, 1987; Lumley *et al.*, 1988; García y Arsuaga, 1998) y adoptada en este trabajo. Debido a que ocupa una posición métricamente intermedia entre *L. pardinus* y *L. lynx*, este taxón fue elevado a categoría específica por Bonifay (1971), quien denomina *Lynx spelaeae* al linceo procedente de L’Escale y Lunel Viel. Además, esta especie se encuentra presente en L’Arago (Crégut, 1979), Montoussé 1 y Malarnaud (Clot y Duranthon, 1990), Cruzade (Gerber, 1973), Le Vallonnet (Lumley *et al.*, 1988), Saint Estève (Bonifay y Bonifay, 1963), Manslon y Rigabe (Ficcarelli y Torre, 1977), Puech Margal (Kurtén y Granqvist, 1987), Gissey-sur-Ouche (Argant, 1991), Erralla (Altuna y Mariezkurrena, 1985), Sima de los Huesos (Cervera, 1992), Trinchera-Galería (Cervera *et al.*, 1999), Cueva del Puerto (Sarrión, 1978), Cueva Victoria (Pons-Moyà, 1984), Cueva del Buho (Iñigo *et al.*, 1998) y Villacastín (Arribas, 1994). Probablemente *Lynx pardinus spelaeus* también se encuentre presente en los yacimientos de Venta Micena (Pons-Moyà, 1987; Martínez-Navarro, 1992), Atapueca TD6 (García y Arsuaga, 1999) y en la Sima de las Palomas del Cabezo Gordo (Walker *et al.*, 1999), aunque debido a la escasa representación de fósiles no ha sido posible por el momento su confirmación taxonómica. Los fósiles de *Lynx pardinus* identificados en Quibas (Montoya *et al.*, 1999) posiblemente pertenezcan a esta misma subespecie.

– *Lynx thomasi* Geraads, 1980.- Especie descrita en el yacimiento marroquí de Thomas III. Esta nueva especie, caracterizada principalmente por su pequeño tamaño, podría representar un descendiente norteafricano de los linces europeos post-villafrankienses (Geraads, 1980).

Además, en el continente asiático han sido descritas las especies *Lynx shansius* Teilhard, 1945 en Choukoutien (loc. 12 y 18), Yushe, Lantian en Shanxi (Teilhard de Chardin, 1945; Ji, 1975) y Nihowan (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930), todos ellos en China, y *Lynx variabilis* en el Pleistoceno inferior de Yuxian, también en China (Tang, 1980). *Lynx shansius* representaría para Kurtén (1963) y Kurtén y Werdelin (1984) un sinónimo de *L. issiodorensis*, del que solamente podría diferenciarse a nivel subespecífico, clasificando así los materiales asiáticos como *L. issiodorensis shansius*. Esta sinonimia ya había sido sugerida previamente por Viret (1954), quien avanza las afinidades existentes entre el lince procedente de Nihowan y los fósiles registrados en Saint Vallier.

Origen y relaciones filogenéticas

El origen de este género es incierto. Werdelin (1981) propone un centro de origen africano, cuyos depósitos más antiguos procederían de yacimientos del Plioceno inferior de Sudáfrica, cifrados en unos 4 Ma (Hendey, 1974b, 1978a). Desde el continente austral, estos pequeños felinos migrarían al Hemisferio Norte dando lugar a las especies euroasiáticas conocidas. Wayne *et al.* (1989) realizan un estudio cariológico de varias especies de félidos actuales, elaborando un reloj molecular en el cual el género *Lynx* se habría escindido de otros felinos hace tan sólo 2 Ma.

En cuanto a las relaciones filogenéticas de los representantes del género *Lynx*, tanto Stehlin y Dubois (1933) como Kurtén (1963) admiten que la especie villafrankiense *L. issiodorensis* persiste hasta la actualidad sin cambios morfológicos aparentes, y que la distinción taxonómica entre *L. issiodorensis* y *L. lynx* es debida a un acuerdo arbitrario entre zoólogos y paleontólogos.

Los estudios filogenéticos posteriores parecen apuntar a que el actual lince ibérico representa un relicto actual del grupo de *L. issiodorensis*, habiéndose separado ambas especies durante el Villafrankiense (Ficcarelli y Torre, 1977). Kurtén (1963, 1978) sugiere que *L. issiodorensis* constituye el ancestro de *L. lynx* y *L. canadensis*, sin descartar la posibilidad de que represente también el ancestro de *L. pardinus*. Werdelin (1981) amplía estas relaciones sugiriendo que *L. issiodorensis* es ancestro de todas las especies de linces actuales, entre las cuales *L. pardinus* representaría un descendiente europeo que habría pasado por dos estadios evolutivos intermedios: *L. issiodorensis valdarnensis* y *L. pardinus spelaeus*. En Asia, *L. issiodorensis* habría dado lugar a *L. lynx*, el cual habría migrado posteriormente a Europa. Por último, Werdelin (1981) postula que representantes norteamericanos de *L. issiodorensis* y *L. lynx* habrían culminado con *L. rufus* y *L. canadensis*, respectivamente.

El lince del Pleistoceno medio *L. spelaeus* representa para Bonifay (1971) una especie independiente y evolutivamente intermedia entre *L. issiodorensis* y los linces europeos actuales. Sin embargo, Ficcarelli y Torre (1977) apuntan a una mayor afinidad entre *L. spelaeus* y *L. lynx*, ambas independientes de la línea evolutiva de *L. pardinus*. En este trabajo se acepta la hipótesis de Werdelin (1981), el cual propone una línea evolutiva *L. issiodorensis*-*L. pardinus*, pasando por los estadios evolutivos intermedios *L. issiodorensis valdarnensis* y *L. pardinus spelaeus*.

Por otra parte, el actual caracal (*Caracal caracal*) ha sido durante años considerado filogenéticamente muy próximo a los linces (Salles, 1992), debido fundamentalmente a semejanzas morfológicas superficiales, e incluso ha sido clasificado históricamente como *Lynx caracal* (Wozencraft, 1989; Sunquist, 1992). Sin embargo, recientes estudios morfológicos y genéticos reflejan la falta de evidencias para asumir una pro-

ximidad filogenética entre ambos géneros (Werdelin, 1981; Wayne *et al.*, 1989; Beltrán *et al.*, 1996; Bininda-Emonds *et al.*, 1999; Mattern y McLennan, 2000). Recientemente, Morales *et al.* (2003) nominan en el yacimiento de Layna una nueva especie: *Caracal depereti*, la cual, según los autores, muestra numerosas afinidades morfológicas con *L. issiodorensis*, que clasifican a su vez en el género *Caracal*. Estos autores plantean la posibilidad de que *Caracal depereti* represente el ancestro de "*Caracal*" *issiodorensis*.

Género *Acinonyx* Brookes, 1828

El género *Acinonyx* se incluye en la subfamilia Acinonychinae Pocock, 1917, y engloba un grupo de félidos de constitución muy grácil comúnmente denominados guepardos. Estos carnívoros se encuentran representados en la actualidad por la especie *Acinonyx jubatus*, un excelente cazador por persecución capaz de alcanzar grandes velocidades durante la carrera (80-112 Km/h), constituyendo el mamífero terrestre más rápido del planeta. El hábitat del actual guepardo puede variar desde llanuras abiertas semi-desérticas hasta áreas pobladas de matorral denso. Su dieta está compuesta principalmente de ungulados de talla media como gacelas, impalas y otros antílopes, a los cuales ataca desde una distancia aproximada de 200 m y persigue hasta abatir, dándoles muerte con un poderoso mordisco en la garganta (Nowak, 1999). Las distribución de las poblaciones actuales indican un rápido declive de la especie, considerada vulnerable por la IUCN (Nowell y Jackson, 1996). Los análisis cariológicos realizados en *A. jubatus* sugieren que hace unos 10.000 años sus poblaciones protagonizaron un *cuello de botella*, lo que explicaría la escasísima variabilidad genética existente entre las poblaciones actuales (Menotti-Raymond y O'Brien, 1993). Por el contrario, otros autores argumentan que la constitución genética del guepardo no es menos variable que en otros carnívoros, y que la verdadera causa de su delicada situación actual es la fragmentación de hábitat provocada por acción antrópica (Merola, 1994).

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El registro fósil más antiguo conocido del género *Acinonyx* parece remontarse hasta el Plioceno inferior, con una cronología próxima a los 3 Ma, y procede tanto de la zona austral del continente africano como de Europa occidental, por lo que de momento se hace difícil precisar el centro de origen del género. *Acinonyx* habitó extensos territorios de Eurasia y África hasta tiempos históricos, aunque en la actualidad sus poblaciones han quedado relegadas únicamente al continente africano y a territorios aislados en Oriente Próximo.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

El género *Acinonyx* se distingue claramente de otros félidos por presentar un cráneo de pequeño tamaño en relación con su volumen corporal. Además, los guepardos muestran unos caracteres anatómicos craneodentales muy característicos, como un fuerte acortamiento tanto del neurocráneo como del esplanocráneo, presentando una forma general comprimida antero-posteriormente en relación con otros félidos (Fig. 11). Debido a este acortamiento, la región maxilofacial se encuentra más verticalizada, con unos maxilares y nasales que forman con los frontales un ángulo prácticamente recto, a diferencia del ángulo obtuso que se observa en otros taxones, por lo que las órbitas se encuentran algo más frontalizadas. Los forámenes infraorbitarios son relativamente pequeños. El paladar es ancho y corto y presenta una gran oquedad circular entre P⁴ y M¹ donde se aloja el protocónido de M₁ durante la oclusión total de la man-

díbula. Los incisivos superiores muestran la morfología típica de esta familia, con una corona pequeña y provistos de un suave cíngulo lingual. Los caninos superiores son relativamente cortos y se encuentran ligeramente comprimidos labio-lingualmente. P² está muy reducido y se pierde frecuentemente durante la vida del animal. P³ muestra una corona formada por un protocono muy alto y unas cúspides accesorias anterior y posterior también muy desarrolladas en altura. El cíngulo basal se encuentra en su porción distal muy desarrollado. La carnífera superior muestra un protocono apenas desarrollado, formando un ligero engrosamiento basal entre paracono y protocono. M¹ es un diente pequeño, botoniforme y situado oblicuamente a P⁴. La mandíbula es relativamente corta, con una sínfisis baja, estando situados los caninos e incisivos aproximadamente al mismo nivel que el resto de elementos dentarios yugales. La fosa masetéica es poco profunda, la apófisis angular se encuentra poco desarrollada y el proceso coronoides es muy bajo en relación con otros felinos. El esqueleto postcranial de *Acinonyx* es muy grácil, con miembros alargados y esbeltos. Las garras no son completamente retráctiles, rozando el suelo durante la aceleración en la carrera.



Figura 11. Réplica del cráneo de guepardo africano actual *Acinonyx jubatus*.

Especies actuales y fósiles

- *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1776).- Representa la única especie de guepardo conocida en la actualidad. El registro fósil más antiguo de *A. jubatus* procede del Plioceno de Sterkfontein 2, con una antigüedad de unos 3,5-3 Ma (Turner, 1987a). Se conocen además fósiles de *A. jubatus* en otros yacimientos pliocenos africanos, tales como Makapansgat 3 (Brickhill, 1976), Shungura G, Swartkrans 1 y 2 (Turner, 1986), Olduvai 2, Omo (Howell y Petter, 1976) y Laetoli (Barry, 1987). La especie propuesta por Broom (1948), *Felis crassidens*, y reclasificada por Ewer (1973) como *Panthera*

crassidens, representa un taxón inválido definido a partir de una combinación de fósiles de *Panthera pardus* y *Acinonyx jubatus* (Turner, 1984b). Los guepardos actuales se distribuían en época histórica desde Palestina y la península Arábiga hasta Tayikistán e India, así como por la mayor parte del continente africano excepto en zonas de bosque tropical y en el desierto del Sahara (Kingdon, 1977). Sin embargo, en la actualidad su distribución se encuentra restringida a las sabanas africanas y a territorios relictos de Oriente Próximo, ya que el resto de poblaciones se han visto abocadas a la extinción en épocas recientes. La especie *Acinonyx rex* Pocock, 1927 o "guepardo rey", erigida en función de diferencias en el patrón de coloración del pelaje, es actualmente considerada una variedad de *A. jubatus* (Hill y Smithers, 1980), habiendo sido observados individuos "rey" en camadas de pelaje convencional (Van Aarde y Van Dyck, 1986).

- *Acinonyx pardinensis* (Croizet y Jobert, 1828).- Representa un guepardo extinto de gran tamaño, aunque de constitución y proporciones muy gráciles, similares a las que presenta el guepardo actual *A. jubatus*, habiéndose estimado para la especie fósil una masa corporal de unos 60 Kg y una altura en la cruz de aproximadamente 90 cm (Turner y Antón, 1997). Este guepardo gigante habitó Eurasia durante un largo periodo de tiempo, ya que los registros más antiguos conocidos de *A. pardinensis* proceden del Plioceno inferior de Las Higuieruelas (Arribas y Antón, 1997) y Etouaires (Schaub, 1949) y el registro fósil más reciente procede del Pleistoceno medio de Mosbach (Schutt, 1970). Además, esta especie aparece registrada en otros yacimientos, tales como La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977; Alcalá *et al.*, 1989-1990), Villafranca d'Asti (Azzarolli, 1977), Montopoli (Azzaroli, 1977), Villarroya (Villalta, 1952), Varshets (Spassov, 2000), Saint Vallier (Viret, 1954), Senèze (Schaub, 1942), Fonelas P-1 (Garrido, 2008b), Olivola (Del Campana, 1915; Schaub, 1949), Casa Frata (De Giuli y Masini, 1986), Saint-Estève (Bonifay y Bonifay, 1963) y Le Vallonet (Lumley *et al.*, 1988), entre otros. Recientemente Hemmer (2001) define una nueva subespecie en el yacimiento alemán de Untermassfeld, *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*.
- *Acinonyx intermedius* Thenius, 1956.- Especie descrita en el yacimiento alemán de Hundsheim, cuyos fósiles presentan un tamaño intermedio entre *A. pardinensis* y *A. jubatus*. La validez de esta nueva especie ha sido puesta en duda, ya que ciertos autores proponen su sinonimia con la especie actual *A. jubatus*, la cual habría emigrado desde el continente africano (Ficcarelli, 1984), mientras otros autores interpretan *A. intermedius* como sinónimo de la especie fósil *A. pardinensis* (Schütt, 1970; Hemmer, 2001), hipótesis aceptada en este trabajo.
- *Acinonyx aicha* Geraads, 1997.- Especie recientemente descrita en el yacimiento marroquí de Ahl al Oughlam. Según su autor, los materiales presentan suficientes diferencias anatómicas con las especies de *Acinonyx* previamente descritas como para representar una especie independiente.

Además, el género *Acinonyx* ha sido registrado en localidades asiáticas, habiendo sido citado en el yacimiento de Siwaliks (Lydekker, 1884), en Nihowan (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930), Yuanchuh-sien (Zdansky, 1925) y Choukoutien (Pei, 1934), y en Kuruksay (Sharapov, 1986) bajo numerosas formas (*Felis brachygnathus*, *Cynailurus pleistocaenicus*, *Acinonyx pleistocaenicus*, *Sivafelis* sp.) que probablemente representen sinónimos de *Acinonyx pardinensis* (Schütt, 1970; Ficcarelli, 1984). También ha sido citado *Acinonyx* sp. en el yacimiento rusiniense de Layna y con ciertas dudas en La Calera (Pérez y Soria, 1989-1990; Alcalá *et al.*, 1987).

Por otra parte, en el continente americano aparece registrado un género que podría estar emparentado con la especie euroasiática. Este guepardo americano, determinado actualmente como *Miracinonyx*, está representado por dos especies, *Miracinonyx inexpectatus* y *Miracinonyx trumani*, alcanzando un rango temporal desde hace unos 3,2 Ma en Cita Canyon, Texas (*M. inexpectatus*) hasta hace unos 10.000 años

(*M. trumani*) (Lindsay *et al.*, 1975; Van Valkenburgh *et al.*, 1990). La validez taxonómica de ambas especies permanece de momento sin consensuar, ya que *M. inexpectatus* (= *Acinonyx studeri*) presenta unas proporciones corporales y unos caracteres anatómicos similares a la especie europea *A. pardinensis*, mientras que *M. trumani* comparte numerosos rasgos con la especie actual *A. jubatus*, por lo que en ocasiones ha sido determinado como *Acinonyx trumani*, utilizando *Miracinonyx* como un nivel subgenérico propuesto por Adams en 1979.

Origen y relaciones filogenéticas

El origen de los guepardos no se encuentra resuelto por el momento, aunque dado que el género *Miracinonyx* aparece en Norteamérica durante el mismo periodo de tiempo que *Acinonyx* en Europa occidental y África, y que la especie euroasiática presenta numerosos caracteres derivados que no aparecen en la especie americana, ambas podrían compartir un ancestro común (Van Valkenburgh *et al.*, 1990), habiéndose propuesto varios candidatos, tales como *Panthera (Viretailurus) schaubi* (Sotnikova, 1978) o *Metailurus* sp. (Neff, 1982), aunque por el momento no ha sido confirmada ninguna de las hipótesis propuestas para el ancestro directo de estos felinos.

Los estudios filogenéticos realizados con especies actuales de félidos reflejan las diferencias entre *Acinonyx* y el resto de taxones implicados en el análisis (Hemmer, 1978; Herrington, 1986), aunque es posible observar ciertas relaciones con el puma (*Puma concolor*) y el jaguarundi (*Herpailurus yagouarundi*). Herrington (1986) relaciona además *Acinonyx* con el gato de Pallas, *Otocolobus manul*. Sin embargo, Salles (1992) incluye *Acinonyx* en el linaje de los panterinos, y lo sitúa relativamente próximo a *Puma concolor*, relación apoyada también por análisis genéticos (O'Brien, 1996).

Estos análisis cariológicos parecen indicar que *Acinonyx* formó parte de una radiación acaecida hace unos 4-6 Ma (O'Brien, 1996). Sin embargo, recientes análisis moleculares datan la divergencia de *Acinonyx* y otros grandes félidos como *Panthera* hace 8,2 Ma (Mattern y McLennan, 2000).

Por otra parte, la especie norteamericana *Miracinonyx inexpectatus* ha sido relacionada con el puma actual (*Puma concolor*), considerándolo un antepasado del mismo (Kurtén, 1976), aunque la mayoría de los autores interpretan estas semejanzas como resultado de una convergencia adaptativa llevada a cabo en el Nuevo Mundo (Martin *et al.*, 1977).

Género *Megantereon* Croizet y Jobert, 1828

El género *Megantereon* pertenece a la subfamilia Machairodontinae Gill, 1872, englobándose en la tribu Smilodontini Kretzoi, 1929 junto con el género americano *Smilodon*. *Megantereon* fue un machairodontino de tamaño similar a un leopardo actual (*Panthera pardus*), con una constitución más robusta y músculos muy desarrollados. No obstante, la característica más singular de este género es la presencia de unos largos caninos superiores de aristas lisas y recorrido curvo, habiendo sido designados como *dientes de sable*. Aunque el número de localidades en las que aparece registrado el género *Megantereon* es relativamente abundante, los elementos representados en ellas son normalmente muy escasos, restringiéndose a fragmentos del esqueleto craneodental en la mayoría de los casos. El esqueleto postcraneal de *Megantereon* es conocido gracias a la aparición en Senèze de un individuo completo (Schaub, 1925), a partir del cual se ha podido reconstruir su anatomía y hacer ciertas aproximaciones sobre su biología. Este espécimen ha permitido además estimar para la especie *Megantereon cultridens* una altura en la cruz de unos 70 cm (Turner y Antón, 1997).

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El género *Megantereon* se encuentra representado en yacimientos del Plioceno y Pleistoceno inferior de Eurasia, África y Norteamérica, alcanzando el Pleistoceno medio en el continente asiático.

Los datos fidedignos más antiguos conocidos de su registro fósil en África proceden de South Turkwell (~3,6 - 3,2 Ma) (Werdelin y Lewis, 2000) y Omo (~ 3 Ma) (Turner, 1990 a y b), aunque podría también estar presente en Laetoli¹ (Barry, 1987) y Shungura B (Howell y Petter, 1976), aproximadamente con unos 3,7 y 3,5 Ma de años de antigüedad, respectivamente.

Existen discrepancias en cuanto a los registros asiáticos más antiguos del género, ya que el ejemplar procedente del yacimiento mioceno de Pao Tse Hsien 44 (Zdansky, 1924) es ciertamente problemático en su determinación taxonómica.

En el continente europeo, Berta y Galiano (1983) asumen una edad para Etouaires de 3,5-3,4 Ma, constituyendo el registro del género *Megantereon* más antiguo de este continente. Sin embargo, la edad de este yacimiento ha sido posteriormente discutida y rebajada a 2,6-2,5 Ma (Thouveny y Bonifay, 1984). En Europa oriental los fósiles procedentes del Rusciniense de Odessa Catacombs en Ucrania atribuidos a *Megantereon* (Sotnikova, 1989) permanecen de momento pendientes de confirmación taxonómica (Sardella, 1998).

Por último, en el continente americano los registros más antiguos conocidos de *Megantereon* proceden de la Formación Bone Valley en Florida, datados en unos 4,5 Ma (Berta y Galiano, 1983), los cuales constituirían la evidencia más antigua conocida del género. Sin embargo Turner (1987b) no reconoce la identificación de *Megantereon* en Bone Valley, sugiriendo que se trata de un representante de los géneros *Dinofelis* o *Paramachirodus/Pontosmilus*. En el continente americano, el género *Megantereon* fue propuesto como ancestro directo del género *Smilodon* (Kurtén y Anderson, 1980).

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Megantereon representa a un felido extinto de talla media, con cráneo corto y alto de perfil triangular con un margen dorsal convexo y apófisis glenoideas extendidas lateralmente (Fig. 12). Los incisivos, tanto superiores como inferiores, son de gran tamaño y se disponen entre sí formando un arco. Los caninos superiores son alargados, comprimidos labio-lingualmente, de recorrido ligeramente curvo y desprovistos de crenulaciones. La estructura ósea de los alvéolos de dichos caninos se encuentra reforzada. Parece ser que a lo largo de la evolución del género los caninos crecen en longitud y los incisivos aumentan de tamaño y se disponen de manera más convexa. Tras los caninos aparece un gran diastema. No aparece P², P³ es de tamaño variable, P⁴ muestra un protocono bien desarrollado aunque de tamaño variable, M¹ se encuentra reducido. La mandíbula muestra un proceso coronoides muy corto, una sínfisis robusta y vertical, una apófisis mentoniana muy desarrollada que se extiende por debajo del margen ventral de la rama horizontal, y un único foramen mentoniano de gran tamaño. En cuanto a la dentición inferior de *Megantereon*, ésta se caracteriza por presentar unos caninos relativamente reducidos, situados en un nivel superior al resto de la serie dentaria, un diastema largo, ausencia de P₂, un P₃ de tamaño muy variable con cúspides accesorias ausentes o muy débiles, y un P₄ con protocónido muy alto, paracónido y c.a.p bien desarrollados y un grueso cíngulo distal. M₁ muestra un paracónido más corto que el protocónido y un meta-

¹ Werdelin y Lewis (2001) identifican el ejemplar procedente de Laetoli como *Dinofelis*.

cónido ausente o vestigial. Las cúspides principales de la serie P_3-M_1 se encuentran ligeramente inclinadas hacia la región posterior. En lo que al esqueleto postcraneal se refiere, los miembros son cortos y robustos, presentando mayor desarrollo muscular en las extremidades anteriores (Pilgrim, 1932; Turner, 1987; Turner y Antón, 1997).



Figura 12. Réplica del cráneo de *Megantereon nihowanensis* procedente del yacimiento de Nihowan (China).

Especies fósiles

Pese a su relativamente escaso registro fósil, los macairodontinos o félidos con dientes de sable del Plio-Pleistoceno europeo han sido, en relación con otros taxones villafranchienses más abundantes, extensamente estudiados (Fabrini, 1890; Schaub, 1925, 1934; Balleisio, 1963; Ficarelli, 1979; Turner, 1987b; Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995; Sardella, 1998). Sin embargo, todavía no existe unanimidad en cuanto al número de especies de *Megantereon* representadas en el registro fósil. Algunos autores consideran la existencia de una única especie (*Megantereon cultridens*) con variedades anatómicas intraespecíficas debidas a diferencias geográficas o incluso a dimorfismo sexual (Viret, 1954; Ficarelli, 1979; Turner, 1987b; Pons-Moyà, 1987 y Hemmer, 2001). Otros, sin embargo, consideran la posibilidad de que esta variabilidad implique la existencia de especies independientes (Sotnikova, 1989; Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995, 1996; Sardella, 1998; Werdelin y Lewis, 2000 o Palmqvist, 2002).

Hasta 1954 se reconocen en Eurasia tres especies: *Megantereon megartereon*, *Megantereon nihowanensis* y *Megantereon cultridens*. En este año Viret sinonimiza las dos primeras. Posteriormente Ficarelli (1979) sinonimiza *Megantereon megartereon* con *Megantereon cultridens*, prevaleciendo este último por antigüedad. Las ligeras diferencias existentes entre la forma asiática y la europea no serían suficientes para justificar la presencia de dos especies, aunque sí se admite que puedan representar variaciones a nivel de subespecie. A su vez Turner (1987, 1990) identifica una única especie entre los especímenes africanos y euroasiáticos, *M. cultridens*.

Al igual que los anteriores, Pons-Moyà (1987) reconoce una única especie en el registro euroasiático, aunque establece tres subespecies en relación con su distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica:

- *Megantereon cultridens cultridens* (Cuvier, 1824) del villafranquiense europeo.
- *Megantereon cultridens nihowanensis* (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930) del Plioceno y Pleistoceno asiático.
- *Megantereon cultridens adroveri* Pons Moyà, 1987 del Pleistoceno inferior de Europa.

Recientemente Hemmer (2001) reconoce tres cronosubespecies en el registro fósil europeo para la especie *Megantereon cultridens*:

- *Megantereon cultridens megantereon* (Bravard, 1928) del Villafranquiense inferior y medio, cuya localidad tipo es Etouaires.
- *Megantereon cultridens cultridens* (Cuvier, 1824) del Villafranquiense superior, cuya localidad tipo es Valdarno superior.
- *Megantereon cultridens adroveri* Pons Moyà, 1987 del Epivillafranquiense, cuya localidad tipo es Venta Micena.

A ellas se tendría que unir una nueva cronosubespecie:

Megantereon cultridens roderici Arribas y Garrido, 2008 del Villafranquiense superior (zona MNQ18; ca 2,0 Ma), cuya localidad tipo es Fonelas P-1 (Arribas y Garrido, 2008c).

Por el contrario, Martínez-Navarro y Palmqvist (1995) identifican tres especies de *Megantereon* en el Viejo Mundo, argumentando que las diferencias biométricas no se deben a variaciones geográficas o al dimorfismo sexual como habían propuesto otros autores previos:

- *Megantereon cultridens* (Cuvier, 1824) (= *M. megantereon*, *M. nihowanensis*, *M. hesperus*, *M. inexpectatus*) del Plioceno inferior de Norteamérica, Plioceno superior y Pleistoceno inferior y medio de Asia y del Plioceno superior de Europa.
- *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (= *M. gracile*, *M. eurynodon*) de Plioceno superior y Pleistoceno inferior africano y del Pleistoceno inferior de Europa y Oriente Próximo.
- *Megantereon falconeri* (Pomel, 1853) (= *M. sivalensis*) del Plioceno superior del subcontinente indio.

En 1998 Sardella reconoce a su vez 3 especies:

- *Megantereon cultridens* (Cuvier, 1824) del Villafranquiense europeo, en la que se incluyen 3 formas: una primitiva procedente de Etouaires, una forma típica registrada en Pardines, St. Vallier, Senèze, Olivola y Valdarno superior, y una forma avanzada registrada en Pirro Nord, Argentario, Urkùt, Venta Micena, Apollonia 1 y Dmanisi [los hallazgos de estos tres últimos yacimientos son clasificados por Martínez Navarro y Palmqvist (1995, 1996) como *M. whitei*].
- *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (= *M. gracile*, *M. eurynodon*). Su registro fósil se localizaría en África en cronologías que abarcan desde el Plioceno hasta el Pleistoceno inferior. En esta especie se incluirían, entre otros, los especímenes procedentes de Schurveburg, Sterkfontein y Kromdraai A, localizados en Sudáfrica, ejemplares muy heterogéneos, tanto morfológica como biométricamente.
- *Megantereon falconeri* (Pomel, 1853) (= *M. nihowanensis*, *M. inexpectatus*). Se registra desde el Plioceno superior hasta el Pleistoceno medio en Asia, en la que incluye los especímenes procedentes de Kuruksay, Yushe, Nihowan, Lingyi, Siwaliks y Chokoutien loc. 1.

Además, Sardella (1998) cita otras dos especies más primitivas:

- *Megantereon* sp. 1 a partir de un fragmento de cráneo procedente del Mioceno superior de Pao Tse Hsien loc.44 en China (Zdansky, 1924; Kurtén, 1952).
- *Megantereon* sp. 2 procedente del Plioceno inferior de Odessa Catacombs en Ucrania.

Recientemente Werdelin y Lewis (2000) aumentan el número de especies describiendo un nuevo taxón en el Plioceno de South Turkwel, *Megantereon ekidoit*, materiales atribuidos por Palmqvist (2002) a *Megantereon whitei*.

Por último, en cuanto al continente americano, Gazin (1933) describe la especie *Megantereon hesperus*, la cual representa probablemente un sinónimo de la especie euroasiática *M. cultridens* (Kurtén y Anderson, 1980; Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995).

Origen y relaciones filogenéticas

El origen del género *Megantereon* resulta todavía materia de debate. De Beaumont (1979) asume la posibilidad de que *Paramachairodus/Pontosmilus* representen grupos hermanos de *Megantereon*, hipótesis rechazada por Berta y Galiano (1983) y respaldada por Turner (1987b). En cuanto al centro de origen del género se ha sugerido un punto de partida Mio-Plioceno en el continente americano, desde donde se desplazaría hacia Eurasia hace unos 3,5-3 Ma (Berta y Galiano, 1983). Esta hipótesis es aceptada por Martínez-Navarro y Palmqvist (1995) y Palmqvist (2002). Tanto Sotnikova (1989) como Sardella (1998) defienden sin embargo un origen asiático del género a partir del linaje metailurino, desde donde se habrían dispersado hacia Norteamérica a principios del Plioceno. Por el contrario, Turner (1987b) es partidario de un origen africano. Lo cierto es que a día de hoy no existe una propuesta consensuada sobre el lugar de origen del género *Megantereon*.

Las relaciones entre las distintas especies del género son difíciles de establecer debido, como se ha comentado previamente, a que no existe un acuerdo en cuanto a la existencia de una o más especies en el registro fósil. Los autores que aceptan más de una especie establecen ciertas relaciones filogenéticas entre ellas, es el caso de Martínez-Navarro y Palmqvist (1995), quienes sugieren que las poblaciones euroasiáticas de *M. cultridens*, originarias de Norteamérica, darían lugar en el subcontinente indio a *M. falconeri* y en el continente africano a *M. whitei*, la cual migraría a Europa en cronologías próximas al límite Plioceno-Pleistoceno, desplazando a *M. cultridens*.

Género *Homotherium* Fabrini, 1890

El género *Homotherium* pertenece a la subfamilia Machairodontinae Gill, 1872, habiendo sido propuesta la Tribu Homotherini para englobar los géneros *Homotherium* y *Machairodus*. Los representantes de *Homotherium*, un género extinto, han sido comúnmente denominados *tigres con dientes de sable* o *tigres con dientes de cimitarra* debido a los márgenes aserrados que muestran sus caninos superiores.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

Homotherium se encuentra representado en el registro fósil de Eurasia y África desde el Rusciniense, alcanzando Norteamérica durante el Villafranchiense. En el continente africano *Homotherium* desaparece

del registro fósil hace aproximadamente 1,5 Ma (Turner, 1990a), mientras que los registros más recientes conocidos de *Homotherium* proceden del Pleistoceno medio europeo [Kent's Cavern (Owen, 1846; Straw, 1996)] y del Pleistoceno superior de Norteamérica [Cueva de Friesenhahn, Texas (Evans y Grayson, 1961)].

En la Península Ibérica el género *Homotherium* ha sido previamente citado en los yacimientos de Mealhada en Portugal (Antunes, 1986) y Villarroya (Arribas y Bernad, 1994), Venta Micena (Pons-Moyà, 1987), Cueva Victoria (Pons-Moyà, 1982), TD 5 de Gran Dolina en Atapuerca (García y Arsuaga, 1999) e Incarcal (Galobart *et al.*, 2003) en España, constituyendo este último el registro peninsular más abundante.



Figura 13. Réplica del cráneo de *Homotherium*.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

El género *Homotherium* engloba un conjunto de félicos macairodontinos de la talla similar a la de un león actual (*Panthera leo*), con caninos superiores largos y aplanados provistos de crenulaciones en sus márgenes anterior y posterior (Fig. 13). La dentición yugal es, en general, muy secodonta. Los terceros premolares, tanto superiores e inferiores, se encuentran muy reducidos. La carnífera superior no muestra un protocono diferenciado, manifestándose como un ligero engrosamiento basal del diente con una raíz individualizada del resto. La carnífera inferior carece de metacónido (Piveteau, 1961). En 1976 Balleisio añade a la diagnosis de *Homotherium* la presencia de unos incisivos inferiores dispuestos en el mismo plano que los dientes yugales mandibulares, aunque parece que este carácter no se observa en ciertos ejemplares procedentes de Incarcal (Galobart *et al.*, 2003). Las extremidades de *Homotherium* son muy largas, sobre todo las anteriores, lo que sugiere hábitos cursoriales (Lewis, 1997; Turner y Antón, 1998).

Especies fósiles

Varias especies de *Homotherium* han sido descritas en Eurasia protagonizando numerosos cambios taxonómicos que en la actualidad permanecen todavía sin resolver. Entre estas especies, algunas de las cuales fueron adscritas en origen a los géneros *Machairodus*, *Epimachairodus* o *Dinobastis*, cabe mencionar las siguientes:

- *Homotherium latidens* (Owen, 1846).- Descrita sobre los materiales procedentes de Kent's Cavern e incluida en el género *Dinobastis* por Bonis (1976) o Ballesio (1996). *Homotherium latidens* representa un férido extinto de gran tamaño, esplanocráneo alargado y neurocráneo estrecho, con apófisis mastoides muy desarrolladas. En la mandíbula la sínfisis muestra un perfil cuadrangular, con un margen anterior rectilíneo bordeado de dos robustas crestas verticales. Los incisivos son grandes, de corona cónica y provistos de un par de aristas crenuladas. La dentición anterior forma, en vista oclusal, un arco fuertemente convexo. Los caninos superiores son largos, de recorrido curvos y finamente crenulados en sus márgenes mesial y distal. Los caninos inferiores, también crenulados en ambos márgenes, están comprimidos lateralmente y su altura sobrepasa ligeramente la de los terceros incisivos, encontrándose separados de los mismos por un pequeño diastema. Tanto P³ como P₃ son unradiculados y de corona botoniforme. En P⁴ el protocono se encuentra reducido a un engrosamiento basal del paracono. P₄ muestra crenulaciones en todo el perfil oclusal de sus cúspides. M₁ presenta una gran longitud, estando desprovisto tanto de metacónido como de talónido (Piveteau, 1961; Ballesio, 1963; 1996). Esta especie aparece representada en el yacimiento de Fonelas P-1 (Arribas y Garrido, 2008c).
- *Homotherium sainzelli* (Aymard, 1854).- Descrita en el yacimiento francés de Sainzelles e identificada posteriormente en Ceyssaguet (Bonis, 1976).
- *Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890).- Identificada en el Valdarno superior y citada posteriormente en numerosas localidades euroasiáticas. Ballesio (1963) realiza una descripción detallada de un ejemplar prácticamente completo procedente de Senèze.
- *Homotherium nestianus* Fabrini, 1890.- Descrita en el Valdarno superior para clasificar un macairodontino contemporáneo al anterior aunque de mayor tamaño, con caninos superiores más largos, crenulados únicamente en su margen posterior y diastema entre P₃ y P₄. Bonis (1976) también atribuye a esta especie el ejemplar registrado en Roccaneyra.
- *Homotherium moravicum* Woldrich, 1916.- Especie descrita a partir de una carnicera superior aislada procedente de Strànskà Skála. Posteriormente, los ejemplares registrados en los yacimientos de Hundsheim, Süssenborn, Voigtstedt, Sainzelles y Forest Bed han sido atribuidos a este taxón.
- *Homotherium hungaricus* (Kretzoi, 1929).- Identificada en Puspökfördö (Hungría), bajo la denominación genérica de *Epimachairodus*.
- *Homotherium boulei* (Kretzoi, 1929).- Descrita sobre los materiales de Sainzelles, adscritos previamente por Aymard (1854) a *Homotherium sainzelli*.
- *Homotherium ultimus* (Teilhard de Chardin, 1936).- Descrito en el yacimiento chino de Choukou-tien.

La gran mayoría de estas especies euroasiáticas han sido definidas a partir de materiales muy fragmentarios. Sus diagnósicos se han basado principalmente en el tamaño y la curvatura de los caninos superiores y en la talla general de los especímenes. Dado que en los yacimientos donde los fósiles de *Homotherium* son más abundantes se ha podido observar que la variabilidad intraespecífica es mayor que aquella observada entre la mayoría de las especies descritas como taxones independientes, en este trabajo se acepta que, al menos en Eurasia, únicamente existió una especie de *Homotherium*, tal como sugirieron previamente Ficarelli (1979), Pons-Moyà y Moyà-Solà (1992) o Galobart *et al* (2003), prevaleciendo por antigüedad la especie creada por Owen en 1846, *Homotherium latidens*.

Por otra parte, en el continente africano ha sido identificado el género *Homotherium* bajo diferentes especies como *Homotherium problematicus*, *Homotherium aethiopicum* o *Homotherium hadarensis*, las cuales se encuentran por el momento pendientes de una revisión taxonómica detallada que compare estos

especímenes con los taxones euroasiáticos para evaluar su posible conespecificidad. En el continente americano también ha sido citado el género *Homotherium* bajo las especies *Homotherium serum*, *Homotherium idahoensis* o *Homotherium ischyrys*, habiendo sido incluido en ocasiones en los géneros *Dinobastis* Cope, 1893 e *Ischyrosmilus* Merriam, 1918.

Origen y relaciones filogenéticas

El origen del género *Homotherium* parece estar estrechamente ligado al género mioceno *Machairodus*, habiendo sido propuesto descendiente directo del mismo (Ficcarelli, 1979; Churcher, 1984).

La dudosa entidad de algunas especies descritas de *Homotherium* dificulta el análisis de las relaciones filogenéticas entre las mismas. En ocasiones, la especie *Homotherium latidens* ha sido considerada una forma derivada que sustituiría a especies más arcaicas como *Homotherium crenatidens* y *Homotherium nestianus* (Pons-Moyà, 1987; Faure y Guérin, 1992). No obstante, conforme se han ido produciendo hallazgos más significativos como los de Incarcail (Galobart *et al.*, 2003), se ha podido observar que tanto *H. crenatidens* como *H. nestianus* entrarían dentro del rango de variabilidad anatómica de *H. latidens*, por lo que estos taxones probablemente representen sinónimos recientes de este último.

Por otra parte, ciertos autores han optado por incluir las formas de finales del Pleistoceno inferior e inicios del Pleistoceno medio en el género *Dinobastis*, creado por Cope en 1893 para designar a la forma americana *Homotherium serum* (Bonis, 1976; Berta, 1987; Ballesio, 1996), aunque la opinión más generalizada es la sinonimia entre ambos géneros (Kurtén, 1962, 1968; Churcher, 1966; Ficcarelli, 1979; Anderson, 1984; Rawn-Schatzinger, 1992; McKenna y Bell, 1997). Por el momento, las relaciones filogenéticas entre las especies de *Homotherium* del Nuevo Mundo y aquellas descritas en Eurasia o África distan mucho de estar esclarecidas.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es financiado por los proyectos de investigación IGME 2001-016, IGME 2005-009, y por la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía (proyecto: "*Estudio estratigráfico, taxonómico, tafonómico y paleoecológico del yacimiento de macromamíferos de Fonelas (Granada) en el marco faunístico y ambiental del Plio-Pleistoceno europeo*"). Uno de los autores (G. G.) disfrutó de una beca de Tesis doctoral (2001-2004) concedida por el Instituto Geológico y Minero de España.

REFERENCIAS

- Abramov, A.V. 2002. Variation of the baculum structure of the palearctic badger (Carnivora, Mustelidae, *Meles*). *Russian Journal of Theriology*, 1 (1), 57-60.
- Adams, D.B. 1979. The cheetah: native American. *Science*, 205, 1155-1158.
- Adrover, R., Morales, J. y Soria, D. 1976. Hallazgo de "*Hyaena donnezani*" Viret en La Calera II (Aldehuela, Provincia de Teruel). *Teruel*, 55-56, 189-205.
- Agustí, J. y Antón, M. 2002. *Mammoths, Sabertooths and Hominids*. Columbia University Press. 313 pp.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S., Martín-Suárez, E. y Marín, M. 1987. Faunas de mamíferos en el Pleistoceno inferior de la región de Orce (Granada, España). *Paleontología i Evolució*, mem. esp. 1, 73-86.
- Akersten, W.A. 1985. Canine function in *Smilodon* (Mammalia, Felidae, Machairodontinae). *Los Angeles County Museum Contributions in Science*, 356, 1-22.

- Alberdi, M.T., Cerdeño, E., López-Martínez, N., Morales, J. y Soria, D. 1997. La fauna villafranquiense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geológicos*, 53, 69-93.
- Alcalá, L. 1994. *Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses- Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 554pp.
- Alcalá, L., Morales, J. y Soria, D. 1987. Síntesis y bioestratigrafía de los carnívoros pliocenos de las cuencas centrales españolas. *Geogaceta*, 2, 45-47.
- Alcalá, L., Morales, J. y Soria, D. 1989-1990. El registro fósil de los carnívoros (Creodonta y Carnivora, Mammalia) de España. *Paleontología i Evolució*, 23, 55-66.
- Altuna, J. 1972. Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. *Munibe*, 24, 1-464.
- Altuna, J. 1973. Fauna de mamíferos del yacimiento prehistórico de Los Casares (Guadalajara). *Excavaciones Arqueológicas en España*, 76, 97-122.
- Altuna, J. y Mariezkurrena, K. 1985. Bases de subsistencia de los pobladores de Erralla: Macromamíferos. *Munibe*, 37, 87-117.
- Anderson, E. 1984. Who's Who in the Pleistocene: a mammalian bestiary. En P.S. Martin y R.G. Klein (eds.): *Quaternary Extinctions, a Prehistoric Revolution*. University of Arizona Press, 40-89.
- Andrews, C.W. 1918. Note on some fossil mammals from Salonica and Imbros. *Geological Magazine*, 5, 540-543.
- Antón, M., García-Perea, R. y Turner, A. 1998. Reconstructed facial appearance of the sabertoothed felid *Smilodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124, 369-386.
- Antunes, M.T. 1986. Acerca de um osso do Plistocénico da Mealhada: presença de um "tigre dente de sabre", *Homo-therium latidens* (Owen, 1846). *Ciências da Terra (UNL)*, 8, 43-54.
- Arambourg, C. y Piveteau, J. 1929. Les vertébrés du Pontien de Salonique. *Annales de Paléontologie*, 18, 59-139.
- Argant, A. 1991. Carnivores quaternaires de Bourgogne. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 115, 1-301.
- Argant, A. y Balleisio, R. 1996. Famille des Felidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 195-215.
- Argant, A. y Mallye, J.B. 2005. Badger remains from the Breccia of Château (Burgundy, France). Remarks on Middle Pleistocene Badgers. *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss.* 14, 1-12.
- Arribas, A. 1994. Paleontología de macromamíferos del yacimiento mesopleistoceno de Villacastín (Segovia, España). *Boletín Geológico y Minero*, 105 (4), 344-361.
- Arribas, A. y Antón, M. 1997. Los carnívoros de los yacimientos pliocenos de Las Higueruelas y Piedrabuena (Ciudad Real, España). *Boletín Geológico y Minero*, 108 (2), 111-120.
- Arribas, A. y Bernad, J. 1994. Catálogo de mamíferos pliocenos del yacimiento de Villarroya (La Rioja), en la colección del Museo Geominero. *Boletín Geológico y Minero*, 105 (3), 236-248.
- Arribas, A. y Garrido, G. 2007. *Meles iberica* n. sp., a new Eurasian badger (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) from Fonelas P-1 (Plio-Pleistocene boundary, Guadix Basin, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 6, 545-555.
- Arribas, A. y Garrido, G. 2008a. El tejón más antiguo (*Meles iberica*, Carnivora, Mammalia) de la Península Ibérica (Plioceno superior terminal, Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen.
- Arribas, A. y Garrido, G. 2008b. Hiénidos [*Pachyrocute brevisrostris* (Aymard, 1846) y *Hyaena brunnea* Thunberg, 1820] del yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen.
- Arribas, A. y Garrido, G. 2008c. Macairodotinos [*Megantereon cultridens roderici* n. ssp. y *Homo-therium latidens* (Owen, 1846)] del yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen.
- Arribas, A. y Palmqvist, P. 2001. Hyaenids as collecting agents of bones in the Plio-Pleistocene record of Spain. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 5 (2), 211-218.
- Arribas, A., Díez, J.C. y Jordá, F.J. 1995. El yacimiento cuaternario de la Cueva de los Torrejones (Tamajón, Guadaluja-

- ra, Castilla-La Mancha): resultados preliminares. En: *Arqueología en Guadalajara. Patrimonio Histórico-Arqueología Castilla-La Mancha* 12 (Eds. R. Balbín, J. Valiente y M.T. Musat), 97-110.
- Arribas, A., Garrido, G. y Palmqvist, P. 2003. Primera cita de *Hyaena (Parahyaena) brunnea* (Thunberg, 1820) (Mammalia, Carnivora) fuera de África: el registro del yacimiento del Plioceno superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada, España). *Geotemas*, 5, 37-39.
- Arribas, A., Riquelme, J.A., Palmqvist, P., Garrido, G., Hernández, R., Laplana, C., Soria, J.M., Viseras, C., Durán, J.J., Gumiel, P., Robles, F., López-Martínez, J. y Carrión, J. 2001. Un nuevo yacimiento de grandes mamíferos villafranchienses en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): Fonelas P-1, primer registro de una fauna próxima al límite Plio-Pleistoceno en la Península Ibérica. *Boletín Geológico y Minero*, 112 (4), 3-34.
- Aymard, A. 1854. Ossements fossiles trouvés dans les brèches volcaniques de Sainzelle, Commune de Polignac. *Annales de la Société d'Agriculture, Science, et Arts Commerce du Puy*, 18, 51-54.
- Azzaroli, A. 1977. The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary. *Giornale di Geologia*, 41 (1-2), 61-79.
- Ballesio, R. 1963. Monographie d'un *Machairodus* du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, N.S., 9, 129 pp.
- Ballesio, R. 1996. Sous-famille des Machairodontinae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 195-200.
- Barea, J.M. 1999a. Evolución de los carnívoros. En: *Carnívoros Ibéricos* (Eds. J.M. Barea y E. Ballesteros). Colegio Oficial de Biólogos de Andalucía, Serie de Estudios y Proyectos de Biología, 2, 17-93.
- Barea, J.M. 1999b. Sobre la taxonomía, distribución, conservación y ecología de algunos carnívoros ibéricos de tamaño medio. En: *Carnívoros Ibéricos* (Eds. J.M. Barea y E. Ballesteros). Colegio Oficial de Biólogos de Andalucía, Serie de Estudios y Proyectos de Biología, 2, 17-93.
- Barry, J.C. 1987. The large carnivores from the Laetoli Region of Tanzania. En: *The Pliocene Site of Laetoli, northern Tanzania* (Eds. M.D. Leakey y J.M. Harris). Clarendon Press, 235-238.
- Baryshnikov, G.F. 1993. Krupnye mlekopitaúsie asel'skoj stoánki v pesère Treugol'naâ na Severnom Kavkaze. En: *Materialy pomezozojskoj i kajnozojskoj istorii nazemnyh pozvonocnyh Ross* (Eds. G.F. Baryshnikov e I.E. Kuz'mina). *Trudy Zoologicheskogo Instituta Rossijskaja Akademija Nauk*, 249, 3-47.
- Baryshnikov, G.F. y Potapova, O.R. 1990. Variability of the dental system in badgers (*Meles*, Carnivora) of the USSR fauna. *Zoologicheskii Zhurnal*, 69, 84-97.
- Baryshnikov, G.F., Puzachenko, A.Y. y Abramov, A.V. 2002. New analysis of variability of cheek teeth in Eurasian badgers (carnivora, Mustelidae, *Meles*). *Russian Journal of Theriology*, 1 (2), 133-149.
- Bate, D.M.A. 1928. The animal remains. En: *Mousterian Rock-shelter at Devil's Tower, Gibraltar* (Eds. D.A.E. Garrod, L.H. Buxton, G. Elliot-Smith y D.M.A. Bate). *Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 58, 92-113.
- Beltrán, J.F., Rice, J.E. y Honeycutt, R.L. 1996. Taxonomy of the Iberian lynx. *Nature*, 379, 407-408.
- Berger, L.R., Ruiters, D.J. de, Steininger, C.M. y Hancox, J. 2003. Preliminary results of excavations at the newly investigated Coopers D deposit, Gauteng, South Africa. *South African Journal of Science*, 99, 276-278.
- Berta, A. 1981. The Plio-Pleistocene hyaena *Chasmaporthetes ossifragus* from Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1 (3-4), 341-356.
- Berta, A. 1987. The Sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Felidae, Smilodontini). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 31 (1), 1-63.
- Berta, A. 1988. Quaternary evolution and biogeography of the larger South American Canidae (Mammalia, Carnivora). *University of California Publications in Geological Sciences*, 132, 1-149.
- Berta, A. y Galiano, H. 1983. *Megantereon hesperus* from the late Hemphillian of Florida with remarks on phylogenetic relationships of machairodonts (Mammalia, Felidae, Machairodontinae). *Journal of Paleontology*, 57 (5), 892-899.

- Bicknevicius, A.R., Van Valkenburgh, B. y Walker, J. 1996. Incisor size and shape: implications for feeding behaviors in sabre-toothed cats. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16, 510-521.
- Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L. y Purvis, A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews*, 74, 143-175.
- Blanco, J.C. 1998. *Mamíferos de España*. Planeta, 2 vols.
- Bolomey, A. 1965. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien, Vorläufige Mitteilung. *Berichte der Geologischen Gesellschaft DDR*, 10 (1), 77-88.
- Bonifay, M.F. 1971. Carnivores quaternaires du Sud est de la France. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, n.s., Sér. C*, 21 (2), 1-377.
- Bonifay, M.F. y Bonifay, M.E. 1963. Un gisement à faune épi-villafranchienne à Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences de Paris*, 256, 1136-1138.
- Bonis, L. 1976. Un Félinidé à longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme): ses rapports avec les Félinés machairodontes. *Annales de Paléontologie*, 62, 159-198.
- Boule, M. 1906. Les grottes de Grimaldi. *Imprimerie de Monaco*, 1 (4), 237-362.
- Brickhill, J.A.J. 1976. Some small fossil felids from Makapansgat Limeworks. Tesis Doctoral. Universidad de Witwatersrand, Johannesburg.
- Broom, R. 1948. Some South African Pliocene and Pleistocene mammals. *Annals of the Transvaal Museum*, 21 (1), 1-38.
- Cabrera, A. 1914. *Fauna Ibérica. Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. 414 pp.
- Servera, J. 1992. Nuevos hallazgos de carnívoros en el complejo de yacimientos mesopleistocenos de la Sierra de Atapuerca, Burgos. *Revista Española de Paleontología*, núm. ext., 21-27.
- Servera, J., García, N. y Arsuaga J.L. 1999. Los carnívoros del yacimiento mesopleistoceno de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). En: *Atapuerca. Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Memorias de Arqueología en Castilla y León, 7, 175-188.
- Churcher, C.S. 1966. The affinities of *Dinobastis serus* Cope, 1893. *Quaternaria*, 8, 263-275.
- Churcher, C.S. 1984. The status of *Smilodontopsis* (Brown, 1908) and *Ischyrosmilus* (Merriam, 1918): a taxonomic review of two genera of Sabretooth cats (Felidae, Machairodontinae). *Royal Ontario Museum Life Sciences Contribution*, 140, 1-59.
- Clot, A. 1988. Le lynx pléistocène (*Lynx lynx* (L.)), Felidae, Carnivora) des Moustayous (Saint-Pé-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 124, 107-110.
- Clot, A. y Duranthon, F. 1990. *Les mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse. 159 pp.
- Corbet, G.B. 1978. *The Mammals of the Palearctic Region: A Taxonomic Review*. Cornell University Press, Ithaca. 314 pp.
- Corbet, G.B. y Hill, J.E. 1980. *A World List of Mammalian Species*. British Museum (Natural History), London, 226 pp.
- Crégut, E. 1979. La faune de mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales). *Travaux du Laboratoire de Paléontologie Humaine. Préhistoire*, 3 (1), 381 pp.
- Crégut-Bonnoure, E. 1996a. Famille des Mustelidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 180-195.
- Crégut-Bonnoure, E. 1996b. Famille des Canidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 156-166.
- Crégut-Bonnoure, E. 1996c. Famille des Hyaenidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 215-230.
- Croizet, J.B. y Jobert, A. 1828. *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Clermont-Ferrand, Paris, 226 pp.

- Crusafont, M. 1950. El primer representante del género *Canis* en el Pontiense Euroasiático (*Canis cipio* n. sp.). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 48, 43-51.
- Crusafont, M. y Aguirre, E. 1971. *Euryboas lunensis* et *Hyaena donnezani* associées, en Espagne, dans le gisement d'âge pliocène terminal de Layna (Soria). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 273, 2476-2478.
- Curnoe, D., Grun, R., Taylor, L. y Thackeray, J.F. 2001. Direct ESR dating of a Pliocene hominin from Swartkrans. *Journal of Human Evolution*, 40, 379-391.
- De Beaumont, G. 1979. Note sur quelques carnivores (Mammifères) du Quaternaire ancien de la province de Foggia (Italie). *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 74, 217-226.
- De Beaumont, G. 1980. Säugerfaunen von der Grenze Pliozän/Pleistozän an Rheinessen 2. Les carnivores du Quaternaire ancien de Neuleiningen (Pfalz). *Mainzer Geowissenschaften Mitteilungen*, 8, 7-16.
- De Giuli, C. y Masini, F. 1986. Late Villafranchian faunas in Italy: the Casa Frata Local Fauna (Upper Valdarno, Tuscany). *Palaeontographia Italica*, 74, 1-9.
- De Serres, M., Dubreuil, J. y Jeanjean, B. 1828. Mémoires sur des espèces d'hyènes fossiles découvertes dans les cavernes de Lunel-Viel. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 17, 269-312.
- Del Campana, D. 1915. Nuove ricerche sui Felini del Pliocene italiano. *Palaeontographia Italica*, 21, 233-291.
- Del Campana, D. 1947. Carnivori quaternari della tecchia e della caverna di Equi Nelle Alpi Apuane (Mustelidi, Canidi, Felidi). *Palaeontographia Italica*, 44, 1-42.
- Depéret, C. 1890. Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 3, 1-164.
- Emerson, S.B. y Radinsky, L. 1980. Functional analysis of saber-tooth cranial morphology. *Paleobiology*, 6, 295-312.
- Evans, G.L. y Grayson E.M. 1961. The Friesenhahn Cave, The Sabre-toothed Cat, *Dinobastis serus*. *Bulletin of the Texas Memorial Museum*, 2.
- Ewer, R.F. 1954. The Hyaenidae of Kromdraai. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (3), 565-585.
- Ewer, R.F. 1955a. Hyaenidae, other than *Leocyaena*, of Swartkrans and Sterkfontein. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (4), 815-837.
- Ewer, R.F. 1955b. The fossil carnivores of the Transvaal caves, Canidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 126, 97-119.
- Ewer, R.F. 1967. The fossil hyaenids of Africa, a reappraisal. En: *Background to Evolution in Africa* (Eds. W.W. Bishop y J.D. Clark). Chicago University Press, 109-123.
- Ewer, R.F. 1973. *The Carnivores*. Weidenfeld y Nicolson, London, 494 pp.
- Fabrini, E. 1890. I *Machairodus* (*Megantereon*) del Val d'Arno superiore. *Bolletino de Reale Comitato Geologico d'Italia*, sér. 3, 1, 121-44 y 161-77.
- Fabrini, E. 1897. La lince del Pliocene italiano. *Palaeontographia Italica*, 2, 1-24.
- Faure, M. y Guérin, C. 1992. La grande faune d'Europe occidentale au Pléistocène moyen et supérieur et ses potentialités d'information en préhistoire. *Memoires de la Société Géologique de France*, 160, 77-84.
- Fernández-Salvador, R. 1996. Definición de las familias del Orden Carnívora. Evolución y filogenia de carnívoros. En: *Carnívoros: Evolución, Ecología y Conservación*. CSIC-MNCN-SECEN, 17-44.
- Ficcarelli, G. 1979. The Villafranchian machairodonts of Tuscany. *Palaeontographia Italica*, 71, 17-26.
- Ficcarelli, G. 1984. The Villafranchian cheetahs from Tuscany and remarks on the dispersal and evolution of the genus *Acinonyx*. *Palaeontographia Italica*, 43, 94-103.
- Ficcarelli, G. y Torre, D. 1970. Remarks on the taxonomy of hyaenids. *Palaeontographia Italica*, 66, 13-32.
- Ficcarelli, G. y Torre, D. 1977. Phyletic relationships between *Lynx* group *issiodorensis* and *Lynx pardina*. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 16 (2), 197-202.
- Flower, W.H. 1869. On the value of the characters of the base of the cranium on the classification of the order Carnívora, and on the systematic position of *Bassaris* and other disputed forms. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1869, 4-37.

- Flynn, J.J. y Galiano, H. 1982. Phylogeny of Early Tertiary Carnívora, with a description of a new species of *Protictis* from the Middle Eocene of Northwestern Wyoming. *American Museum Novitates*, 2725, 1-64.
- Flynn, J.J., Tedford, R.H. y Qiu, Z. 1991. Enrichment and stability in the Pliocene mammal faunas of North China. *Paleobiology*, 17, 246-265.
- Fuentes, C. y Meijide, M. 1975. Fauna fósil de la cueva Horá (Granada). *Estudios Geológicos*, 31, 777-784.
- Galiano, H. y Frailey, D. 1977. *Chasmaporthetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnívora). *American Museum Novitates*, 2632, 1-16.
- Galobart, A., Pons-Moyà, J., Antón, M. y Maroto, J. 2003. Descripción del material de *Homotherium latidens* (Owen) de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Incarcal (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució*, 34, 99-141.
- García, N. y Arsuaga, J.L. 1998. The Carnívore remains from the hominid bearing Trinchera-Galería, Sierra de Atapuerca, middle Pleistocene site (Spain). *Geobios*, 31 (5), 659-674.
- García, N. y Arsuaga, J.L. 1999. Carnívores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37, 415-430.
- García-Perea, R. 1992. New data on the systematics of lynxes. *Cat News*, 16, 15-16.
- García-Perea, R. 1996. Evolución y filogenia de carnívoros. En: *Carnívoros: Evolución, Ecología y Conservación*. CSIC-MNCN-SECEM, 103-116.
- García-Perea, R.J. y Gisbert-Palacios, F. 1985. Review of the biometrical and morphological features of the skull of the iberian lynx, *Lynx pardinus* (Temminck, 1824). *Saugetierkundliche Mitteilungen*, 32, 249-259.
- Garrido, G. 2002. *El registro del género Canis (Canidae, Carnívora, Mammalia) en el yacimiento villafranquiense de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada, España)*. Trabajo de Investigación del Doctorado Interuniversitario en Paleontología para la obtención del Diploma de Estudios Avanzados. Universidad Complutense de Madrid, 127 pp.
- Garrido, G. 2006. Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranquiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. 2008a. El registro de *Vulpes alopecoides* (Forsyth-Major, 1877), *Canis etruscus* Forsyth-Major, 1877 y *Canis cf. falconeri* Forsyth-Major, 1877 (Canidae, Carnívora, Mammalia) en Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen.
- Garrido, G. 2008b. Linceos y guepardos (Felidae, Carnívora, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2008a. *Canis accitanus*: una nueva especie de cánido (Canidae, Carnívora, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2008b. *Canis accitanus* nov. sp., a new small dog (Canidae, Carnívora, Mammalia) from the Fonelas P-1 Plio-Pleistocene site (Guadix basin, Granada, Spain). *Geobios*, en prensa.
- Gaudry, A. 1862-1867. *Animaux fossils et géologie de l'Attique*, 475 pp. Paris.
- Gazin, C.L. 1933. New felid from the Upper Pliocene of Idaho. *Journal of Mammalogy*, 14, 251-256.
- Geffen, E., Mercure, A., Girman, D.J., McDonald, D.W. y Wayne, R.K. 1992. Phylogenetic relationships of the fox-like canids: mitochondrial DNA restriction fragment, site and cytochrome *b* sequence analysis. *Journal of Zoology*, 228, 27-39.
- Geraads, D. 1980. Un nouveau félinid (Fissipeda, mammalia) du Pleistocene moyen du Maroc: *Lynx thomasi* n. sp. *Geobios*, 13 (3), 441-444.
- Geraads, D. 1995. Carnívoros musterienses de la Cueva de Zafarraya (Málaga). *Cuaternario y Geomorfología*, 9 (3-4), 51-57.
- Geraads, D. 1997. Carnívoros du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 30 (1), 127-164.
- Gerber, J.P. 1973. La faune des grands mammifères du Würm ancien dans le Sud-Est de la France. *Travaux du Laboratoire de Géologie Historique et de Paléontologie*, 5, Université de Provence, 310 pp.

- Ginsburg, L. 1998. Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5. Carnivores. *Geodiversitas*, 20 (3), 379-396.
- Ginsburg, L. y Morales, J. 2000. Origine et évolution des Melinae (Mustelidae, Carnivora, Mammalia). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 330, 221-225.
- Glass, G.E. y Todd, N.B. 1977. Quasi-continuous variation of the second upper premolar in *Felis bengalensis* Kerr, 1792, and its significance for some fossil lynxes. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 42, 36-44.
- Gotelli, D. , Sillero-Zubiri, C. , Applebaum, G.D. , Roy, M.S. , Girman, D.J. , García-Moreno, J. , Ostraders, E.A. y Wayne, R.K. 1994. Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf, *Canis simensis*. *Molecular Ecology*, 3, 301-312.
- Groves, C.P. 1982. Cranial and dental characteristics in the systematics of Old World Felidae. *Carnivore*, 5 (2), 28-39.
- Harrington, C.H. 2001. Life at a 3.5 million year old beaver pond in the Canadian Arctic Islands and the modern scene, *Meridian Fall/Winter*, 11-13.
- Heller, F. 1958. Eine neue altquärtäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb.). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 122 (3), 1-102.
- Hemmer, H. 1978. The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. *Carnivore*, 1 (1), 71-79.
- Hemmer, H. 1984. Die Carnivoren aus den Travertinen von Weimar. *Quartärpaläontologie*, 5, 409-425.
- Hemmer, H. 2001. Die feliden aus dem epivillafranchium von Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)* 3 (Ed. R.D. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 699-782.
- Hendey, Q.B. 1973. Carnivore remains from the Kromdraai australopithecine site (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 28 (8), 99-112.
- Hendey, Q.B. 1974a. New fossil carnivores from the Swartkrans australopithecine site (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 29 (3), 27-51.
- Hendey, Q.B. 1974b. Faunal dating of the late Cenozoic of Southern Africa, with special reference to the Carnivora. *Quaternary Research*, 4, 149-161.
- Hendey, Q.B. 1974c. The Late Cenozoic carnivora of the south-western Cape Province. *Annals of South African Museum*, 63, 1-369.
- Hendey, Q.B. 1978a. The age of the fossils from Baard's quarry, Langebaanweg, South Africa. *Annals of South African Museum*, 75 (1), 1-24.
- Hendey, Q.B. 1978b. Late Tertiary Hyaenidae from Langebaanweg, South Africa, and their relevance to the phylogeny of the family. *Annals of South African Museum*, 76, 265-297.
- Herrington, S.J. 1986. *Phylogenetic relationships of the wild cats of the world*. Tesis Doctoral, Kansas University. 421 pp.
- Hills, D.M. y Smithers, R.H.N. 1980. The "king cheetah." A historical review. *Arnoldia*, 9(1), 1-22.
- Howell, F.C. y Petter, G. 1976. Carnivora from Omo Group Formations, Southern Ethiopia. En Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac y R.E.F. Leakey (eds.): *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*. University of Chicago Press, 314-331.
- Howell, F.C. y Petter, G. 1980. The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). The relationships with Miocene ictitheres: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*. *Geobios*, 13, 579-623.
- Hunt, R.M. 1987. Evolution of the Aeluroid Carnivora: Significance of auditory structure in the nimravid cat *Dinictis*. *American Museum Novitates*, 2886, 1-74.
- Hunt, R.M. 1991. Evolution of the Aeluroid Carnivora: Viverrid affinities of the Miocene Carnivoran *Herpestides*. *American Museum Novitates*, 3023, 1-34.
- Hunt, R.M. 1996. Biogeography of the Order Carnivora. En: *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* Vol. 2 (Ed. J.L. Gittleman). Cornell University Press, 485-541.

- Iâtsko, I. 1956. Concerning finds of hyenas in ancient karst caves near Odessa city. *Ezhegod. V ses pal. Obshch., Odessa*, 15, 335-340.
- Iñigo, C., Molero, G. y Maldonado, E. 1998. Los carnívoros del yacimiento pleistoceno de Cueva del Buho (Segovia, España) y sus huellas de actividad. *Estudios Geológicos*, 54, 65-73.
- Jenks, S.M. y Werdelin, L. 1998. Taxonomy and systematics of living hyaenas (Family Hyaenidae). En: *Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*. (Eds. M.G.L. Mills y H. Hofer). IUCN/SSC Hyaena Specialist Group, IUCN, 8-17.
- Ji, H.S. 1975. Early Pleistocene fossil mammals from the Lantian Region of Shaanxi Province. *Vertebrata Palasiatica*, 13 (3).
- Kahlke, H.D. 1961. Revision der Säugetierfaunen der klassischen deutschen Pleistozän-Fundstellen von Süssenborn, Mosbach und Taubach. *Geologie*, 10, 493-532.
- Kingdon, J. 1977. *East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa*, vol III. Academic Press, London.
- Klein, R. 1986. The brown hyaenas of the Cape Flats. *Sagittarius*, 1, (4).
- Koepfli, K.P., Jenks, S.M., Eizirik, E., Zahirpour, T., Van Valkenburgh, B. y Wayne, R. 2006. Molecular systematics of the Hyaenidae: relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 603-620.
- Kormos, T. 1932. Die praeglazialen Feliden von Villany. *Folia Zoologica et Hydrobiologica*, 4.
- Koufos, G.D. 1992. The Pleistocene Carnivores of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Annales de Paléontologie*, 78 (4), 205-257.
- Koufos, G.D. y Kostopoulos, D. 1997. New Carnivore material from the Plio-Pleistocene of Macedonia (Greece) with a description of a new canid. *Münchener Geowissenschaften Abhandlungen*, 34, 33-63.
- Kretzoi, M. 1938. Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauuna. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Pars Mineralogica, Geologica et Palaeontologica*, 31, 88-157.
- Kretzoi, M. 1945. Bemerkungen über das Raubtiersystem. *Annales Historico-Naturales, Museum Nationale Hungaricum*, 38, 59-83.
- Kruuk, H. 1978. Foraging and spatial organization of the European badger, *Meles meles* L. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 4, 75-89.
- Kurose, N., Kanedo, K., Abramov, A.V., Siraaronrat, B. y Masuda, R. 2001. Low genetic diversity in Japanese populations of the Eurasian Badger *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) revealed by mitochondrial cytochrome b sequence. *Zoological Science* 18, 1145-1151.
- Kurtén, B. 1956. The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto. *American Museum Novitates*, 1764, 1-38.
- Kurtén, B. 1962. The sabre-toothed cat *Megantereon* from the Pleistocene of Java. *Zoologische Mededelingen*, 38 (6), 101-104.
- Kurtén, B. 1963. Return of a lost character in the evolution of the felid dentition. *Commentationes Biologicae*, 26 (4), 1-12.
- Kurtén, B. 1965. The Carnivora of the Palestina caves. *Acta Zoologica Fennica*, 107, 1-74.
- Kurtén, B. 1967. Präriewolf und Säbelzähntiger aus dem Pleistozän des Valsequillo, Mexico. *Quärtarpalaeontologie*, 18, 173-178.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London, 317 pp.
- Kurtén, B. 1974. A history of coyote-like dogs (Canidae, Mammalia). *Acta Zoologica Fennica*, 140, 1-38.
- Kurtén, B. 1976. Fossil puma (Mammalia, Felidae) in North America. *Netherlands Journal of Zoology*, 26, 502-534.
- Kurtén, B. 1978. The Lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet y Jobert), late Pliocene. *Annales Zoologici Fennici*, 15, 314-322.

- Kurtén, B. y Anderson, E. 1980. *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press, New York, 442 pp.
- Kurtén, B. y Crusafont, M. 1977. Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentationes Biologicae*, 85, 1-39.
- Kurtén, B. y Granqvist, E. 1987. Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea* Boule) from a cave in southern France. *Annales Zoologici Fennici*, 24, 39-43.
- Kurtén, B. y Poulianos, A.N. 1977. New stratigraphic and faunal material from Petralona Cave, with special reference to the Carnivora. *Anthropos*, 4 (1-2), 47-130.
- Kurtén, B. y Poulianos, N. 1981. Fossil Carnivora of Petralona Cave, status of 1980. *Anthropos*, 8, 9-56.
- Kurtén, B. y Werdelin, L. 1984. The relationships of *Lynx shansius* Teilhard. *Annales Zoologici Fennici*, 21, 129-133.
- Kurtén, B. y Werdelin, L. 1988. A review of the genus *Chasmaporthetes* Hay, 1921 (Carnivora, Hyaenidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8, 46-66.
- Lewis, M.E. 1997. Carnivoran paleoguilds of Africa implications for hominid food procurement strategies. *Journal of Human Evolution*, 32, 257-288.
- Lindsay, E.H., Johnson, N.M. y Opdyke, N.D. 1975. Preliminary correlation of North American land mammal ages and geomagnetic chronology. *University of Michigan Papers in Paleontology*, 12, 111-119.
- Long, C.A y Killingley, C.A. 1983. *The Badgers of the World*. Springfield. 404 pp.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.D., Moigne, A.M. y Mouille, P.E. 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Valonnet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie*, 92 (2), 465-496.
- Lydekker, B. 1884. Siwalik and Narbada Carnivora. *Palaeontologica Indica*, 10 (2), 326pp.
- Lynch, J.M. 1994. A summary of ongoing research into morphometric variation among mustelids. *Small Carnivore Conservation* 8, 16-17.
- Mais, K. y Rabeder, G. 1984. Das grosse Höhlensystem im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. *Die Höhle*, 35 (3-4), 213-230.
- Martin, L.D. 1980. Functional morphology and the evolution of cats. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, 8, 141-154.
- Martin, L.D. 1989. Fossil history of the terrestrial carnivora. En: *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. (Ed. J.L. Gittleman). Cornell University Press, 536-568.
- Martin, R. 1971. Les affinités de *Nyctereutes megamastoides* (POMEL), canidé du gisement villafranchien de Saint Valier (Drôme, France). *Palaeovertebrata*, 4, 39-58.
- Martin, R. 1973. Trois nouvelles espèces de Caninae (Canidae, Carnivora) des gisements Plio-Villafranchiens d'Europe. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 57, 87-96.
- Martin, L.D., Gilbert, B.M. y Adams, D.B. 1977. A cheetah-like cat in the North American Pleistocene. *Science*, 195, 981-982.
- Martín-Penela, A. 1988. Los grandes Mamíferos del yacimiento achelense de la Solana del Zamborino, Foneles (Granada, España). *Antropología y Paleoecología Humana*, 5, 29-185.
- Martínez-Navarro, B. 1992. Revisión sistemática de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, España). En: *Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia* (Ed. J. Gibert). Ayuntamiento de Orce (Granada), 21-86.
- Martínez-Navarro, B. y Palmqvist, P. 1995. Presence of the African machairodont *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia) in the Lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution, and dispersal of the genus. *Journal of Archaeological Science*, 22, 569-582.
- Martínez-Navarro, B. y Palmqvist, P. 1996. Presence of the African Saber-toothed Felid *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) in Apollonia-1 (Mygdonia Basin, Macedonia, Greece). *Journal of Archaeological Science*, 23, 869-872.

- Martínez-Navarro, B. y Rook, L. 2003. Gradual evolution in the African hunting dog lineage. Systematic implications. *Comptes Rendus Palevol*, 2, 695-702.
- Mattern, M.Y. y McLennan, D.E. 2000. Phylogeny and speciation of felids. *Cladistics*, 16, 232-253.
- Matthew, W. D. 1910. The phylogeny of the Felidae. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 28, 289-316.
- Mazo, A.V. y Torres, T. 1989-1990. El Pozo de Piedrabuena, un nuevo yacimiento de vertebrados pliocenos en el Campo de Calatrava (Ciudad Real). *Paleontología i Evolució*, 23, 213-222.
- McDonald, D. 1999. *The Encyclopedia of Mammals*. Barnes y Noble Books, 895 pp.
- McKenna, M. y Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press. 631 pp.
- Menotti-Raymond, M y O'Brien, S.J. 1993. Dating the genetic bottleneck of the African cheetah. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 90, 3172-3176.
- Merola, M. 1994. A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the cheetah, *Acinonyx jubatus*: implications for conservation. *Conservation Biology*, 8, 961-971.
- Miller, G.J. 1969. A new hypothesis to explain the method of food ingestion used by *Smilodon californicus* Bovard. *Tebiana*, 12, 9-19.
- Miller, G.J. 1980. Some new evidence in support of the stabbing hypothesis for *Smilodon californicus* Bovard. *Carnivore*, 3, 8-19.
- Miller, G.J. 1984. On the jaw mechanism of *Smilodon californicus* Bovard and some other carnivores. *IVC Museum Society Occasional Paper*, 7, 1-107.
- Miller, S.D. 1992. Linces. En: *Felinos* (Eds. J. Seidensticker y S. Lumpkin). Colección Materia Viva, Plaza y Janés, 148-155.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbadillo, L.J., Fumanal, M.P., Made, J. van der, Marín, J.M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. y Szyndlar, Z. 1999. La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos*, 55, 127-161.
- Montoya, P., Morales, J. y Sendra, J. 2001. Una mandíbula de *Lynx issiodorensis* (Croizet y Jobert, 1828) (Carnivora, Mammalia) en el Plioceno inferior de Cuevas de Almanzora (Almería, España). *Revista Española de Paleontología*, núm. ext., 125-131.
- Morales, J. 1981. *Venta del Moro, su macrofauna de mamíferos, bioestratigrafía continental del Mioceno final mediterráneo*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 340 pp.
- Morales, J. y Soria, D. 1979. Nuevos datos sobre los carnívoros del área de Teruel: Síntesis y bioestratigrafía. *Estudios Geológicos*, 35, 497-540.
- Morales, J. y Soria, D. 1990. Creodontos y Carnívoros. En: *Paleontología 3* (Vol. 1), Mamíferos (1ª Parte) (Ed. B. Meléndez). Paraninfo, 313-354.
- Morales, J., Soria, D., Montoya, P., Perez, B. y Salesa, M.J. 2003. *Caracal depereti* nov. sp. y *Felis* aff. *silvestris* (Felidae, Mammalia) del Plioceno inferior de Layna (Soria, España). *Estudios Geológicos*, 59, 229-247.
- Muizon, C. de. 1982. Les relations phylogénétiques des Lutrinae (Mustelidae, Mammalia). *Geobios*, mém. spe. 6, 259-277.
- Musil, R. 1968. Stranská Skála: its meaning for Pleistocene studies. *Current Anthropology*, 9 (5), 534-539.
- Mussi, M. y Palombo, M.R. 2001. Human/carnivore interaction in the Middle Pleistocene of Lantium (Central Italy): an open question. En: *The World of Elephants, Proceedings of the 1st International Congress* (Eds. G. Cavaretta, P. Giola, M. Mussi y M.R. Palombo), 67-75
- Neff, N.A. 1982. *The big cats*. Harry N. Abrams, New York, 243 pp.
- Novacek, M.J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, 356, 121-125.
- Nowak, R.M. 1979. North American Quaternary *Canis*. *Monographs of the Museum of Natural History (University of Kansas)*, 6, 154 pp.

- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Vols. I y II. Johns Hopkins University Press.
- Nowell, K. y Jackson, P. 1996. *Wild Cats. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN. 382 pp.
- O'Brien, S.J. 1996. Molecular genetics and phylogenetics of the Felidae. En: *Wild Cats. Status Survey and Conservation Action Plan* (Eds. K. Nowell y P. Jackson). IUCN, 23-24.
- Owen, R. 1846. *A history of the British fossil mammals, and birds*. Van Voorst, London, 560 pp.
- Pales, L. y Garcia, M. 1981. *Atlas ostéologique pour servir à l'identification des mammifères du Quaternaire*. 2 vol. 252 p.
- Palmqvist, P. 2002. On the presence of *Megantereon whitei* at the South Turkwel hominid site, Northern Kenya. *Journal of Paleontology*, 76 (5), 928-930.
- Passemar, E. 1924. *Les stations paléolithiques du Pays Basque et leurs relations avec les terrasses d'alluvions*. Bodiou, Bayonne, 218 pp.
- Pei, W.C. 1934. On the Carnivora from locality 1 of Choukoutien. *Palaeontologica Sinica*, 8 (1), 166 pp.
- Perez, B. y Soria, D. 1989-1990. Análisis de las comunidades de mamíferos del Plioceno de Layna (Soria) y La Calera (Teruel). *Paleontología i Evolució*, 23, 231-238.
- Petter, G. 1971. Origine, philogénie et systématique des blaireaux. *Mammalia*, 35, 567-597.
- Petronio, C. y Sardella, R. 1997. Remarks on the biochronology of the mammal fauna from Ponte Galeria (Rome, Italy). *Geotitalia*, 1(2), 258-260.
- Pilgrim, G.E. 1932. The fossil Carnivora of India. *Palaeontologica Indica*, 18, 1-232.
- Piveteau, J. 1961. Carnivores. En: *Traité de Paléontologie VI* (1) (Ed. J. Piveteau. Masson, 641-820.
- Pons-Moyà, J. 1982. Hyaenidae (Carnivora, Mammalia) del Pleistoceno inferior de la Cueva Victoria (Murcia, España). *Endins*, 9, 45-48.
- Pons-Moyà, J. 1984. Presencia de *Lynx spelaea* (Fissipeda, Mammalia) en el Pleistoceno inferior de la Península Ibérica. *Paleontología i Evolució*, 18, 39-42.
- Pons-Moyà, J. 1987. Los carnívoros (Mammalia) de Venta Micena (Granada, España). *Paleontología i Evolució*, mem. esp. 1, 109-128.
- Pons-Moyà, J. y Crusafont, M. 1978a. Sobre la identidad del "*Canis*" *adoxus* Martin (1973) y su implicación en el conocimiento del género *Vulpes*. *Acta Geologica Hispanica*, 13 (4), 129-132.
- Pons-Moyà, J. y Crusafont, M. 1978b. El *Canis cipio* CRUSAFONT (1950), comparación con los cánidos del Plioceno y Pleistoceno europeo. *Acta Geologica Hispanica*, 13 (4), 133-136.
- Pons-Moyà, J. y Moyà-Solà, S. 1992. Observacions sobre l'evolució i biologia del gènere *Homotherium* Fabrini, 1890. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears*, 35, 87-92.
- Qiu, Z.X. 1987. Die Hyaeniden aus dem Ruscium und Villafranchium Chinas. *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen*, 9, 1-110.
- Randall, R.M. 1981. Fossil Hyaenidae from the Makapansgat limeworks deposit, South Africa. *Palaeontologia Africana*, 24, 75-85.
- Rawn-Schatzinger, V. 1992. The scimitar cat *Homotherium serum* Cope. *Illinois State Museum Reports of Investigations*, 47, 1-80.
- Reich, D.E., Wayne, R.K. y Goldstein, D.B. 1999. Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves. *Molecular Ecology*, 8 (1), 139.
- Rook, L. 1993. *I cani dell'Eurasia dal Miocene superiore al Pleistocene medio*. Tesis Doctoral. Universidad "La Sapienza", Florencia, 154 pp.
- Rook, L. 1994. The Plio-Pleistocene Old World *Canis* (*Xenocyon*) ex gr. *falconeri*. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 33 (1), 71-82.
- Rook, L., Azzaroli-Puccetti, M.L. 1996. Remarks on the skull morphology of the endangered Ethiopian jackal, *Canis*

- simensis* Rüppel 1838. Atti della Accademia Nazionale dei Lincei, Classe di Scienze Fisiche Matematiche e Naturali, Rendiconti Lincei Scienze Fisiche e Naturali 7 (s. 9), 277-302.
- Rook, L. y Torre, D. 1996. The latest Villafranchian-early Galerian small dogs of the Mediterranean area. *Acta Zoologica Cracoviense*, 39 (1), 427-434.
- Ruiter, D. J. de. 2003. Revised faunal lists for Members 1-3 of Swartkrans, South Africa. *Annals of the Transvaal Museum*, 40, 29-41.
- Russell, A.P., Bryant, H.N., Powell, G.L. y Larooya, R. 1995. Scaling relationships within the maxillary tooth row of the Felidae, and the absence of the second upper premolar in *Lynx*. *Journal of Zoology*, 236, 161-182.
- Salles, L. O. 1992. Felid phylogenetics: extant taxa and skull morphology (Felidae, Aeluroidea). *American Museum Novitates*, 3047, 67pp.
- Sardella, R. 1998. The Plio-Pleistocene Old World dirk-toothed cat *Megantereon* ex gr. *cultridens* (Mammalia, Felidae, Machairodontinae), with comments on taxonomy, origin and evolution. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 207 (1), 1-36.
- Sarrión, I. 1978. Un lince de las cavernas la Cueva del Puerto (Calasparra, Murcia). *Lapiaz*, 2, 7-26.
- Savage, D.E. 1960. A survey of various Late Cenozoic Vertebrate faunas of the Panhandle of Texas. Part 3: Felidae. *University of California Publications in Geological Sciences*, 36 (6), 317-344.
- Savage, R. J. G. 1978. Carnivora. En: *Evolution of African Mammals* (Eds. V.J. Maglio y H.B.S. Cooke). Harvard University Press, 249-267.
- Schaub, S. 1925. Ueber die Osteologie von *Machairodus cultridens* Cuvier. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 19, 255-266.
- Schaub, S. 1934. Observations critiques sur quelques Machairodontidés. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 27 (2), 399-406.
- Schaub, S. 1942. Un nouveau Felidé de Senèze (Haute-Loire). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 35, 183-189.
- Schaub, S. 1949. Révision de quelques carnassiers villafranchiens du niveau des Étouaires (Montagne de Perrier, Puy-de-Dôme). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 42 (2), 492-506.
- Schlosser, M. 1890. Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs. III. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients*, 8, 1-107.
- Schultz, C.B. y Martin, L.D. 1972. Two lynx-like cats from the Pliocene and Pleistocene. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 9, 197-203.
- Schütt, G. 1970. Ein Gepardenfund aus den Mosbacher Sanden (Altpleistozän, Wiesbaden). *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 9, 118-131.
- Schütt, G. 1971. Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen) mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung *Crocota*. *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 10, 29-76.
- Sharapov, S. 1986. The Kuruksay complex of Upper Pliocene mammalian of Afghan-Tadjik Depression. *Academy of Sciences of the Tadjik SSR. Institute of Zoology and Parasitology*.
- Sillero-Zubiri, C. y Gotelli, D. 1994. *Canis simensis*. *Mammalian species*, 485, 1-6.
- Simpson, G.G. 1941. The function of sabre-like canines in carnivorous mammals. *American Museum Novitates*, 1130, 1-12.
- Simpson, G.G. 1945. The principle of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 85, 350 pp.
- Soergel, W. 1928. Ein Kleiner wolf aus dem Kiesen von Süssenborn. *Zeitschriften der Deutschen Geologische Gesellschaft*, 80, 227-255.
- Soria, D. 1979. *Hiénidos fósiles de España: revisión de la familia Hyaenidae del Neógeno Superior y Pleistoceno Inferior*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 303 pp.
- Sotnikova, M.V. 1978. Upper Pliocene Carnivora of central Asia. *International Geology Review*, 10, 335-338.
- Sotnikova, M.V. 1989. Late Pliocene-Early Pleistocene Carnivora. Stratigraphic significance. *Nakua, Transactions*, 440, 1-123.

- Sotnikova, M.V. 2001. Remains of Canidae from the Lower Pleistocene site of Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, 2. (Ed. R.D. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 607-632.
- Sotnikova, M. 2006. A new canid *Nurocyon chonokhariensis* gen. et sp. nov. (Canini, Canidae, Mammalia) from the Pliocene of Mongolia. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 256, 11-21.
- Spassov, N. 1998. A new Late Villafranchian locality of vertebrate fauna – Slivnitsa (Bulgaria) and the carnivore dispersal events in Europe on the Pliocene/Pleistocene boundary. *Historia Naturalis Bulgarica*, 9, 101-113.
- Spassov, N. 2000. Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of Bulgaria and South Europe. *Historia Naturalis Bulgarica*, 12, 89-128.
- Spassov, N., Rook, L. 2006. *Eucyon marinae* sp. nov. (Mammalia, Carnivora), a new canid species from the Pliocene of Mongolia, with a review of forms referable to the genus. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 112 (1), 123-133.
- Stehlin, H.G. y Dubois, A. 1933. La grotte de Cotencher, station moustérienne. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 52-53.
- Straw, A. 1996. The Quaternary record of Kent's Cavern, a brief reminder and update. *Quaternary Newsletter*, 80, 17-25.
- Sunquist, F.C. 1992. Las especies actuales de felinos. En: *Felinos* (Eds. J. Seidensticker y S. Lumpkin). Colección Materia Viva, Plaza y Janes, 28-53.
- Tang, Y. 1980. An early Pleistocene mammalian fauna from Yuxian, Hebei Province, and its significance toward stratigraphic subdivision. *Vertebrata Palasiatica*, 18 (4), 256-267.
- Tedford, R.H. 1976. Relationship of Pinniped to other Carnivores (Mammalia). *Systematic Zoology*, 25, 363-374.
- Tedford, R.H. 1978. History of dogs and cats: A view from the fossil record. En: *Nutrition and management of Dogs and Cats*. St. Louis, Ralston Purina Co., 1-10.
- Tedford, R.H. y Harington, C.H. 2003. An Arctic mammal fauna from the Early Pliocene of North America. *Nature* 425, 388-390.
- Tedford, R.H., Qiu, Z. 1996. A new canid genus from the Pliocene of Yushe, Shanxi Province. *Vertebrata Palasiatica* 34 (1), 27-40.
- Tedford, R.H., Flynn, J.L., Qiu, Z., Opydyke, H. y Doens, W.R. 1991. Yushe basin, China, Paleomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the Late Neogene of eastern Asia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11 (4), 519-526.
- Teilhard de Chardin, P. 1945. Les formes fossiles. En: *Les Félinés de Chine* (Eds. P. Teilhard y P. Leroy). Institut de Géobiologie n° 11, 5-35.
- Teilhard de Chardin, P. y Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19, 3-134.
- Terzea, E. 1996. Biochronology of the Pleistocene deposits of Beftia (Bihor, Romania). *Acta Zoologica Cracoviense*, 39 (1), 531-540.
- Thenius, E. 1954. Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung *Cuon*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 99, 230-286.
- Thenius, E. 1966. Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 31, 293-300.
- Thouveny, N. y Bonifay, E. 1984. New chronological data on European Plio-Pleistocene faunas and hominid occupation sites. *Nature*, 308, 355-358.
- Torre, D. 1967. I cani villafranchiani della Toscana. *Palaeontographia Italica*, 63, 113-138.
- Torre, D. 1974. Affinità dentali del canide della grotta di L'Escale. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 80, 147-156.

- Torre, D. 1979. The Ruscian and Villafranchian dogs of Europe. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 18 (2), 162-165.
- Torre, D., Ficcarelli, G., Masini, F., Rook, L. y Sala, B. 1992. Mammal dispersal events in the Early Pleistocene of Western Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 51-58.
- Tumlison, R. 1987. *Felis lynx*. *Mammalian Species*, 269, 1-8.
- Turner, A. 1984a. The interpretation of variation in fossil specimens of spotted hyaena (*Crocuta crocuta* Erxleben, 1777) from Sterkfontein Valley sites (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 33 (27), 399-418.
- Turner, A. 1984b. *Panthera crassidens* Broom, 1948. The cat that never was?. *South African Journal of Science*, 80, 227-233.
- Turner, A. 1986. Miscellaneous Carnivore remains from Plio-Pleistocene deposits in the Sterkfontein valley (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (8), 203-226.
- Turner, A. 1987a. New fossil carnivore remains from the Sterkfontein hominid site (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (15), 319-347.
- Turner, A. 1987b. *Megantereon cultridens* (Cuvier) (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) from Plio-Pleistocene deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and the possibility of a new world origin. *Journal of Paleontology*, 61 (6), 1256-1268.
- Turner, A. 1988. On the claimed occurrence of the hyaenid genus *Hyaenictis* Gaudry at Swartkrans (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (21), 523-533.
- Turner, A. 1990a. The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa. *Geobios*, 23 (3), 349-368.
- Turner, A. 1990b. Late Neogene/Lower Pleistocene Felidae of Africa: Evolution and Dispersal. *Quartärpaläontologie*, 8, 247-256.
- Turner, A. 1992a. Villafranchian-Galerian larger carnivores of Europe: dispersions and extinctions. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 153-160.
- Turner, A. 1992b. Large carnivores and earliest European hominids: changing determinants of resource availability during the Lower and Middle Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 22, 109-126.
- Turner, A. y Antón, M. 1996. The giant hyaena *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Geobios*, 29, 455-468.
- Turner, A. y Antón, M. 1997. *The Big Cats and their Fossil Relatives*. Columbia University Press, New York. 234 pp.
- Turner, A. y Antón, M. 1998. Climate and evolution: implications of some extinction patterns in african and european machairodontine cats of the Plio-Pleistocene. *Estudios Geológicos*, 54, 209-230.
- Van Aarde, R. J. y Van Dyk, A. 1986. Inheritance of the king coat colour pattern in cheetahs *Acinonyx jubatus*. *Journal of Zoology*, 209, 573-578.
- Van Gelder, R.G. 1977. Mammalian hybrids and generic limits. *American Museum Novitates*, 2635, 1-25.
- Van Gelder, R.G. 1978. A review of canid classification. *American Museum Novitates*, 2646, 1-10.
- Van Valkenburgh, B., Grady, F. y Kurtén, B. 1990. The Plio-Pleistocene cheetah-like cat *Miracinonyx inexpectatus* of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10 (4), 434-454.
- Van Valkenburgh, B., Wayne, R.K. 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals. *Ecology* 75 (6), 1567-1581.
- Vekua, A.K. 1972. *Kvabeskskaja Fauna Akhagylskikh Pozvóchnikh*. Nakua, Moscú, 351 pp.
- Villalta, J.F. 1952. Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villarroya (Logroño). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 64, 3-204.
- Viñas, R. y Villalta, J.F. 1975. El depósito cuaternario de la "Cova del Gegant". *Speleon* monogr. 1, 19-33.
- Viret, J. 1939. Monographie paléontologique de la faune de Vertébrés des sables de Montpellier. III. Carnivora fissipe-

- dia. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 37, mém. 2.
- Viret, J. 1950. *Meles thoralis* n. sp. du loess villafranchien de Saint Vallier (Drôme). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 43 (3), 274-287.
- Viret, J. 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 4, 200 pp.
- Voelcker, I. 1930. *Felis issiodorensis* Croizet von Mauer a. d. *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissen. Klasse*, 12, 1-9.
- Vos, J. de, Made, J. van der, Athanassiou, A., Lyras, G., Sondaar, P.Y. y Dermitzakis, M.D. 2002. Preliminary note on the late Pliocene fauna from Vatera (Lesvos, Greece). *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, 39 (A), 37-70.
- Vrba, E. 1995. The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate. En: *Paleoclimate and Evolution With Emphasis on Human Origins* (Eds. E. Vrba, G. Denton, L. Burckle y T. Partridge). Yale Univ. Press, New Haven. 385-424.
- Walker, M.J., Gibert, J., Sánchez, F., Lombardi, A.V., Serrano, I., Gómez, A., Eastham, A., Ribot, F., Arribas, A., Cuenca, A., Gibert, L., Albadalejo, S. y Andreu, J.A. 1999. Excavations at new sites of early man in Murcia: Sima de las Palomas del Cabezo Gordo and Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar de La Encarnación. *Human Evolution*, 14 (1-2), 99-123.
- Wayne, R.K., Benveniste, R.E., Janczewski, D.N. y O'Brien, S. 1989. Molecular and biochemical evolution of the Carnivora. En: *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution* (Ed. J.L. Gittleman). Cornell University Press, 465-494.
- Werdelin, L. 1981. The evolution of lynxes. *Annales Zoologici Fennici*, 18, 37-71.
- Werdelin, L. 1983. Morphological patterns in the skull of cats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 19, 375-391.
- Werdelin, L. 1990. Taxonomic status of the pardel lynx. *Cat News*, 13, 18.
- Werdelin, L. 1999. *Pachycrocuta* (hyaenids) from the Pliocene of east Africa. *Paläontologische Zeitschrift*, 73 (1/2), 157-165.
- Werdelin, L. 2003. Carnivora from Kanapoi Hominid Site, Turkana Basin, Northern Kenya. En: *Geology and Vertebrate Paleontology of the Early Pliocene Site of Kanapoi, Northern Kenya* (Eds. J.M. Harris y M.G. Leakey). Contributions in Science 498, 115-132.
- Werdelin, L. y Bathelme, J. 1997. Brown hyaena (*Parahyaena brunnea*) from the Pleistocene of Kenya. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17 (4), 758-761.
- Werdelin, L. y Lewis, M. 2000. Carnivora from the South Turkwel hominid site, Northern Kenya. *Journal of Paleontology*, 74 (6), 1173-1180.
- Werdelin, L. y Lewis, M. 2001. A revision of the genus *Dinofelis* (Mammalia, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 132 (2), 147-258.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1991. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*, 30, 104 pp.
- Werdelin, L. y Turner, A. 1996a. The fossil and living Hyaenidae of Africa: present status. En: *Palaeoecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals: Tributes to the career of C.S. (Rufus) Churcher*. (Eds. K.M. Stewart y K.L. Seymour). Toronto University Press, 635-659.
- Werdelin, L. y Turner, A. 1996b. Turnover in the guild of larger carnivores in Eurasia across the Miocene-Pliocene boundary. *Acta Zoologica Cracoviense*, 39 (1), 585-592.
- Wiszniowska, T. 1989. Middle Pleistocene Carnivora (Mammalia) from Kozi Grzbiet in the Swietokrzyskie Mts, Poland. *Acta Zoologica Cracoviense*, 32 (14), 589-630.
- Wolsan, M. 1993. Évolution des carnivores quaternaires en Europe centrale dand leur contexte stratigraphique et paléoclimatique. *L'Anthropologie*, 97 (2/3), 203-222.
- Wolsan, M. 2001. Remains of *Meles hollitzeri* (Carnivora, Mustelidae) from the Lower Pleistocene site of Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, 2. (Ed. R.D. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 659-671.

- Wozencraft, W.C. 1989a. Phylogeny of the Recent Carnivora. En: *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution* (J.L. Gittleman Ed.). Cornell University Press, 495-535.
- Wozencraft, W.C. 1989b. Classification of the recent carnivora. En: *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution* (J.L. Gittleman Ed.). Cornell University Press, 569-593.
- Zdansky, O. 1924. Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaeontologica Sinica*, C, 2 (1), 1-449.
- Zdansky, O. 1925. Quartäre Carnivoren aus Nord China. *Palaeontologica Sinica*, C, 2 (2), 1-29.