

MACAIRODONTINOS [*MEGANTEREON CULTRIDENS RODERICI* N. SSP. Y *HOMOTHERIUM LATIDENS* (OWEN, 1846)] DEL YACIMIENTO DE FONELAS P-1 (CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

MACHAIRODONTINAE [*MEGANTEREON CULTRIDENS RODERICI* N. SSP. AND *HOMOTHERIUM LATIDENS* (OWEN, 1846)] AT THE FONELAS P-1 SITE (GUADIX BASIN, GRANADA)

Alfonso Arribas y Guiomar Garrido

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

RESUMEN

Los restos fósiles de félidos, en particular de macairodontinos o “dientes de sable”, son poco frecuentes en los yacimientos paleontológicos generados al aire libre. Las campañas iniciales de excavación (años 2001 y 2002) en el yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18) han suministrado fósiles de estos animales, en concreto distintos elementos dentales, mandibulares y postcraneales asignables a una nueva subespecie de *Megantereon cultridens* y un húmero perteneciente a un individuo de la especie *Homotherium latidens*. Dichos materiales son estudiados en este trabajo, siendo significativos algunos aspectos anatómicos de la dentición del *Megantereon* identificado en este yacimiento granadino que, junto con su gran talla, permiten proponer una nueva subespecie. En campañas posteriores se han recuperado excepcionales fósiles craneales de *Homotherium* que serán objeto de futuros trabajos.

PALABRAS CLAVE: *Megantereon cultridens roderici* n. ssp., *Homotherium latidens*, Plioceno superior terminal, Cuenca de Guadix, España.

ABSTRACT

The fossils of felines, in particular those of the subfamily Machairodontinae (the sabre-toothed tigers), are quite rare in open palaeontological sites. However, the first excavation campaigns (2001 and 2002) at the Fonelas P-1 (MNQ18 zone) site unearthed fossils of these animals: a number of dental, mandibular and postcranial elements assignable to a new subspecies of *Megantereon cultridens*, and a humerus belonging to a specimen of *Homotherium latidens*. This work characterises these materials. Exceptional cranial fossils of *Homotherium* were found in later campaigns; these will be the subject of future work.

KEYWORDS: *Megantereon cultridens roderici* n. ssp., *Homotherium latidens*, late Upper Pliocene, Guadix Basin, Spain.

INTRODUCCIÓN

Los macairodontinos, pertenecientes a los géneros *Megantereon* y *Homotherium*, son unos carnívoros esenciales en los ecosistemas del final del Terciario y del inicio del Cuaternario en Eurasia. Su papel como superpredadores y su comportamiento en la alimentación determinó los modos de vida, y posiblemente algunos aspectos de la evolución, de otros organismos como algunos tipos de hiénidos y homínidos. Dos géneros son cosmopolitas en el Viejo Mundo y, por fortuna, se han recuperado fósiles de los mismos en el yacimiento de Fonelas P-1: *Megantereon cultridens roderici* n. ssp. y *Homotherium latidens*.

En este trabajo se presentan los materiales inéditos recuperados en las campañas de 2001 y 2002, aunque algunos de ellos, pertenecientes a la especie *M. cultridens*, han sido recientemente figurados por Palmqvist *et al.* (2007) sin autorización por parte del Proyecto Fonelas, faltando a la verdad en dicho artículo cuando se menciona que las dimensiones de los especímenes han sido cedidas por el director del citado proyecto para su uso. Asimismo se incluyen en Palmqvist *et al.* (2007) unas dimensiones mandibulares y dentarias para los especímenes de *Megantereon* procedentes de Fonelas P-1 que difieren sustancialmente de las reales, lo cual sugiere precaución a la hora de valorar los datos presentados en dicho trabajo.

REGISTRO DE *Megantereon cultridens roderici* n. ssp.

En 1824 Cuvier identifica entre los fósiles procedentes del Valdarno superior y Eppelsheim tres grandes caninos superiores que atribuye a una nueva especie de úrsido, *Ursus cultridens*. Unos años más tarde, Croizet y Jobert (1828) atribuyen una mandíbula procedente de Etouaires a un nuevo félido, *Felis megantereon*, sugiriendo la posibilidad de que constituya un nuevo género para el que proponen el nombre de *Megantereon*. Sin embargo, estos mismos autores atribuyen a la especie *Ursus cultridens* dos grandes caninos superiores registrados en este mismo yacimiento, estableciendo la subespecie *Ursus cultridens issiodorensis*, con caninos superiores lisos (pertenecientes a *Megantereon*) y *Ursus cultridens arvernensis*, con caninos de bordes crenulados (pertenecientes a *Homotherium*). En este mismo año, Bravard (1828) relaciona estos dientes con la familia Felidae y propone las especies *Megantereon megantereon* para el ejemplar con caninos superiores alargados y lisos y *Felis cultridens* para aquel con caninos más cortos y crenulados. En 1890 Fabrini agrupa los félidos con grandes caninos superiores lisos bajo el nombre de *Machairodus (Megantereon) cultridens*, nomenclatura aceptada también por Boule (1901). Sin embargo, en los trabajos posteriores prevalece la nomenclatura de Bravard, en los cuales se hace referencia a la especie *Megantereon megantereon* (Villalta, 1952; Viret, 1954; Vekua, 1996) o *Megantereon cultridens* (Pilgrim, 1931; Ficarelli, 1979; Turner, 1987b; Sardella, 1998, etc.) para nombrar aquel félido de grandes caninos alargados y lisos, prevaleciendo por antigüedad esta última terminología. Debido a que los fósiles en los que se basó Cuvier para la determinación de *Ursus cultridens* representan dos géneros distintos, *Megantereon* (Valdarno) y *Machairodus* (Eppelsheim), únicamente parte de la descripción original de *Megantereon cultridens* hace referencia en realidad a este taxón.

Sinonimias de la especie *Megantereon cultridens*

Dado que de momento no es posible determinar la existencia de una o más especies en el registro fósil (Garrido y Arribas, 2008), en este apartado se incluyen de manera independiente las sinonimias propuestas para las formas registradas en el Viejo Mundo.

FORMA EUROPEA

- 1824. *Ursus cultridens* - Cuvier (*pro parte*)
- 1828. *Felis megantereon* - Croizet y Jobert
- 1828. *Ursus cultridens issiodorensis* - Croizet y Jobert
- 1828. *Megantereon megantereon* - Bravard
- 1890. *Machairodus (Meganthereon) cultridens* - Fabrini
- 1901. *Machairodus cultridens* - Boule
- 1931. *Megantereon cultridens* - Pilgrim
- 1952. *Megantereon megantereon* - Villalta
- 1954. *Megantereon megantereon* - Viret
- 1979. *Megantereon cultridens* - Ficarelli
- 1987. *Megantereon cultridens* - Turner
- 1987. *Megantereon cultridens cultridens* - Pons-Moyà
- 1987. *Megantereon cultridens adroveri* - Pons-Moyà
- 1990a. *Megantereon cultridens* - Turner
- 1990b. *Megantereon cultridens* - Turner
- 1995. *Megantereon cultridens* - Martínez-Navarro y Palmqvist
- 1996. *Megantereon megantereon* - Vekua
- 1998. *Megantereon cultridens* - Sardella
- 2001. *Megantereon cultridens megantereon* - Hemmer
- 2001. *Megantereon cultridens cultridens* - Hemmer
- 2001. *Megantereon cultridens adroveri* - Hemmer
- 2001. *Megantereon* sp. - Arribas *et al.*
- 2004a. *Megantereon cultridens* ssp. - Arribas *et al.*
- 2004b. *Megantereon cultridens* - Arribas *et al.*
- 2006. *Megantereon cultridens* - Garrido

FORMA ASIÁTICA

- 1853. *Megantereon falconeri* - Pomel
- 1930. *Machairodus nihowanensis* - Teilhard de Chardin y Piveteau (*pro parte*)
- 1939. *Machairodus (Meganthereon) inexpectatus* - Teilhard de Chardin
- 1945. *Megantereon nihowanensis* - Teilhard de Chardin y Leroy
- 1945. *Megantereon inexpectatus* - Teilhard de Chardin y Leroy
- 1954. *Megantereon megantereon* - Viret
- 1979. *Megantereon cultridens* - Ficarelli
- 1987. *Megantereon cultridens nihowanensis* - Pons-Moyà
- 1995. *Megantereon cultridens* - Martínez-Navarro y Palmqvist
- 1995. *Megantereon falconeri* - Martínez-Navarro y Palmqvist
- 1998. *Megantereon falconeri* - Sardella

FORMA AFRICANA

- 1937. "*Felis*" *whitei* - Broom
- 1939. *Meganthereon whitei* - Broom
- 1946. *Megantereon gracile* - Broom y Schepers

- 1955c. *Megantereon eurynodon* - Ewer
- 1987b. *Megantereon cultridens* - Turner
- 1990a. *Megantereon cultridens* - Turner
- 1990b. *Megantereon cultridens* - Turner
- 1995. *Megantereon whitei* - Martínez-Navarro y Palmqvist
- 1998. *Megantereon whitei* - Sardella
- 2000. *Megantereon ekidoit* - Werdelin y Lewis
- 2002. *Megantereon whitei* - Palmqvist

Otros yacimientos con registro fósil de la especie *Megantereon cultridens*

EUROPA

- Etouaires (Cuvier, 1824; Croizet y Jobert, 1828; Bravard, 1828)
- ? Odessa Catacombs (Sotnikova, 1989)
- Villarroya (Villalta, 1952)
- La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977)
- Saint Vallier (Viret, 1954)
- Le Coupet (Heintz *et al.*, 1974)
- Senèze (Schaub, 1925)
- Chilhac (Heintz *et al.*, 1974)
- Volaks (Sotnikova, 1989)
- Valea Graunceanului (Radulesco y Samson, 1990)
- Olivola (Forsyth-Major, 1890; Ficarelli, 1979)
- Valdarno superior (Fabrini, 1890; Ficarelli, 1979)
- Dmanisi (Vekua, 1996)
- Tasso (Fabrini, 1890; Ficarelli, 1979)
- Argentario (Baschieri y Segre, 1958)
- Venta Micena (Pons-Moyà, 1987)
- Pirro Nord (De Giuli *et al.*, 1986)
- Fuente Nueva-3 (Martínez *et al.*, 2003)
- Apollonia 1 (Koufos, 1992)
- Untermassfeld (Hemmer, 2001)

- Urkút (Sardella, 1998)

ASIA

- Yushe (Teilhard de Chardin y Leroy, 1945)
- Lingyi (Chow y Chow, 1965)
- Kuruksay (Sharapov, 1986)
- Siwaliks (Pilgrim, 1932; Petter y Howell, 1982)
- Nihowan (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930)
- Sangiran (De Vos y Aziz, 1987)
- Ubeidiyah (Ballesio, 1986)
- Choukoutien (Teilhard de Chardin, 1939)

? Pao Tse Hsien 44 (Zdansky, 1924)
Yang Chia Yu (Zdansky, 1925)

ÁFRICA

Awash (Ficcarelli, 1979)
South Turkwel (Werdelin y Lewis, 2000)
? Laetoli (Barry, 1987)
Hadar (Howell y Petter, 1979)
Makapansgat (Collins, 1972; Howell y Petter, 1979)
Omo (Howell y Petter, 1976, 1979)
Shungura B (Howell y Petter, 1976)
Sterkfontein 4 (Turner, 1987b)
Kromdraai A (Ewer, 1955)
Olduvai (Turner, 1987)
Schurzburg (Broom, 1939; Turner, 1987b)
Kromdraai B3 (Turner, 1987b)
Turkana (Leakey, 1976)
Koobi Fora (Leakey, 1976; Turner, 1987b)
Swartkrans 1 y 3 (Turner, 1987b; Ruiters, 2003)
Elandsfontein (Turner, 1987b)

Materiales

FP1-2001-0008.- Canino superior derecho.
FP1-2002-5004.- Canino superior derecho.
FP1-2002-1391.- Hemimandíbula derecha con P₃-M₁.
FP1-2002-5001.- Fragmento de hemimandíbula izquierda con I₁-I₃, C, P₃-M₁.
FP1-2002-5003.- Fragmento de hemimandíbula derecha (cóndilo mandibular y apófisis angular, coronoides y rama horizontal con M₁).
FP1-2001-0454.- Trapecio derecho.
FP1-2001-0456.- Trapezoide derecho.
FP1-2001-0457.- Mc I derecho.
FP1-2001-0460.- Mc II derecho.
FP1-2001-0526.- Falange primera anterior derecha del dedo II.
FP1-2001-0459.- Falange primera anterior derecha del dedo III.
FP1-2001-0912.- Falange segunda anterior derecha del dedo II.
FP1-2001-0455.- Sesamoideo medial.
FP1-2001-0020.- Falange primera del dedo I anterior derecho.
FP1-2001-0108.- Falange primera del dedo I anterior derecho.

Número mínimo de individuos: 3 (2 adultos y 1 subadulto) (2 falanges primeras del dedo I anterior derecho de 2 individuos adultos y 2 hemimandíbulas derechas pertenecientes a un adulto y a un subadulto, respectivamente).

Paleontología sistemática

Orden CARNIVORA Bowdich, 1821

Familia FELIDAE Fischer, 1817

Subfamilia MACHAIRODONTINAE Gill, 1872

Tribu SMILODONTINI Kretzoi, 1929

Género *Megantereon* Croizet y Jobert, 1828

Especie *Megantereon cultridens* (Cuvier, 1824)

Subespecie *Megantereon cultridens roderici* n. ssp.

Etimología. Dedicado a Don Rodrigo Díaz de Vivar, guerrero castellano del siglo XI (1048-1099 d.C.) conocido desde su época como el Cid Campeador (*Campidoctor*).

Holotipo. FP1-2002-1391, hemimandíbula derecha con P_3 - M_1 (Fig. 2A). Conservado en el Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Ministerio de Ciencia e Innovación), Madrid, España.

Paratipos. FP1-2002-5001, fragmento de hemimandíbula izquierda con I_1 - I_3 , C, P_3 - M_1 (Fig. 2B); FP1-2002-5003, fragmento de hemimandíbula derecha (cóndilo mandibular y apófisis angular, coronoides y rama horizontal con M_1); FP1-2001-0008, canino superior derecho (Fig. 1B); FP1-2002-5004, canino superior derecho (Fig. 1A). Conservados en el Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Ministerio de Ciencia e Innovación), Madrid, España.

Localidad Tipo. Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada, España.

Nivel estratigráfico. Asociación de Facies E (*Sondeo B*), Unidad VI (*Sistema Axial*) en la Formación Guadix, de acuerdo con Viseras *et al.* (2006).

Edad geológica. Plioceno superior terminal (zona MNQ18), basado en la comparación de la asociación faunística del yacimiento con faunas más antiguas del Plioceno superior de St. Vallier (MNQ17) o de Senèze (MNQ18), y con faunas ligeramente más modernas del límite Plio-Pleistoceno (Unidad Faunística Olivola-Tasso), y del Pleistoceno inferior (MNQ19). Los nuevos datos magnetoestratigráficos (inéditos) sitúan el yacimiento de Fonelas P-1 entre Reunion y Olduvai, en una cronología de 2,0 Ma.

Diagnosis. Talla grande. Caninos superiores muy gráciles y largos. P_3 bien desarrollado. Dientes yugales muy anchos en relación a su longitud, con cúspides muy secodontas. P_4 con paracónido muy desarrollado, alto e individualizado, con una proyección mesial de la cúspide. M_1 con fuerte abultamiento labial en la corona, en el contacto entre paracónido y protocónido.

Descripción

Los caninos superiores son de gran tamaño, con una corona desprovista de crenulaciones. Se encuentran comprimidos labio-lingualmente y presentan la típica forma arqueada de los félidos con dientes de sable (Fig. 1). Ambos ejemplares muestran una ligera compresión fosildiagenética, lo que impide tomar con exactitud sus dimensiones buco-linguales (Tabla 1). El ejemplar FP1-2002-5004 pertenece a un individuo subadulto, ya que la raíz no se encuentra completamente formada (Fig. 1A). Este ejemplar se encontró asociado a la hemimandíbula FP1-2002-5001 (Fig. 2B), por lo que probablemente pertenezca al mismo individuo. El otro espécimen (FP1-2001-0008) pertenece a un individuo adulto, aunque su raíz se encuentra fracturada (Fig. 1B) por lo que tampoco es posible tomar las dimensiones totales de su longitud. La corona de estos caninos porta dos aristas lisas y muy cortantes, una situada en posición mesial y ligeramente labial que se pierde en la región superior de la corona, y otra en posición distal, que recorre longitudinalmente toda la corona del diente.

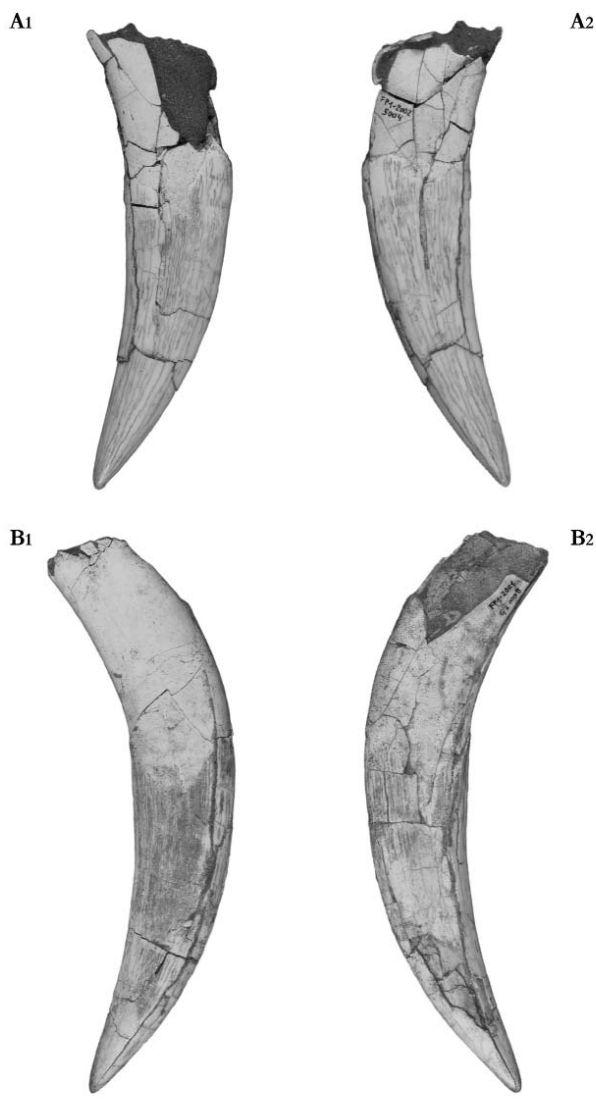


Figura 1. Caninos superiores de *Megantereon cultridens roderici* n. ssp. **A:** FP1-2002-5004, paratipo (A₁: vista labial; A₂: vista lingual); **B:** FP1-2001-0008, paratipo (B₁: vista labial; B₂: vista lingual). Escala gráfica: 1 cm.

La hemimandíbula FP1-2002-1391 se encuentra prácticamente completa, presentando una fractura bioestratinómica en la base de la apófisis mentoniana, región que protege al canino superior cuando la oclusión mandibular es total. Tampoco se conservan I₁-I₃ y C, aunque sí sus correspondientes alvéolos (Fig. 2A). P₃-P₄ y M₁ aparecen incluidos en sus alvéolos correspondientes. La hemimandíbula FP1-2002-5001 carece de cóndilo articular, proceso coronoides y apófisis angular y mentoniana, debido a fracturas bioestratinómicas provocadas probablemente por el mordisqueo de carnívoros carroñeros. En la cara

interna de la porción distal de la rama horizontal se observan las estrías típicas del hueso recién formado, permitiendo inferir que pertenece a un individuo subadulto. Este ejemplar conserva I_1 - I_3 , C, P_3 - P_4 y M_1 en sus alvéolos correspondientes (Fig. 2B). Por último, aparece registrado el cóndilo mandibular de un tercer ejemplar (FP1-2001-5003), con el proceso coronoides y la apófisis angular en buen estado de conservación, los cuales muestran estrías de formación ósea reciente. Este elemento pertenece al mismo individuo que la hemimandíbula FP1-2002-5001 y el canino FP1-2002-5004, ya que todos ellos pertenecen a un ejemplar subadulto, tienen las mismas características anatómicas y se encontraron en el yacimiento a pocos centímetros de distancia¹.

En las hemimandíbulas registradas en Fonelas P-1 es posible apreciar los siguientes caracteres: la rama horizontal muestra una altura prácticamente homogénea en todo su recorrido infradental, aumentando anteriormente por delante de P_3 y en la zona de inserción de los caninos, donde también se desarrolla una apófisis mentoniana en el margen inferior. La altura de esta rama bajo el margen mesial de P_3 es de 33,61 mm en FP1-2002-1391 y de 28,53 mm en FP1-2002-5001, mientras bajo el margen distal de M_1 ésta altura es de 36,06 y 32,70 mm, respectivamente. Tras el canino se dispone un largo diastema, con una longitud de 38,4 mm en FP1-2002-1391 y 34,9 mm en FP1-2002-5001. Este diastema muestra una cresta superior muy pronunciada que forma, en vista oclusal, un suave arco de concavidad medial. Bajo el diastema, y próximo al margen inferior de la rama horizontal, se abre en la cara lateral de uno de los especímenes (FP1-2002-5001) un foramen mentoniano grande (Fig. 2B₁), el cual no se observa en FP1-2002-1391. La sínfisis mandibular es robusta y se encuentra bastante verticalizada. En la región lateral presenta una cresta vertical muy prominente que parte de la apófisis mentoniana y se suaviza en las proximidades del alvéolo del canino. En la región frontal de esta sínfisis aparecen varios forámenes de pequeño tamaño. El proceso coronoides es bajo y antero-posteriormente muy estrecho, con un margen posterior de curvatura marcada en FP1-2002-1391 y muy suave, prácticamente ausente, en FP1-2002-5003. La apófisis angular parece encontrarse, en ambos especímenes, ligeramente desarrollada, extendiéndose hacia la región inferior y posterior. En el ejemplar FP1-2002-1391 se observa una excrecencia ósea pedunculada, dándole a esta apófisis una extraña forma bilobulada (Fig. 2 A₁ y A₂). El cóndilo mandibular se extiende transversalmente, ligeramente inclinado hacia la región lateral. Su superficie articular presenta forma de cuña, adelgazándose lateralmente. De la apófisis angular parte, hacia la región mesial, una arista prominente que delimita el margen inferior de la fosa masetéica, la cual aparece como una amplia depresión triangular cuyo vértice mesial alcanza el nivel del punto medio del protocónido de M_1 (Fig. 2A₁). En FP1-2002-5001 la fosa masetéica no se encuentra mesialmente tan desarrollada, debido probablemente a la condición subadulto del individuo (Fig. 2B₁). La región superior de esta fosa aparece delimitada por una segunda arista bien desarrollada que se pierde posteriormente al entrar en contacto con la apófisis coronoides. En la cara lingual de la rama horizontal se observa una fosa pterigoidea muy suave y un gran foramen mandibular abierto hacia la región posterior situado a unos 13 mm por encima del límite inferior de la rama horizontal (Fig. 2A₂).

	FP1-2001-0008	FP1-2001-5001
Longitud de la corona	87,22	86,67
DMD	25,27	25,15
DBL	*9,94	*9,30

Tabla 1. Dimensiones (en mm) de los caninos superiores de *Megantereon cultridens roderici* n. ssp. Las medidas precedidas por un asterisco (*) podrían verse ligeramente alteradas debido a la compresión fosildiagenética que presentan los fósiles.

¹ Durante el año 2005 se recuperó en un derrubio de ladera del mismo punto del yacimiento un fragmento de rama horizontal con M_1 completo, el cual remonta con el elemento FP1-2001-5003.

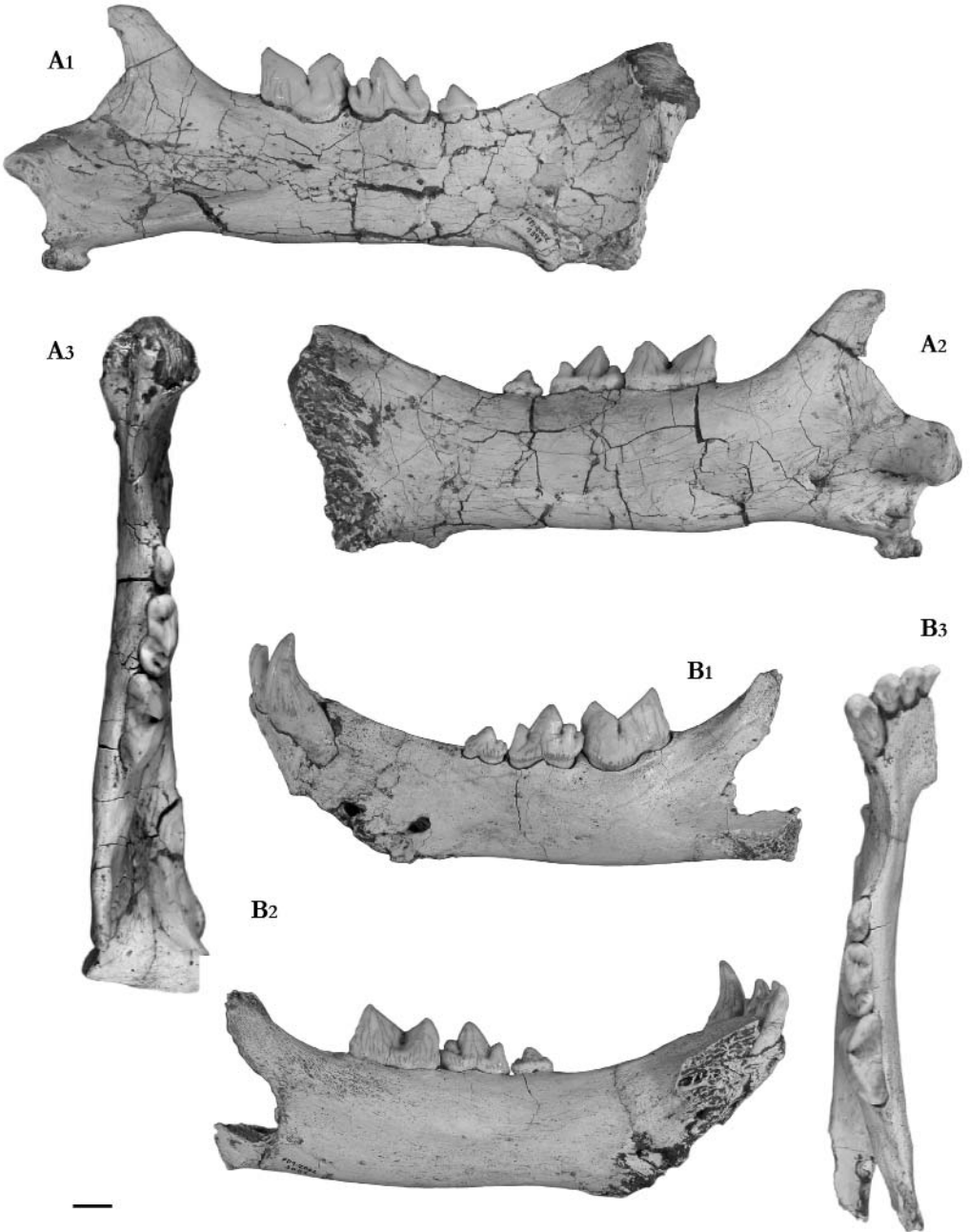


Figura 2. Hemimandíbulas y dentición inferior de *Megantereon cultridens roderici* n. ssp. **A:** FP1-2002-1391, holotipo (A₁: vista labial; A₂: vista lingual; A₃: vista oclusal); **B:** FP1-2002-5001, paratipo (B₁: vista labial; B₂: vista lingual; B₃: vista oclusal). Escala gráfica: 1 cm.

El canino y los incisivos inferiores se sitúan en un nivel por encima del resto de elementos dentarios yugales. El recorrido que siguen los alvéolos de los incisivos forma un arco suave (Fig. 2B₃). La anchura y el tamaño general de estos incisivos aumenta hacia los laterales, siendo $I_1 < I_2 < I_3$. En la cara distal de los mismos se observa un suave cóngulo basal. I_1 es estrecho, con una cúspide principal poco aguda y un dentículo lateral accesorio poco diferenciado; I_2 es más ancho, muestra una corona más aguda y un dentículo lateral más visible; I_3 es caniniforme, con una cúspide principal muy aguda y un dentículo labial bien individualizado. El canino es relativamente pequeño y de corona muy aguda, provista de dos aristas muy pronunciadas, una situada en posición lingual que se ensancha en la base para formar un pequeño abultamiento, y otra distal muy cortante que recorre toda la corona.

La dentición yugal inferior se conserva íntegra en ambos ejemplares (Fig. 2; Tabla 2). El individuo FP1-2002-5001 no presenta desgaste alguno, mientras el ejemplar FP1-2002-1391 muestra en P_3 , P_4 y M_1 un ligero grado de desgaste, sobre todo en la cara labial de M_1 , donde se observa la superficie de fricción con la carnicera superior.

P_3 es un diente de tamaño reducido, con una sección ovalada en vista oclusal que se estrecha ligeramente hacia la región mesial. El paracónido no está diferenciado, aunque es observable como un pequeño abultamiento anterior de la corona. El protocónido conforma la cúspide principal del diente, es agudo y se encuentra orientado hacia la región posterior. En el tercio distal del diente se observa una pequeña cúspide accesorio posterior poco individualizada del resto de la corona, seguida por un ligero engrosamiento distal del cóngulo basal que conforma un pequeño esbozo de cúspide. La corona del diente aparece recorrida mesio-distalmente por una aguda arista que se distribuye por las cúspides anteriormente mencionadas. Mientras que en FP1-2002-5001 no existe espacio alguno entre P_3 y P_4 , estando ambos dientes en contacto, en FP1-2002-1391 se observa un pequeño diastema entre los mismos de 2 mm de longitud, incrementado por la presencia de una fractura abierta en la rama horizontal de la mandíbula.

P_4 se encuentra bien desarrollado y presenta, en vista oclusal, un contorno bilobulado con un suave estrangulamiento lingual a la altura del protocónido. Las cúspides que conforman la corona se encuentran inclinadas hacia la región distal. Un cóngulo prominente recorre la región lingual y distal de la base de la corona. El paracónido es una cúspide alta y afilada, bien individualizada del protocónido en su ápice, que supera ligeramente la altura del protocónido de P_3 . Desde la zona apical del paracónido parte, hacia la región distal, una arista muy cortante que alcanza el protocónido, formándose en el punto de contacto una pequeña depresión. La cara mesial del paracónido no presenta arista alguna. El protocónido es una cúspide alta y muy aguda, recorrida longitudinalmente por una arista muy pronunciada. En la región distal, el protocónido entra en contacto con una gran cúspide accesorio posterior (c.a.p.) bien individualizada que alcanza la altura del paracónido y aparece recorrida por una aguda arista longitudinal. Tras esta primera c.a.p. se encuentra una segunda gran cúspide más baja que la primera, formada por la elevación distal del cóngulo basal, que también aparece recorrida en su superficie oclusal por una arista longitudinal.

		FP1-2002-1391	FP1-2002-5001
P_3	DMD	9,95	10,53
	DBL	5,13	5,63
P_4	DMD	19,96	18,57
	DBL	9,55	8,47
M_1	DMD	22,77	22,67
	DBL	11,60	11,63
P_3 - M_1	DMD	53,84	50,37
P_3 - P_4	DMD	31,62	29,04
P_4 - M_1	DMD	42,89	40,67

Tabla 2. Dimensiones (en mm) de la dentición inferior de *Megantereon cultridens roderici* n. ssp.

M₁ presenta, en vista oclusal, un contorno semilunar, con una cara labial fuertemente convexa y una cara lingual rectilínea. Este diente está formado por dos cúspides muy agudas y cortantes, paracónido y protocónido, las cuales se encuentran longitudinalmente recorridas por una arista muy pronunciada. El paracónido alcanza la altura del protocónido de P₄ y se encuentra, en vista oclusal, orientado de manera oblicua al eje longitudinal de la mandíbula, con su cara mesial dirigida hacia la región lingual. El paracónido entra distalmente en contacto con el protocónido, donde aparece una depresión lingual muy amplia. El protocónido es mesio-distalmente más largo que el paracónido, y alcanza una altura netamente mayor. También se encuentra en vista oclusal orientado de manera oblicua al eje longitudinal de la mandíbula, con una zona distal dirigida hacia la región labial. Esta cúspide aparece recorrida por una arista muy cortante que, mesialmente, entra en contacto con la depresión entre protocónido y paracónido y, distalmente, cae más o menos perpendicular al eje longitudinal de la mandíbula hasta la base de la corona, donde aparece un minúsculo esbozo de talónido formado por un pequeño abultamiento del esmalte linguo-distal. En la cara labial del diente, entre paracónido y protocónido, se observa un extraordinario desarrollo inferior de la base de la corona (Fig. 2 A₁ y B₁).

En cuanto al esqueleto postcraneal, se encuentran registrados varios elementos del autópodo anterior derecho pertenecientes a un mismo individuo, ya que se encontraron asociados en el yacimiento. Estos elementos son trapecio, trapezoide, Mc I y II, primeras falanges de los dedos I y II, y sesamoideo medial (Fig. 3). Independientemente, aparecen registrados una falange primera anterior izquierda del dedo I de un segundo individuo, una falange primera anterior derecha del dedo III y una falange segunda anterior derecha del dedo II.

Discusión

La presencia de largos caninos superiores de recorrido curvo y aristas desprovistas de crenulaciones, junto con una mandíbula que muestra un proceso coronoides muy bajo, una apófisis mentoniana desarrollada y una serie dentaria yugal inferior con cúspides dirigidas hacia la región distal, que carece de



Figura 3. Porción del autópodo anterior derecho de *Megantereon cultridens roderici* n. ssp. en el cual se observa en vista dorsal el trapecio (FP1-2001-0454), trapezoide (FP1-2001-0456), metacarpiano I (FP1-2001-0457) y metacarpiano II (FP1-2001-0460) y primeras falanges de los dedos I (FP1-2001-0020) y II (FP1-2001-0526). Escala gráfica: 1 cm.

P₂, presenta un P₃ reducido y un P₄ de cúspides agudas y bien desarrolladas, junto a un M₁ de protocónido más largo que el paracónido y carente de talónido verdadero, son caracteres suficientemente diagnósticos para determinar la presencia del género *Megantereon* en Fonelas P-1².

Suponiendo la existencia de dos especies de *Megantereon* en el registro fósil europeo (*M. cultridens* y *M. whitei*), el desarrollo de P₃, la ausencia de diastema entre este diente y P₄, y el gran tamaño general que muestran los elementos dentarios, permiten identificar en Fonelas P-1 la especie *Megantereon cultridens*. Sin embargo, estos materiales muestran ciertas peculiaridades, cuyo significado se discute a continuación en comparación con otros registros conocidos del género, que permiten la clasificación de una nueva subespecie: *Megantereon cultridens roderici*.

Los caninos superiores registrados en Fonelas P-1 son muy gráciles, aun teniendo en cuenta que uno de ellos pertenece a un individuo adulto. Villalta (1952) figura tres caninos superiores de *M. cultridens* procedentes de Villarroya, dos de los cuales atribuye a individuos hembra debido a su gracilidad. La corona de los caninos superiores procedentes de Fonelas P-1 presenta una mayor longitud, un contorno más aplanado y un diámetro mesio-distal (DMD) mayor que los procedentes del yacimiento de Villarroya. Sin embargo, los ejemplares de Etouaires, Senèze y Valdarno superior atribuidos a *Megantereon cultridens* presentan formas y dimensiones mesio-distales afines a los hallados en Fonelas P-1. El canino procedente de Argentario y figurado por Sardella (1998) presenta una longitud mayor que la mayoría de ejemplares conocidos del Plioceno superior, corroborando un incremento de los mismos a lo largo de la evolución del género, hipótesis reforzada a su vez por las enormes dimensiones que presentan los caninos procedentes de Pirro Nord y Untermassfeld, ambos del Pleistoceno inferior.

El ejemplar procedente de Kromdraai A y descrito por Ewer (1955) como una especie independiente (*Megantereon eurynodon*), la cual presentaría caninos superiores más anchos y de corona más corta que los especímenes euroasiáticos, no muestra diferencias anatómicas o biométricas sustanciales con los ejemplares europeos, aunque sí estaría incluido entre los especímenes de mayor tamaño. Kurtén y Werdelin (1990) demuestran, a partir de especímenes del género *Smilodon*, que el tamaño de los caninos superiores se ve altamente influenciado por el dimorfismo sexual, por lo que es razonable suponer que *Megantereon* seguiría un patrón similar. Por tanto, el tamaño de estos dientes parece que no constituye un criterio sólido para diferenciar más de una especie de *Megantereon* en el registro fósil.

Los caracteres anatómicos mandibulares observados en los ejemplares de Fonelas P-1 presentan pequeñas diferencias morfológicas con otros especímenes de *Megantereon cultridens* procedentes de yacimientos euroasiáticos y africanos.

Pese a que la apófisis coronoides no se encuentra bien conservada en la mayoría de especímenes figurados, la forma curva del margen caudal observada en FP1-2002-1391 no se presenta tan acusada en los ejemplares examinados procedentes de otros yacimientos, a excepción de la mandíbula registrada en South Turkwel (Werdelin y Lewis, 2000; fig. 1), en la cual se observa un proceso coronoides de convexidad similar a FP1-2002-1391, carácter utilizado por los autores en la diagnosis de la nueva especie *Megantereon ekidoit*. La existencia en Fonelas P-1 de una segunda rama mandibular con un proceso coronoides de margen caudal prácticamente rectilíneo (FP1-2002-5003) parece apuntar a que las diferencias observadas para este carácter podrían considerarse como variabilidad intraespecífica. Por otra parte, en todos los especímenes observados la apófisis coronoides es sumamente estrecha antero-

² Los fósiles de Fonelas P-1 han sido directamente comparados con aquellos homólogos procedentes del yacimiento de Villarroya y atribuidos a *Megantereon cultridens*, depositados en el Museo Geominero (1769M y 1771M) y con especímenes figurados en diversas publicaciones (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930; Villalta, 1952; Viret, 1954; Ewer, 1956; Ficarelli, 1979; Turner, 1987; Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995; Vekua, 1996; Sardella, 1998; Werdelin y Lewis, 2000, 2002; Hemmer, 2001).

posteriormente, superando ligeramente la altura del protocónido de M_1 . No obstante, en un ejemplar procedente de Kromdraai B (Turner, 1987b; fig. 1, 7), se observa una apófisis coronoides sustancialmente más ancha, donde la diferencia de altura con M_1 es netamente mayor que en el resto, y el ángulo que forma la cara mesial de la apófisis con el eje longitudinal de la mandíbula es más agudo, por lo que en un futuro sería conveniente revisar taxonómicamente estos materiales.

La forma pedunculada que se observa en la apófisis angular del ejemplar FP1-2002-1391 no aparece en ninguno de los especímenes figurados procedentes de otros yacimientos. Probablemente esta formación represente una anomalía individual, ya que en FP1-2002-5003 esta apófisis muestra una forma simple. Esta anomalía podría relacionarse con una patología descrita en huesos fósiles por Miralles y Crusafont (1952), quienes describen unos osteomas con esta misma forma pedunculada. Esta estructura se sitúa en la superficie de inserción del ligamento estilo-mandibular, el cual se encuentra involucrado en la unión de la apófisis estiloides del cráneo con la apófisis angular de la mandíbula.

En lo que respecta al diastema entre P_3 y P_4 , en *Megantereon* se pueden diferenciar tres grupos: aquellos que carecen de diastema, los que presentan un diastema menor a la longitud de P_3 , y los que presentan un diastema verdadero, cuya longitud es mayor que la de P_3 . En los ejemplares de Fonelas P-1 encontramos dos de estas tres formas: el individuo FP1-2002-1391 presenta un pequeño espacio de unos 2 mm entre P_3 y P_4 , exagerado por la fractura que presenta en la cara lingual de la mandíbula (Fig. 2A₂). En el individuo FP1-2002-5001 sin embargo, P_3 y P_4 se encuentran en contacto. En el resto de ejemplares procedentes de otras localidades encontramos desde individuos que no presentan diastema alguno, como los ejemplares de Villarroja o Saint Vallier, individuos con un diastema menor que la longitud de P_3 , como los ejemplares procedentes de Valdarno superior, Venta Micena, Turkana Este, Swartkrans, Kromdraai A, Afar y Nihowan, e individuos en los cuales el diastema supera el diámetro mesio-distal de P_3 , como los especímenes de Schurzburg y Dmanisi. Las dos primeras formas constituyen variaciones normales dentro de una misma especie, *Megantereon cultridens*, mientras que la presencia de un diastema verdadero ha sido propuesto como carácter diagnóstico de la especie *Megantereon whitei*, a la cual se han atribuido los especímenes procedentes de Venta Micena (Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995), Apollonia-1 y Dmanisi (Martínez-Navarro y Palmqvist, 1996). La mandíbula procedente de South Turkwel carece de P_3 y de alvéolo para el mismo, pudiendo representar una variedad individual con agenesia del elemento (Werdelin y Lewis, 2000) o, por el contrario, representar un carácter diagnóstico para la nueva especie *Megantereon ekidoit*. Estos autores optan por argumentar la ausencia de este diente como una variedad individual, una forma extrema de reducción de un elemento dentario, o una sinapomorfía de *M. ekidoit* y *M. whitei*. Por el contrario, Palmqvist (2002) atribuye este ejemplar a *Megantereon whitei*, proponiendo que este diente podría haberse desprendido en vida, con la correspondiente obliteración posterior del alvéolo, suposición rotundamente rechazada por Werdelin y Lewis (2002) debido a la ausencia de sobrecrecimiento óseo en ese punto. También los especímenes africanos procedentes de Sterkfontein, Elandsfontein, Schurzburg, Kromdraai, Swartkrans, Omo, Turkana, y Koobi Fora son identificados por Martínez-Navarro y Palmqvist (1995) y Palmqvist (2002) como *Megantereon whitei*.

Hasta el momento no existe un consenso generalizado sobre la identificación de *M. whitei* en Europa, ya que las determinaciones de los especímenes de Venta Micena, Dmanisi y Apollonia-1 (Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995, 1996) están basadas fundamentalmente en caracteres biométricos y en la presencia de un diastema entre P_3 y P_4 . Métricamente parece haber diferencias significativas entre los especímenes europeos atribuidos a *M. cultridens* y aquellos identificados como *M. whitei* (Fig. 4). Sin embargo, dado que la presencia de un diastema entre estos dientes está sujeta al tamaño de P_3 y éste diente es de morfología y dimensiones muy variables en *Megantereon* (Pilgrim, 1932; Viret, 1954; Turner, 1987b;

Sardella, 1998), cabría la posibilidad de que los ejemplares europeos atribuidos a *M. whitei* representen una forma de *M. cultridens* de menor tamaño y morfología derivada (*Megantereon cultridens adroveri* Pons-Moyà 1987), registrada en cronologías algo más recientes. Futuros estudios anatómicos detallados de *Megantereon* y análisis exhaustivos independientes de la variabilidad intraespecífica en félidos actuales permitirán corroborar una u otra hipótesis.

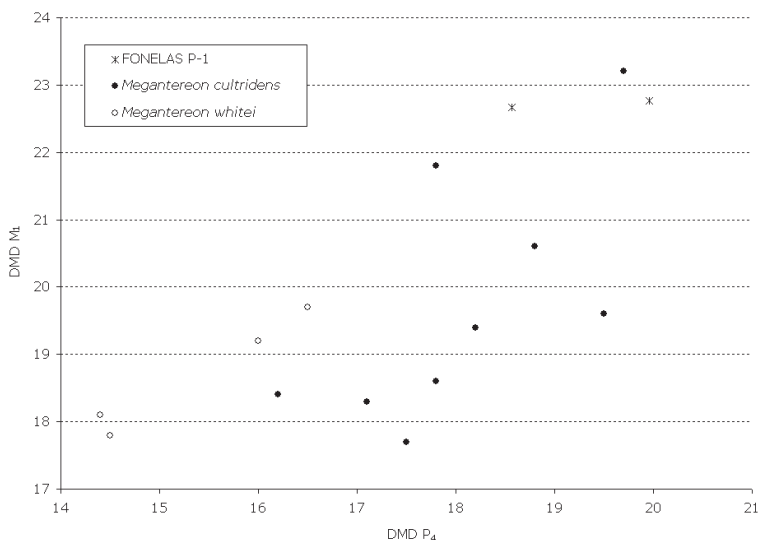


Figura 4. Representación bivariente del diámetro mesio-distal (DMD) de P₄ frente a M₁ en ejemplares europeos de *Megantereon*. Datos tomados de tabla 2, Schaub (1925), Turner (1987b), Vekua (1996) y Sardella (1998).

En cuanto a la dentición inferior, como ya se ha comentado, se observa que P₃ es un diente de desarrollo muy variable, estando muy reducido en ejemplares que presentan diastema. La mandíbula de Villarroya 1794M presenta una serie dentaria de dimensiones reducidas con respecto a los ejemplares de Fonelas P-1, sin embargo P₃ presenta un diámetro mesio-distal mayor y un diámetro buco-lingual (DBL) menor, esto es, es un diente más largo y más estrecho que lo observado en los materiales de Fonelas P-1. La variabilidad métrica en este diente es también observable entre los fósiles de Fonelas P-1, ya que el ejemplar FP1-2002-5001, pese a representar un individuo subadulto y mostrar dimensiones generales menores, presenta un P₃ mayor que el de la hemimandíbula FP1-2002-1391, perteneciente a un individuo adulto (Tabla 2).

En el ejemplar de Villarroya, el cíngulo labial en P₃ está bastante más marcado, el paracónido está sustituido por una débil cresta y las c.a.p. son muy bajas (Fig. 5). El protocónido, al igual que en el material de Fonelas P-1, alcanza prácticamente la altura del paracónido de P₄.

En el ejemplar de Nihowan figurado por Teilhard de Chardin y Piveteau (1930) se observa un P₃ muy reducido, sin paracónido, con un protocónido que no alcanza la altura del paracónido de P₄, con una única c.a.p. y con cíngulo labial poco marcado. En el ejemplar de Saint Vallier figurado por Viret (1954) P₃ es muy similar al elemento homólogo de Fonelas P-1, ya que presenta un pequeño esbozo de paracónido, un protocónido desarrollado que casi alcanza la altura del paracónido de P₄ y dos c.a.p. bien diferenciadas. Viret, en dicho trabajo, argumenta que los ejemplares procedentes de Perrier y de Saint Vallier presentan caracteres más primitivos que el ejemplar de Valdarno figurado por Fabrini (1890), ya que P₃ es más largo

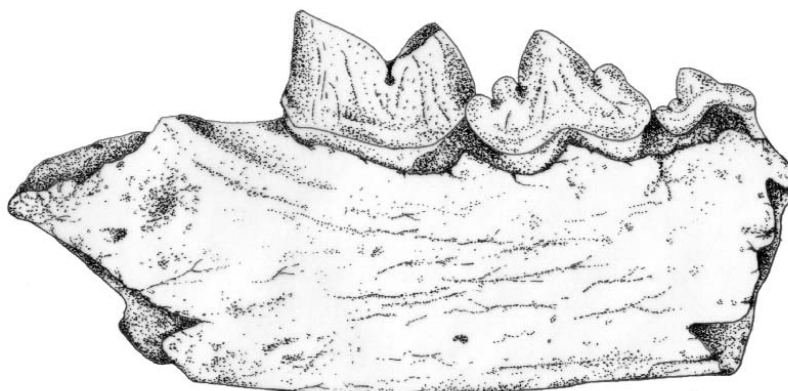


Figura 5. Fragmento de hemimandíbula de *Megantereon cultridens* procedente de Villarroya (1794M). Escala gráfica: 1 cm.

en los especímenes de Francia. El individuo de Dmanisi presenta un P_3 extremadamente reducido, con un protocónido muy bajo, que no alcanza la altura del paracónido de P_4 , y una única c.a.p.

P_4 es un diente más homogéneo, que se observa más secodonto en los ejemplares de Fonelas P-1 que el resto de especímenes conocidos. Mientras en el fósil de Villarroya el paracónido es bajo y se encuentra tumbado sobre el protocónido (Fig. 5), en los individuos de Fonelas P-1 el paracónido es más alto y se encuentra mejor individualizado, con una proyección apical mesial (Fig. 2 A_1 y B_1). Aunque en los ejemplares de Villarroya el paracónido se encuentra ligeramente más desarrollado que la primera c.a.p., en los especímenes de Fonelas P-1 esta diferencia es mayor. Por el contrario, el cíngulo labial se encuentra mejor desarrollado en los ejemplares de Villarroya. Viret (1954) identifica el desarrollo de las cúspides como un carácter derivado, y subraya que las mandíbulas de Perrier y de Saint Vallier presentan cúspides menos exageradas en P_4 que la mandíbula procedente de Valdarno superior. Las cúspides se encuentran bien desarrolladas en los especímenes procedentes de Dmanisi (Vekua, 1996; Lám. 19). Curiosamente, los fósiles de Venta Micena muestran un P_4 con un paracónido débil, una primera c.a.p. pequeña y un cíngulo posterior poco desarrollado, no llegando a formar una segunda cúspide accesoria (Pons-Moyà, 1987). Los fósiles de Venta Micena fueron clasificados por Pons-Moyà como *Megantereon cultridens adroveri*, la más moderna de las cronosubespecies del grupo característica del Epivillafranquiense, taxón asimismo identificado por Hemmer (2001) en Untermassfeld, autor que no valida la identificación de *M. whitei* en dicho yacimiento alemán o en el registro fósil europeo como sustituto de *M. cultridens adroveri*.

Métricamente el cuarto premolar inferior de los ejemplares de Fonelas P-1 muestra dimensiones afines a aquellas que presentan los elementos homólogos de Villarroya, Olivola, Valdarno superior y Saint Vallier (Fig. 6), netamente mayores que aquellas que muestran los especímenes de Argentario, Venta Micena o Apollonia-1, yacimientos de cronologías más modernas.

En la carniceira inferior el carácter más significativo que presentan los dos ejemplares registrados en Fonelas P-1 con respecto al resto de especímenes revisados es el notable abultamiento labial que muestra la corona en el contacto entre paracónido y protocónido (Fig. 2 A_1 y B_1). Este carácter no ha sido descrito en ninguno de los ejemplares conocidos de la especie, desconociéndose por el momento el significado funcional del mismo. Futuros hallazgos y la aparición de dentición yugal superior permitirán caracterizar la función de esta estructura en una carniceira inferior de estas características. Por otra parte, en todos los especímenes observados el paracónido se encuentra menos desarrollado que el protocónido, estando ambas cúspides separadas por un profundo surco. Al igual que en los ejemplares de Fonelas P-1, los fósiles

Entre los especímenes europeos, los datos métricos de la carnícera inferior sugieren una proximidad con los ejemplares del Valdarno superior (Fig. 7), aunque los elementos de Fonelas P-1 presentan diámetros buco-linguales mayores que ningún ejemplar europeo conocido hasta la actualidad, debido al engrosamiento labial de la base del diente comentado previamente.

La anatomía observada en los elementos pertenecientes al esqueleto postcraneal corresponden a un félido macairodontino de tamaño mediano y de constitución robusta, habiendo sido atribuidos a esta forma.

Conclusiones

Independientemente de la problemática taxonómica concreta sobre la existencia en el registro europeo de una o dos especies (véase Turner, 1987b; Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995, 1996; Sardella, 1998; Werdelin y Lewis, 2002), los materiales de Fonelas P-1 presentan características anatómicas suficientemente diagnósticas para ser identificados como una nueva variedad de *Megantereon cultridens*: *M. cultridens roderici* n. ssp.

El material de Fonelas P-1 presenta una combinación de caracteres primitivos y derivados, ya que muestra por una parte un P_3 bien desarrollado, típico de las formas más primitivas, y por otra caninos superiores de grandes dimensiones, dientes yugales de cúspides muy secodontas, y un paracónido de P_4 muy desarrollado, morfologías más frecuentes en especímenes más modernos y derivados.

En general, las formas asiáticas presentan tamaños mayores y morfologías menos derivadas que sus relativos europeos. Las formas africanas varían sustancialmente en talla y anatómicamente muestran caracteres más derivados (p. ej. un mayor grado de reducción en los premolares).

El escaso número de especímenes disponibles para el género en cada yacimiento y su elevada heterogeneidad sugieren mucha precaución a la hora de utilizar los datos biométricos para elaborar hipótesis taxonómicas tan rotundas como las presentadas por Martínez-Navarro y Palmqvist (1995, 1996) o Palmqvist (2002).

REGISTRO DE *Homotherium latidens* (Owen, 1846)

La primera descripción de *Homotherium* fue realizada por Cuvier en 1824, quien da cuenta de la dentición crenulada de los caninos superiores sobre materiales registrados en el Valdarno superior, aunque este autor atribuyó los fósiles al género *Ursus*, creando la subespecie *Ursus cultridens arvernensis* (diferenciándose así de aquellos con caninos superiores lisos, *Ursus cultridens issiodorensis*, más tarde reclasificados en el género *Megantereon*). Unos años más tarde Kaup (1833) identifica en esta misma localidad la presencia de un félido macairodontino, proponiendo el género *Machairodus*. En 1846 Owen estudia los especímenes británicos de Kent's Cavern atribuyéndolos a la especie *Machairodus latidens*. Fabrini (1890) describe en el Valdarno superior dos nuevos macairodontinos con grandes caninos superiores de aristas crenuladas, *Machairodus crenatidens* y *Machairodus nestianus*, relacionándolos con el taxón mioceno *Machairodus aphanistus* Kaup, 1883 y con el félido plioceno *Machairodus cultridens* Cuvier, 1824. Fabrini distingue dos especies basándose principalmente en las diferencias en las crenulaciones de los caninos superiores, ya que éstas están presentes en *M. crenatidens* en ambas caras del canino, mientras en *M. nestianus* solamente observa crenulaciones en la cara distal del diente. Por último, Fabrini propone la inclusión de éstos últimos materiales en un nuevo género: *Homotherium*. En

1925 Schaub agrupa por un lado las especies con caninos alargados sin crenulaciones, tales como *Machairodus aphanistus*, *Machairodus cultridens* y el género americano *Smilodon*, y por otro las especies de caninos crenulados como *Machairodus latidens* y *Machairodus crenatidens*. Kretzoi (1929) opta por incluir estas especies de caninos crenulados en el género *Epimachairodus*, y diferencia entre las formas más meridionales (*E. crenatidens*) y las formas nórdicas (*E. boulei* y *E. hungaricus*). Viret (1954), en el estudio taxonómico de los fósiles de Saint Vallier, vuelve a retomar el género *Homotherium* propuesto por Fabrini para la especie *H. crenatidens*, argumentando que las diferencias entre las especies *H. crenatidens* y *H. nestianus* no son suficientes para establecer dos géneros distintos. Piveteau (1961) sugiere además la inclusión en el género *Homotherium* de los materiales descritos por Owen (1846) como *Machairodus latidens* y de aquellos descritos por Teilhard de Chardin (1936) como *Machairodus ultimus*.

En 1976 Bonis sinonimiza la especie *H. hungaricus* con *H. crenatidens* y *H. ultimus* con *H. latidens*. Ficarelli (1979) plantea por primera vez la sinonimia entre las especies *H. nestianus*, *H. boulei*, *H. latidens*, *H. moravicum* y *H. crenatidens*. Tanto Pons-Moyà y Moyà-Solà (1992) como Galobart *et al.* (2003) aceptan la clasificación sugerida por Ficarelli (1979), apoyada por el reciente estudio de los fósiles registrados en Incarcal, entre los cuales es posible observar la variabilidad tanto anatómica como biométrica descrita en Eurasia para las distintas especies de *Homotherium*.

Sinonimias

Debido a la ambigüedad taxonómica existente entre los registros de *Homotherium* procedentes de yacimientos africanos, y a la necesidad de comparar los registros del Viejo y Nuevo Mundo (Garrido y Arribas, 2008), se cita a continuación únicamente la relación de sinonimias reconocidas para Eurasia:

- 1824. *Ursus cultridens arvernensis* - Cuvier
- 1833. *Machairodus* - Kaup
- 1846. *Machairodus latidens* - Owen
- 1854. *Machairodus sainzelli* - Aymard
- 1883. *Machairodus megantereon* - Forsyth-Major (*pro parte*)
- 1889. *Machairodus crenatidens* - Weithhofer
- 1890. *Machairodus crenatidens* - Fabrini
- 1890. *Homotherium nestianus* - Fabrini
- 1916. *Homotherium moravicum* - Woldrich
- 1929. *Epimachairodus crenatidens* - Kretzoi
- 1929. *Epimachairodus latidens* - Kretzoi
- 1929. *Epimachairodus boulei* - Kretzoi
- 1929. *Epimachairodus hungaricus* - Kretzoi
- 1931. *Epimachairodus crenatidens* - Pilgrim
- 1936. *Machairodus ultimus* - Teilhard de Chardin
- 1939. *Machairodus ultimus* - Teilhard de Chardin
- 1954. *Homotherium crenatidens* - Viret
- 1961. *Homotherium crenatidens* - Piveteau
- 1961. *Homotherium nestianus* - Piveteau
- 1963. *Homotherium crenatidens* - Ballesio
- 1965. *Homotherium crenatidens* - Bolomey

1976. *Homotherium nestianus* - Bonis
1976. *Homotherium crenatidens* - Bonis
1976. *Homotherium moravicum* - Bonis
1976. *Dinobastis ultimus* - Bonis
1979. *Homotherium crenatidens* - Ficarelli
1984. *Homotherium crenatidens* - Julià y Villalta
1986. *Homotherium crenatidens* - De Giuli y Masini
1986. *Homotherium latidens* - Antunes
1987. *Homotherium latidens* - Pons-Moyà
1987. *Homotherium crenatidens* - Alcalá *et al.*
1990. *Homotherium crenatidens* - Radulesco y Samson
1994. *Homotherium crenatidens* - Arribas y Bernad
1996. *Homotherium latidens* - Cardoso
1996. *Homotherium crenatidens* - Ballesio
1996. *Homotherium crenatidens* - Vekua
1996. *Dinobastis latidens* - Ballesio
1997. *Homotherium latidens* - Turner y Antón
1999. *Homotherium latidens* - Antón y Galobart
2001. *Homotherium crenatidens* - Koufos
2001. *Homotherium crenatidens* - Hemmer
2001. *Homotherium* sp. cf. *Homotherium latidens* - Arribas *et al.*
2003. *Homotherium latidens* - Galobart *et al.*
2004a. *Homotherium* sp. cf. *Homotherium latidens* - Arribas *et al.*
2006. *Homotherium latidens* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

Debido a las ambigüedades comentadas previamente, únicamente se listan a continuación aquellos yacimientos euroasiáticos con registro fósil de *Homotherium*:

- Perrier - Rocca Neyra (Schaub, 1934; Piveteau, 1945; Bonis, 1976)
Odessa Catacombs (Sotnikova, 1989)
Triversa (Kotsakis, 1986)
Villarroya (Alcalá *et al.*, 1987; Arribas y Bernad, 1994)
Liventzovka (Sotnikova *et al.*, 2002)
La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977)
Saint Vallier (Viret, 1954)
Le Coupet (Heintz *et al.*, 1974)
Senèze (Ballesio, 1963)
Sesklo (Koufos, 2001)
Valea Graunceanului (Radulesco y Samson, 1990)
Olivola (Schaub, 1934)
Valdarno superior (Fabrini, 1890; Kretzoi, 1929)
Slivnitsa (Spasov, 2000)
Dmanisi (Vekua, 1996)

Poggio Rosso (Mazza *et al.*, 2004)
Casa Frata (Borselli *et al.*, 1980; De Giuli y Masini, 1986)
Sainzelles (Boule, 1901; Kretzoi, 1929; Bonis, 1976)
Venta Micena (Pons-Moyà, 1987)
Ceysaquet (Bonis, 1976)
Pirro Nord (De Giuli, Masini y Torre, 1986)
Puspökfördö (Kretzoi, 1929)
Beftia 13 (Bolomey, 1965; Terzea y Jurcsak, 1976)
? Barranco León-5 (Turq *et al.*, 1996; Martínez *et al.*, 2003)
Untermassfeld (Hemmer, 2001)
Cueva Victoria (Pons-Moyà, 1982)
Incarcal (Julià y Villata, 1984; Galobart *et al.*, 2003)
Huescar-1 (Alcalá y Morales, 1989)
Stránská Skála (Woldrich, 1916; Bonis, 1976)
Atapuerca, Gran Dolina (García y Arsuaga, 1999)
Voigtstedt (Bonis, 1976)
Süssenborn (Schaefer, 1969; Bonis, 1976)
Hundsheim (Bonis, 1976)
Forest Bed (Bonis, 1976)
Kent's Cavern (Owen, 1846; Straw, 1996)

Melhada (Antunes, 1986)

Materiales

FP1-2002-1483.- Húmero derecho.

Número mínimo de individuos: 1 adulto.

Descripción

El único elemento registrado por el momento en Fonelas P-1 perteneciente a *Homotherium* es un húmero derecho³. La diáfisis de este húmero aparece colapsada por presión de sedimento en su región proximal, mientras la mitad distal se conserva íntegra, sin deformar (Fig. 8). Ambas epífisis presentan señales de mordisqueo de carnívoros, los cuales han destruido gran parte de la epífisis proximal (de la que únicamente se conserva un fragmento de la cabeza articular) y el epicóndilo lateral de la epífisis distal. Además, es posible observar numerosas marcas de resbalones de premolares de hiénidos a lo largo de la diáfisis.

En la mitad distal del elemento se observa, en vista craneal, una fuerte cresta humeral muy pronunciada y aguda, que no llega a prolongarse sobre la epífisis, y que en su porción proximal continuaría con una tuberosidad deltoidea que no se ha conservado. Este gran desarrollo de la cresta humeral indica la presencia de unos músculos tríceps braquial y braquiocéfálico muy funcionales. La región supracondilar

³ Durante la campaña de excavación sistemática llevada a cabo durante 2004 se ha registrado un fragmento de hemimandíbula derecha con DI₂, DI₃, DP₃, DP₄, C, I₃ y gérmenes de P₃, P₄ y M₁ perteneciente a *Homotherium latidens* (FP1-2004-2740) que permanece en proceso de estudio (Fig. 9) junto a los materiales recuperados en la campaña de 2007.

anterior forma una amplia superficie aplanada. En vista caudal aparece una cresta supracondilar lateral bien desarrollada (aunque mucho menos aguda y prominente que la cresta humeral) para la inserción de los músculos braquio-radial, extensor radial del carpo y ancóneo, involucrados en la extensión de la articulación del codo. Esta cresta supracondilar lateral parte de una gran tuberosidad que se desarrolla sobre el epicóndilo lateral y se pierde hacia el punto medio de la diáfisis. Medialmente se observa una fosa supracondilar reducida, de contorno alargado, cuyo recorrido se muestra oblicuo hacia la región antero-medial. La epífisis distal muestra en su epicóndilo medial una tuberosidad muy desarrollada para la inserción del músculo pronador. El epicóndilo lateral no se ha conservado. La fosa del olécranon es amplia y profunda. La tróclea presenta un labio medial proyectado distalmente sobre el labio lateral, el cual aparece fracturado.

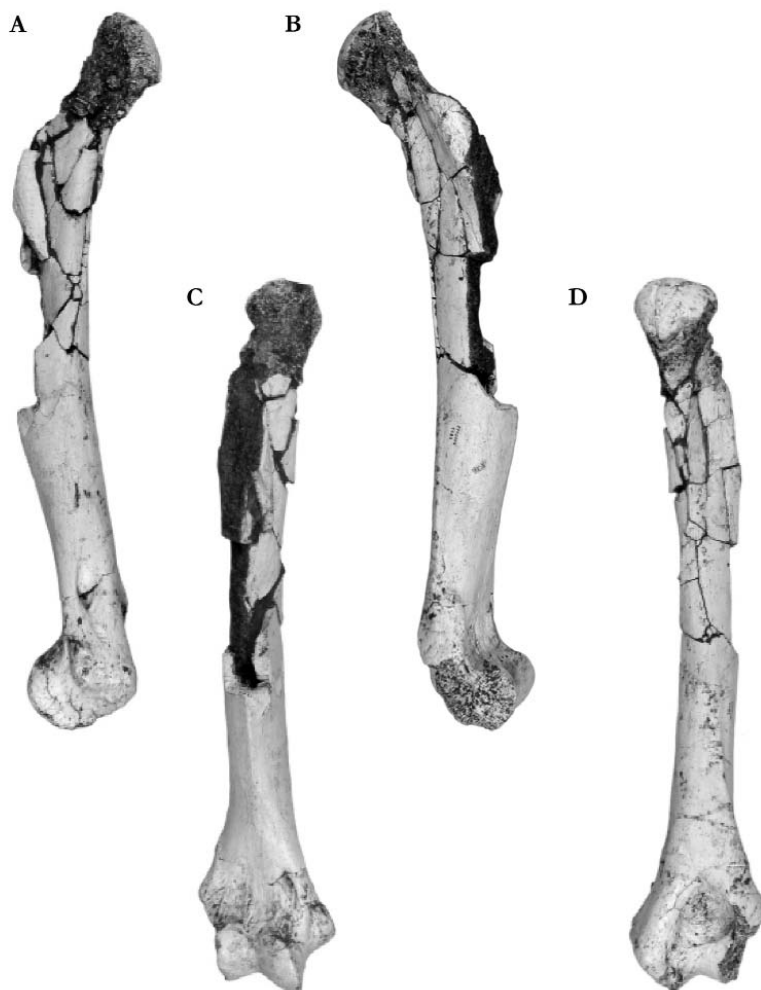


Figura 8. Húmero de *Homotherium latidens* (FP1-2002-1483). **A:** vista medial; **B:** vista lateral; **C:** vista anterior y **D:** vista posterior. Escala gráfica: 1 cm.



Figura 9. Vista labial de fragmento de rama horizontal de hemimandíbula derecha de un individuo infantil de *Homotherium latidens* (FP1-2004-2740) que permanece en estudio. Escala gráfica: 1 cm.

Discusión

El gran tamaño del elemento y la presencia de una fosa supracondilar permite identificar inmediatamente la presencia de un miembro de la familia Felidae, ya que esta estructura únicamente se observa en representantes de las familias Felidae, Mustelidae, Herpestidae y Viverridae.

La robustez de la diáfisis, con ángulo de penetración de la fosa supracondilar muy oblicuo, el gran desarrollo de la cresta humeral y la presencia de una fosa del olécranon amplia y profunda y una tróclea con un labio medial muy pronunciado, indican la presencia de un macairodontino de gran tamaño en Fonelas P-1⁴.

Los principales caracteres morfológicos que nos permiten identificar el húmero FP1-2002-1483 como *Homotherium* son, por una parte, el gran desarrollo que muestra la cresta humeral (ver Ballesio, 1963; fig. 25), la cual se encuentra menos pronunciada en *Megantereon* (Sardella, 1998), y por otra, la presencia de una región supracondilar anterior aplanada y de una constricción central de la tróclea relativamente gruesa (28,42 mm.) (Turner, 1987b). En el ejemplar FP1-2002-1483 se observa una diferencia entre los diámetros transversales (DT) de los labios medial y lateral de la tróclea menor que en los representantes del género *Panthera*. En el húmero de Fonelas P-1 el labio medial es relativamente ancho, mientras en *Panthera* este labio es sustancialmente más estrecho que el labio lateral (ver Turner, 1987b; fig. 5), carácter también visible en los ejemplares de *Megantereon* figurados por (Sardella, 1998, lám. 13, fig. 4a) o Vekua (1996, lám. 22, fig. 5). Por otra parte, en *Megantereon* la epitróclea se encuentra más desarrollada transversalmente que en *Homotherium* y en *Panthera* (Sardella, 1998) y se observa a su vez un mayor desarrollo de la tuberosidad en el epicóndilo medial, y la fosa del olécranon es más larga y estrecha (Sardella, 1998; fig. 13, 4a y 4b; Vekua, 1996, lám. 22, fig. 5). La proyección distal del epicóndilo medial

⁴ El húmero FP1-2002-1483 ha sido comparado con especímenes de *Homotherium* descritos y figurados por Ballesio (1963), Turner (1987a), Hemmer (2001). Este ejemplar ha sido a su vez comparado con aquellos pertenecientes al género *Megantereon* (también presente en Fonelas P-1), del cual se conoce un húmero completo en el yacimiento de Senèze (Schaub, 1925) y varios fragmentos procedentes de Pirro Nord (Sardella, 1998), Sterkfontein (Turner, 1987b), Dmanisi (Vekua, 1996) y Untermaassfeld (Hemmer, 2001).

es, en *Megantereon*, más acusada que *Homotherium* (Ballesio, 1966; fig. 25) y, por tanto, que en FP1-2002-1483.

Además, el húmero presenta unas dimensiones mayores que las observadas para *Megantereon* (Tabla 3) y afines a aquellos especímenes identificados como *Homotherium crenatidens/latidens* procedentes de Senèze (Ballesio, 1966), Venta Micena (datos extraídos de Arribas, 1999; fig. 47, 5) e Incarcal (Galobart *et al.*, 2003), y *Homotherium serum* procedentes de Friesenhahn Cave (Rawn-Schatzinger, 1992).

Conclusiones

A partir de un único fragmento perteneciente al esqueleto postcraneal de un gran félido, es posible determinar la presencia en Fonelas P-1 de *Homotherium*.

Hasta que no se esclarezcan las posibles sinonimias entre la gran cantidad de especies descritas y se definan los caracteres que permiten diferenciar unas de otras, así como las relaciones entre los géneros *Dinobastis* y *Homotherium*, se ha optado por asignar este material a la única especie reconocida en el Villafranquiense europeo: *Homotherium latidens*.

CONCLUSIONES GENERALES

El registro del yacimiento de Fonelas P-1 aporta fósiles de dos macairodontinos: *Megantereon cultridens roderici* n. ssp. y *Homotherium latidens*. El primero se caracteriza por presentar unos elementos dentarios más anchos, en relación con su longitud, que el resto de individuos conocidos para la especie, además de mostrar una combinación de caracteres anatómicos primitivos, derivados y propios. Esto conlleva una novedad taxonómica, representando así la población de Fonelas P-1 una nueva subespecie del Villafranquiense superior. El segundo macairodontino de Fonelas P-1 constituye una forma clásica del Villafranquiense, cuya caracterización anatómica definitiva queda pendiente del estudio de los fósiles del esqueleto craneal recuperados en las campañas de excavación sistemática de los años 2004 y 2007.

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"). Agradecemos al resto del equipo del Proyecto Fonelas su esfuerzo y entusiasmo durante las arduas campañas de excavación paleontológica sistemática.

	DT distal	DT tróclea
FP1-2002-1483	*74	*47,5
<i>Megantereon</i> Dmanisi (n=1)	57	37,6
<i>Homotherium</i> Incarcal (n=2)	72,8-77,3	52-58

Tabla 3. Dimensiones (en mm) comparadas de la epífisis distal del húmero en *Megantereon* y *Homotherium*. Datos tomados de Vekua (1996) y Galobart *et al.* (2003). Los datos del ejemplar de Fonelas P-1 están estimados debido a que la región lateral de la tróclea aparece fracturada con señales de mordisqueo (Fig. 8 B y D).

REFERENCIAS

- Alcalá, L. y Morales, J. 1989. Los carnívoros del Pleistoceno medio de Cúllar de Baza-1 y Huéscar-1 (Cuenca de Guadix-Baza). *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 215-223.
- Alcalá, L., Morales, J. y Soria, D. 1987. Síntesis y bioestratigrafía de los carnívoros pliocenos de las cuencas centrales españolas. *Geogaceta*, 2, 45-47.
- Antunes, M.T. 1986. Acerca de um osso do Plistocénico da Mealhada: presença de um "tigre dente de sabre", *Homotherium latidens* (Owen, 1846). *Ciências da Terra (UNL)*, 8, 43-54.
- Arribas, A. 1999. *Análisis y modelización de la tafonomía del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y su estudio comparativo con otras localidades españolas del Plio-Pleistoceno continental*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 353 pp.
- 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.
- 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. 1986. Les carnivores du gisement Pleistocene d'Oubeidiyeh (Israel). En: *Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jordain a Oubeidiyeh* (Ed. E. Tchernov). Mémoires et Travaux du Centre de Recherche Français de Jérusalem n° 5, Association Paleorient. Paris, 63-91.
- 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.
- Baschieri, F. y Segre, A. 1958. Notizie su un ritrovamento di fauna a Rinoceronte etrusco e Macairodo all'Argentario (prov. Di Grosseto). *Quaternaria*, 4, 195-197.
- Bolomey, A. 1965. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien, Vorläufige Mitteilung. *Berichte der Geologischen Gesellschaft DDR*, 10 (1), 77-88.
- Bonis, L. 1976. Un Félinid à longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme): ses rapports avec les Félinés machairodontes. *Annales de Paléontologie*, 62, 159-198.
- Borselli V., De Giuli, C., Ficarelli, G. y Mazzini, M. 1980. Casa Frata: una località fossilifera del Villafranchiano Superiore presso Terranuova Bracciolini (Arezzo) nel Valdarno Superiore. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 19 (2), 245-258.
- Boule, M. 1901. Révision des espèces européennes de *Machairodus*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4 (1), 551-573.
- Bravard, A. 1828. *Monographie de la Montagne de Perrier, près d'Issoire et de deux espèces fossiles du genre Felis*. Paris, 147 pp.
- Broom, R. 1939. A preliminary account of the Pleistocene carnivores of the Transvaal caves. *Annals of the Transvaal Museum*, 19 (3), 331-338.
- Chow, M y Chow, B.S. 1965. Notes on Villafranchian mammals of Lingyi, Shansi. *Vertebrata Palasiatica*, 9 (2), 223-234.
- Collins, G.E. 1972. A new species of machaerodont from Makapansgat. *Palaeontologia Africana*, 14, 87-92.
- Croizet, J.B. y Jobert, A. 1828. *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Clermont-Ferrand, Paris, 226 pp.
- Cuvier, G. 1824. Recherches sur les ossements fossils, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. *d'Ocagne*, 5, 547 pp.
- 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 Giuli, C., Masini, F. y Torre, D. 1986. The Latest Villafranchian Faunas in Italy: the Pirro Nord Fauna (Apricena, Gargano). *Palaeontographia Italica*, 74, 51-62.

- De Vos, J. y Aziz, F. 1987. Note on two upper canines of *Megantereon* sp. (Mammalia, Felidae) from the Pleistocene of Java. *Proc. B90* (1), 57-63.
- Ewer, R.F. 1955. The fossil carnivores of the Transvaal caves: Machairodontinae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 125, 587-615.
- Ewer, R.F. 1956. The fossil carnivores of the Transvaal Caves: Felinae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 126, 83-95.
- 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.
- Ficcarelli, G. 1979. The Villafranchian machairodonts of Tuscany. *Palaeontographia Italica*, 71, 17-26.
- Forsyth-Major, C.J. 1890. L'ossario di Olivola in Val di Magra (Prov. Di Massa e Carrara). *Atti della Società Toscana di Science Naturalli, Proc. Verb.*, 7, 57-78.
- 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. 1999. Carnivores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37, 415-430.
- Garrido, G. 2006. Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranchiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2008. Generalidades sobre los carnívoros del Villafranchiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. En este volumen.
- Heintz, E., Guérin, C., Martin, R. y Prat, F. 1974. Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 78 (1), 169-182.
- 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.
- 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. 1979. Diversification et affinités des carnivores pliocènes du groupe de l'Omo et de la formation d'Hadar (Ethiopie). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 21 (7), 289-293.
- Julià, R. y Villalta, J.F. 1984. El yacimiento de vertebrados del Pleistoceno inferior de Crespià (Girona, NE de la Península Ibérica). *Acta Geológica Hispánica*, 19 (2), 129-138.
- Kaup, J. 1833. Description d'ossements fossils de mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt. *Second Cahier*, 4, 1-31
- Kotsakis, T. 1986. Elementi di paleobiogeografia dei mammiferi treziari. *Hystrix*, 1, 25-68.
- Koufos, G.D. 1992. The Pleistocene Carnivores of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Annales de Paléontologie*, 78 (4), 205-257.
- Koufos, G. 2001. The Villafranchian mammalian faunas and biochronology of Greece. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 40 (2), 217-223.
- Kretzoi, M. 1929. Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aleuroideen. *International Zoological Congress*. Budapest, 1293-2355.
- Kurtén, B. y Crusafont, M. 1977. Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentationes Biologicae*, 85, 1-39.
- Kurtén, B. y Werdelin, L. 1990. Relationships between North and South American *Smilodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10 (2), 158-169.
- Leakey, M.G. 1976. Carnivora of East Rudolf succession. En: *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin* (Eds. Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac y R.E.F. Leakey). Chicago University Press, 302-313.

- Martínez, B., Espigares, M.P. y Ros, S. 2003. Estudio preliminar de las asociaciones de grandes mamíferos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Orce, Granada, España) (Informe de las campañas de 1999-2002). En: *El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria científica campañas 1999-2002*. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía. 115-136.
- 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.
- Mazza, P.P.A., Bertini, A. y Magi, M. 2004. The Late Pliocene site of Poggio Rosso (Central Italy): taphonomy and palaeoenvironment. *Palaios*, 19, 227-248.
- Miralles, A. y Crusafont, M. 1952. Algunos casos de paleopatología y de paleoteratología en artiodáctilos del Terciario español. *Estudios Geológicos*, 8, 225-231.
- Owen, R. 1846. *A history of the British fossil mammals, and birds*. Van Voorst, London, 560 pp.
- Palmqvist, P. 2002. On the presence of *Megantereon whitei* at the South Turkwel hominid site, Northern Kenya. *Journal of Paleontology*, 76 (5), 928-930.
- Palmqvist, P., Torregrosa, V., Pérez-Claros, J.A., Martínez-Navarro, B. y Turner, A. 2007. A re-evaluation of the diversity of *Megantereon* (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) and the problem of species identification in extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 160-175.
- Petter, G. y Howell, F.C. 1982. Un félinid machairodonte des formations plio-pleistocènes des Siwaliks : *Megantereon falconeri* Pomell=*M. sivalensis* (F. et C.). (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Academie des Sciences, Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances, Série III*, 295, 53-56.
- Pilgrim, G.E. 1931. *Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the department of geology*. British Museum. (Natural History), 1-174
- Pilgrim, G.E. 1932. The fossil Carnivora of India. *Palaeontologica Indica*, 18, 1-232.
- Piveteau, J. 1945. Note préliminaire sur un *Machairodus* du gisement de Perrier (Puy-de-Dôme). *Comptes Rendus de la Société Géologique de France*, 15, 156-158.
- 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. 1987. Los carnívoros (Mammalia) de Venta Micena (Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, mem. esp. 1, 109-128.
- 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.
- Radulesco, C. y Samson, P. 1990. The Plio-Pleistocene mammalian succession of the Oltet Valley, Dacic Basin, Romania. *Quartärpaläontologie*, 8, 225-232.
- Rawn-Schatzinger, V. 1992. The scimitar cat *Homotherium serum* Cope. *Illinois State Museum Reports of Investigations*, 47, 1-80.
- Ruiter, D. J. de. 2003. Revised faunal lists for Members 1-3 of Swartkrans, South Africa. *Annals of the Transvaal Museum*, 40, 29-41.
- 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.
- Schaefer, H. 1969. Carnivores from the Pleistocene of Süssenborn, Germany. *Palaeontographica Abteilung A*, 3, 757-760.

- Schaub, S. 1925. Ueber die Osteologie von *Machairodus cultridens* Cuvier. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 19, 255-266.
- Schaub, S. 1934. Observations critiques sur quelques Machairodontidés. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 27 (2), 399-406.
- 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 Parazitology*.
- Sotnikova, M.V. 1989. Late Pliocene-Early Pleistocene Carnivora. Stratigraphic significance. *Nakua, Transactions*, 440, 1-123.
- Sotnikova, M.V, Baigusheva, V.S. y Titov, V.V. 2002. Carnivores of the Khapry faunal assemblage and their stratigraphic implications. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 10 (4), 62-78
- Spassov, N. 2000. Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of Bulgaria and South Europe. *Historia Naturalis Bulgarica*, 12, 89-128.
- Straw, A. 1996. The Quaternary record of Kent's Cavern, a brief reminder and update. *Quaternary Newsletter*, 80, 17-25.
- Teilhard de Chardin, P. 1936. Fossil mammals from locality 9 of Choukoutien. *Palaeontologica Sinica*, ser. C, 7 (3).
- Teilhard de Chardin, P. 1939. On two skulls of *Machairodus* from the lower Pleistocene beds of Choukoutien. *Bulletin of the Geological Society of China*, 19, 235-256.
- Teilhard de Chardin, P. y Leroy, P. 1945. *Les Félidés de Chine*. Institut de Géobiologie n° 11, 58 pp.
- Teilhard de Chardin, P. y Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19, 3-134.
- Terzea, E. y Jurcsak, T. 1976. Faune de mammifères de Beftia XIII (Bihar, Roumanie) et son âge géologique. *Travaux del Institut de Spéleologia « Emile Racovitza »*, 15, 175-185.
- 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.
- Turq, A., Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Arribas, A., Agustí, J. y Rodríguez-Vidal, J. 1996. Le Plio-Pléistocène de la région d'Orce, province de Grenade, Espagne: Bilan et perspectives de recherche. *Paléo*, 8, 161-204.
- Vekua, A. 1996. Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, 42, 77-180.
- 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.
- 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.
- Viseras, C., Soria, J.M., Durán, J.J., Pla, S., Garrido, G., García-García, F. y Arribas, A. 2006. A Large Mammals Site in a Meandering Fluvial Context (Fonelas P-1, Late Pliocene, Guadix Basin, Spain). Sedimentological keys for its palaeoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 242, 139-168.
- 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 Lewis, M. 2002. Species identification in *Megantereon*: a reply to Palmqvist. *Journal of Paleontology*, 76 (5), 931-933.
- Woldrich, J. 1916. *Machairodus* in Höhlendiluvium von Mähren und Niederösterreich. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 134-137.
- 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.

