

El género *Paramachairodus* Pilgrim, 1913 (Felidae, Machairodontinae) en el Mioceno superior español

The genus Paramachairodus Pilgrim, 1913 (Felidae, Machairodontinae) in the Spanish Upper Miocene

Manuel J. Salesa¹, Plinio Montoya², Luis Alcalá³ y Jorge Morales¹

Resumen: En el presente trabajo se estudian los elementos dentarios del férido machairodontino *Paramachairodus* PILGRIM, 1913 procedentes del Mioceno superior de España. Gracias al hallazgo de la excepcional muestra de Batallones-1 (MN10) se ha podido caracterizar la dentición de *P. ogygia* (KAUP, 1832), que se distingue por sus rasgos todavía primitivos: caninos no crenulados, P³ bien desarrollado y con una expansión postero-lingual, y P⁴ sin ectostilo y con fuerte protocono. Por contra, *P. orientalis* (KITTL, 1887) muestra caracteres claramente derivados, como son la presencia de caninos crenulados, P³ reducido y sin expansión postero-lingual, y P⁴ relativamente alargado, con ectostilo bien formado y con un protocono reducido y retrasado. El estudio de la dentición procedente de varios yacimientos del Turoliense ha permitido identificar *P. ogygia* en Crevillente 2 (MN11) y *P. orientalis* en Puente Minero (MN11) y Concud (MN12). Los restos dentarios hallados en Las Casiones (MN13), que combinan caracteres morfológicos típicos de *P. ogygia* con una gran talla en algunos de los elementos, han sido determinados como *Paramachairodus* sp. Es posible que a lo largo de todo el Turoliense hayan coexistido en la Península Ibérica dos líneas de *Paramachairodus*, una que parte de *P. ogygia*, caracterizada por una dentición de tipo primitivo, en la que se manifiesta un incremento de la talla a lo largo de este intervalo temporal, y otra que muestra ya desde el Turoliense inferior una dentición derivada del tipo de *P. orientalis*.

Palabras clave: Carnivora, Felidae, *Paramachairodus*, Vallesiense, Turoliense, España.

Abstract: We present a study of the dental remains of the sabertooth cat *Paramachairodus* PILGRIM, 1913 from the Upper Miocene of Spain. As a result of the exceptional discoveries at Batallones-1 (MN 10) it has been possible to characterize the dentition of *P. ogygia*. This species can be distinguished by the following primitive features: canines without crenulation, P³ with a postero-lingual expansion and P⁴ without ectostyle and with a strong protocone. In contrast, *P. orientalis* shows the following clearly derived characters: crenulated canines, P³ reduced in size and without postero-lingual expansion, and P⁴ with a well marked ectostyle as well as a reduced protocone displaced backwards. The study of the dental remains from several turolian sites allows us to identify the species *P. ogygia* in Crevillente 2 (MN11), and *P. orientalis* in Puente Minero (MN 11) and Concud (MN 12). The dentition from Las Casiones (MN 13), which combines typical features of *P. ogygia* with some large teeth in the dental sample, has been determined as *Paramachairodus* sp. It is possible that two lines of *Paramachairodus* have coexisted throughout the Turolian age in the Iberian Peninsula. One of them, with a primitive dentition, starts with *P. ogygia*, and shows an increase in size throughout its temporal distribution. The other one had already developed a derived dentition, similar to *P. orientalis*, by the beginning of the lower Turolian.

Key words: Carnivora, Felidae, *Paramachairodus*, Vallesian, Turolian, Spain.

INTRODUCCIÓN

El género *Paramachairodus* fue creado por PILGRIM (1913) en su trabajo “The Correlation of the

Siwaliks with Mammal Horizons of Europe”. Sin embargo, en este estudio el autor no designó especie tipo, a pesar de que, según explicó más tarde (PILGRIM, 1931), su intención era elegir la especie

¹ Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, c/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. MJS: mens188@mncn.csic.es; JM: mcnm166@mncn.csic.es

² Departament de Geologia, Universitat de Valencia, Doctor Moliner 50, 46100 Burjassot, Spain. pmontoya@uv.es

³ Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel. Edificio Dinopolis. 44002 Teruel, Spain.

Machairodus schlosseri WEITHOFER, 1888, que consideraba sinónima de *Machairodus orientalis* KITTL, 1887. Desde entonces la sistemática de este género ha estado sujeta a numerosas discusiones, ya que han sido varias las especies designadas a partir de material que, además de ser escaso, presentaba diferencias de muy limitado valor diagnóstico, por tratarse de rasgos morfológicos sujetos a una amplia variabilidad, como

la morfología de los forámenes mentonianos o el ángulo de la sínfisis mandibular. Por ello, actualmente se suelen reconocer tan sólo dos especies, *P. ogygia* (KAUP, 1832) y *P. orientalis* (KITTL, 1887) (PILGRIM, 1931; BEAUMONT, 1975; MORALES & SORIA, 1977; MONTOYA, 1994; MORLO, 1997; GINSBURG, 1999, entre otros), aunque algunos autores han discutido la posibilidad de que *P. maximiliani* (ZDANSKY, 1924), muy

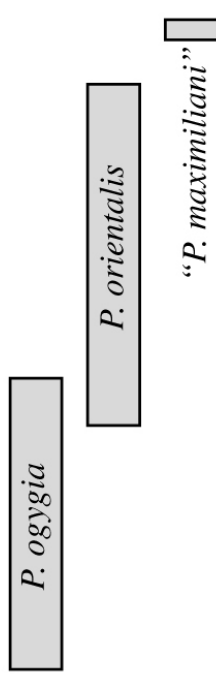
PISO		ZONA MN	ZONA LOCAL	ESPAÑA	RESTO DE EURASIA	Especies
TUROLIENSE	13	M3	5	Venta del Moro	Polgárdi	 <i>P. ogygia</i> <i>P. orientalis</i> “ <i>P. maximiliani</i> ”
		M2	6	Las Casiones		
		M1	6	Concud		
	12	L	7	Casa del Acero	Pikermi Hasnot Halmyropotamos	
		K	8	Crevillente-2 Puente Minero Piera	Maragha	
	11					
VALLESIENSE	10	J3	9	Batallones-1	Eppelsheim	
		J2	9			
		J1	9			
	I	10				
9	H					

Figura 1.-Distribución cronoestratigráfica de los yacimientos euroasiáticos en los que se ha registrado la presencia de *Paramachairodus*; se incluyen también las localidades tipo de los Metailurini *Fortunictis acerensis* PONS-MOYÀ, 1987 (Casa del Acero, España) y *Stenailurus teilhardi* CRUSAFONT y AGUIRRE, 1972 (Piera, España), además de Halmyropotamos (Grecia) yacimiento del cual se han tomado los datos de *Metailurus major* ZDANSKY, 1924.

Figure 1.-Chronostratigraphic distribution of the main Euroasiatic fossil sites with presence of *Paramachairodus*; it has been also included the type localities of the two Metailurini *Fortunictis acerensis* PONS-MOYÀ, 1987 (Casa del Acero, Spain) and *Stenailurus teilhardi* CRUSAFONT & AGUIRRE, 1972 (Piera, Spain), and Halmyropotamos (Greece) from where the data of *Metailurus major* ZDANSKY, 1924 have been taken.

similar a *P. orientalis* pero de mayor tamaño, tenga validez como una tercera especie dentro del género (MORALES, 1984; ALCALÁ, 1994).

El registro más antiguo del género en la Península Ibérica lo constituye *Paramachairodus ogygia* procedente del Vallesiense superior (zona MN 10) del Cerro de los Batallones, en Madrid (MORALES *et al.*, 1992), especialmente del yacimiento de Batallones-1 (Fig. 1). De esta localidad se ha recuperado hasta la fecha una muestra de gran importancia tanto por el excepcional estado de conservación de los fósiles, como por su gran abundancia, constituyendo la colección más numerosa de las conocidas para este félido. No se aborda en este trabajo la descripción y estudio de los fósiles del Cerro de los Batallones, ya que esto constituye el tema de la Tesis Doctoral en curso de uno de los firmantes (M. J. S.). Únicamente se utiliza aquí esta excepcional colección como muestra de control.

El resto de citas del género en yacimientos españoles, corresponden todas ellas al Turoliense. Así, MORALES & SORIA (1977) asignan a *Paramachairodus orientalis* algunos restos dentarios procedentes del Turoliense medio (MN12) de Concud (Teruel), MORALES (1984) identifica como perteneciente a *P. maximiliani* el escaso material del Turoliense final (MN13) de Venta del Moro (Valencia), ALCALÁ *et al.* (1991) citan *P. orientalis* en el Turoliense inferior (MN11) de Puente Minero (Teruel), ALCALÁ (1994) asigna también a *P. orientalis* y a *P. aff. orientalis* algunos restos procedentes de las localidades turoleses de Concud y Las Casiones, esta última perteneciente al Turoliense superior (MN13) y, por último, MONTOYA (1994) identifica a *P. ogygia* en el Turoliense inferior (MN11) de Crevillente 2 y MONTOYA & ALBERDI (1995) citan *P. cf. orientalis* en el Turoliense medio (MN12) de Crevillente 15 y 16 (Alicante).

En el presente trabajo se describen y figuran los elementos dentarios de *Paramachairodus* procedentes del Turoliense inferior (MN11) de Crevillente 2, y se lleva a cabo la revisión y estudio comparativo de los diferentes materiales asignados a *Paramachairodus*, hallados en los citados yacimientos del Mioceno superior español.

SISTEMÁTICA

Orden CARNIVORA BOWDICH, 1821
 Familia Felidae GRAY, 1821
 Género *Paramachairodus* PILGRIM, 1913

Paramachairodus ogygia (KAUP, 1832)
 (Lám. 1, figs. 1 a 4)

LOCALIDAD TIPO: Eppelsheim (Alemania), Vallesiense inferior (MN9)

DIAGNOSIS: en PILGRIM (1931, pág. 140)

MATERIAL ESTUDIADO

Crevillente 2 (Turoliense inferior, MN11)

CR2-126: I³ derecho

CR2-192 y CR2-205: dos C superiores incompletos de un mismo individuo

CR2-880: C superior izquierdo

CR2-A54 y CR2-A53: P³ incompleto y P⁴ de la misma serie dentaria izquierda

CR2-924: M₁ derecho

Todos los ejemplares de Crevillente 2 (Alicante) se encuentran depositados en el Museu de Geologia de la Universitat de València, en Burjassot.

DESCRIPCIÓN DEL MATERIAL

I³ (CR2-126): presenta una arista cortante postero-labial, y un cíngulo lingual que forma una pequeña cúspide en la cara interna del incisivo. El cíngulo se prolonga hasta contactar con una arista descendente antero-interna.

C sup. (CR2-192, CR2-205, CR2-880): la tercera sigla corresponde al único ejemplar completo de que se dispone. La corona, que comprende más de la mitad de la longitud del diente, se halla comprimida lateralmente. Presenta dos aristas cortantes no crenuladas. La arista anterior presenta una faceta de desgaste longitudinal. Dicha arista, que es regularmente convexa, arranca desde la parte antero-interna de la base de la corona, y va adquiriendo una posición netamente anterior hacia el ápice. La arista posterior, si miramos el canino de perfil, es aproximadamente recta desde el ápice hasta muy cerca de la base de la corona, donde se curva. De modo que el canino, considerando la corona más la raíz, presenta una cara anterior regularmente convexa y una cara posterior con una inflexión en la zona de la base de la corona. La raíz está más engrosada que la corona y presenta una sección ovalada.

P³ (CR2-A54): falta la parte anterior del diente. Presenta una cúspide principal con dos aristas cortantes, una anterior y otra posterior. Por detrás apare-

LÁMINA 1 / PLATE 1

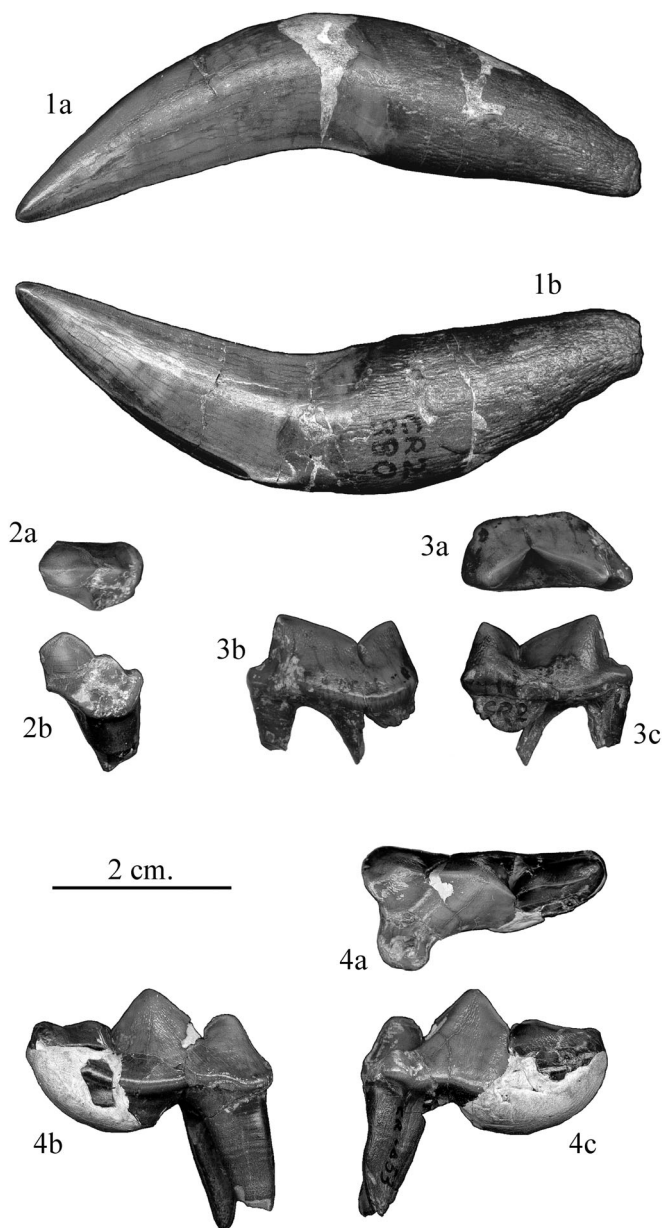


LÁMINA 1

- Fig. 1. CR2-880. Canino superior izquierdo de *Paramachairodus ogygia* de Crevillente 2 (Alicante), a, vista bucal; b, vista lingual.
 Fig. 2. CR2-A54. Fragmento de P³ izquierdo de *Paramachairodus ogygia* de Crevillente 2 (Alicante), a, vista oclusal; b, vista lingual.
 Fig. 3. CR2-924. M₁ derecho de *Paramachairodus ogygia* de Crevillente 2 (Alicante), a, vista oclusal; b, vista bucal; c, vista lingual.
 Fig. 4. CR2-A53. P⁴ izquierdo de *Paramachairodus ogygia* de Crevillente 2 (Alicante), a, vista oclusal; b, vista bucal; c, vista lingual.

PLATE 1

- Fig. 1. CR2-880. Left upper canine of *Paramachairodus ogygia* from Crevillente 2 (Alicante), a, buccal view; b, lingual view.
 Fig. 2. CR2-A54. Fragment of left P³ of *Paramachairodus ogygia* from Crevillente 2 (Alicante), a, occlusal view; b, lingual view.
 Fig. 3. CR2-924. Right M₁ of *Paramachairodus ogygia* from Crevillente 2 (Alicante), lingual view.
 Fig. 4. CR2-A53. Left P⁴ of *Paramachairodus ogygia* from Crevillente 2 (Alicante), a, occlusal view; b, buccal view; c, lingual view.

ce una cúspide accesoria mucho menor, también con arista longitudinal cortante. Posee un ensanchamiento postero-lingual no muy acusado, y un fuerte cíngulo posterior, prácticamente recto, perpendicular al eje longitudinal del diente.

P⁴ (CR2-A53): muestra un parastilo bien desarrollado, con dos aristas cortantes siguiendo el eje longitudinal del diente. En la parte anterior del parastilo se aprecia, en la base de la corona, un ligero cíngulo que alcanza el protocono, pero no existe un ectostilo. El protocono es mucho más bajo que el parastilo, y está situado algo retrasado con respecto a éste. Entre el ápice del protocono y la base del paracono aparece una cresta no muy pronunciada. El paracono es, con diferencia, la cúspide más desarrollada. Posee dos aristas cortantes, una anterior y otra posterior, así como una arista antero-lingual no cortante, que desciende desde su ápice y contacta con la cresta del protocono. El metacono porta, por su cara lingual, un ligero cíngulo basal.

M₁ (CR2-924): el paracónido es claramente menor que el protocónido. La cara anterior del paracónido se encuentra algo inclinada hacia atrás. No

existen cíngulos. En el extremo posterior del diente aparece un talónido bajo.

Paramachairodus orientalis (KITTL, 1887)
(Lám. 2, figs. 1, 2 y 6)

LOCALIDAD TIPO: Maragha (Iran), Turolense inferior (MN11)

DIAGNOSIS: en PILGRIM (1931, pág. 137).

MATERIAL ESTUDIADO

Puente Minero (Turolense inferior, MN11)
PM-575 y 576: dos C superiores de un mismo individuo.

Concud (Cerro de la Garita) (Turolense medio, MN12).

CRA C1: fragmento de mandíbula derecha con P₃,
CRA C2: P₄ derecho, perteneciente a la misma mandíbula anterior.

CG4J: P₄ derecho.

C 25: Canino superior incompleto.

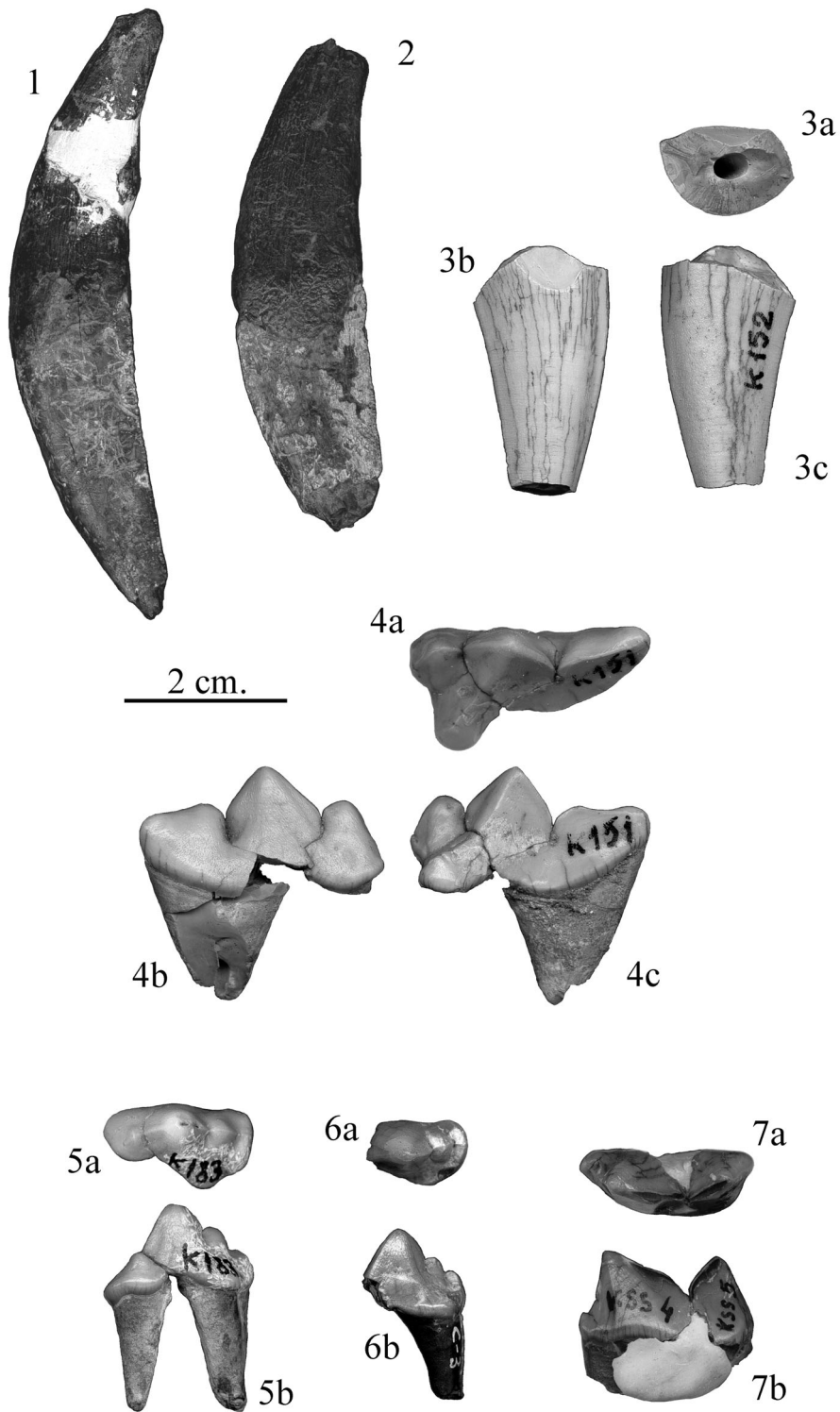
CRA C3: P³ izquierdo incompleto.

CREVILLENTE2		PUENTE MINERO		CONCUD		LAS CASIONES			BATALLONES-1				
									n	máx.	media	mín.	desv.st.
P ₃				CRAC1		KSS-6	KSS-1	KSS-7					
DAP				12,7		14,4	12,9	-	8	12,2	11,4	10,6	0,560
DT				6,5		7,2	6,4	6,9	8	5,5	5,4	5,1	0,120
P ₄				CRAC2	CG4J	KSS-2	KSS-3						
DAP				19,2	19,4	19,5	19,5		8	17,8	16,2	15,0	0,840
DT				7,9	8,8	8,3	8,2		8	7,9	7,4	7,0	0,340
M ₁	CR2-924					KSS-4/5							
DAP	19,3					21,4			11	20,5	19,2	18,3	0,680
DT	8,8					8,0			11	8,9	8,3	7,6	0,350
C superior	CR2-880	PM-575	PM-576	C25									
Ltotal	70,6	-	72,5	-					10	71,9	66,4	62,0	3,801
DAP	16,2	15,5	15,6	16,2					12	16,6	15,2	13,4	1,067
DT	9,9	8,7	8,7	9,3					12	9,5	9,0	8,0	0,517
p ³	CR2-A54			CRAC3		K-183							
DAP	-			-		18,5			7	16,8	16,0	15,5	0,470
DT	8,3			8,1		9,8			7	8,7	8,2	7,7	0,420
p ⁴	CR2-A53					K-151							
DAP	27,7					29,1			9	26,4	25,7	25,1	0,490
DT	14,1					14,6			9	13,3	12,7	12,0	0,450

Tabla 1.-Medidas en mm. de los restos dentarios de *Paramachairodus ogygia* de Crevillente 2 (DT, anchura buco-lingual; DAP, longitud mesio-distal).

Table 1.-Measurements in mm of the dental remains of *Paramachairodus ogygia* from Crevillente 2 (DT, buco-lingual breadth; DAP, mesio-distal length).

LÁMINA 2 / PLATE 2



Los materiales procedentes de Puente Minero y Concud (Teruel) se encuentran depositados en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales, en Madrid.

DESCRIPCIÓN DEL MATERIAL

Los dientes de Puente Minero han sido ya descritos por ALCALÁ *et al.* (1991) y ALCALÁ (1994), y los de Concud por MORALES & SORIA (1977).

Paramachairodus sp.
(Lám. 2, figs. 3, 4, 5 y 7)

MATERIAL ESTUDIADO

Las Casiones (Turolense superior, MN13).

KSS 1, KSS 6: dos P₃.

KSS 7: P₃ incompleto.

KSS 2, KSS 3: dos P₄.

KSS 4/5: M₁ derecho.

K 152: C superior izquierdo incompleto.

K 183: P₃ izquierdo.

K 151: P₄ izquierdo.

Los materiales de Las Casiones (Teruel) se encuentran temporalmente depositados en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales, en Madrid.

DESCRIPCIÓN DEL MATERIAL

Los dientes de Las Casiones han sido ya descritos por ALCALÁ (1994).

Las medidas de estas piezas se presentan en la Tabla 1.

DISCUSIÓN

Dentro de la familia Felidae, *Paramachairodus* es un género escasamente representado en el registro fósil. La excepción a este hecho es, sin duda, la abundante muestra de *P. ogygia* del yacimiento de Batallones-1, que nos permite, entre otras cosas, tener una idea bastante aproximada de su variabilidad intraespecífica.

Los únicos rasgos macairodontinos presentes en la población de *P. ogygia* de Batallones-1 residen en la morfología subcuadrada de la región sinfisaria, similar a la presente en *Machairodus*, y en la presencia de caninos superiores hiperdesarrollados y comprimidos lateralmente. El origen de estos primeros *Paramachairodus* probablemente se encuentre en las últimas poblaciones de *Pseudaehurus*, en las que, junto a un aumento de la talla corporal, ya se desarrollaron algunos rasgos que podrían considerarse macairodontinos, como la presencia de caninos superiores de gran tamaño y comprimidos lateralmente (GINSBURG, 1961; CRUSAFONT & GINSBURG, 1973).

LÁMINA 2

Fig. 1. PM-576. Canino superior derecho de *Paramachairodus orientalis* de Puente Minero (Teruel), vista bucal.

Fig. 2. PM-575. Canino superior izquierdo de *Paramachairodus orientalis* de Puente Minero (Teruel), vista lingual.

Fig. 3. K-152. Fragmento de canino superior izquierdo de *Paramachairodus* sp. de Las Casiones (Teruel), a, sección; b, vista lingual; c, vista bucal.

Fig. 4. K-151. P₄ izquierdo de *Paramachairodus* sp. de Las Casiones (Teruel), a, vista oclusal; b, vista bucal; c, vista lingual.

Fig. 5. K-183. P₃ izquierdo de *Paramachairodus* sp. de Las Casiones (Teruel), a, vista oclusal; b, vista lingual.

Fig. 6. CRA-C3. Fragmento de P₃ izquierdo de *Paramachairodus orientalis* de Concud (Teruel), a, vista oclusal; b, vista lingual.

Fig. 7. KSS-4 y KSS-5. M₁ derecho de *Paramachairodus* sp. de Las Casiones (Teruel), a, vista oclusal; b, vista bucal.

PLATE 2

Fig. 1. PM-576. Right upper canine of *Paramachairodus orientalis* from Puente Minero (Teruel), bucal view.

Fig. 2. PM-575. Left upper canine of *Paramachairodus orientalis* from Puente Minero (Teruel), lingual view.

Fig. 3. K-152. Fragment of left upper canine of *Paramachairodus* sp. from Las Casiones (Teruel), a, lingual view; c, bucal view.

Fig. 4. K-151. Left P₄ of *Paramachairodus* sp. from Las Casiones (Teruel), a, oclusal view; b, bucal view; c, lingual view.

Fig. 5. K-183. Left P₃ of *Paramachairodus* sp. from Las Casiones (Teruel), a, oclusal view; b, lingual view.

Fig. 6. CRA-C3. Fragment of left P₃ of *Paramachairodus orientalis* from Concud (Teruel), a, oclusal view; b, lingual view.

Fig. 7. KSS-4 y KSS-5. Right M₁ of *Paramachairodus* sp. from Las Casiones (Teruel), a, oclusal view; b, bucal view.

Abreviatura	Yacimiento	Edad	Referencias
KS	Las Casiones	MN 13/M2	Alcalá (1994)
VM	Venta del Moro	MN 13/M3	Morales (1984)
MG	Maragha	MN 11	Pilgrim (1931)
BAT-1	Batallones-1	MN 10	<i>Inéditos</i>
CH	China	Mioceno superior	Zdansky (1924)
CR2	Crevillente-2	MN 11	Montoya (1994)
CA	Casa del Acero	MN 12	Pons-Moyà (1987)
PM	Puente Minero	MN 11/K	Alcalá (1994); Alcalá et al. (1991)
AL	Halmyropotamos	MN 12	Melentis (1968)
CD	Concud	MN 12/L	Alcalá (1994); Morales y Soria (1979)
PO	Polgárdi	MN 13	Pilgrim (1931)
PI	Piera	MN 11	Crusafont y Aguirre (1972)
HST	Hasnot	MN 12	Pilgrim (1915, 1932)
EPP	Eppelsheim	MN 9	Beaumont (1975)
PK	Pikermi	MN 12	Pilgrim (1931)

Tabla 2.-Lista de yacimientos citados en el trabajo y referencias de las cuales se han tomado los datos representados en las figuras 1 a 7. Debido a la ausencia de una correlación entre los yacimientos europeos y los chinos estudiados por ZDANSKY (1924), la edad de éstos se indica únicamente como Mioceno superior.

Table 2.-List of localities cited in this paper and referenes of the data represented in figures 1 to 7. There is no correlation studies between the european localities and the chinese sites cited by ZDANSKY (1924), so the age for these ones is indicated as upper Miocene.

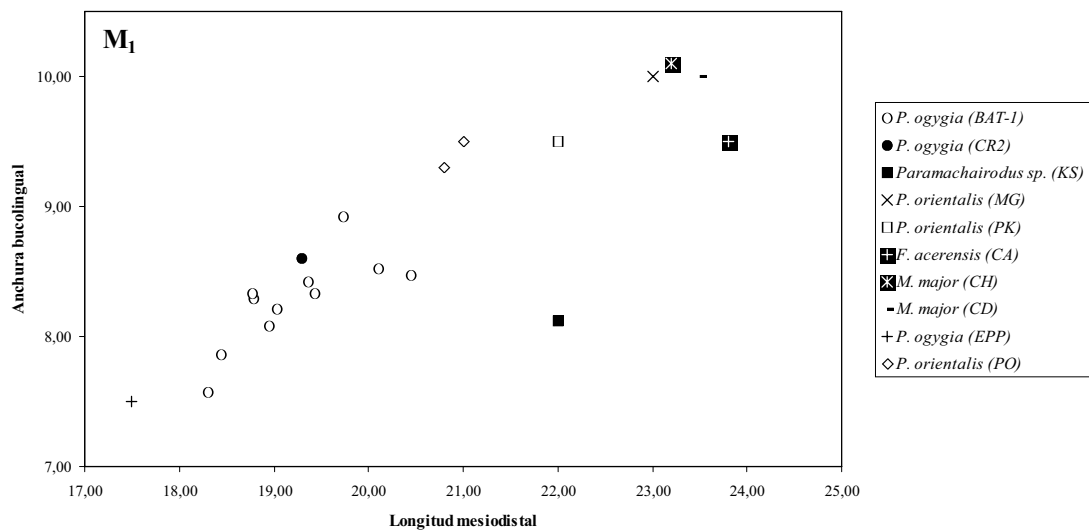


Figura 2.-Distribución de las dimensiones del M_1 de varias especies de Machairodontinae (Abreviaturas en tabla 2).
Figure 2.-X-Y plot of the measurements of the M_1 of some species of Machairodontinae (legend in table 2).

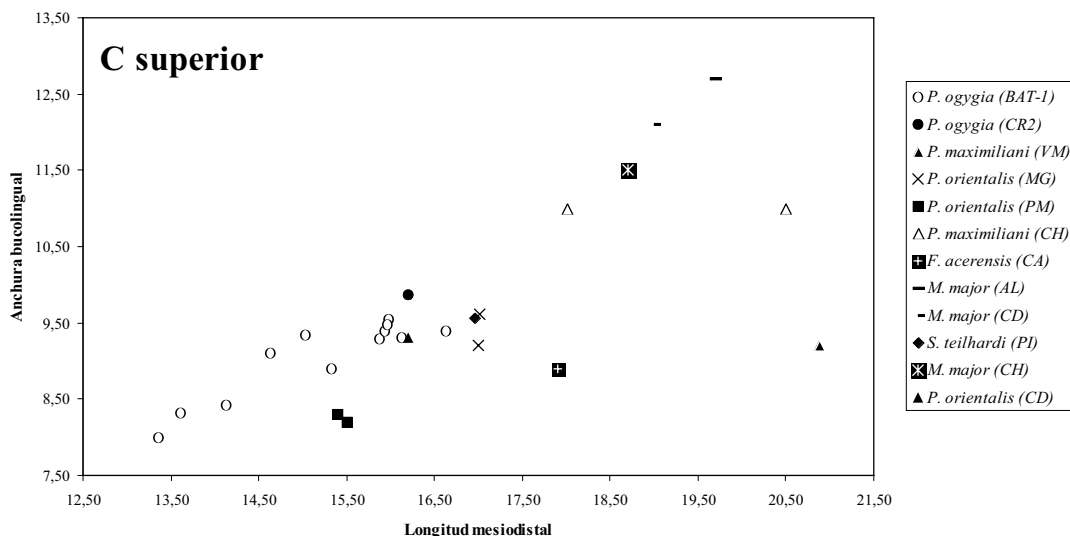


Figura 3.-Distribución de las dimensiones del canino superior de varias especies de Machairodontinae (Abreviaturas en tabla 2).
 Figure 3.-X-Y plot of the measurements of the upper canine of some species of Machairodontinae (legend in table 2).

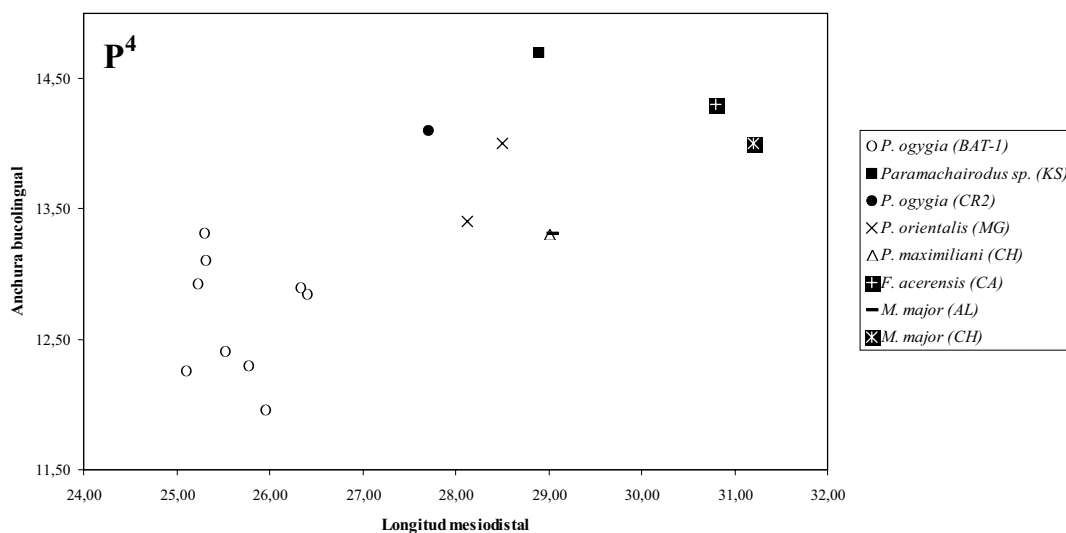


Figura 4.-Distribución de las dimensiones del P⁴ de varias especies de Machairodontinae (Abreviaturas en tabla 2).
 Figure 4.-X-Y plot of the measurements of the P⁴ of some species of Machairodontinae (legend in table 2).

El abundante material recuperado en el Cerro de los Batallones demuestra que los primeros machairodontinos poseían una morfología general muy similar a la de los últimos *Pseudaelurus*, pero con caracteres muy derivados en la dentición y en la mandíbula, que se acentuarían en los *Paramachairo-*

du del Turolense. Así, por ejemplo, en la especie tipo del género, *P. orientalis*, aparece una fina crenulación en los caninos (KITTL, 1887), lo cual también se aprecia perfectamente en los ejemplares del Turolense inferior de Puente Minero (ALCALÁ et al. 1991; ALCALÁ, 1994).

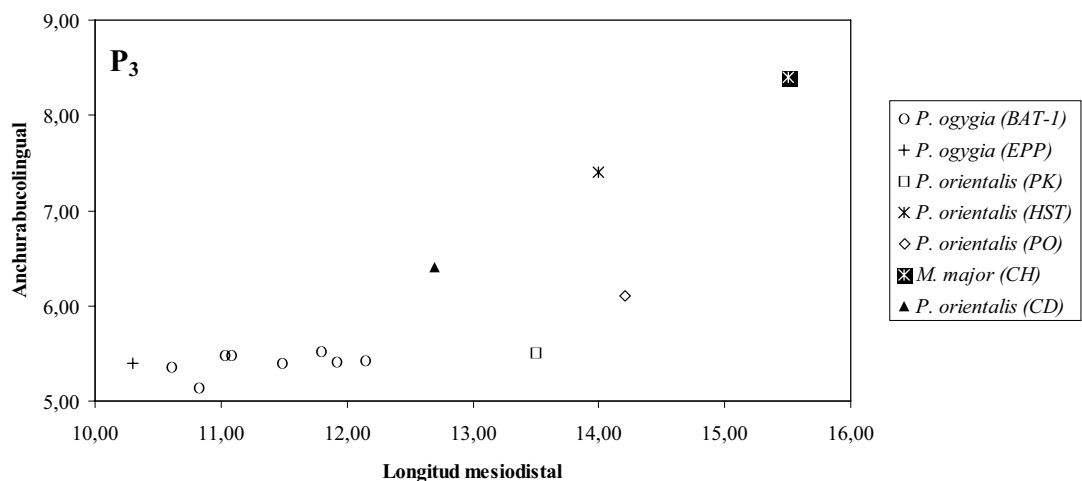


Figura 5.-Distribución de las dimensiones del P₃ de varias especies de Machairodontinae (Abreviaturas en tabla 2).

Figure 5.-X-Y plot of the measurements of the P₃ of some species of Machairodontinae (legend in table 2).

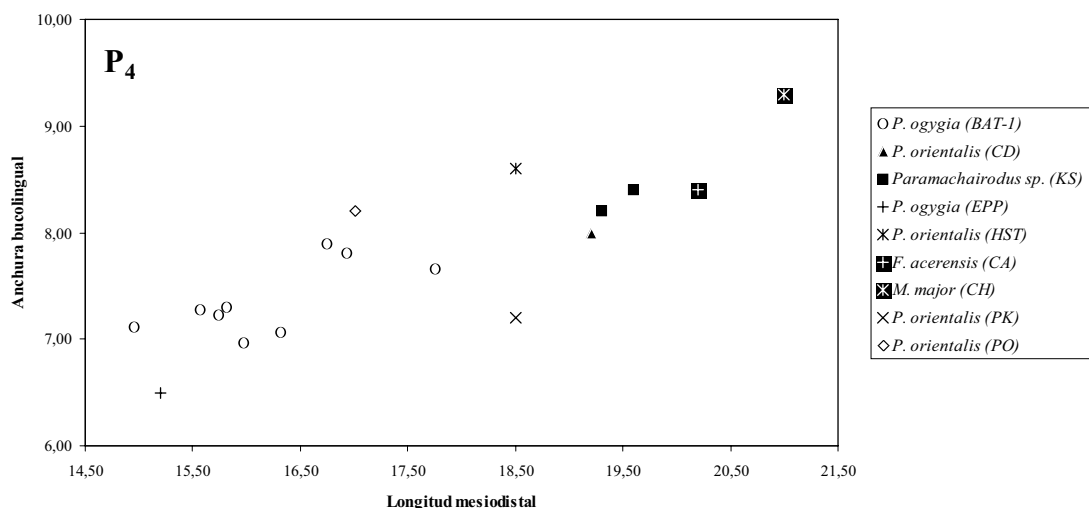


Figura 6.-Distribución de las dimensiones del P₄ de varias especies de Machairodontinae (Abreviaturas en tabla 2).

Figure 6.-X-Y plot of the measurements of the P₄ of some species of Machairodontinae (legend in table 2).

Si comparamos la morfología de la dentición superior de *P. ogygia* de Batallones-1 con la del cráneo de *P. orientalis* de Maragha (KITTL, 1887), podemos extraer las siguientes características para cada especie:

-*P. ogygia* presenta caninos superiores sin crenulación, el P³ está bien desarrollado y posee una expansión

postero-lingual, y el P⁴ muestra un fuerte protocono en posición relativamente avanzada y no presenta ectostilo.

-*P. orientalis* posee caninos superiores con crenulación en el borde posterior, el P³ se encuentra reducido y sin expansión postero-lingual y el P⁴ posee un

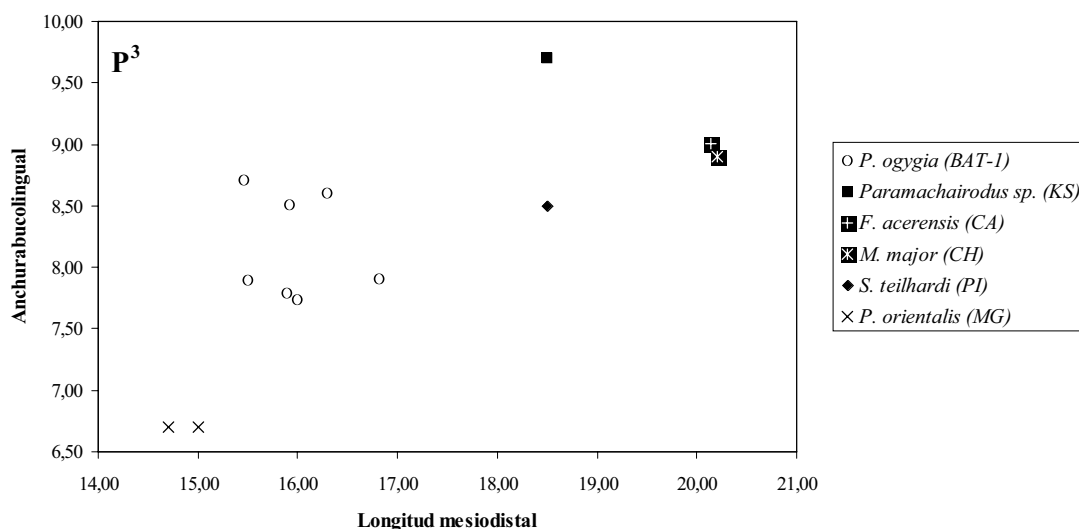


Figura 7.-Distribución de las dimensiones del P³ de varias especies de Machairodontinae (Abreviaturas en tabla 2).

Figure 7.-X-Y plot of the measurements of the P³ of some species of Machairodontinae (legend in table 2).

ectostilo bien formado y un protocono relativamente reducido y retrasado.

Por tanto, observamos en *P. orientalis* caracteres claramente derivados, tales como la crenulación de los caninos, reducción del P³ y alargamiento relativo del P⁴.

El material dentario del Turoliense inferior de Crevillente 2 (Lám. 1) es, desde un punto de vista morfológico, plenamente coincidente con *P. ogygia*, aunque biométricamente muestra ciertas diferencias. Así, mientras que el M₁ y el canino superior entran bien en los límites de la población del Vallesiense superior de Batallones-1 (ver Figs. 2 y 3), el P⁴ muestra una mayor talla (Fig. 4). A nuestro entender pesa más la morfología de carácter primitivo, comparable a la de *P. ogygia* de Batallones, que las diferencias de talla, a la hora de identificar taxonómicamente al félido de Crevillente. A esto hay que añadir que no sería extraño un aumento de talla en las poblaciones de un determinado taxón a lo largo de un intervalo temporal como el que separa ambos yacimientos. Las diferencias comentadas indicarían un estadio evolutivo más primitivo para el material aquí estudiado con respecto a *P. orientalis* y coinciden con las señaladas por BEAUMONT (1975) para separar *P. ogygia* de *P. orientalis*. Por todo ello, incluimos el material de Crevillente 2 en *Paramachairodus ogygia*.

El escaso material dentario procedente de Puente Minero (MN11) consiste básicamente en dos caninos superiores (Lám. 2, figs. 1 y 2) cuya característica más significativa es la presencia de bordes crenulados y una compresión lateral algo mayor que en la muestra de Batallones-1 y en el ejemplar de Crevillente (Fig. 3).

En la muestra del Turoliense medio (MN12) de Concud hay un fragmento posterior de P³ (Lám. 2, fig. 6) que muestra una expansión lingual comparable a la del ejemplar de Crevillente 2, pero el tamaño del diente parece ser mayor. También hay un canino superior con borde posterior crenulado, como ocurre en *P. orientalis*, y una compresión lateral semejante a la de Puente Minero (Fig. 3). Por otro lado, tenemos P₃ y P₄ claramente mayores que la población de *P. ogygia* de Batallones, y próximos a las dimensiones de *P. orientalis* (ver Figs. 5 y 6).

Por tanto, pensamos que lo más correcto es incluir los materiales aquí considerados de Puente Minero y Concud en *Paramachairodus orientalis*.

Finalmente, si consideramos la colección de elementos dentarios del Turoliense superior (MN13) de Las Casiones (Lám. 2, figs. 3, 4, 5 y 7) vemos que P₃, P₄ y M₁ presentan unas dimensiones claramente mayores que las de la dentición inferior de *P. ogygia* de Batallones y Eppelsheim, y próximas a las de *P. orientalis* (Figs. 2, 5 y 6). Pero cuando observamos la

dentición superior resulta que el canino presenta bordes lisos y compresión lateral relativamente escasa; el P³ presenta una fuerte expansión lingual y es más grande que en la población de Batallones y mucho mayor que la pieza homóloga del cráneo de *Porientalis* de Maragha (ver Fig. 7); además, el P⁴ muestra una morfología primitiva, sin ectostilo y con protocono fuerte, casi idéntica a los ejemplares de Batallones y Crevillente, pero tiene un tamaño mayor que las carniceras superiores conocidas tanto de *P. ogygia* como de *P. orientalis*.

En resumen, el félido de Las Casiones presenta una morfología mucho más próxima a *P. ogygia*, pero con unas proporciones claramente mayores. En el estado actual de conocimiento sobre el género, creemos conveniente dejar su determinación como *Paramachairodus* sp.

Por último, debemos mencionar que en el Turoliense final de Venta del Moro, MORALES (1984) cita *P. maximiliani* en función del hallazgo de un canino superior con los bordes crenulados. En la Figura 3 se observa que los caninos superiores de China descritos por ZDANSKY (1924) muestran un grado de compresión lateral claramente menor que la pieza de Venta del Moro asignada a esta especie. Poco se puede decir de la forma de este yacimiento, dado lo sumamente escaso del material.

CONCLUSIONES

Debido a los hallazgos en el yacimiento Batallones-1, el registro ibérico del género *Paramachairodus* puede considerarse el más rico del mundo. Este félido aparece representado en las faunas vallesienses y turolienses de España, desapareciendo al final del Mioceno, sin que exista registro conocido en el Plioceno (GINSBURG, 1999); a lo largo de su historia evolutiva, muy mal conocida salvo la excepción de Batallones, se diferencia al menos en dos especies, *P. ogygia* y *P. orientalis*, y posiblemente una tercera, *P. maximiliani*. Gracias al hallazgo de la rica muestra de Batallones-1, se ha podido establecer claras diferencias entre las dos primeras especies, en función de la morfología dentaria:

P. ogygia presenta caracteres que pueden considerarse primitivos, esto es, caninos superiores sin crenulación, P³ bien desarrollado y con expansión postero-lingual, y P⁴ con fuerte protocono en posición relativamente avanzada y sin ectostilo.

P. orientalis muestra caracteres claramente derivados, tales como caninos superiores con crenulación, P³ reducido y sin expansión postero-lingual, y P⁴ con ectostilo bien formado y con protocono relativamente reducido y retrasado.

A partir del estudio de la dentición recuperada en varios yacimientos del Turoliense español, se ha identificado *P. ogygia* en Crevillente 2 (MN11) y *P. orientalis* en Puente Minero (MN11) y Conclud (MN12). Por otro lado, los restos dentarios de Las Casiones (MN13), que combinan una gran talla con caracteres morfológicos típicos de *P. ogygia*, han sido determinados como *Paramachairodus* sp.

A lo largo del Turoliense han debido coexistir en el Península Ibérica dos líneas de *Paramachairodus*, una que parte de *P. ogygia*, caracterizada por una dentición de tipo primitivo, en la que se manifiesta un incremento de la talla a lo largo de este intervalo temporal, y otra que muestra ya desde el Turoliense inferior una dentición derivada del tipo *P. orientalis*. La coexistencia de *P. ogygia* y *P. orientalis* también ha sido propuesta por MORLO (1997) para el Turoliense inferior (MN11) de Dorn-Dürkheim 1.

El yacimiento de Venta del Moro, con la especie *P. maximiliani*, constituye la localidad española más moderna en la que se ha citado la presencia de este género (MORALES, 1984).

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. LEONARD GINSBURG, del Museum National d'Histoire Naturelle de París, y al Dr. ALAN TURNER, de la John Moores University de Liverpool, cuya revisión crítica ha servido para mejorar el manuscrito. Este trabajo se ha realizado dentro del proyecto DGESIC PB-98-0691-CO3-01.

Nuestro agradecimiento a la Comunidad de Madrid, Diputación General de Aragón e Institució Valenciana d'Estudis i Investigació (IVEI) bajo cuyo patrocinio se han realizado las excavaciones de los yacimientos con *Paramachairodus* estudiados en el presente trabajo.

REFERENCIAS

- ALCALÁ, L. 1994. *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turoleses, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC. 554 págs.

- ALCALÁ, L., SESÉ, C., HERRÁEZ, E. & ADROVER, R. 1991. Mamíferos del Turoliense inferior de Puente Minero (Teruel, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **86**: 205-251.
- BEAUMONT, G. 1975. Recherches sur les félidés (Mammifères, Carnivores) du Pilocène inférieur des sables à *Dinotherium* des environs d'Eppelsheim (Rheinessen). *Archives des sciences Physiques et Naturelles, Genève*, **28** (3): 369-405.
- CRUSAFONT, M. & AGUIRRE, E. 1972. *Stenailurus*, Félidé nouveau du Turolien d'Espagne. *Annales de Paléontologie*, **58** (2): 211-223.
- CRUSAFONT, M. & GINSBURG, L. 1973. Les Carnassiers fossiles de Los Valles de Fuentidueña (Ségovie, Espagne). *Bulletin du Museum national d'Histoire Naturelle, Paris, 3e série*, **131**: 29-45.
- GINSBURG, L. 1961. La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, n. s., série C*, **9**: 1-187.
- GINSBURG, L. 1999. Order Carnivora. In: *The Miocene Land Mammals of Europe*. G. E. RÖSSNER & K. HEISSIG. Eds. págs 109-148. Verlag, München. 515 págs.
- KAUP, J. J. 1832. Vier neue Arten urweltlicher Raubthiere welche im zoologischen Museum zu Darmstadt aufbewahrt werden. *Archiv für Mineralogie*, **5**.
- KITTL, E. 1887. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Säugethiere von Maragha in Persia. I Carnivoren. *Annalen des Naturhistorischen Hofmuseums, Wien*, **2**: 317-338.
- MELENTIS, J. K. 1968. Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. *Annales Geologiques des Pays Helleniques*, **19**: 285-314.
- MONTOYA, P. 1994. *Los Macromamíferos del Mioceno superior del área de Crevillente (Alicante)*. Tesis Doctoral. Universitat de València. Facultat de CC. Biologiques. 421 págs.
- MONTOYA, P. & ALBERDI, M.T. 1995. Crevillente 15 y Crevillente 16, dos nuevos yacimientos con macromamíferos en el Mioceno superior de Alicante (España). *Estudios Geológicos*, **51**: 159-182.
- MORALES, J. 1984. *Venta del Moro: su macrofauna de mamíferos y biostratigrafía continental del Mioceno terminal mediterráneo*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 340 págs.
- MORALES, J. & SORIA, D. 1977. Presencia de la asociación *Machairodus-Paramachairodus* en Conculd (Teruel). *Teruel*, **57-58**: 1-9.
- MORALES, J. & SORIA, D. 1979. Nuevos datos sobre los carnívoros del área de Teruel: síntesis y biostratigrafía. *Estudios Geológicos*, **35**: 497-540.
- MORALES, J., CAPITÁN, J., CALVO, J. P. & SESÉ, C. 1992. Nuevo yacimiento de vertebrados del Mioceno Superior al Sur de Madrid (Cerro Batallones, Torrejón de Velasco). *Geogaceta*, **12**: 77-80.
- MORLO, M. 1997. Die Raubtiere (Mammalia, Carnivora) aus dem Turolium von Dorn-Dürkheim I (Rheinessen). Teil 1: Mustelida, Hyaenidae, Percorcutidae, Felidae. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, **197**: 11-47.
- PILGRIM, G. E. 1913. The Correlation of the Siwaliks with Mammal Horizons of Europe. *Records of the Geological Survey of India*, **43**: 264-326.
- PILGRIM, G. E. 1915. Note on the new feline genera *Sivaelurus* and *Paramachairodus* and on the possible survival of the subphyllum in modern times. *Records of the Geological Survey of India*, **45** (2): 138-157.
- PILGRIM, G. E. 1931. *Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe*. 174 págs. British Museum (Natural History). London.
- PILGRIM, G. E. 1932. The Fossil Carnivora of India. *Paleontologia Indica, Calcutta, new series*, **18**: 1-232.
- PONS-MOYÀ, J. 1987. *Fortunictis* nov. gen. *acerensis* nov. sp. Nuevo Metaulurini (Mammalia, Carnivora) del Mioceno superior de la Península Ibérica. *Paleontologia i Evolució*, **21**: 63-68.
- ZDANSKY, O. 1924. Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaentologica Sinica*, **2**: 1-149.

