

LINCES Y GUEPARDOS (FELIDAE, CARNIVORA, MAMMALIA) EN EL PLIOCENO SUPERIOR TERMINAL DEL FONELAS P-1 (CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

LYNXES AND CHEETAHS (FELIDAE, CARNIVORA, MAMMALIA) FROM THE FONELAS P-1 LATE UPPER PLIOCENE SITE (GUADIX BASIN, GRANADA)

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. g.garrido@igme.es

RESUMEN

Los felinos aparecen representados en Fonelas P-1 (zona MNQ18) por dos especies pertenecientes a dos géneros con representantes actuales. El primero de ellos, *Lynx issiodorensis valdarnensis*, corresponde a una forma derivada de menor tamaño que el taxón nominal, la cual podría dar lugar a los primeros linceos ibéricos conocidos durante el Pleistoceno inferior. Por otra parte, *Acinonyx pardinensis* constituye una variedad ancestral de gran tamaño del actual guepardo, bien representada en el registro del Plioceno superior y Pleistoceno inferior europeo, constituyendo el registro de Fonelas P-1 la cita más moderna conocida en la Península Ibérica.

PALABRAS CLAVE: *Lynx issiodorensis*, *Acinonyx pardinensis*, Plioceno superior terminal, Cuenca de Guadix, España.

ABSTRACT

Felines are represented at the Fonelas P-1 site (MNQ18 zone) by two species belonging to extant genera. The first one, *Lynx issiodorensis valdarnensis*, corresponds to a form derived from the nominal taxon; this smaller animal may have given rise to the first known Iberian lynxes of the Lower Pleistocene. The fossil of *Acinonyx pardinensis* represents a large-sized ancestral variety of today's cheetah. This ancient species is well represented in the Upper Pliocene and Lower Pleistocene records of Europe; the fossil at Fonelas P-1 is the youngest record for the Iberian Peninsula.

KEYWORDS: *Lynx issiodorensis*, *Acinonyx pardinensis*, late Upper Pliocene, Guadix Basin, Spain.

INTRODUCCIÓN

Durante las campañas de excavación sistemática desarrolladas en Fonelas P-1 (zona MNQ18) durante los años 2001 y 2002 se han localizado elementos pertenecientes a dos especies de félidos cuyos géneros han alcanzado la época actual: un lince (*Lynx issiodorensis valdarnensis*) y un guepardo gigante (*Acinonyx pardinensis*).

Los fósiles de felinos son, por el momento, escasos, tal y como cabría esperar en el registro de un yacimiento generado en un sistema fluvial. Hasta la actualidad se han recuperado dos elementos pertenecientes a un lince ligeramente mayor que el actual lince ibérico y un único elemento atribuible a un guepardo europeo de gran tamaño.

REGISTRO DE *Lynx issiodorensis valdarnensis* Werdelin, 1981

El género *Lynx* se remonta hasta el Plioceno inferior, con la aparición en Europa durante el Rusciniense de *Lynx issiodorensis*. Los lince del Plioceno se diversificaron durante el Pleistoceno, habiendo persistido hasta la actualidad representados por cuatro especies de distribución euroasiática y norteamericana (Garrido y Arribas, 2008).

La primera cita conocida de *Lynx issiodorensis* procede del yacimiento plioceno de Etouaires, donde en 1828 Croizet y Jobert distinguen dos pequeños felinos: *Felis issiodorensis* y *Felis brevisrostris*. Según los autores, ambas especies se diferenciaban principalmente en el tamaño global y en la longitud del diastema, dándole a aquel que presentaba el diastema menor el nombre de "*brevisrostris*". Bravard, según cita Gervais (1859), describe los fósiles del lince de Ardé, clasificándolos como *Felis leptorhina*, aunque Gervais no descarta que esta última especie sea sinónima de *Felis brevisrostris*. Unos años más tarde Depéret (1890) cita también este félido en el yacimiento rusciniense de Serrat d'en Vaquer, aunque lo adscribe al género *Caracal*, nominándolo *Caracal brevisrostris*. Fabrini (1897) reúne los especímenes descritos en Francia como *Felis leptorhina* y *Felis brevisrostris* y la especie descrita en Italia por Weithofer (1889), *Felis minima*, postulando que todas ellas representan sinónimos de *Felis issiodorensis*. En 1954, Viret ratifica la postura de Fabrini, reconociendo únicamente una especie de lince en el Plioceno europeo, *Felis (Lynx) issiodorensis*. Para Ficarelli y Torre (1977) esta última hipótesis dista mucho de poder ser demostrada debido a la pobreza del registro fósil, ya que las regiones conservadas en la mayoría de los yacimientos no permiten diferenciar los taxones a nivel específico, por lo que deciden incluir estos materiales en *Lynx* gr. *issiodorensis*. A partir de este momento, *Lynx issiodorensis* es citado en numerosos yacimientos del Plioceno superior y Pleistoceno inferior, siendo considerado el único lince europeo conocido hasta la aparición, durante el Pleistoceno inferior de *Lynx pardinus spelaeus*.

En 1981 Werdelin diferencia dos formas entre los lince del Villafranchiense europeo clasificados como *L. issiodorensis*. Según este autor, aquellos procedentes del Villafranchiense superior representan una subespecie independiente de la forma nominal, a la cual denomina *Lynx issiodorensis valdarnensis*, dado que la localidad tipo se encuentra en el Valdarno italiano. Esta nueva subespecie presentaría un menor tamaño que *L. issiodorensis issiodorensis*, y caracteres anatómicos intermedios entre ésta y los primeros lince ibéricos, *L. pardinus spelaeus*. *Lynx issiodorensis valdarnensis* se encontraría presente en yacimientos del Plioceno superior y Pleistoceno inferior europeo como Fonelas P-1, Olivola, Tasso, Casa Frata, Selvella, Apollonia- 1 o Untermassfeld, entre otros. El registro de Fonelas P-1 constituye, por tanto, el más antiguo conocido para este taxón.

Las formas de la línea evolutiva propuesta por Werdelin (1981) *Lynx issiodorensis issiodorensis* - *Lynx issiodorensis valdarnensis* - *Lynx pardinus spelaeus* - *Lynx pardinus pardinus* muestran una reducción progresiva de tamaño, encontrándonos desde ejemplares muy grandes (como los de Etouaires) hasta alcanzar la pequeña talla que muestra el lince ibérico de las cavernas (*Lynx pardinus spelaeus*) y *L. pardinus pardinus*, el cual parece constituir el resultado actual del linaje. El área de dispersión geográfica aumenta durante el Villafranchiense (es decir, cuando se hallan los dos primeros estadios del linaje), siendo progresivamente confinados a regiones cada vez más reducidas. Durante el Pleistoceno superior y Holoceno el lince boreal (*Lynx lynx*) desplaza en Europa occidental al lince ibérico (*Lynx pardinus*), el cual ha quedado restringido a la Península Ibérica en el último siglo.

Sinonimias

- 1981. *Lynx issiodorensis valdarnensis* - Werdelin
- 1992. *Lynx issiodorensis* - Koufos
- 1997. *Lynx issiodorensis* - Koufos y Kostopoulos
- 2001. *Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus* - Hemmer
- 2001. *Lynx issiodorensis* - Koufos
- 2001. *Lynx* sp. aff. *Lynx issiodorensis* - Arribas *et al.*
- 2004a. *Lynx* sp. aff. *Lynx issiodorensis* - Arribas *et al.*
- 2004b. *Lynx* sp. aff. *Lynx issiodorensis* - Arribas *et al.*
- 2006. *Lynx issiodorensis* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

- Valdarno superior (Fabrini, 1897)
- Tasso (Fabrini, 1897)
- Casa Frata (De Giuli y Masini, 1986)
- Selvella (De Giuli, 1986)
- Apollonia 1 (Koufos, 1992; Koufos y Kostopoulos, 1997)
- Untermassfeld (Hemmer, 2001)

Materiales

- FP1-2001-0120.- Rama horizontal de hemimandíbula izquierda con C, P₃-M₁.
- FP1-2001-0924.- Fragmento distal de radio derecho.

Número mínimo de individuos: 1 adulto.

Descripción

El fragmento de hemimandíbula conservado comprende exclusivamente la rama horizontal, desde la sínfisis mandibular hasta la región donde partiría la rama ascendente, careciendo de los procesos angular y coronoides y del cóndilo mandibular debido a una fractura bioestratinómica (Fig. 1). La rama horizontal es robusta y porta dos forámenes mentonianos en su cara labial. El primero de ellos es grande y se sitúa bajo el diastema entre C y P₃, mientras el segundo, situado prácticamente a la misma altura que el primero, es de menores dimensiones y se abre bajo P₃. La altura mandibular bajo el diastema es de 18,99 mm, mientras esta altura bajo M₁ es de 19,56 mm.

Distalmente es posible observar la región anterior de la fosa masetéica, la cual es profunda y se encuentra delimitada por unas crestas de inserción muscular muy desarrolladas. El límite anterior de la fosa masetéica se sitúa a nivel del margen distal de M_1 (Fig. 1A). En la región basal de esta fosa, el hueso mandibular forma una plataforma en la cual se observa una cresta longitudinal muy desarrollada, ligeramente oblicua al eje de la mandíbula. En la cara lingual de la rama horizontal se abre un gran foramen mandibular en la zona distal de contacto con la fractura del fósil (Fig. 1B).

Aparecen incluidos en sus alvéolos correspondientes los elementos dentarios C , P_3 , P_4 y M_1 (Fig. 1; Tabla 1). El canino es robusto y, como corresponde a los representantes de la subfamilia Felinae, presenta una arista vertical en posición linguo-distal. Entre el canino y P_3 aparece un largo diastema de 9,8 mm. P_3 y P_4 muestran un alto grado de desgaste puntual debido a una oclusión defectuosa con P^3 y P^4 .

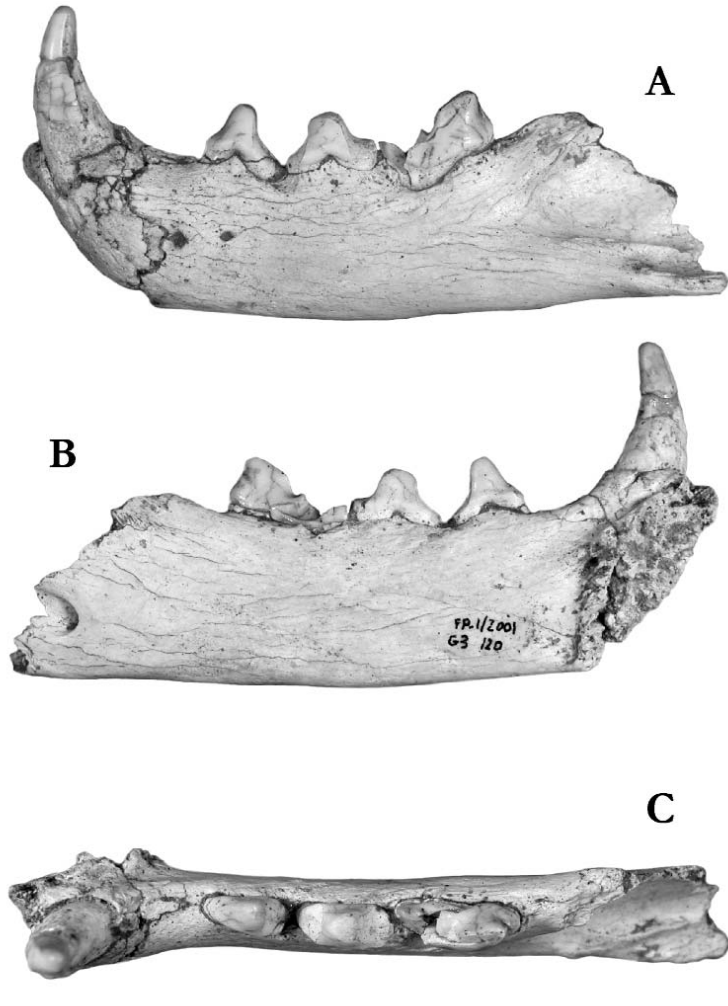


Figura 1. Rama horizontal de hemimandíbula izquierda de *Lynx issiodorensis valdarnensis* (FP1-2001-0120).
A: vista labial; **B:** vista lingual; **C:** vista oclusal. Escala gráfica 1 cm.

P₃ es un diente de corona alta, con un protocónido muy desarrollado. Mesialmente se observa un pequeño engrosamiento recorrido por la arista mesial que forma una minúscula cúspide, el paracónido. En la región distal del diente el desgaste es tan acusado que resulta imposible observar su estructura. Lingualmente se observa un suave cingulo basal. P₄ se encuentra a su vez tan desgastado que es prácticamente imposible observar el grado de desarrollo que alcanzaron sus cúspides accesorias. Únicamente es posible observar un protocónido bien desarrollado en altura. P₃ y P₄ aparecen separados entre sí por un pequeño espacio de unos 3 mm de longitud, aunque es difícil de calibrar si este diastema existió en origen debido al extremado desgaste que presentan la región distal de P₃ y la zona mesial de P₄. Por el contrario M₁ aparece ligeramente solapado a P₄, estando situada la región mesial de M₁ en contacto con el límite linguo-distal de P₄ (Fig. 1C).

Desgraciadamente, el paracónido de M₁ se encuentra fracturado. En vista oclusal, la cara labial de este diente presenta un contorno convexo, mientras la cara lingual muestra un contorno claramente cóncavo (Fig. 1C). En la región distal del diente es posible observar un metacónido poco desarrollado y completamente fusionado al protocónido (Fig. 2). El talónido es únicamente perceptible como un engrosamiento rudimentario en la base distal del diente, continuación de un ligerísimo cingulo labio-distal.

El único elemento registrado hasta el momento perteneciente al esqueleto postcraneal es un fragmento distal de radio derecho, el cual muestra una apófisis estiloides muy desarrollada y de perfil agudo, y unas crestas para la inserción de los músculos extensores de las falanges muy prominentes. La superficie articular distal es fuertemente cóncava y presenta un contorno ovoide para su articulación con el escafolunar. La región medial de la epífisis aparece ligeramente fracturada en la zona de la incisure ulnar, lo que impide tomar sus dimensiones.

Discusión

Anatómicamente, el gran diastema que separa el canino de P₃, la presencia de un talónido y un pequeño metacónido en M₁ y el contorno cóncavo de la cara lingual que presenta este mismo diente en vista oclusal permiten atribuir el fósil al género *Lynx*¹, acercándolo en principio a *L. issiodorensis* (Viret, 1954; Kurtén, 1963; 1978), en concreto a los especímenes procedentes del Villafraquense superior, los cuales desarrollan progresivamente un pequeño metacónido (Kurtén, 1978). Sin embargo, las observaciones que se mencionan a continuación son relevantes para evaluar los criterios sobre los cuales se realizan las identificaciones taxonómicas entre los representantes de este género.

		FP1-2001-0120
/C	DMD	8,48
	DBL	6,66
P ₃	DMD	9,27
	DBL	4,60
P ₄	DMD	*11,44
	DBL	5,30
M ₁	DMD	14,13
	DBL	*5,82
/C-M ₁	DMD	54,02
P ₃ -M ₁	DMD	34,75

Tabla 1. Dimensiones (en mm) de la dentición de *Lynx issiodorensis*. Las medidas precedidas por un asterisco (*) están estimadas.

¹ Los fósiles de lince recuperados por el momento en Fonelas P-1 han sido directamente comparados con elementos homólogos de *Lynx pardinus* procedente de las cuevas del Reguerillo (315 Q y 316 Q) y La Carihuella (ARQ-21) y *Lynx canadensis* actual (MGM-AC-4), todos ellos procedentes de las colecciones del Museo Geominero. Además, se han revisado numerosos ejemplares fósiles figurados (Fabrini, 1897; Depéret, 1890; Viret, 1954; Bolomey, 1965; Bonifay, 1971; Kurtén, 1978; Sarrión, 1978; Pons-Moyà, 1984; Clot, 1988; Cervera, 1992; Koufos, 1992; Alcalá, 1994; Koufos y Kostopoulos, 1997; García *et al.*, 1997; Cervera *et al.*, 1999; Hemmer, 2001; Montoya *et al.*, 2001).

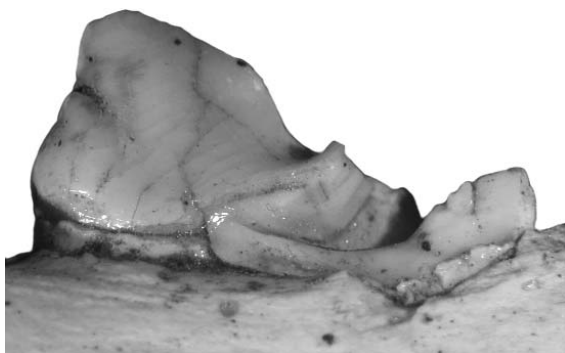


Figura 2. Detalle de la cara lingual de M_1 (FP1-2001-0120) donde se aprecia la presencia de un metacónido completamente fusionado al protocónido.

El desarrollo de la cresta ósea en la base de la fosa masetérica que se observa en el lince de Fonelas P-1 únicamente se encuentra en ejemplares del linaje *L. issiodorensis* - *L. pardinus*. Así, esta estructura no aparece en *L. canadensis* ni en *L. lynx*. Por el contrario, esta cresta se encuentra presente, aunque menos desarrollada, en los ejemplares fósiles observados del Pleistoceno superior de *L. pardinus*. Kurtén (1978) hace referencia al desarrollo de una amplia plataforma en los especímenes de Etouaires (*L. issiodorensis issiodorensis*). El ejemplar figurado por Hemmer (2001) procedente de Untermassfeld e identificado como *L. issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaea* presenta a su vez una cresta longitudinal muy desarrollada en la base de la fosa masetérica. A excepción del comentado estudio de Kurtén, en ninguno de los trabajos revisados se menciona este carácter.

En cuanto al paracónido de P_3 , poco acusado en FP1-2001-0120, está bien marcado en los ejemplares de Saint Vallier (Viret, 1954), Etouaires (Kurtén, 1978), Untermassfeld (Hemmer, 2001) y Apollonia-1 (Koufos, 1992). Sin embargo, no se observa paracónido en P_3 en el ejemplar procedente de Etouaires figurado por Bonifay (1971). Los ejemplares fósiles de *L. pardinus spelaeus* procedentes de L'Escale muestran una gran variabilidad en la morfología de este carácter, ya que en la misma muestra se encuentran desde individuos con un paracónido neto y bien marcado, hasta individuos que carecen totalmente del mismo, pasando por estadios intermedios de desarrollo. Por tanto, éste no parece ser un carácter diagnóstico en absoluto, observándose una gran variabilidad intraespecífica para el mismo.

Por otra parte, se observa la existencia de un pequeño espacio entre P_3 y P_4 en los fósiles atribuidos a *L. issiodorensis* procedentes de Etouaires (Kurtén, 1963, 1978), el cual se acorta progresivamente hasta desaparecer en los ejemplares más modernos (Kurtén, 1978). Así, mientras en el lince de Saint Vallier se observa un pequeño espacio entre estos dientes (Viret, 1954), los especímenes procedentes de Apollonia-1 (Koufos, 1992) y Valdarno (Bonifay, 1971) presentan P_3 y P_4 en contacto. Sin embargo, el ejemplar de Untermassfeld, pese a tratarse de un representante moderno del linaje, presenta un pequeño diastema entre estos dientes (Hemmer, 2001). Kurtén (1978) menciona a su vez que este espacio es inexistente en *L. lynx*. El único ejemplar de *L. canadensis* observado (MGM-AC-4) muestra un pequeño diastema entre ambos premolares. Por el contrario, en los especímenes de *L. pardinus* examinados no se observa espacio alguno. Debido a que este pequeño diastema podría verse provocado por el desgaste irregular que muestra el espécimen de Fonelas P-1, este carácter tampoco constituye en este caso un buen criterio taxonómico.

Uno de los caracteres más frecuentemente utilizados en la determinación taxonómica de los linces fósiles es la presencia de metacónido en M_1 , el cual parece también ser variable a lo largo del tiempo, observación realizada previamente por Viret (1954) y Kurtén (1963). En la especie *L. issiodorensis* la variabilidad en este carácter podría estar relacionada con la antigüedad de los materiales fósiles, ya que mientras los ejemplares más primitivos de edad Rusciniense no suelen presentar esta cúspide, su frecuencia aumenta en los especímenes procedentes del Villafranquiense, sobre todo en aquellos del Villafranquiense superior (Kurtén, 1978; Koufos, 1992). No muestran metacónido los ejemplares de Etouaires (Kurtén, 1978), excepto el ejemplar tipo (Viret, 1954), ni aquellos registrados en Çalta (Ginsburg, 1998). Por el contrario, ésta cúspide se encuentra presente en un único ejemplar procedente de Saint Vallier, la cual aparece completamente fusionada al protocónido (Viret, 1954), tal como se observa en FP1-2001-0120. En los fósiles de *L. issiodorensis* procedentes de cronologías ligeramente más modernas, la presencia de esta cúspide es más frecuente, encontrándose bien desarrollado en los ejemplares italianos del Valdarno superior, Olivola y Tasso (Fabrini, 1897; Kurtén, 1963), y Untermassfeld (Hemmer, 2001), los cuales también muestran un talónido bien visible. La frecuente presencia de metacónido en los especímenes del Valdarno fue utilizado como un criterio morfológico a la hora de diferenciar la subespecie *Lynx issiodorensis valdarnensis* del taxón nominal (Werdelin, 1981). También se encuentra un metacónido muy desarrollado e individualizado del protocónido en el ejemplar figurado por Bolomey (1965) procedente del villafranquiense de Rumania y en la mandíbula de Villany (Bonifay, 1971). Por el contrario, no presentan metacónido los especímenes procedentes de Apollonia-1 (Koufos, 1992; Koufos y Kostopoulos, 1997) y Cuevas de Almanzora (Montoya *et al.*, 2001). Sin embargo, existen ciertas excepciones en esta tendencia, ya que Alcalá (1994) menciona la presencia de metacónido en M_1 en los ejemplares de *L. issiodorensis* procedentes del Rusciniense de La Calera, La Gloria-4, Layna y Serrat d'en Vaquer.

En cuanto a *Lynx pardinus spelaeus*, Boule (1906) cita la presencia de metacónido en 3 ejemplares de un total de 7 procedentes de Grimaldi, mientras los otros 4 carecían del mismo. Bonifay (1971) menciona la presencia de un cíngulo distal y un pequeño metacónido bien visible en 8 carniceras inferiores de *L. p. spelaeus* de L'Escaie, anotando la existencia de un ejemplar que no porta esta cúspide. Esta misma autora cita la presencia de metacónido en dos de los cuatro M_1 procedentes de Lunel Viel. También muestran un esbozo de metacónido los especímenes registrados en la Cueva del Puerto (Sarrión, 1978), Cueva Victoria (Pons-Moyà, 1984) y Trinchera-Galería en Atapuerca (Cervera *et al.*, 1999). García y Arsuaga (1998) citan la presencia de tres molares inferiores procedentes de este último yacimiento identificados como *L. pardinus spelaeus*, de los cuales dos de ellos carecen completamente de metacónido, mientras en el otro esta cúspide se encuentra débilmente desarrollada. El ejemplar de *L. pardinus* registrado en Quibas (probablemente perteneciente a la subespecie *L. pardinus spelaeus*) presenta asimismo un esbozo de metacónido y un pequeño talónido (Montoya *et al.*, 1999).

Se encuentra generalmente aceptado que el actual linco ibérico, *L. pardinus pardinus*, no suele presentar metacónido en M_1 (Van den Brink, 1970; Tumlison, 1987). Esta afirmación se constata al observar los fósiles procedentes de La Carihueta, El Reguerillo y la Sima de los Huesos en Atapuerca (Cervera, 1992; García *et al.*, 1997), en los cuales tampoco se observan vestigios de esta cúspide. Kurtén (1963) estudia 11 ejemplares de *L. pardinus*, de los cuales 4 presentaban metacónido mientras los otros 7 carecían completamente de esta cúspide. En 1985, García-Perea y Gisbert-Palacios realizan un estudio morfológico y biométrico de los caracteres craneodentales en ejemplares actuales de *L. pardinus*. En lo que se refiere a la presencia/ausencia de metacónido en M_1 , estos autores observan una cierta variabilidad, apareciendo esta estructura en un único ejemplar, el cual representaba el 3% de los individuos estudiados (García-Perea y Gisbert-Palacios, 1985).

De estas observaciones podría deducirse una tendencia hacia un aumento de la frecuencia de presencia de esta cúspide en los lince del Plioceno superior y Pleistoceno inferior de la línea *L. issiodorensis*-*L. pardinus*. Así, esta estructura sería relativamente frecuente en *Lynx issiodorensis valdarnensis* y *Lynx pardinus spelaeus*, reduciéndose esta frecuencia en el resultado actual del linaje, *Lynx pardinus pardinus*.

Por otra parte, es patente el desarrollo del complejo metacónido-talónido de M_1 en el lince boreal *L. lynx* (Kurtén, 1963, 1978), mientras el único espécimen observado de *L. canadensis* (MGM-AC-4) carece completamente de esta estructura. En cuanto a la especie actual *Caracal caracal*, de los 23 individuos observados por Kurtén (1963), 5 mostraban metacónido con un mayor o menor grado de desarrollo.

Por último, uno de los criterios anatómicos que parece mostrarse algo más constante es la forma que adopta el borde lingual de M_1 , siendo cóncavo en FP1-2001-0120 y en las formas descritas como *L. issiodorensis* (Viret, 1954; Kurtén, 1978; Koufos, 1992; Montoya *et al.* 2001; Hemmer, 2001) y volviéndose progresivamente más rectilíneo, tal como se observa en las especies actuales de lince europeos (Argant y Ballesio, 1996). Tanto en los especímenes fósiles estudiados de *L. pardinus*, como en el único ejemplar observado de *L. canadensis* (MGM-AC-4), M_1 presenta un borde lingual de contorno rectilíneo o ligeramente convexo.

En cuanto a los caracteres métricos analizados, se observa una gran variabilidad métrica en la dentición inferior de *L. issiodorensis* (Fig. 3). La subespecie *L. issiodorensis valdarnensis* presenta una talla intermedia entre *L. issiodorensis issiodorensis* y *L. pardinus spelaeus* (Werdelin, 1981). La localidad tipo es Il Tasso, encontrándose también presente en Olivola y Valdarno Superior, entre otros yacimientos italianos. Los especímenes procedentes de Casa Frata (De Giuli y Masini, 1986), Selvella (De Giuli, 1986), Apollonia-1 (Koufos, 1992), Untermassfeld (Hemmer, 2001) y Fonelas P-1 coinciden métricamente con *L. i. valdarnensis* y se consideran en este trabajo pertenecientes a esta subespecie. En concreto, el ejemplar de Fonelas P-1 se sitúa métricamente muy próximo a los especímenes representados del Valdarno superior y Untermassfeld.

Pese a las menores dimensiones totales de *L. pardinus spelaeus*, éste muestra una carnífera relativamente mayor en relación con la longitud total de la serie dentaria yugal que *L. issiodorensis*. El ejemplar de Fonelas P-1 se localiza entre ambos taxones, pudiendo ser métricamente considerado según esta figura como un ejemplar de pequeña talla de *L. issiodorensis*, afín a los ejemplares de Tasso identificados como *L. issiodorensis valdarnensis*. En cuanto a las dimensiones de M_1 , estas no permiten discriminar si el ejemplar de Fonelas P-1 se acerca métricamente más a *L. pardinus spelaeus* o a *L. issiodorensis valdarnensis*, ya que las nubes de puntos se solapan de forma considerable.

Conclusiones

En primer lugar, tras la revisión de los caracteres anatómicos utilizados en la literatura para discriminar entre diferentes especies de lince, se constata que la frecuencia de presencia de metacónido en M_1 es mayor en las formas *Lynx issiodorensis valdarnensis* y *Lynx pardinus spelaeus*, reduciéndose paulatinamente en los representantes de este linaje hasta ser muy poco frecuente en *Lynx pardinus* actual.

El lince registrado en Fonelas P-1 podría representar un estadio intermedio entre las últimas poblaciones de *Lynx issiodorensis* (denominadas en Italia *Lynx issiodorensis valdarnensis*) y las primeras poblaciones de lince ibéricos de las cavernas (*Lynx pardinus spelaeus*), aparecidas durante el Pleistoceno inferior. Dado que es difícil precisar los límites anatómicos entre los taxones de este linaje, los fósiles de

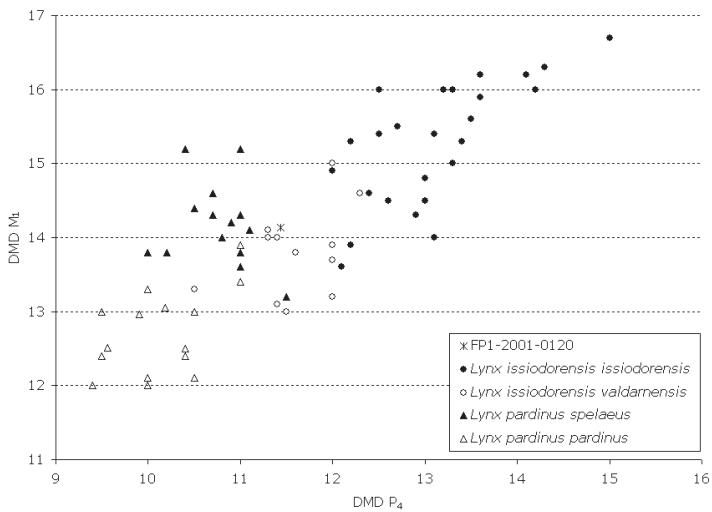


Figura 3. Representación bivalente del diámetro mesio-distal (DMD) de P_4 frente al diámetro mesio-distal de la carnecera inferior en diferentes especies del género *Lynx*. Se consideran pertenecientes a *L. i. issiodorensis* los ejemplares procedentes de los yacimientos de Etouaires, Saint Vallier, Cuevas de Almanzora, Mosbach, Mauer y Çalta. Los ejemplares clasificados como *L. i. valdarnensis* proceden del Valdarno superior, Untermassfeld y Apollonia 1. Datos comparativos tomados de tabla 1, Viret (1954), Bonifay (1971), Ficcarelli y Torre (1977), Kurtén (1978), Sarrión (1978), Kurtén y Werdelin (1984), Pons-Moyà (1984), Clot (1988), Koufos (1992), Cervera (1992), Alcalá (1994), Ginsburg (1998), Montoya *et al.* (2001), Hemmer (2001) y Morales *et al.* (2003). Se incluyen además los datos procedentes de elementos conservados en las Colecciones del Museo Geominero de *Lynx pardinus* de la Cueva del Reguerillo (315 Q y 316 Q) y La Carihuela (ARQ-21).

Fonelas P-1 son clasificados como *Lynx issiodorensis valdarnensis* debido a su proximidad métrica con los especímenes del Valdarno superior, constituyendo posiblemente una de las últimas poblaciones ibéricas que dieron lugar posteriormente a los lincos de las cavernas durante el Pleistoceno inferior, aunque bien podrían pertenecer a una de las primeras poblaciones de éstos últimos. En este trabajo se consideran asimismo pertenecientes a la subespecie *L. issiodorensis valdarnensis* los especímenes procedentes Olivola y Tasso, Casa Frata, Selvella, Apollonia-1 y Untermassfeld.

REGISTRO DE *Acinonyx pardinensis* (Croizet y Jobert, 1828)

Los primeros testimonios de vestigios fósiles de guepardo en el Villafranchiense europeo provienen del yacimiento de Etouaires, descubierto a principios del siglo XIX, aunque las semejanzas entre estos materiales y el actual *Acinonyx jubatus* tardaron mucho en ser dilucidadas. En la colección de fósiles procedentes de Etouaires que recolectó Bravard se encuentra un metápodo de *Acinonyx pardinensis* etiquetado como *Felis elata*. Croizet y Jobert (1828) atribuyen los fósiles de *Felis elata* al género *Megantereon*, describiendo a su vez las especies *Felis arvernensis* y *Felis pardinensis* en este mismo yacimiento. Casi un siglo después Del Campana (1915) relaciona estos materiales con el guepardo y atribuye los ejemplares recuperados por Bravard al género *Cynailurus*, ya que la nomenclatura antigua del guepardo era *Cynailurus jubatus*. En 1949 el mismo Schaub revisa los carnívoros de Etouaires e identifica

el género *Acinonyx* a partir de varios fragmentos de un esqueleto y la mandíbula tipo de *Felis pardinensis*, sin embargo considera *Felis arvernensis* como una especie independiente. Por otra parte, unos años antes Schaub (1942) describe un nuevo félido de gran tamaño procedente de Senèze al que denomina *Schaubia vireti*. Por fin Viret (1954) sinonimiza los taxones anteriormente citados y reconoce una única especie de guepardo en el Villafranchense euroasiático: *Acinonyx pardinensis*.

Sinonimias

- 1828. *Felis elata* - Bravard
- 1828. *Felis pardinensis* - Croizet y Jobert
- 1828. *Felis arvernensis* - Croizet y Jobert
- 1884. *Felis brachygnathus* - Lydekker
- 1915. *Leopardus arvernensis* - Del Campana
- 1915. *Cynailurus etruscus* - Del Campana
- 1925. *Cynailurus pleistocaenicus* - Zdansky
- 1930. *Cynailurus pleistocaenicus* - Teilhard de Chardin y Piveteau
- 1932. *Sivafelis brachygnathus* - Pilgrim
- 1932. *Sivafelis potens* - Pilgrim
- 1939. *Cynailurus elatus* - Schaub
- 1942. *Schaubia vireti* - Schaub
- 1948. *Felis crassidens* - Broom (*parte*)
- 1949. *Acinonyx pardinensis* - Schaub
- 1949. *Felis arvernensis* - Schaub
- 1952. *Sivapanthera arvernensis* - Villalta
- 1954. *Acinonyx pardinensis* - Viret
- 1956. *Acinonyx intermedius* - Thenius
- 1963. *Acinonyx pardinensis* - Bonifay y Bonifay
- 1970. *Acinonyx pardinensis* - Schutt
- 1973. *Panthera crassidens* - Ewer (*parte*)
- 1977a. *Acinonyx pardinensis* - Azzaroli
- 1977. *Acinonyx pardinensis* - Kurtén y Crusafont
- 1984. *Acinonyx pardinensis* - Ficarelli
- 1986. *Acinonyx pardinensis* - De Giuli y Masini
- 1988. *Acinonyx pardinensis* - Lumley *et al.*
- 1997. *Acinonyx pardinensis* - Arribas y Antón
- 2001. *Acinonyx pardinensis* - Hemmer
- 2004a. *Acinonyx pardinensis* - Arribas *et al.*
- 2006. *Acinonyx pardinensis* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

- Etouaires (Croizet y Jobert, 1828; Schaub, 1949)
- Las Higuieruelas (Arribas y Antón, 1997)
- Villafranca d'Asti (Azzaroli, 1977a)
- Villarroya (Villalta, 1952)
- Montopoli (Azzaroli, 1977)

La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977; Alcalá *et al.*, 1989-1990)
Saint Vallier (Viret, 1954)
Senèze (Schaub, 1942)
Olivola (Del Campana, 1915; Schaub, 1939, 1949; Ficarelli, 1984)
Casa Frata (Ficarelli, 1984; De Giuli y Masini, 1986)
Untermassfeld (Hemmer, 2001)
Le Vallonet (Lumley *et al.*, 1988)
Mosbach (Schutt, 1970)
Saint-Estève (Bonifay y Bonifay, 1963)

Materiales

FP1-2002-1027.- Fragmento anterior de mandíbula con I₂-I₃, C, P₃-M₁ derechos y I₃, C, P₃-P₄ izquierdos.

Número mínimo de individuos=1 adulto.

Descripción

El fragmento de mandíbula FP1-2002-1027 (Fig. 4; Tabla 2) conserva la rama horizontal derecha prácticamente completa, careciendo únicamente de la porción inferior debido a una fractura bioestratinómica. Por el contrario, la rama ascendente no se ha conservado, apareciendo roída por carnívoros carroñeros. En este lado, la serie dentaria conservada consta de I₂-I₃, C, P₃-M₁. La rama horizontal izquierda presenta una rotura bioestratinómica tras P₄, y conserva los elementos dentarios I₃, C, P₃-P₄. La sínfisis mandibular presenta una sutura bien visible, tanto externa como internamente, y aparece franqueada por varios forámenes de pequeño tamaño. Cada rama horizontal porta 2 forámenes mentonianos alineados. El primero de ellos, situado en posición mesial, es de gran tamaño y muestra un contorno circular, con un margen anterior situado a unos 10 mm por debajo del diastema entre C y P₃ y un margen posterior bajo el borde mesial de P₃. El segundo de estos forámenes, situado a 5,5 mm por detrás del primero, presenta un tamaño sustancialmente menor y se ubica bajo la porción distal de P₃ (Fig. 4A). En la región distal conservada de la rama horizontal derecha se observa el límite mesial de la fosa masetérica, situado 6,5 mm por detrás de M₁. La curvatura de las ramas horizontales es muy suave.

Los incisivos conservados son pequeños, siendo I₂ de menor tamaño que I₃. Presentan una corona baja, con un pequeño denticulo externo. En la base de la corona estos dientes muestran diámetros mesio-distal (DMD) y buco-lingual (DBL) aproximadamente equidimensionales.

Los caninos son robustos, con una corona suavemente curva recorrida en su cara linguo-distal por una arista muy aguda y prominente. En la zona mesio-lingual de la base de la corona se observa una superficie vertical de desgaste provocada por la oclusión con I₃. Tras el canino aparece un diastema de perfil cóncavo, con una longitud de 10,3 mm en el lado derecho y 9,2 mm en el lado izquierdo. Los alvéolos de los incisivos y los caninos se disponen en el mismo plano que los alvéolos que albergan la dentición yugal (Fig. 4A).

Los premolares muestran una forma similar, aunque sus estructuras se encuentran en general más desarrolladas en P₄ que en P₃. La mayor diferencia entre estos dientes se observa en vista oclusal, ya que aunque ambos presentan un contorno ameboide, la mitad mesial de P₃ se estrecha de manera sustancial, apreciándose una diferencia en el diámetro buco-lingual de las regiones mesial y distal bastante más acusada en P₃ que en P₄ (Fig. 4B). Ambos dientes presentan una corona muy alta, con un protocónido agudo muy desarrollado, de márgenes mesial y distal verticalizados en la base de la cúspide. En posición

mesial se dispone un paracónido prominente, tanto en P_3 como en P_4 , estando fusionado en su recorrido al protocónido. Distalmente aparece una cúspide accesoria posterior muy desarrollada, que en ambos dientes alcanza una altura ligeramente mayor que el paracónido y supera netamente el tercio inferior de la altura total de la corona (Fig. 4A). Tanto en P_3 como en P_4 la base de la corona aparece recorrida por un cíngulo, el cual se encuentra muy desarrollado en las caras lingual y distal (Fig. 4B). En la región distal de los premolares el cíngulo se eleva formando una segunda cúspide accesoria posterior, bastante más prominente en P_4 . El paracónido, protocónido y la primera cúspide accesoria posterior aparecen recorridas en su ápice por una arista cortante longitudinal al eje mesio-distal del diente.

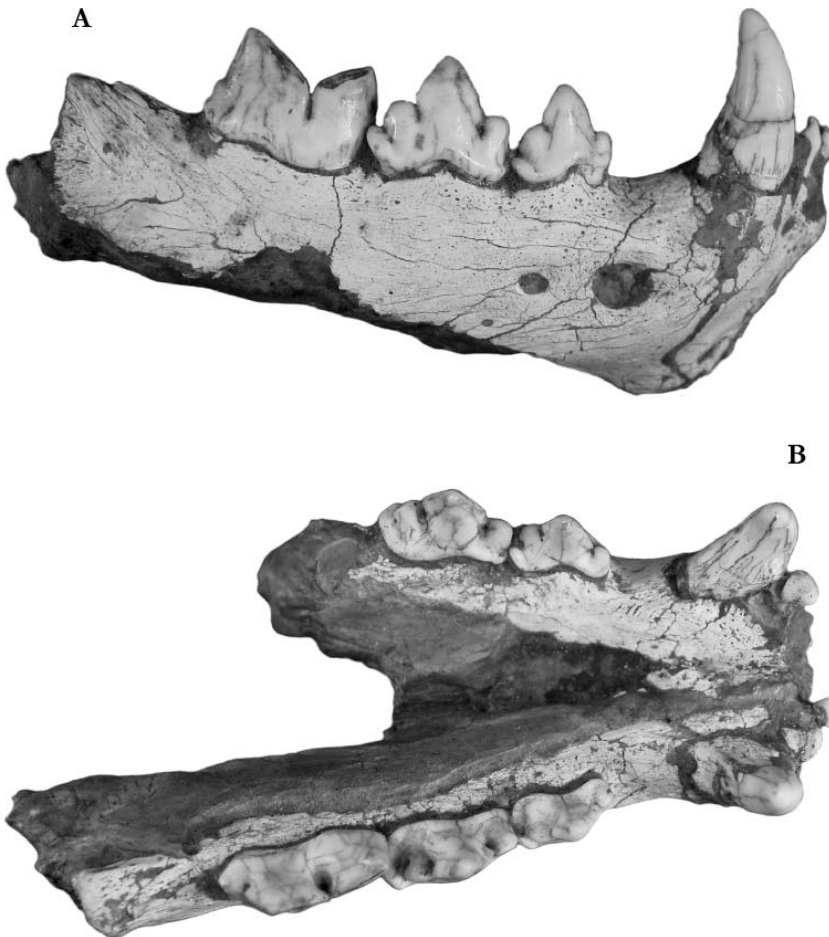


Figura 4. Fragmento de mandíbula de *Acinonyx pardinensis* (FP1-2002-1027).
A: vista labial; **B:** vista oclusal. Escala gráfica: 1cm.

M_1 presenta, en vista oclusal, un contorno alargado según el eje mesio-distal del diente, comprimido labio-lingualmente con un borde lingual prácticamente rectilíneo y un borde labial convexo (Fig. 4B). Este

diente consta de un trigónido con dos cúspides principales (paracónido y protocónido) y de un pequeño metacónido unido al borde distal de la base del protocónido. En la región distal del metacónido, junto a la base del diente, aparece un pequeño engrosamiento a continuación del cíngulo basal que representa un esbozo de talónido (Fig. 4A). Paracónido y protocónido son cúspides agudas muy cortantes, recorridas por dos aristas oblicuas al eje mesio-distal del diente. El metacónido también aparece recorrido por una pequeña arista longitudinal al eje mesio-distal del diente. El protocónido sobrepasa netamente la altura del paracónido, y entre ambas cúspides aparece un pequeño surco que forma en la cara lingual una amplia depresión. La altura que alcanza el paracónido de M_1 es aproximadamente la misma que alcanza el protocónido de P_3 , mientras el ápice del protocónido de M_1 se sitúa al mismo nivel que el protocónido de P_4 (Fig. 4A).

Discusión

La mandíbula FP1-2002-1027 muestra determinados caracteres anatómicos que permiten atribuir este ejemplar al género *Acinonyx*². Los alvéolos que albergan incisivos y caninos se disponen, en vista lateral, en el mismo plano que los alvéolos de los elementos yugales, carácter típico del género *Acinonyx*, a diferencia del resto de felinos en los que incisivos y caninos se disponen en un nivel superior al resto de los elementos dentarios. Además, el margen mesial de la fosa masetérica se sitúa muy retrasado en relación con el límite distal de M_1 en *Acinonyx*, tal como se observa en FP1-2002-1027, mientras en el resto de panterinos (*Panthera*) y macairoidontinos (*Megantereon*) observados la fosa masetérica se proyecta bajo M_1 o inmediatamente detrás del mismo. Por otra parte, la gran prominencia de la arista linguo-distal de los caninos inferiores que se observa en FP1-2002-1027 es afín a *Acinonyx*, encontrándose más acusada que en otros taxones. En cuanto a los elementos dentarios, la forma aguda y la gran altura del protocónido en P_3 y P_4 , el gran desarrollo que alcanzan en estos dientes el paracónido y la primera cúspide accesoria posterior, así como la presencia de un fuerte reborde posterior del cíngulo basal o segunda cúspide accesoria posterior, indican una estrecha afinidad con *Acinonyx*, siendo estas cúspides más bajas y romas en otros félidos. Por último, la presencia de un M_1 comprimido labio-lingualmente provisto de un pequeño metacónido distal permite confirmar que el ejemplar de Fonelas P-1 pertenece a un representante del género *Acinonyx*.

El registro fósil de *Acinonyx pardinensis* no es muy abundante ya que, a excepción de Saint Vallier (donde aparecen registrados varios individuos), los elementos representados en la mayoría de localidades

		FP1-2002-1027
/C	DMD	10,67
	DBL	8,36
P_3	DMD	12,55
	DBL	7,01
P_4	DMD	16,53
	DBL	8,02
M_1	DMD	19,74
	DBL	8,22
C- M_1	DMD	69,44
P_3 - M_1	DMD	47,84

Tabla 2. Dimensiones (en mm) de la serie dentaria inferior derecha de *Acinonyx pardinensis*.

² Los materiales de Fonelas P-1 han sido directamente comparados con el actual guepardo *Acinonyx jubatus* (MGM-AC-5) así como con un ejemplar de *Acinonyx pardinensis* procedente de Villarroya y depositado en las Colecciones de Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-47190). Además, su anatomía ha podido ser contrastada con la de otros félidos actuales, tales como *Panthera leo* (MGM-AC-1), *Panthera pardus* (MGM-AC-2), *Panthera onca* (MGM-AC-3), *Lynx canadensis* (MGM-AC-4), todos ellos depositados en la Colección de Anatomía Comparada del Museo Geominero, y con *Panthera tigris*, *Uncia uncia* y *Neofelis nebulosa* (Colección personal). En cuanto al registro fósil conocido, se han examinado diversos especímenes fósiles de *Acinonyx* figurados en diferentes trabajos (Del Campana, 1915; Schaub, 1949; Villalta, 1952; Viret, 1954; Ficcarelli, 1984; Lumley *et al.*, 1988; Geraads, 1997; Hemmer, 2001).

son muy escasos, normalmente restringidos a un único ejemplar, tal como ocurre por el momento en Fonelas P-1. Sin embargo, en FP1-2002-1027 es posible observar ciertos caracteres anatómicos diagnósticos que permiten asignar este ejemplar a esta especie y diferenciarlo claramente del actual *Acinonyx jubatus* (Fig. 5), tales como la robustez generalizada de los elementos dentarios, sustancialmente mayor que en la especie actual; la agudeza y altura que alcanza el protocónido en P_3 y P_4 , la cual es relativamente mayor en la especie fósil; la presencia de un metacónido desarrollado en M_1 , menos pronunciado en *A. jubatus*; y la presencia de un esbozo de talónido en M_1 , el cual no se observa en *A. jubatus*. Por otra parte, Geraads (1997) denota la ausencia de metacónido y talónido en M_1 en *Acinonyx aicha*, estructuras presentes en el ejemplar de Fonelas P-1.

Si se acepta la validez de la especie *A. intermedius* es posible observar que el guepardo de Fonelas P-1 presenta una talla ligeramente menor que el resto de especímenes identificados como *A. pardinensis* (Tabla 2; Figs. 6 y 7), acercándose al holotipo de esta especie procedente de Etouaires. Sin embargo, si aceptamos que *A. intermedius* representa un sinónimo reciente de *A. pardinensis*, tal como sugieren Schütt (1970) y Hemmer (2001), el tamaño del guepardo de Fonelas P-1 superaría ligeramente a los ejemplares de Hundsheim.

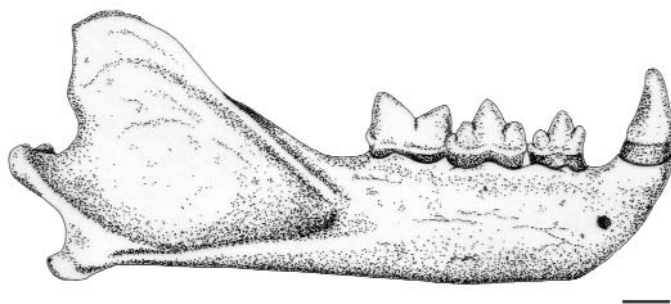


Figura 5. Vista lateral de hememandíbula de *Acinonyx jubatus*. Escala gráfica: 1 cm.

Las diferencias anatómicas observadas entre *A. pardinensis* y la especie actual *A. jubatus* son relativamente sutiles, y sus diagnosis están basadas principalmente en el tamaño, por lo que para algunos autores parece razonable que ambos representen en realidad una única especie (Turner y Antón, 1997), la cual habría ido reduciendo su tamaño paulatinamente hasta alcanzar las dimensiones que presenta el guepardo de hoy en día. Sin embargo, la reducción de tamaño durante el Villafranquiense del género *Acinonyx* propuesta por Kurtén (1968) y Argant (1996) no se observa en los análisis biométricos realizados, ya que ejemplares supuestamente más modernos (Untermassfeld) presentan dimensiones sustancialmente mayores que los especímenes más antiguos (Montopoli, Saint Vallier). Además, según Bonifay y Bonifay (1963), los fósiles de *A. pardinensis* del Pleistoceno medio de Saint-Estève presentan un tamaño mayor que la forma villafranquiense.

Finalmente, se observan las marcadas diferencias de tamaño existentes en unos y otros individuos procedentes del yacimiento de Etouaires, pudiendo ser interpretadas como dimorfismo sexual, tal como se verifica en la especie actual *A. jubatus*, donde los machos suelen presentar tamaños considerablemente mayores que las hembras (Nowak, 1999). Estas acusadas diferencias de talla entre machos y hembras podrían haber conducido a una interpretación errónea de las clinas temporales.

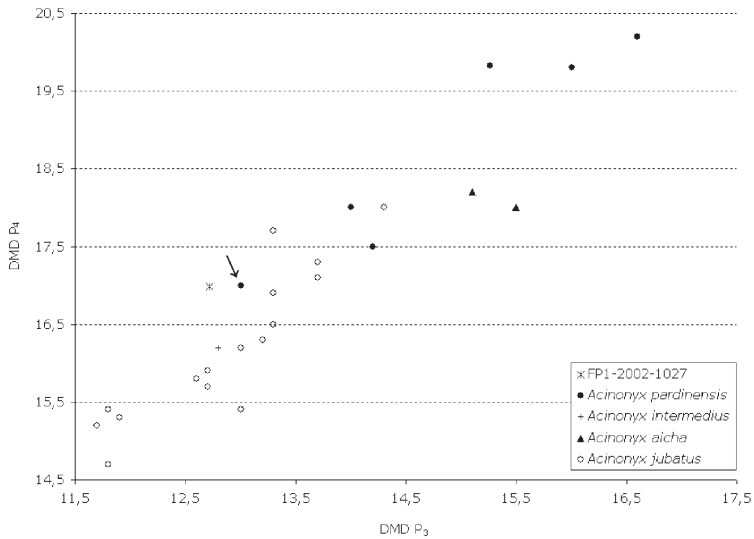


Figura 6. Representación bivalente del diámetro mesio-distal (DMD) del tercer y cuarto premolar inferior en diferentes especies de *Acinonyx*. La flecha señala el ejemplar tipo de la especie *A. pardinensis*. Datos tomados de tabla 2, Schaub (1949), Villalta (1952), Azzaroli (1977), Kurtén y Crusafont (1977), Ficcarelli (1984), Turner (1984, 1986), Geraads (1997) y Hemmer (2001). Además se han incluido las dimensiones de un ejemplar actual de *A. jubatus* (MGM-AC-5) y de *A. pardinensis* procedente de Villarroya (MNCN-47190).

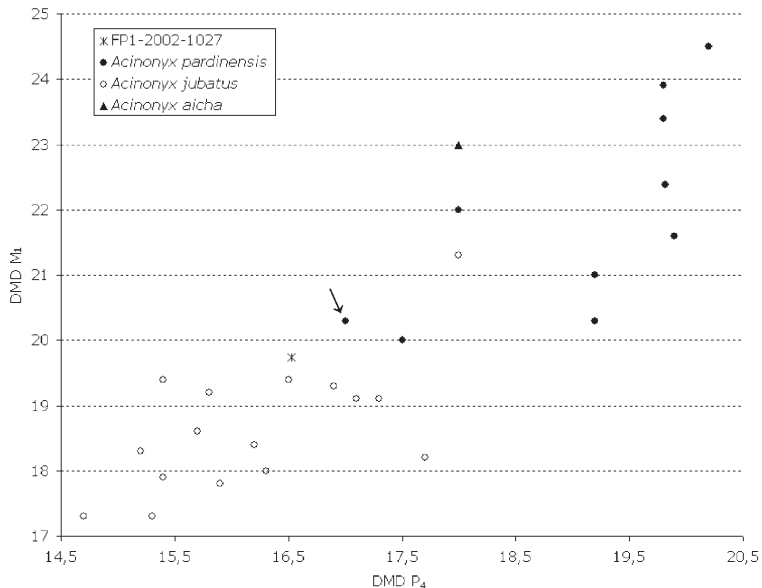


Figura 7. Representación bivalente del diámetro mesio-distal (DMD) del cuarto premolar inferior frente a la carniceira inferior en diferentes especies de *Acinonyx*. La flecha señala el ejemplar tipo de la especie *A. pardinensis*. Datos tomados de tabla 2, Schaub (1949), Villalta (1952), Azzaroli (1977), Kurtén y Crusafont (1977), Ficcarelli (1984), Turner (1984, 1986), Geraads (1997) y Hemmer (2001). Además se han incluido las dimensiones de un ejemplar actual de *A. jubatus* (MGM-AC-5) y de *A. pardinensis* procedente de Villarroya (MNCN-47190).

Las inferencias paleoecológicas propuestas por Ficarelli (1984) para *Acinonyx pardinensis* deberían ser revisadas, ya que el autor se basa en la morfología de un metacarpiano registrado en Casa Frata para proponer que esta especie estaría mejor adaptada a la carrera que la especie actual. Este elemento no presenta la morfología característica del género *Acinonyx*, sino que muestra unas epífisis distales de contorno subcuadrangular propias de un gran cánido o de un hiénido de hábitos corredores como *Chasmaporthetes lunensis*, con la cual el autor no realiza comparación alguna. A partir del grado de especialización de este metacarpiano, Ficarelli (1984) rechaza la sinonimia entre *A. pardinensis* y *A. jubatus* y descarta la hipótesis de que *A. pardinensis* represente un ancestro directo del guepardo actual *A. jubatus*, relaciones que requieren de una nueva revisión dado el error taxonómico cometido.

Conclusiones

Los caracteres anatómicos previamente descritos sugieren una gran semejanza morfológica entre el ejemplar registrado en Fonelas P-1 y *Acinonyx pardinensis*. El espécimen FP1-2002-1027 representa hasta el momento uno de los guepardos villafranquienses de menor tamaño conocido, probablemente una hembra, dado el gran dimorfismo sexual presente en los representantes actuales de este género. Asimismo, el ejemplar de Fonelas P-1 constituye la cita más moderna de esta especie en la Península Ibérica.

CONCLUSIONES GENERALES

El yacimiento de Fonelas P-1 aporta escasos fósiles de dos felinos de distribución netamente euroasiática durante el Plioceno superior final y el inicio del Cuaternario: *Lynx issiodorensis valdarnensis* y *Acinonyx pardinensis*. Hasta el momento no se han identificado restos fósiles de panterinos en esta interesante asociación paleomastológica. Futuras excavaciones e investigaciones tafonómicas y paleoambientales permitirán evaluar, si se confirma esta ausencia en el registro, el significado de dicha carencia en una paleobiocenosis tan diversa.

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.

REFERENCIAS

- Alberdi, M.T., Cerdeño, E., López-Martínez, N., Morales, J. y Soria, D. 1997. La fauna villafranquiense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geológicos*, 53, 69-93.
- Alcalá, L. 1994. *Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses- Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 554pp.

- Alcalá, L., Morales, J. y Soria, D. 1987. Síntesis y bioestratigrafía de los carnívoros pliocenos de las cuencas centrales españolas. *Geogaceta*, 2, 45-47.
- Alcalá, L., Morales, J. y Soria, D. 1989-1990. El registro fósil de los carnívoros (Creodonta y Carnivora, Mammalia) de España. *Paleontología i Evolució*, 23, 55-66.
- Argant, A. 1996. Sous-famille des Felinae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 200-215.
- Argant, A. y Balleisio, R. 1996. Famille des Felidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 195-215.
- Arribas, A. y Antón, M. 1997. Los carnívoros de los yacimientos pliocenos de Las Higuieruelas y Piedrabuena (Ciudad Real, España). *Boletín Geológico y Minero*, 108 (2), 111-120.
- Azzaroli, A. 1977. The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary. *Giornale di Geologia*, 41 (1-2), 61-79.
- Bolomey, A. 1965. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien, Vorläufige Mitteilung. *Berichte der Geologischen Gesellschaft DDR*, 10 (1), 77-88.
- Bonifay, M.F. 1971. Carnivores quaternaires du Sud est de la France. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, n.s., Sér. C*, 21 (2), 1-377.
- Bonifay, M.F. y Bonifay, M.E. 1963. Un gisement à faune épi-villafranchienne à Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences de Paris*, 256, 1136-1138.
- Boule, M. 1906. Les grottes de Grimaldi. *Imprimeire de Monaco*, 1 (4), 237-362.
- Cervera, J. 1992. Nuevos hallazgos de carnívoros en el complejo de yacimientos mesopleistocenos de la Sierra de Atapuerca, Burgos. *Revista Española de Paleontología*, núm. ext., 21-27.
- Cervera, J., García, N. y Arsuaga J.L. 1999. Los carnívoros del yacimiento mesopleistoceno de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). En: *Atapuerca. Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Memorias de Arqueología en Castilla y León, 7, 175-188.
- Clot, A. 1988. Le lynx pléistocène (*Lynx lynx* (L.), Felidae, Carnivora) des Moustayous (Saint-Pé-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 124, 107-110.
- Croizet, J.B. y Jobert, A. 1828. *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Clermont-Ferrand, Paris, 226 pp.
- Crusafont-Pairó, M., Hartenberger, J.L. y Heintz, E. 1964. Un nouveau gisement de Mammifères fossiles d'âge villafranchien à la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 258 (9), 2869-2871.
- De Giuli, C. 1986. Late Villafranchian faunas of Italy: the Selvella Local Fauna in the southern Chiana Valley - Umbria. *Palaeontographia Italica*, 74, 11-50.
- 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.
- Del Campana, D. 1915. Nuove ricerche sui Felini del Pliocene italiano. *Palaeontographia Italica*, 21, 233-291.
- Depéret, C. 1890. Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 3, 1-164.
- Fabrini, E. 1897. La lince del Pliocene italiano. *Palaeontographia Italica*, 2, 1-24.
- Ficcarelli, G. 1984. The Villafranchian cheetahs from Tuscany and remarks on the dispersal and evolution of the genus *Acinonyx*. *Palaeontographia Italica*, 43, 94-103.
- Ficcarelli, G. y Torre, D. 1977. Phyletic relationships between *Lynx* group *issiodorensis* and *Lynx pardina*. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 16 (2), 197-202.
- García, N. y Arsuaga, J.L. 1998. The Carnivore remains from the hominid bearing Trinchera-Galería, Sierra de Atapuerca, middle Pleistocene site (Spain). *Geobios*, 31 (5), 659-674.

- García, N., Arsuaga, J.L. y Torres, T. 1997. The carnivore remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 33, 155-174.
- García-Perea, R.J. y Gisbert-Palacios, F. 1985. Review of the biometrical and morphological features of the skull of the Iberian lynx, *Lynx pardinus* (Temminck, 1824). *Saugetierkundliche Mitteilungen*, 32, 249-259.
- Garrido, G. 2006. Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranquiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2008. Generalidades sobre los carnívoros del Villafranquiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. En este volumen.
- Geraads, D. 1997. Carnivores du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 30 (1), 127-164.
- Gervais, P. 1859. *Zoologie et Paléontologie Française*, 554 pp. Paris.
- Ginsburg, L. 1998. Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5. Carnivores. *Geodiversitas*, 20 (3), 379-396.
- 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.
- 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.
- Koufos, G.D. y Kostopoulos, D. 1997. New Carnivore material from the Plio-Pleistocene of Macedonia (Greece) with a description of a new canid. *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen*, 34, 33-63.
- Kurtén, B. 1963. Return of a lost character in the evolution of the felid dentition. *Commentationes Biologicae*, 26 (4), 1-12.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London, 317 pp.
- Kurtén, B. 1978. The Lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet y Jobert), late Pliocene. *Annales Zoologici Fennici*, 15, 314-322.
- 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. 1984. The relationships of *Lynx shansius* Teilhard. *Annales Zoologici Fennici*, 21, 129-133.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.D., Moigne, A.M. y Moulle, P.E. 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie*, 92 (2), 465-496.
- Mazo, A.V. y Torres, T. 1989-1990. El Pozo de Piedrabuena, un nuevo yacimiento de vertebrados pliocenos en el Campo de Calatrava (Ciudad Real). *Paleontología i Evolució*, 23, 213-222.
- Mazza, P.P.A., Bertini, A. y Magi, M. 2004. The Late Pliocene site of Poggio Rosso (Central Italy): taphonomy and palaeoenvironment. *Palaïos*, 19, 227-248.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbadillo, L.J., Fumanal, M.P., Made, J. van der, Marín, J.M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. y Szyndlar, Z. 1999. La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos*, 55, 127-161.
- Montoya, P., Morales, J. y Sendra, J. 2001. Una mandíbula de *Lynx issiodorensis* (Croizet y Jobert, 1828) (Carnivora, Mammalia) en el Plioceno inferior de Cuevas de Almanzora (Almería, España). *Revista Española de Paleontología*, núm. ext., 125-131.
- Morales, J., Soria, D., Montoya, P., Perez, B. y Salesa, M.J. 2003. *Caracal depereti* nov. sp. y *Felis* aff. *silvestris* (Felidae, Mammalia) del Plioceno inferior de Layna (Soria, España). *Estudios Geológicos*, 59, 229-247.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Vols. I y II. Johns Hopkins University Press.

- Perez, B. y Soria, D. 1989-1990. Análisis de las comunidades de mamíferos del Plioceno de Layna (Soria) y La Calera (Teruel). *Paleontología i Evolució*, 23, 231-238.
- Pons-Moyà, J. 1984. Presencia de *Lynx spelaea* (Fissipeda, Mammalia) en el Pleistoceno inferior de la Península Ibérica. *Paleontología i Evolució*, 18, 39-42.
- Pons-Moyà, J. y Moyà-Solà, S. 1978. La fauna de Carnívoros del Pleistoceno medio (Mindel) de la cueva Victoria (Cartagena, España). *Acta Geológica Hispánica*, 13, 54-58.
- Sarrión, I. 1978. Un lince de las cavernas la Cueva del Puerto (Calasparra, Murcia). *Lapiaz*, 2, 7-26.
- Schaub, S. 1939. Was ist *Felis elata* Bravard?. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 32, 187-193.
- Schaub, S. 1942. Un nouveau Felidé de Senèze (Haute-Loire). *Eclogae Geologica Helvetiae*, 35, 183-189.
- Schaub, S. 1949. Révision de quelques carnassiers villafranchiens du niveau des Étouaires (Montagne de Perrier, Puy-de-Dôme). *Eclogae Geologica Helvetiae*, 42 (2), 492-506.
- Schutt, G. 1970. Ein Gepardenfund aus den Mosbacher Sanden (Altpleistozän, Wiesbaden). *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 9, 118-131.
- Spassov, N. 2000. Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of Bulgaria and South Europe. *Historia Naturalis Bulgarica*, 12, 89-128.
- Tumilson, R. 1987. *Felis lynx*. *Mammalian Species*, 269, 1-8.
- Turner, A. 1984. *Panthera crassidens* Broom, 1948. The cat that never was?. *South African Journal of Science*, 80, 227-233.
- Turner, A. 1986. Miscellaneous Carnivore remains from Plio-Pleistocene deposits in the Sterkfontein valley (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (8), 203-226.
- Turner, A. y Antón, M. 1997. *The Big Cats and their Fossil Relatives*. Columbia University Press, New York. 234 pp.
- Van den Brink, F.H. 1970. Distribution and speciation of some carnivores. *Mammal Review*, 1, 67-78.
- Vekua, A.K. 1972. *Kvabebkskaja Fauna Akchagylskikh Pozvónochnikh*. Nakua, Moscú, 351 pp.
- Villalta, J.F. 1952. Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villarroya (Logroño). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 64, 3-204.
- 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.
- Weithofer, A. 1889. Ubre die tertiären Landsäugethiere Italiens. *Jahrbuch d.k.k. Geologische Reichsan.*, 39, 55-82.
- Werdelin, L. 1981. The evolution of lynxes. *Annales Zoologici Fennici*, 18, 37-71.

