

# EL REGISTRO FÓSIL NEÓGENO DE LOS CARNÍVOROS DE ESPAÑA

Jorge MORALES ROMERO<sup>1</sup>

Juan ABELLÁ PÉREZ<sup>2</sup>

Plinio MONTOYA BELLÓ<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid (Spain). jorge.morales@mncn.csic.es

<sup>2</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICP, Campus de la UAB s/n, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain. juan.abella@icp.cat

<sup>3</sup> Departament de Geologia, Àrea de Paleontologia, Universitat de València. Doctor Moliner, 50. 46100 Burjassot (Spain). Plinio.Montoya@uv.es

## RESUMEN

El registro fósil de los carnívoros (Carnivora y Creodonta) del Neógeno español se analiza en el presente trabajo. Siete familias pertenecientes al orden carnívora y una al orden Creodonta están representadas en los yacimientos españoles, pudiéndose reconocer tres conjuntos diferentes. El primer conjunto, Rambliense-Aragoniense, se caracteriza por el predominio de Amphicyonoidea (Thaumastocyonidae y Amphicyonidae) y Ursoidea primitivos pertenecientes a la familia Hemicyonidae. Los feloides están representados por félidos de talla pequeña-media y formas tigres dientes de sable de la familia Barbourfelidae. La aparición de los primeros hiénidos y úrsidos, así como la reaparición de nimrávidos y creodontos se produce durante ésta época. El segundo conjunto, Vallesiense-Turolense, se caracteriza por el predominio de hiénidos y félidos, estos últimos representados mayoritariamente por tigres dientes de sable macairodontinos, subsistiendo en el Vallesiense inferior formas típicas del Aragoniense, apareciendo al final del Turolense los primeros cánidos modernos. Un tercer conjunto se desarrolla durante el Plioceno, y en general se caracteriza por la presencia de formas muy próximas a las actuales. Los tigres dientes de sable se hacen cada vez más raros, y las faunas españolas están dominadas por hiénidos de talla grande; cánidos especialmente abundante *Nyctereutes*, félidos de talla media próximos al actual caracal, y menos abundantes osos modernos, generalmente clasificados en el género actual *Ursus*. Los mustélidos comunes durante el Mioceno son en esta época bastante raros.

## INTRODUCCIÓN

La adaptación carnívora en los mamíferos placentados, aunque no de forma exclusiva, está representada en el Neógeno español por dos órdenes; Creodonta y Carnivora, aunque la presencia del primero de ellos es testimonial, al estar solo registrado por un género en una única localidad Artesilla, cuenca de Calatayud-Daroca (Azanza et al., 1993). Durante el Neógeno la presencia de carnívoros en los yacimientos con macromamíferos fue prácticamente constante, aunque el número de especies y su abundancia es muy variada, de-

pendiendo de las características tafonómicas de los yacimientos. En conjunto disponemos de una importante documentación que nos permite reconstruir su historia con gran fidelidad (Fraile et al., 1997).

## REGISTRO SISTEMÁTICO

### Orden Creodonta

#### Familia Hyaenodontidae

Los creodontos son conocidos en el Neógeno español sólo en el yacimiento de Artesilla, Zaragoza (Azanza et al. 1993 ) donde se ha

documentado la especie *Hyaenailouros sulzeri*. Esta especie es también conocida en los yacimientos africanos del Mioceno inferior y medio, y prueba la existencia de conexiones faunísticas entre África y Eurasia durante esta época (Morales et al., Pickford & Morales, 1993 )

**Orden Carnívora**  
**Suborden Arctoidea**  
**Superfamilia Amphicyonoidea**  
**Familia Amphicyonidae**

Es una de las familias con mayor rango estratigráfico, cuyas formas neógenas convergen en numerosos caracteres dentarios y post-craneales con los úrsidos, razón por la que algunos autores los consideraron como relacionados con este grupo. En la actualidad son vistos como un grupo con entidad propia. Los Amphicyonidae están ya presentes en las faunas Oligocenas de España, pero sólo son abundantes a partir de los niveles ramblenses de Loranca del Campo (Morales et al, 1999), en este yacimiento se encuentra, con cierta abundancia, *Amphicyon giganteus* especie polimórfica de gran talla con alta variabilidad, probablemente debida a la existencia de dimorfismo sexual muy acusado. A esta especie pueden referirse los fósiles de los yacimientos de Colmenar Viejo, Artesilla, Carpetana, Henares 1 y La Barranca su distribución temporal sería por lo tanto Ramblense-Aragoniense superior. En los yacimientos aragoneses se registran otras dos especies pertenecientes a este género: *Amphicyon olissiponensis* en Buñol y La Retama y *Amphicyon major* en Tarazona, Torrijos y Paracuellos 3, esta última especie todavía persiste durante el vallesiese con una variedad de mayor talla registrada en Los Valles de Fuentidueña. En esta misma localidad se registra una segunda especie de amficiónido (Ginsburg et al, 1981), originalmente incluida en el género *Amphicyon* ahora se clasifica como *Magericyon castellanus* y que se relaciona estrechamente con *Magericyon anceps* especie tipo del género definido en

Batallones-1 y que puede ser el último representante de esta familia en el registro español (Peigné et al., 2008). *Magericyon castellanus* con poco material podría estar presente en los yacimientos vallesiese de Can Ponsic y Can Llobateras. *Magericyon* es un amficiónido muy especializado con reducción de la talla de los molares triturantes y tendencia a desarrollar carniceras muy cortantes, de alguna manera converge con los Thaumastocyonidae, pero en este caso, su filiación con los Amphicyonidae parece muy clara. Más raros son los hallazgos de otros géneros de la familia, como *Cynelos* registrado en Buñol y Cases de Blanca con la especie *Cynelos helbingi* , o *Pseudarctos bavaricus* descrito en El Canyet.

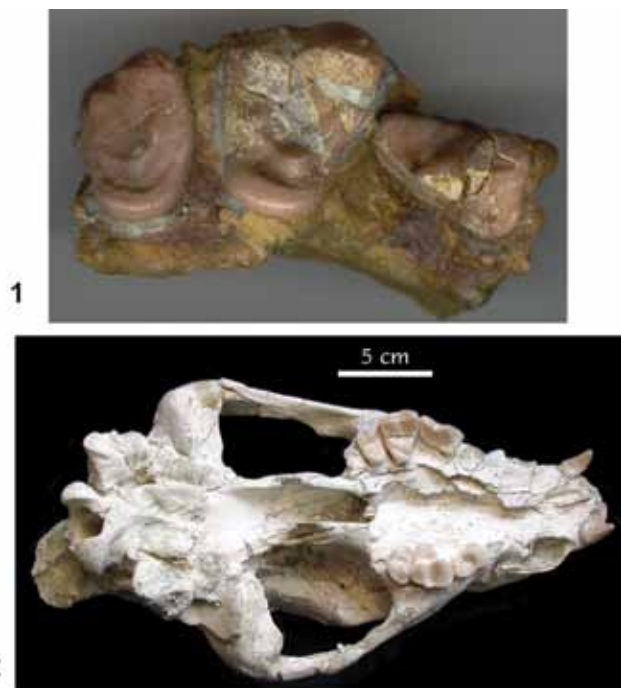


Lámina 1.  
 Fig. 1 Maxilar con carnicera y molares primero y segundo) de *Amphicyon giganteus* amficiónido procedente del Mioceno inferior de Loranca (Cuenca). Fue uno de los carnívoros más grandes del registro geológico alcanzando tallas próximas a los osos más grandes.

Fig. 2. Cráneo en vista ventral de *Magericyon anceps* del Vallesiese superior de Batallones-1 (Madrid). Fue uno de los últimos amficiónidos del registro fósil.

## Familia Thaumastocyonidae

La familia Thaumastocyonidae forma un grupo bastante raro en el registro fósil, a excepción de *Ysengrinia*, es por tanto un grupo poco conocido y cuya sistemática está actualmente en revisión. La dentición de los Thaumastocyonidae acusa una marcada y precoz tendencia al hipercarnivorismo, siendo en cierta medida convergente con los félidos y hiénidos, probablemente derivan de los Amphicyonidae y podrían ser para- o polifiléticos. La adaptación dentaria hacia un régimen más hipercarnívoro que el representado por los típicos anficiónidos podría haberse producido en más de una ocasión dentro de esta familia, como es el caso ya mencionado de *Magericyon*. Pero también es característica de un variado grupo de formas del Oligoceno y Mioceno inferior con posición sistemática compleja, entre las que se encuentra el género *Haplocyonoides*, conocido en Loranca del Campo con una forma muy próxima, si no igual, a la especie tipo del género *Haplocyonoides mordax*. Las características dentarias de esta especie son comparables a las que presenta la especie norteamericana *Temnocyon ferox*, hasta el punto que probablemente ambos géneros puedan ser sinónimos, pero el grupo necesita una revisión urgente. Otros Thaumastocyonidae pueden reconocerse en Buñol, con *Ysengrinia valentiana*, forma ya cercana a *Thaumastocyon burgeosi* (Belinchón y Morales, 1989). La familia es más frecuente durante el Vallesiense con *Thaumastocyon dirus* en Los Valles de Fuentidueña, una especie aún por definir en Batallones-3, pero indudablemente cercana a la anterior, y dos formas determinadas provisionalmente por Fraile et al. (1997) como *Agnotherium antiquum* en Pedregueras 2A y Can Llobateras. Una reclasificación de los fósiles de estas dos últimas localidades es factible, sin que se pueda desechar su pertenencia al género *Thaumastocyon*.

### Superfamilia Ursoidea Familia Hemicyonidae

Los Hemiciónidos son un discreto grupo de

úrsidos primitivos con distribución geográfica principalmente holártica y rango geológico muy amplio (Mioceno inferior-Plioceno superior). En España los registros más antiguos se localizan en Cetina de Aragón con *Zaragocyon daamsi* (Ginsburg & Morales 1998), Loranca y Ramblar 3A en los que se ha determinado la especie *Phoberocyon hispanicus*, todos estos yacimientos de edad Rambliense. La presencia de este grupo, en los yacimientos aragoneses de las cuencas centrales es casi constante, al menos cuando el yacimiento posee una riqueza mínima de restos fósiles de macromamíferos. *Phoberocyon* es sustituido por dos géneros, *Hemicyon* y *Plithocyon*, que a veces coexisten en los yacimientos. *Hemicyon sthelini* es la especie común durante el Mioceno inferior y medio (yacimientos de Artesilla, Buñol y Valdemoros 4a); mientras que *Hemicyon mayoralis* del yacimiento de Tarazona y *Hemicyon sansaniensis* representado en Henares-1 son especies de talla mayor y aparece en niveles más modernos Aragoniense medio y superior. *Plithocyon* puede reconocerse en los yacimientos de Puente de Vallecas y Paracuellos 5, y recientemente en yacimientos bastante antiguos como el de La Retama (Ginsburg & Morales, 1998). Los hemicioninos aparentemente desaparecen en el Vallesiense o, al menos no se registran en ningún yacimiento de esta edad, reapareciendo formas de gran talla y morfología todavía muy primitiva como *Agriotherium roblesi* durante el Mioceno final en Venta del Moro, persistiendo hasta bien entrado el Plioceno en el yacimiento de Alcoy M con *Agriotherium* sp., estas son las únicas localidades españolas en las que se ha registrado este peculiar género (Montoya et al., 2006).

## Familia Ursidae

El registro fósil aragoniense de este grupo en España muestra importantes diferencias con el conocido en otras áreas de Europa. De hecho hay que esperar a los niveles más altos del Aragoniense para encontrar el primer representante de este grupo, en los yacimientos de Nombrevilla 2, nivel estratigráficamente

algo inferior al clásico yacimiento vallesiense de Nombrevilla y aún sin *Hipparion* y Can Mata determinadas recientemente como *Kretzoiarctos beatrix* (Abella et al., 2011; 2013), esta especie representa al miembro más antiguo conocido del linaje que ha persistido en la actualidad con la especie *Ailuropoda melaneuca*, el gran oso panda. La familia está muy bien representada en el Vallesiense del Vallés-Penedés, Crusafont y Kurtén (1976) describieron *Ursavus brevirohinus* e *Indarctos vireti* en Can Llobateras y Can Ponsich. En los yacimientos de Batallones se ha descrito recientemente *Indarctos arctoides*, mientras que en los yacimientos turolenses españoles sólo registran la presencia de un único úrsido ahora clasificado como *Indarctos punjabiensis* conocido en Crevillente 2, Puente Minero, Conclud, Valdecebro 5 y Las Casiones. El grupo aparentemente desaparece al final del Mioceno, para reaparecer ya bien entrado el Plioceno con formas atribuidas al género actual *Ursus*, en yacimientos como Alcoy M, Layna,

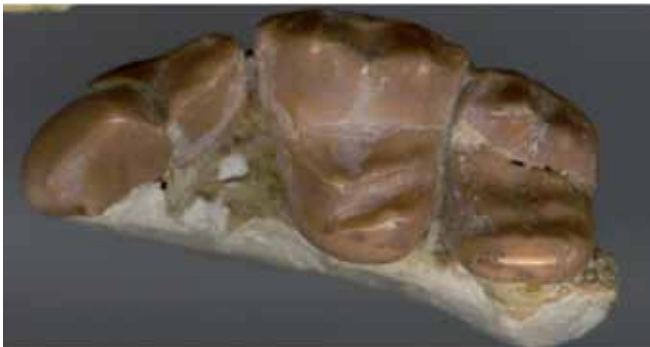


Lámina 2.

Fig. 1. Maxilar de *Phoberocyon hispanicus* hemiciónido procedente del Mioceno inferior Loranca (Cuenca), los hemiciónidos son ursoideos primitivos, con dentición triturante, pero mucho menos especializada que en los osos actuales.

Fig 2. Dentición superior (carnicera y molar primero) de *Kretzoiarctos beatrix* úrsido del Mioceno medio terminal de Nombrevilla-2 (Zaragoza), representante más antiguo conocido del grupo de osos que conduce al Panda gigante actual.

Fig. 3. Dentición superior (carnicera y molares primero y segundo) de *Indarctos punjabiensis* úrsido procedente del Turolense inferior de Crevillente-2 (Alicante). Esta especie de osos posee ya una dentición muy avanzada en dirección a las especies actuales.

La Puebla de Valverde, Almenara y otros. El género ha persistido de forma continua hasta la actualidad, siendo enormemente abundante durante el Pleistoceno.



## Familia Mustelidae

Los mustélidos constituyen el grupo de carnívoros más diversificados y abundante de la fauna española actual. En conjunto suman más especies que el resto de las demás familias y, salvo excepciones, poseen un rango geográfico más extenso. Esta familia de carnívoros de amplia distribución holártica, está presente en Europa occidental desde el Oligoceno, pero el registro fósil español es extraordinariamente discontinuo. Si juzgamos por los datos provenientes de algunos yacimientos de la cuenca del Vallés-Penedés, por ejemplo Can Llobateras, los mustélidos debieron ser durante el Neógeno tan abundantes como en

la actualidad, o incluso más diversificados. De hecho en estos yacimientos se han registrado hasta 8 especies diferentes, algunas de ellas pertenecientes a grupos ahora extintos en España, como son las mofetas. Su ausencia en la mayor parte de los yacimientos españoles con carnívoros debe interpretarse como debida a factores tafonómicos y/o ecológicos, ya que es frecuente que yacimientos con génesis diferentes (cársticos, lacustres, fluviales) no posean ningún resto atribuible a la familia.

Así, en los yacimientos pliocenos españoles son extraordinariamente raros: sólo conocemos la presencia de una especie de Villarroya y la presencia de Meles en Fonelas P-1, Granada (Arribas & Garrido, 2008). Algo más abundantes son en los yacimientos turolienses, muy raros en los yacimientos ramblenses, mientras que en el Aragoniense y Vallesiense son escasos en las cuencas interiores de España y sólo muy abundantes en las localidades del Vallés-Penedés (Villalta y Crusafont, 1943, 1944; Petter, 1963, 1967, 1976; Viret y Crusafont, 1955; Crusafont, 1972). Con todo la gran cantidad de nuevos yacimientos descubiertos durante los últimos años, y la búsqueda sistemática de pequeños mamíferos, en cuyo rango se encuentran muchos miembros de la familia, ha hecho que el conocimiento sobre esta familia haya aumentado de forma considerable.

En la actualidad empezamos a intuir que esta familia, al igual que sucede con el resto de los grupos de carnívoros, estuvo altamente diversificada durante todo el Mioceno. Entre otros datos podemos aportar la presencia de *Martes* y formas afines desde el Mioceno inferior. De formas análogas al glotón actual desde el Mioceno inferior, aquí se incluyen formas definidas en España como *Iberictis*, pero también *Ischriactis* del Mioceno medio, *Plesiogulo* y *Eomellivora* durante el Mioceno superior. Mofetas y formas afines representadas desde el Mioceno medio hasta el final del Mioceno. Tejones y otros Melinae desde el Mioceno medio y hasta la actualidad. Nutrias desde el Mioceno superior.



1



2



3

### Lámina 3

Fig. 1. Mandíbula con carnífera de *Martes ginsburgi* mustélido procedente del Mioceno terminal de Venta del Moro (Valencia), era ya muy próxima a las martas actuales.

Fig. 2. Mandíbula con carnífera de *Lutra affinis* nutria procedente del Mioceno terminal de Venta del Moro (Valencia), especie ya muy próxima a las nutrias actuales de la península Ibérica.

Fig. 3. Mandíbula con carnífera y segundo molar de *Promephistis alexejevi* mofeta procedente del Mioceno terminal de Venta del Moro (Valencia). Las mofetas, ahora restringidas a América, fueron muy comunes durante el Mioceno en Europa occidental.

## Familia Ailuridae

Esta familia actualmente bien definida posee en España sus registros más antiguos, algunos de ellos como *Magerictis imperialensis* del Mioceno medio de Madrid (Estación Imperial y Príncipe Pío) puede reconocerse como un potencial ancestro de los pequeños panda actuales (Ginsburg et al., 1997). A esta familia se atribuye *Simocyon batalleri*, conocido en el Vallesiense de Martorell y Can Llobateras, que está excepcionalmente bien representado en Batallones 1 (Peigné et al., 2005).

## Familia Canidae

Los cánidos aparecen en España en el Turolense típico de Concud y Los Mansuetos con *Canis cipio* Crusafont (1950) Esta especie sigue siendo enigmática, por una parte solo esta representada por dos piezas, el maxilar de Concud que es el holotipo de la especie, y un m1 de los Mansuetos, ambos fósiles son bastante más grande que las piezas homólogas más modernas y son difíciles de relacionar con los cánidos que aparecen en el Ventienense, clasificados recientemente como *Eucyon debonisi* en el yacimiento de Venta del Moro (Montoya et al., 2008). Ya en el Plioceno el género actual *Nyctereutes*, es el cánido mejor representado con especies como *Nyctereutes donnezani* y *Nyctereutes megamastoides* registrados en numerosas localidades, mientras que los hallazgos atribuidos a verdaderos *Canis* o *Vulpes* son mucho más ocasionales.

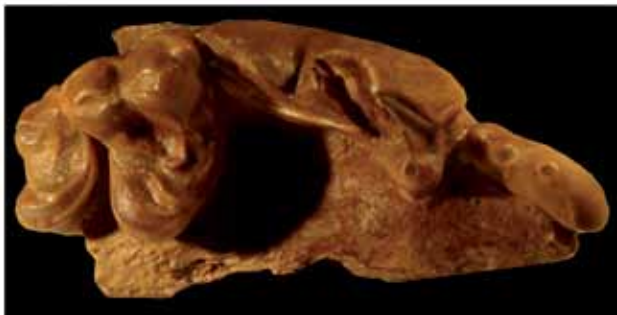


Lámina 4

Fig. 1. Maxilar de *Canis cipio* cánido procedente del yacimiento Turolense de Concud (Teruel). Es el representante más antiguo conocido en Europa de la familia Canidae.

## Suborden Ailuroidea

### Familia Viverridae

La clasificación de algunas formas europeas del Mioceno inferior (como es el caso de *Herpestides antiquus*, ahora conocido en los yacimientos de Cetina de Aragón y Loranca del Campo) es un problema de difícil solución, dada la proximidad morfológica de la dentición de estas formas con Hyaenidae primitivos como *Protictitherium* o *Plioviverrops*. La presencia de verdaderos vivérridos en las faunas neógenas de España es un hecho raro y ocasional, sin gran trascendencia; así, se han citado los géneros *Semigenetta*, *Viverra* y *Herpestes*, pero solo el primero de ellos con algún fundamento (Montoya et al., 2001). También se debe incluir a *Sivanasua* (= *Schlosserocyon*) considerado durante mucho tiempo como un prociónido, es ahora visto como un auténtico vivérrido (Schmidt-Kittler, 1983), relacionado e incluido en la subfamilia Lophocyoninae. Ningún yacimiento Turolense, Plioceno o Pleistoceno ha librado restos que claramente puedan clasificarse en esta familia. La actual *Genetta genetta* muy común carece de registro geológico en España, la lógica indica que fue probablemente introducida por el hombre en época histórica.

### Familia Hyaenidae

Los hiénidos son una de las familias de carnívoros más abundantes en los yacimientos a partir del Aragoniense superior, habiéndose extinguido en nuestro país hace apenas varios millares de años. *Protictitherium crassum* es la especie más común durante el Aragoniense superior y Vallesiense, encontrándose en todas las cuencas con yacimientos de estas edades. Así mismo a partir de los niveles más altos del Aragoniense y durante el vallesiense comienza a registrarse la aparición de nuevas formas. Primero, en Hostalets de Pierola, *Progenetta montadai*; en Los Andurriales *Plioviverrops*. Ya en el Vallesiense se registran *Lycyaena chaeretis*, *Adcrocuta eximia* y *Thalassictis* sp. Excepto *Progenetta* y *Protictitherium* el resto de los géneros persis-

te durante todo el Mioceno superior con las mismas o distintas especies, registrándose además la presencia de *Percrocuta gigantea* en yacimientos del área de Teruel, esta forma ha sido recientemente relacionada con un grupo carnívoros diferente de los hiénidos, los Stenoplesictinae, por lo que la adaptación hienoide se habría producido más de una vez. Excepto *Plioviverrops*, que persiste en el Plioceno inferior de La Gloria con una especie muy derivada, ningún género Turolense pasa al Plioceno. Los hiénidos de los yacimientos de esta edad serán *Pliohyaena*, *Pachycrocuta* y *Chasmaportetes*, denominado “hiena cazadora” por su convergencia con los grandes félicos. Es frecuente la asociación de los hiénidos en los yacimientos pliocenos, como Layna, Villarroja y La Puebla de Valverde.

## Superfamilia Feloidea Familia Barbourfelidae

Esta familia confundida durante mucho tiempo con los comunes Nimravidae del Oligoceno en Europa occidental y Norte América, aparece durante el Mioceno medio con *Afrosmilus hispanicus* especie definida en el yacimiento de Artesilla (Morales et al., 2001) y también registrada en Buñol. La especie es un buen eslabón entre las formas africanas y *Prosanosmilus peregrinus* Heizmann & Ginsburg (1980), probable ancestro de *Sansnosmilus palmidens* y *Albanosmilus jourdani* paleofélidos macairodontinos comunes en los yacimientos del Aragoniense superior y Vallesien inferior de España (Robles et al., 2013)

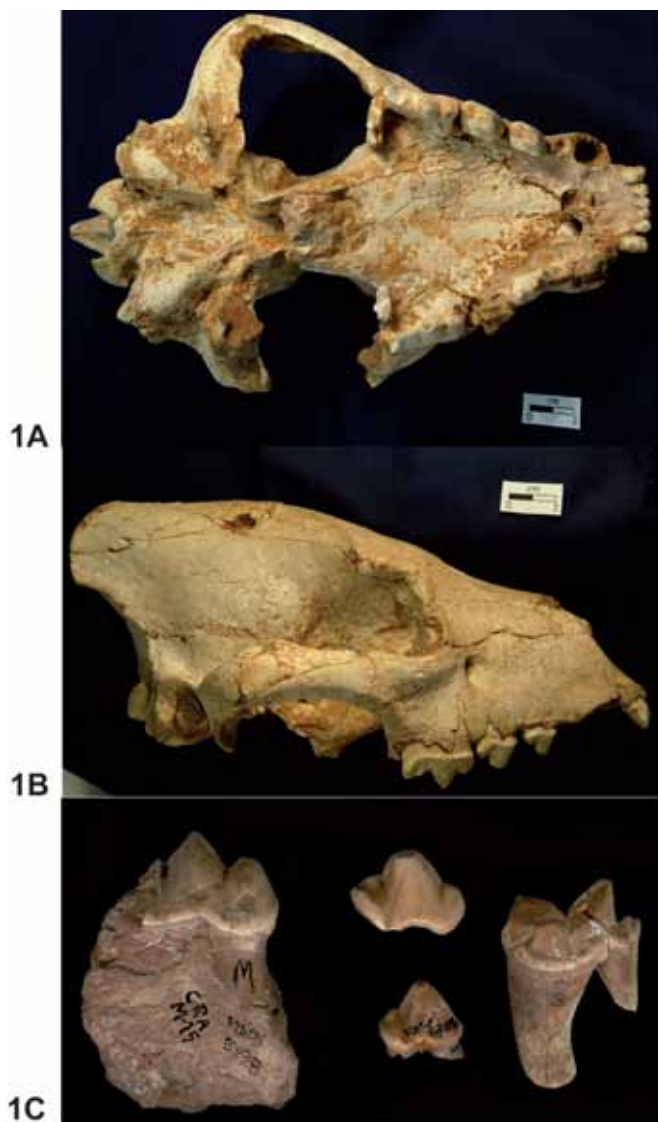


Lámina 5.  
Figs. 1A y 1B. Cráneo de *Chasmaportetes lunensis* hiénido procedente del Plioceno final de la Puebla de Valverde (Teruel). Esta especie conocida como hiena cazadora por su esqueleto grácil y dentición sectorial vivió en la península Ibérica a lo largo de todo el Plioceno.  
Fig. 1C. *Adcrocuta eximia* hiénido procedente del Turolense de Los Mansuetos (Teruel), su talla y adaptación dentaria era ya muy cercana a la de la actual crocuta.

## Familia Felidae

Los félidos del Ramblense y Aragoniense están exclusivamente representados por especies pertenecientes al común *Pseudaelurus*. El hallazgo más antiguo se localiza en Loranca del Campo, donde se ha determinado *Pseudaelurus transitorius* el más moderno en Los Valles de Fuentidueña (Vallesiense inferior) con *Pseudailurus quadridentatus*, siendo las especies de este género muy frecuentes en los yacimientos con macromamíferos de España comprendidos entre estas dos edades. Durante el Vallesiense se detectan ya félidos de la talla del gato silvestre con características dentarias similares a la de los gatos modernos. Asimismo, formas próximas a los caracales modernos podrían conocerse desde el Mioceno final de Venta del Moro, donde se ha citado *Felis christoli*. En las faunas del Plioceno, la presencia de *Caracal issiodorensis* es casi constante y a éste, en los yacimientos del Plioceno superior de Villarroya y La Puebla de Valverde, se le unirán un guepardo, *Acinonyx padinensis*, y una pantera, *Panthera schaubi*. Probablemente *Acinonyx pardinensis* se encuentra ya en las faunas españolas del Plioceno inferior; así algunos restos post-craneales encontrados en La Calera parecen indicarlo. Sin embargo, los hallazgos son aún escasos.

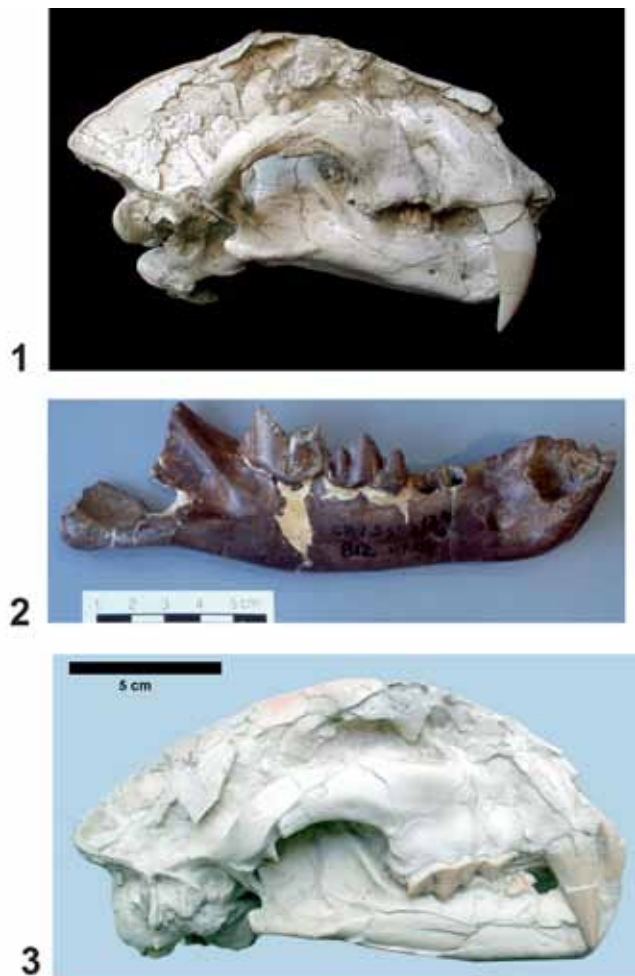
### Lámina 6.

Fig. 1. Cráneo con mandíbula de *Machairodus aphanistus* félido tigre dientes de sable procedente del yacimiento de Batallones-1 (Madrid). Su talla se acercaba a la del actual tigre, sus caninos superiores estaban muy desarrollados con forma de daga.

Fig.2 Mandíbula de *Amphimachairodus giganteus* félido tigre dientes de sable del yacimiento de Crevillente 2 (Alicante). Esta especie es característica de los yacimientos turolenses y ventienses.

Fig.3 Cráneo con mandíbula de *Promegantereon ogygia* félido dientes de sable procedente de Batallones-1, su talla era próxima a la de un puma, bastante menor que las dos especies anteriores.

Los macairodontinos o tigres diente de sable hacen su aparición en el Vallesiense inferior, en yacimientos como Los Valles de Fuentidueña registrándose dos especies, *Machairodus aphanistus* y *Machairodus alberdiae* (Ginsburg et al. 1981). El primero de ellos es conocido en otros yacimientos vallesienses como Can Llobateras y Santiga (Beaumont y Crusafont, 1982), mientras que el segundo sólo en la localidad tipo. En el extraordinario yacimiento del Cerro de los Batallones, de edad algo más moderna, asociado a *Machairodus aphanistus*, se encuentra un pequeño macairodontino conocido como *Promegantereon ogygia* (Antón et al., 2004; Salesa et al., 2010). En las faunas turolenses se registra casi de forma constante la presencia del gran macairodontino *Amphimachairodus giganteus* asociado en este caso a *Paramachairodus orientalis*; y en Venta del Moro con *Paramachairodus maximiliani*. El grupo se rarifica durante el Plioceno, aunque hallazgos esporádicos indican una





presencia continua hasta el Pleistoceno medio, mediante formas atribuidas a *Homothe- rium* y *Megantereon*, el primero de los dos probable descendiente de los grandes tigres de sable (*Machairodus*, *Amphimachairodus*) y el segundo probablemente de *Promegantereon*. Un tercer grupo de félidos, con adaptaciones dentarias intermedias entre las de los felinos y los macairodontinos se encuentra también presente en los yacimientos turolenses de España; son los metailurinos: *Stenailurus teilhardi* en Piera, *Metailurus major* en Concud y Alfacar, y *Metailurus parvulus* en Los Mansuetos y El Arquillo. *Fortunictis acerensis* del turolense de Casa del Acero, y provisionalmente determinado también en Venta del Moro pertenece a este grupo de félidos.

## CONCLUSIONES

Once familias del orden Carnivora y una del orden Creodonta aparecen en el registro fósil Neógeno de España. La mayor parte de estas familias de carnívoros pueden reconocerse desde el Mioceno inferior, a excepción de Viverridae-Hyaenidae cuya distinción en esta época es aún difícil de establecer, y sólo cánidos y úrsidos aparecen algo más tarde los primeros durante el Tuoliense y los segundos durante el Aragoniense superior.

Durante el Neógeno la fauna de carnívoros sufre cambios progresivos, pudiéndose reconocer tres grandes conjuntos que se solapan entre sí.

Conjunto Ramblense-Aragoniense: se caracteriza por el predominio de Amphicyonidae y Thaumastocyonidae, asociados a úrsidos primitivos (Hemicyoninae). Hiénidos y félidos aparecen en esta época con especies de talla pequeña. La entrada de grandes creodontos como Hyaenailouro y de Barbourofelidae podría indicar la existencia de inmigrantes de origen africano. Probablemente en estas asociaciones el papel que actualmente realizan los grandes félidos era realizado por los Barbourofelidae y Thaumastocyonidae, mientras que Amphicyonidae y Hemicyonidae debían de ser formas omnívoras y/o carroñeras.

Conjunto Vallesiense-Tuoliense: se caracteriza por el predominio de Hyaenidae y Felidae, ambas familias con un amplio rango de tallas y de adaptaciones. Durante el Vallesiense inferior aún subsisten numerosas formas aragonesas que paulatinamente se extinguen: así mismo durante el Tuoliense aparecen úrsidos de talla grandes y cánidos modernos.

Conjunto Plioceno: durante este periodo de tiempo no existen cambios a nivel familiar,

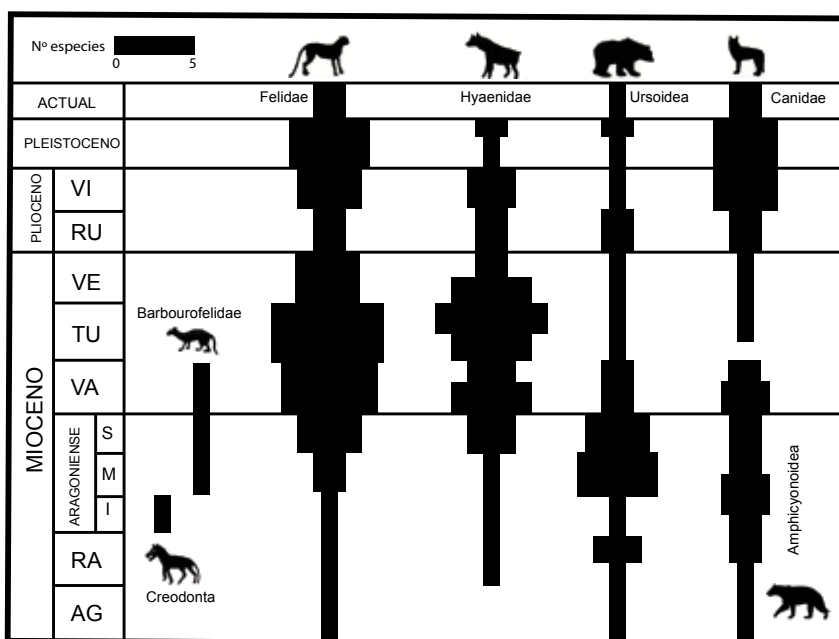


FIGURA 1. Bioestratigrafía y diversidad específica de los carnívoros (excluidos Viverridae y Mustelidae) de España durante el Neógeno. Superfamilia Ursoidea incluye Ursidae y Hemicyonidae. La superfamilia Amphicyonoidea incluye a Amphicyonidae y Thaumastocyonidae. AG= Ageniense.; RA= Ramblense; VA= Vallesiense; TU= Tuoliense; RU= Rusciense; VI= Villafranquiense. I= Inferior; M= Medio; S= Superior. El número de especies por edad de mamíferos se ha calculado sumando las presentes en todos los yacimientos atribuidos a cada una de ellas. Los tres conjuntos de carnívoros son fácilmente visualizables. El primero de ellos Ramblense-Aragoniense muestra una alta diversidad de Amphicyonoideos y Hemicyonidae (Ursoidea). Hiénidos y Félidos son poco diversos. El segundo conjunto Vallesiense a Tuoliense está caracterizado por la gran diversidad de Félidos (especialmente macairodontos) y hiénidos. El tercer conjunto Plioceno muestra el declive de los hiénidos, la paulatina sustitución de los macairodontinos por panterinos y la diversificación de los modernos cánidos.

pero sí a nivel genérico. No obstante, los Hyaenidae pierden diversidad y sólo se registra la presencia de géneros de talla grande ya muy especializados: *Pliohyaena*, *Pachycrocuta* y *Chasmaportetes*, mientras los cánidos, progresivamente, se hacen más abundantes, pero con un claro dominio de *Nyctereutes*. También es destacable el declive de los macroidontinos, que son sustituidos por panterinos y la aparición del género *Ursus*.

Finalmente, señalar que la fauna de carnívoros cuaternarios tiene sus raíces en este último conjunto. Así el comienzo del Pleistoceno está marcado por una extinción de algunas de las formas más típicas del Plioceno superior, como son *Nyctereutes*, *Chasmaportetes* y *Acinonyx*. Sin embargo, la mayor parte de los carnívoros pliocenos traspasan sin dificultad el límite Plioceno-Cuaternario, manteniendo una diversidad comparable a la existente durante el Plioceno. Sólo al final del Pleistoceno se asiste a una importante regresión en la fauna de carnívoros, que afectó especialmente a los carnívoros de mayor talla, principalmente hiénidos y félidos. Así, las hienas desaparecen por completo, mientras que los félidos quedan restringidos a las formas de menor talla (lince y gato silvestre). Los mustélidos siguen siendo abundantes, pero sin la diversificación que llegaron a alcanzar durante el Mioceno. En consecuencia, la fauna actual de carnívoros no es sino un pálido reflejo de la registrada durante el Neógeno, al igual que ha sucedido con el resto de la fauna de grandes mamíferos.

## BIBLIOGRAFÍA

- ABELLA, J., MONTOYA, P., MORALES, J. (2011): *A new species of Agriarctos (Ailuropodinae, Ursidae, Carnivora) in the locality of Nombrevilla 2 (Zaragoza, Spain)*. Estudios Geológicos, 67 (2), pp. 187-191.
- ABELLA, J., MONTOYA P. AND MORALES J. (2012): Aceptado. *Paleodiversity of the Superfamily Ursoidea (Carnivora, Mammalia) in the Spanish Neogene, related to environmental changes*. Journal of Iberian Geology
- ABELLA, J., ALBA, D. M., ROBLES, J. M., VALENCIANO, A., ROTGERS, C., CARMONA, R., MONTOYA P., AND MORALES J. (2013): *Kretzoiarctos gen. nov., the oldest member of the giant panda clade*. PLoS One
- ADROVER, R., ALCALA, L., MEIN, P., MOISSENET, E. y ORRIOS, J. (1986): *Mamíferos del Turoliense medio en la Rambla de Valdecebo (Teruel)*. Estudios geol., 42: 495-509.
- ADROVER, R., MORALES, J., y SORIA, D. (1976): *Hallazgo de Hyaena donnezani VIRET en La Calera Ili (Aldehuela, provincia de Teruel)*. Teruel, 55-56: 189-205
- AGUIRRE, E., ALBERDI, M.T., JIMENEZ, E., MARTIN ESCORZA, E., MORALES, J., SESE, C. y SORIA, D., (1982) *Torrijos: nueva fauna con Hispanotherium de la cuenca media del Tajo*. Acta Geol. Hisp., 17: 39-61.
- ALBERDI, M.T., ARIAS, C., BIGAZZI, G., BONADONNA, F.P., LEONE, G., LOPEZ, N., MICHAUX, J., MORALES, J., ROBLES, F. y SORIA, D. (1982): *Nuevo yacimiento de moluscos y vertebrados del Villafranquiense de la cuenca del Júcar (Albacete, España)*. Coll. Villafr. Médit., Lille. 255-271.
- ALBERDI, M.T., CERDEÑO, E., LOPEZ-MARTINEZ, 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 Turolense-Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.554 págs.
- ALCALA, L., AZANZA, B., CERDEÑO, E., IÑESTA, M., JUAN, J.R., MONTOYA, P., MORA, P. y MORALES, J. (1987): *Nuevos datos sobre los macromamíferos turolenses de Crevillente (Alicante)*. Geogaceta, 3: 24-27.
- ANTÓN, M., SALESA, M. J., MORALES, J. & TURNER, A. (2004): *First known complete skulls of the scimitar-toothed cat Machairodus aphanistus (Felidae, Carnivora) from the Spanish late Miocene site of Batallones-1*. Journal of Vertebrate Paleontology 24, 957-969.
- ANTÓN, M., TURNER, A., SALESA, M. J., & MORALES, J. 2006. *A complete skull of Chasmaporthetes lunensis (Carnivora: Hyaenidae) from the Spanish Pliocene site of La Puebla de Valverde (Teruel)*. Estudios Geológicos 62 (2006) 375-38.
- ARRIBAS, A. & GARRIDO, G. (2008): *El tejón más antiguo (Meles iberica, Carnivora, Mammalia) de la península Ibérica (Plioceno superior terminal, Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada)*. Publicaciones del IGME . Serie: Cuadernos del Museo Geominero, 10: 147-158.
- ARRIBAS, A. & GARRIDO, G. (2008): *Hiénidos – Pachycrocuta brevirostris (Aymard, 1846) y Hyaena brunnea Thunberg, 1820- del yacimientos de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Publicaciones del IGME . Serie: Cuadernos del Museo Geominero, 10: 201-230.
- ARRIBAS, A. & GARRIDO, G. (2008): *Machairodontinos – Megantereon cultridens roderici n.ssp. y Homotherium latidens (Owen, 1846)- en el yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Publicaciones del IGME . Serie: Cuadernos del Museo Geominero, 10: 251-277.
- ASTIBIA, H. (1987): *Los macromamíferos del Mioceno Medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, provincia de Zaragoza)*. Paleont. Evol., 21: 11-42.
- ASTIBIA, H., MORALES, J. & GINSBURG, L.. (2000): *Hemicyon mayorali nov. sp., Ursidae du Miocène moyen de Tarazona de Aragón (bassin de l'Ebre, Aragon, Espagne)*. Annales de Paléontologie 86, 69-79.
- AZANZA, B., CERDEÑO, E., GINSBURG, L., MADE, J. van der, MORALES, J. & TASSY, P. (1993): *Les grands mammifères du Miocène inférieur d'Artesilla, bassin de Calatayud-Teruel (Province de*

- Saragosse, Espagne). Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris 15, 105-153
- BEAUMONT, G. y CRUSAFONT, M. (1982): *Les Féliques (Mammifères, Carnivores) du Vallésien du Vallés Catalogne, Espagne*. Arc. Sc. Genève, 35: 41-64
- BELINCHON, M. y MORALES, J. (1989): *Los carnívoros del Mioceno medio de Buñol (valencia, España)*. Rev. Esp. Paleont. 4, 3-8
- CRUSAFONT, M. (1972): *Les Ischyriactis de la transition Vindobonien-Vallésien*. Palaeovertebrata, 5: 253-260.
- CRUSAFONT, M. (1950): *El primer representante del género Canis en el Pontense euroasiático (Canis cipio nova sp.)*. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat (Geol). 48: 43-51.
- CRUSAFONT, M. (1962): *Indarctos atticus, un nuevo carnívoro del Pikermiense español*. Teruel, 27: 177-191.
- CRUSAFONT, M., y AGUIRRE, E., (1972): *Stenailurus, félide nouveau du Turolien d'Espagne*. Ann. Paleontol. (Vert).,58: 211-223.
- CRUSAFONT, M. y KURTEN, B. (1976): *Bears and bear-dogs from Vallesian of the Vallés-Penedès basin, Spain*. Acta Geol. Fennica., 144:1-29
- CRUSAFONT, M., VILLALTA, J.F. y TRUYOLS, J. (1955): *El Burdigaliense continental en la cuenca del Vallés-Penedès. I. estratigrafía; II. Paleontología*. Mem. Com. Inst. Geol. Prov. Barcelona, 12: 11-272.
- DEPERET, Ch. y REROLLE, L., (1885): *Note sur la Géologie et sur les Mammifères fossils du bassin lacustre miocène supérieur de la Cerdagne*. Bull. Soc. Géol. France, 13: 488-506.
- FRAILE, S., PEREZ, B., DE MIGUEL, I. y MORALES, J. (1997): *Revisión de los carnívoros presentes en los yacimientos del Neógeno español* CALVO, J.P. y MORALES, J. (Eds) *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico* (1997) 77-80. Universidad Complutense-CSIC, Madrid 1997
- GARRIDO, G. (2008): *El registro de Vulpes alopecoides (Forsyth-Major, 1877), Canis etruscus Forsyth-Major, 1877 y Canis cf. falconeri Forsyth-Major, 1877 (Canidae, Carnivora, Mammalia) en Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Publicaciones del IGME . Serie: Cuadernos del Museo Geominero, 10: 159-186.
- GARRIDO, G. (2008): *Linces y guepardos (Felidae, Carnivora, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Publicaciones del IGME . Serie: Cuadernos del Museo Geominero, 10: 231-249.
- GARRIDO, G. & ARRIBAS, A. (2008): *Canis accitanus: una nueva especie de cánido (Canidae, Carnivora, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Publicaciones del IGME . Serie: Cuadernos del Museo Geominero, 10: 187-230.
- GERVAIS, P. (1852): *Description des ossements fossiles de Mammifères rapportés d'Espagne par M.M. Verneuil. Collom et de Lorière*. Bull. Soc. Geol. France., 10: 147-167.
- GINSBURG, L. & MORALES, J. (1996): *Lartetictis et Adroverictis, nouveaux genres de Melinae (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) du Miocène de l'Ancien Monde*. Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle 18 (1996) 663-671.
- GINSBURG, L. & MORALES, J. (1998): *Les Ursidae (Carnivora Mammalia) du Miocène inférieur et moyen d'Europe occidentale*. Annales de Paléontologie 84, 71-123.
- GINSBURG, L., MORALES, J. y SORIA, D., (1981): *Nuevos datos sobre los carnívoros de Los Valles de Fuentidueña (Segovia)*. Estudios geol., 37: 383-415.
- GINSBURG, L., MORALES, J., SORIA, D. & HERRAEZ, E. (1997): *Découverte d'une forme ancestrale du Petit Panda dans le Miocène moyen de Madrid (Espagne)*. C.R. Acad. Sc. Paris 325, 447-451
- HEIZMANN, E.P.J. y GINSBURG, L., (1980): *Prosansanosmilus peregrinus ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs*. Stutt. Beitr. Naturk., 58: 1-27
- KURTEN, B. y CRUSAFONT, M., (1977): *Villafranchian Carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain)*. Comm. Biol., 85: 1-39.
- MONTOYA, P., ALCALÁ, L. & MORALES, J. (2001): *Primer hallazgo de Vivérido (Carnivora, Mammalia) en el Mioceno superior de la Fosa de Teruel (España)*. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural 96, 101-109.
- MONTOYA, P., ALCALÁ, L. & MORALES, J. (2001): *New fossils of Indactos (Ursidae, Mammalia) from the Spanish Turolian (Upper Miocene)*. Scripta Geologica 122 (2001) 123-151
- MONTOYA, P., GINSBURG, L., ALBERDI, M.T., MADE, J. van der, MORALES, J. & SORIA, M.D. (2006): *Fossil large mammals from the Early Pliocene locality of Alcoy (Alicante, Spain) and their importance in biostratigraphy*. Geodiversitas 28, 137-173
- MONTOYA, P., MORALES, J. & ABELLA, J. (2009): *Eucyon debonisi n. sp., a new Canidae (Mammalia, Carnivora) from the latest Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain)*. Geodiversitas 31, 709-722
- MONTOYA, P., MORALES, J., ABELLA, J. (2011): *Musteloidea (Carnivora, Mammalia) from the Late Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain)*. Estudios Geológicos, 67 (2), pp. 193-206.
- MONTOYA, P., MORALES, J., ROBLES, F., ABELLA, J., BENAVENT, J. V., MARÍN, M<sup>a</sup> D. & RUIZ SÁNCHEZ, F. J. (2006): *Las Nuevas excavaciones (1995-2006) en el yacimiento del Mioceno final de Venta del Moro, Valencia*. Estudios Geológicos 62 , 313-326.
- MORALES, J., ALCALA, L., HOYOS, M., MONTOYA, P., NIETO, M., PEREZ, B. y SORIA, D. (1993): *El yacimiento del Aragoniense medio de La Retama (Depresión intermedia, Provincia de Cuenca, España): significado de las faunas con Hispanotherium*. Scripta Geológica , 103, 23-3.
- MORALES, J., (1984): *Venta del Moro: su macrofauna de Mamíferos y bioestratigrafía continental del Mioceno terminal mediterráneo*. Tesis Doctoral, Univ. Complutense. Madrid, 340 pp.
- MORALES, J., ALCALA, L., HOYOS, M., MONTOYA, P., NIETO, M., PEREZ, B. y SORIA, D. (1993): *El yacimiento del Aragoniense medio de La Retama (Depresión intermedia, Provincia de Cuenca, España): significado de las faunas con Hispanotherium*. Scripta Geológica 103 (1993) 23-39.
- MORALES, J., NIETO, M., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., SORIA, D., ALVAREZ, M., ALCALÁ, L., CERDEÑO, E., DAAMS, R., FRAILE, S., HOYOS, M., MARTÍNEZ, J., MERINO, L., MIGUEL, I. DE, MONPARLER, R., MONTOYA, P., PÉREZ, B., SALESA, M. & SÁNCHEZ, I. (1999): *Vertebrados continentales del Terciario de la cuenca de Loranca (provincia de Cuenca)*. E.AGUIRRE & RÁBANO, I. *La huella del pasado: fósiles de Castilla-La Mancha*, 257-260. Patrimonio histórico de Castilla-La Mancha
- MORALES, J., SALESA, M., PICKFORD, M., & SORIA, D. (2001): *A new Tribu, new genus and two new species of Barbourufelinae*

- (*Felidae, Carnivora, Mammalia*) from the Early Miocene of East Africa and Spain. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 92, 97-102
- MORALES, J. y SORIA, D., (1977): *Presencia de la asociación Machairodus-Paramachairodus en Concud (Teruel)*. *Teruel*, 57/58: 263-271
- MORALES, J. y SORIA, D., (1979): *Nuevos datos sobre los carnívoros del área de Teruel. Síntesis y biostratigrafía*. *Estudios geol.*, 35: 497-504.
- MORALES, J., y SORIA, D., (1985): *Carnívoros y artiodáctilos de la provincia de Madrid*. En: *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. (M.T. Alberdi coord) CSIC. 81-92
- MORALES, J., SORIA, D., MONTOYA, P, PÉREZ, B., SALESA, M.J. (2003): *Caracal depereti nov. sp. y Felis aff. silvestris del Plioceno inferior de Layna (Soria, España)*. *Estudios Geológicos* 59 (2003) 229-247
- PEIGNÉ, S., SALESA, M. J., ANTÓN, M., & MORALES, J. (2005): *Ailurid carnivoran mammal Simocyon from the Late Miocene of Spain and the systematics of the genus Acta Paleontologica Polonica* 50, 219-238.
- PEIGNÉ, S., SALESA, M. J., ANTÓN, M., & MORALES, J. (2006): *New data on carnivores from the Middle Miocene (Upper Aragonian, MN 6) of Arroyo del Val Area (Villafeliche, Zaragoza province, Spain)*. *Estudios Geológicos* 62, 359-374.
- PEIGNÉ, S., SALESA, M. J., ANTÓN, M. & MORALES, J. (2008): *A new Amphicyonine (Carnivora: Amphicyonidae) from the Late Miocene of Batallones-1 (Madrid, Spain)*. *Paleontology* 51 (2008) 943-965.
- PÉREZ, B. (2004): *Análisis de la estructura de las comunidades de carnívoros del Plioceno y Pleistoceno de España*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- PETTER, G., (1964): *Contribution à l'étude des Mustélidés des bassins néogènes du Vallès-Penedès et de Calatayud-Teruel*. *Mém. Soc. Geol. France*, 62 (97). 1-44
- PETTER, G. (1964): *Deux mustélidés nouveaux du Pontien d'Espagne orientale*. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 36: 270-278
- PETTER, G. (1967): *Mustélidés nouveaux du Ballésien de Catalogne*. *Ann. Paleontol.*, 53: 92-113.
- PETTER, G. (1976): *Etude d'un nouvel ensemble de petits carnívoros du Miocène d'Espagne*. *Geol. Mediterr.*, 3: 135-154.
- PICKFORD, M. & MORALES, J. (1994): *Biostratigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian Peninsula*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112, 297-322.
- PONS, J. y CRUSAFONT, M., (1978): *El Canis cipio CRUSAFONT 1950, comparación con los cánidos del Plioceno y Pleistoceno europeo*. *Acta Geol. Hisp.*, 13: 133-136.
- ROBLES, J.M., ALBA, D.M., FORTUNY, J., DE ESTEBAN-TRIVIGNO, S., ROTGERS, C., BALAGUER, J., CARMONA, R., GALINDO, J., ALMECIJA, S., BERTO, J.V. & MOYA-SOLA, S. (2013): *New craniodental remains of the barbourfelid Albanosmilus jourdani (Filhol, 1883) from the Miocene of the Vall'es-Pened'es Basin (NE Iberian Peninsula) and the phylogeny of the Barbourfelini*. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2013 <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2012.724090>
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1983): *The Mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Grecia)*. III. *On a new species genetic position of this genus*. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wet.*, B. 86: 301-318.
- SALESA, M. J., ANTÓN, M., MORALES, J. & PEIGNÉ, S. (2012): *Systematics and phylogeny of the small felines (Carnivora, Felidae) from the Late Miocene of Europe: a new species of Felinae from the Vallesian of Batallones (MN 10, Madrid, Spain)*. *Journal of Systematic Palaeontology* 10, 87-102.
- SALESA, M.J., ANTÓN, M., TURNER, A., MORALES, J. (2010): *Functional anatomy of the forelimb in Promegantereon ogygia (Felidae, Machairodontinae, Smilodontini) from the Late Miocene of Spain and the origins of the sabre-toothed felid model*. *Journal of Anatomy* 216, 381-396.
- SALESA, M.J., ANTÓN, M., TURNER, A., ALCALÁ, L., MONTOYA, P., MORALES, J. (2010): *Systematic revision of the Late Miocene sabre-toothed felid Paramachaerodus in Spain*. *Palaeontology* 53 (2010) 1369-1391.
- SALESA, M. J., MONTOYA, P. ALCALÁ, L. Y MORALES, J. (2003): *El género Paramachairodus Pilgrim, 1913 (Felidae, Machairodontinae) en el Mioceno superior español*. *Coloquios de Paleontología*, volumen extraordinario 1, 603-615
- SORIA, D., (1979): *Hiénidos fósiles de España: revisión de la familia Hyaenidae del Neógeno Superior y Pleistoceno Inferior*. Tesis Doctoral. Univ. Complutense. Madrid. 319 pp.
- SORIA, D., (1980): *Percrocuta y Adcrocuta (Hyaenidae, Mammalia) en el Mioceno Superior del Area de Teruel*. *Estudios geol.*, 36: 143-161
- SORIA, D. y AGUIRRE, E., (1976): *El cánido de Layna: revisión de los Nyctereutes fósiles*. *Trabajos Neog. Cuat.*, 5: 83-115.
- SOTO, E., y MORALES, J., (1985): *Grandes mamíferos del yacimiento Villafranchense de Casablanca I, Almenara (Castellón)*. *Estudios geol.*, 41: 243-249
- VILLALTA, J.F., de (1952): *Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villarroya (Logroño)*. *Bol. Inst. Geol. Minero, España*, 54: 1-203.
- VILLALTA, J.F. de y CRUSAFONT, M., (1943): *Los vertebrados del Mioceno continental de la cuenca del Vallès-Penedès. (Prov. de Barcelona)*. I. *Insectívoros*. II. *Carnívoros*. *Bol. Inst. Geol. Mins. España*, 56: 147-336
- VILLALTA, J.F. de y CRUSAFONT, M., (1944): *Nuevos carnívoros del Vindoboniense de la Cuenca del Vallès-Penedès*. *Not. Com. Inst. Geol. Min. España.*, 13: 3-34
- VILLALTA, J.F. de y CRUSAFONT, M., (1945): *Enhydriodon lluecai nova sp. el primer Lútrido del Pontense español*. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 43: 383-396.
- VIRET, J., (1949): *Observations complémentaires sur quelques mammifères fossiles du Soblay*. *Eclog. Geol. Helvet.*, 42: 469-476.
- VIRET, J. (1954): *Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens*. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 4: 1-200
- VIRET, J. y CRUSAFONT, M., (1955): *Plesiomeles cajali nov. gen. nov. sp. Un Meliné du Vallésien d'Espagne*. *Eclog. Geol. Helvet.*, 48: 447-452
- INTRODUCCIÓN  
Daniel Jiménez de Cisneros (1863-1941), considerado entre los paleontólogos español-les más notables del primer tercio del siglo XX, desarrolló gran parte de su labor científica y docente en la p