



**Universidad**  
Zaragoza

## Trabajo Fin de Grado

Estudio de la asociación de mamíferos carnívoros del yacimiento Mioceno de Rambla de Río Seco E (Aragón, Teruel): taxonomía, evolución y paleobiología.

Study of the association of carnivorous mammals of the Miocene site of Rambla de Río Seco E (Aragon, Teruel): taxonomy, evolution and paleobiology.

Autor/es

Francisco Alquézar Blesa

Director/es

Daniel De Miguel Cascán  
Alberto Valenciano Vaquero

Grado en Geología  
Facultad de Ciencias  
2022

## ÍNDICE

Abstract	3
1. Planteamiento y objetivos del trabajo	3
2. Metodología	3
3. Contexto geológico	4
4. Paleontología sistemática	
Descripciones	7
Comparaciones	12
5. Discusión	21
6. Conclusions	22
Bibliografía	22
Anexo I	25

## **Abstract**

Fossil remains (mainly dentographic elements) of carnivorous mammals from the Late Miocene (middle Turolian, MN12) lacustrine site of Rambla de Río Seco E (Teruel, Spain) are reported and studied. This carnivorous community includes the felids *Amphimachairodus giganteus* and *Metailurus major*, the hyaenid *Thalassictis hipparionum* and the mephitid *Promephitis parvus*. As such, the fossil association is typical of the *Hipparion* faunas in Eurasia.

## **1. Planteamiento y objetivos del trabajo**

El objetivo principal de este trabajo es el estudio, desde un punto de vista taxonómico, evolutivo y paleobiológico, de un conjunto de restos fósiles encontrados en el yacimiento paleontológico de Rambla de Río Seco E, Teruel (España). Estos restos fósiles fueron recuperados en 2002 durante las medidas correctoras que se siguieron en la fase de obra de la Autovía de Levante a Francia por Aragón, tramo Escandón-Teruel Norte, y corresponden principalmente a piezas dentales pertenecientes a mamíferos félicos, hiénidos y mefítidos, aunque también se ha encontrado algún resto óseo del esqueleto postcraneal. La determinación taxonómica de los especímenes encontrados se ha realizado mediante una comparación métrica y morfológica con fósiles descritos previamente por otros autores en otros yacimientos (próximos o distantes).

## **2. Metodología**

Para la realización de este trabajo se ha seguido la nomenclatura dental propuesta por Ginsburg (1999). Las medidas de los fósiles han sido tomadas con un calibre digital Mitutoyo Absolute, el cual tiene una precisión de 0,1 mm. Las fotografías de los especímenes han sido realizadas con una cámara Fujifilm FinePix SL 1000, y su edición, así como la elaboración de las figuras que se incluyen en la memoria, se ha llevado a cabo mediante el programa Photoshop CS4. La elaboración de los gráficos comparativos longitud-anchura entre las medidas de los ejemplares de estudio y otras medidas extraídas de la bibliografía se ha efectuado mediante el programa Microsoft Office Excel.

Los ejemplares fósiles aquí incluidos se encuentran depositados temporalmente para su estudio en el Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Zaragoza.

Como material de comparación, se han usado fotografías y datos métricos de otros carnívoros fósiles de Eurasia relacionados con este intervalo temporal provenientes de las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN, Madrid), de la Universidad de Upsala (Upsala, Suecia) y del Museo de Historia Natural de Viena (NHMW, Viena, Austria), amablemente cedidas por uno de los codirectores de este TFG (A.V.).

Con el objetivo de facilitar la comprensión de este trabajo, en la siguiente figura (Fig. 1) se indican las abreviaturas utilizadas para cada una de las cúspides dentales y su significado.

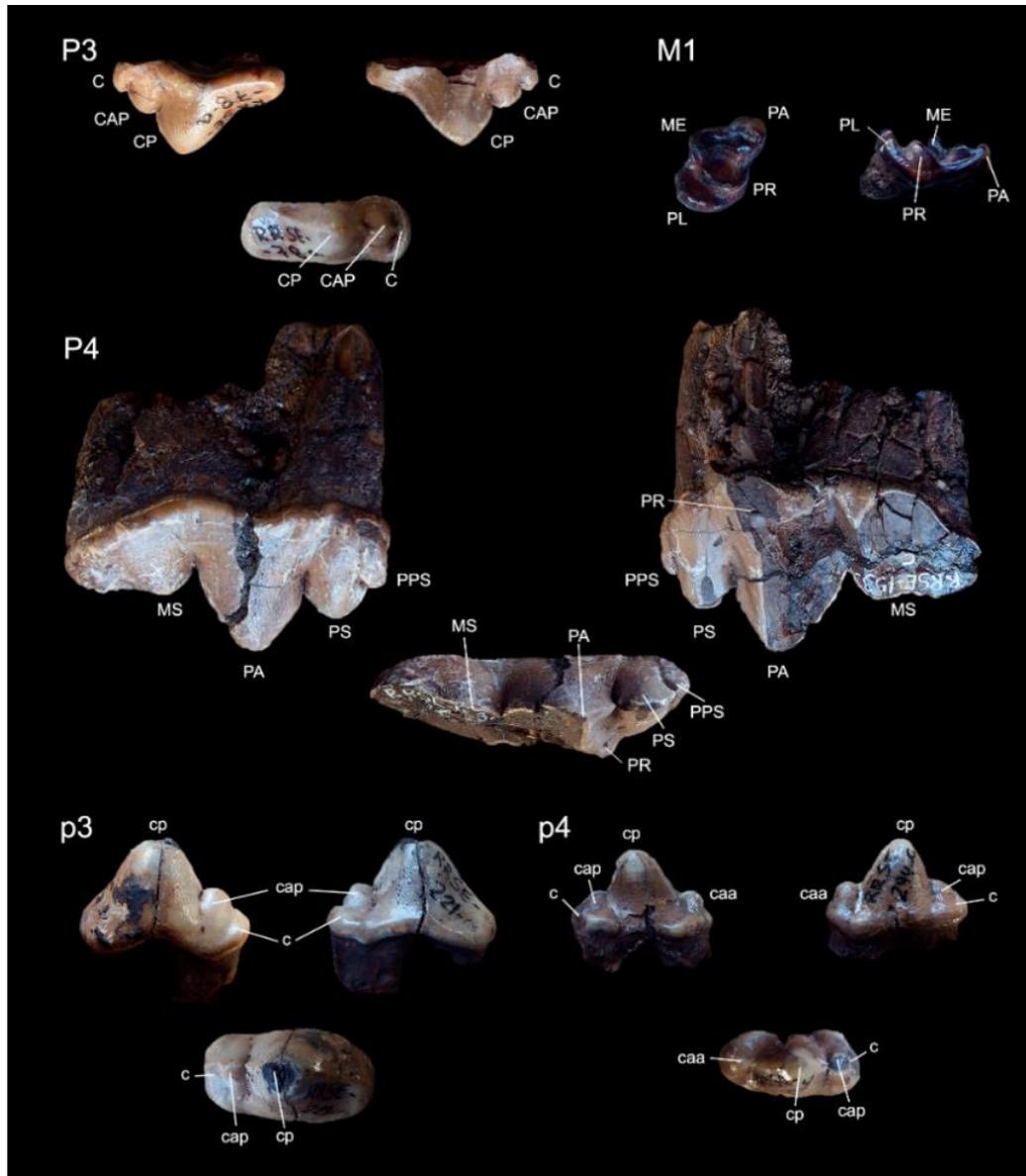


Figura 1. Abreviaturas utilizadas en la descripción de las diferentes cúspides, atendiendo a si pertenecen a piezas dentales superiores (letras mayúsculas) o inferiores (letras minúsculas).  
C o c: cíngulo, caa: cúspide accesoria anterior, CAP o cap: cúspide accesoria posterior, CP o cp: cúspide principal, ME: metacono, MS: metastilo, PA: paracono, PL: plataforma lingual, PPS: preparastilo, PR: protocono, PS: parastilo.

### 3. Contexto geológico

El yacimiento de Rambla de Río Seco E se localiza dentro de la Cuenca de Teruel, una fosa tectónica orientada según la dirección NNE-SSW, la cual ocupa un área aproximada de 100 km de longitud por 15 km de anchura. Dicha cuenca está rellena por materiales del Neógeno que pueden llegar a alcanzar un espesor máximo de 500 metros hacia el centro de la misma (Alcalá *et al.*, 2000).

De manera más específica, esta estructura es un semi-graben delimitado por varias fallas normales paralelas a la orientación de la cuenca, dando lugar a una disposición escalonada o *en échelon*. De esta forma, los bloques subsidentes se encuentran al oeste de las fallas y los bloques elevados, al este de las mismas (Alcalá *et al.*, 2000).

Más concretamente, la zona de estudio se encuentra a unos pocos kilómetros al NE de la ciudad de Teruel (Fig. 2), dentro de lo que se conoce como Rambla de Río Seco. Esta zona, denominada “Los Mansuetos”, alberga un importante conjunto de yacimientos de vertebrados que datan del Vallesiense superior hasta el Plioceno inferior, y fue justo aquí donde el paleontólogo catalán Miguel Crusafont definió el estratotipo del Turolense en 1965 (Calvo *et al.*, 1999).

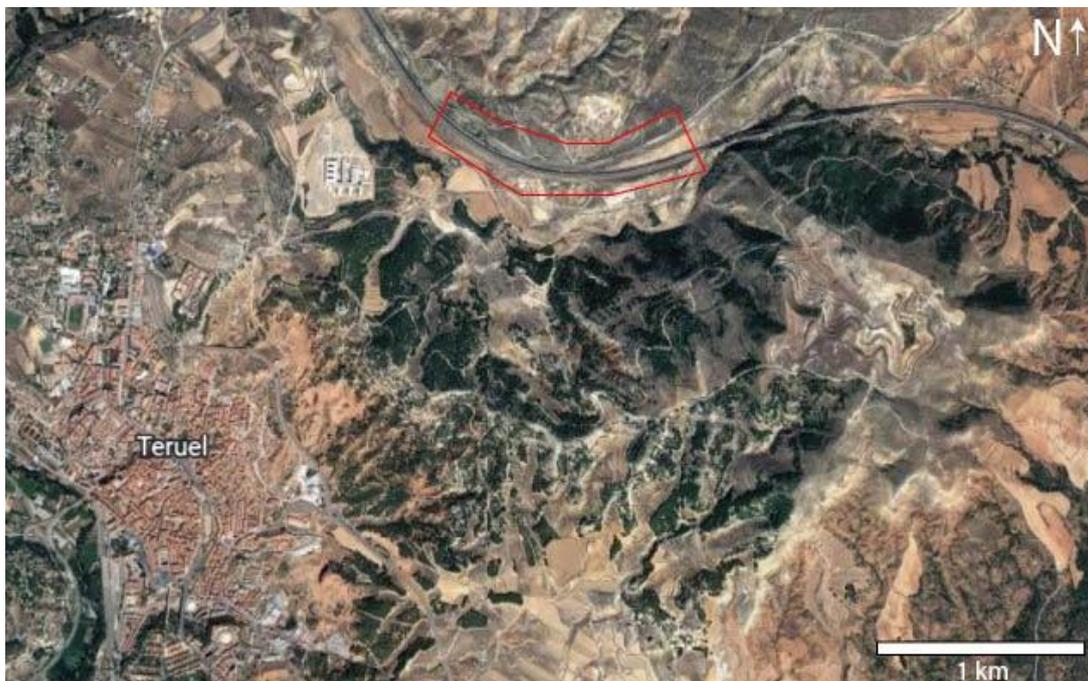


Figura 2. Localización geográfica del área de estudio (figura modificada de Google Earth).  
En rojo, localización de los yacimientos de la Rambla de Río Seco al NE de Teruel (España).

El yacimiento estudiado data precisamente del Turolense (Mioceno Superior) y, según Alcalá (1994), puede concretarse que se formó durante el Turolense medio (MN12) en base a la presencia de especies de mamíferos como *Amphimachairodus giganteus*, *Metailurus major* y *Thalassictis hipparionum*.

En lo que refiere a la estratigrafía de la zona, la sucesión total de materiales neógenos supera los 150 metros y se apoya discordantemente sobre diapiros de sales triásicas o calizas jurásicas según la zona (Adrover *et al.*, 1986).

La sucesión de materiales neógenos (Fig. 3) puede dividirse en las siguientes seis unidades litoestratigráficas, casi todas ellas fosilíferas, algunas de las cuales presentan variaciones de espesor y/o cambios laterales de facies (Calvo *et al.*, 1999; Godoy *et al.*, 1983):

**1. Unidad de conglomerados, areniscas y lutitas rojas (edad Vallesiense superior):** Con una potencia superior a los 100 metros, constituye la parte inferior de la serie neógena en el área de Los Mansuetos. Estos materiales pueden interpretarse como las facies distales de un abanico aluvial junto a sedimentos depositados en una llanura de inundación con desarrollo de paleosuelos carbonatados. El área fuente del abanico aluvial se encuentra a unos 6 km al este de la zona. En ocasiones, los materiales detríticos pueden llegar a intercalar niveles de carbonatos y/o evaporitas correspondientes a episodios lacustres de corta duración temporal. Es la única unidad azoica de la serie.

**2. Unidad de calizas biomicríticas y tobáceas (edad Vallesiense superior):** Su potencia varía desde 3 metros hasta 20 metros al noroeste de Los Mansuetos. Se trata de una unidad heterogénea que se caracteriza por una abundante bioturbación de raíces. Se interpreta como un depósito propio de un lago carbonatado muy somero, con evidencias de exposición subaérea (rasgos palustres).

**3. Unidad de lutitas naranjas y margas (edad Turolense inferior):** Su potencia varía desde 10 metros hasta al menos 36 metros hacia la parte occidental de la zona. Esta unidad se interpreta como facies aluviales distales en las que se desarrollaron sistemas lacustres efímeros.

**4. Unidad de dolomías y yesos crema (edad Turolense inferior-superior):** Puede llegar a aflorar con un espesor de 35 metros, aunque su potencia se reduce hasta 10 metros al este de Los Mansuetos. Su aspecto es muy característico por su color y por la intensa bioturbación de raíces que presenta. Desde el punto de vista paleoambiental, los depósitos de esta unidad son propios de un lago carbonatado-evaporítico muy somero.

**5. Unidad de lutitas naranjas (edad Turolense superior):** El espesor de esta unidad oscila entre los 10 y los 30 metros. Los materiales que conforman esta unidad se corresponden con las facies distales de un sistema aluvial en el que la presencia de intercalaciones de yeso indica la existencia de aportes episódicos de aguas salinas.

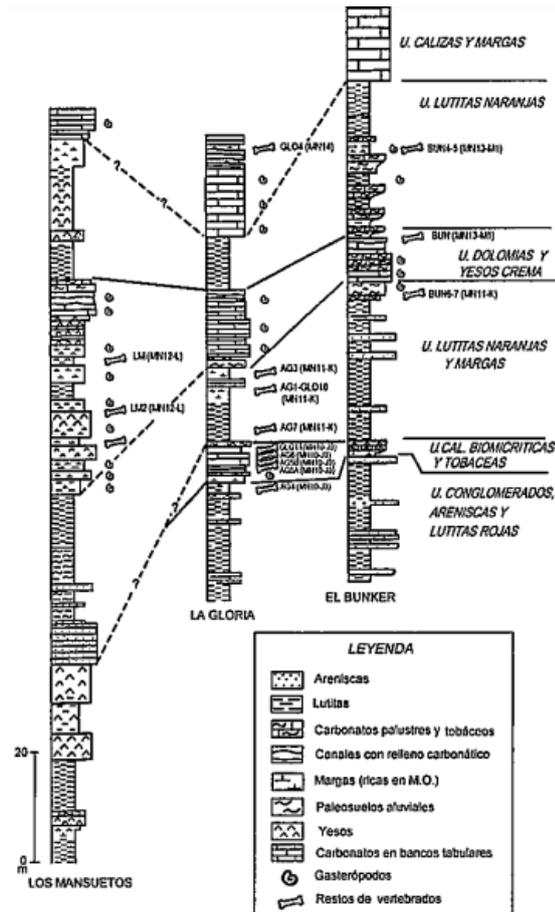


Figura 3. Panel de correlación entre las columnas estratigráficas levantadas en el área de Los Mansuetos (Teruel).

Figura tomada de Calvo *et al.*, 1999.

**6. Unidad de calizas y margas (edad Alfambriense):** Se trata de la unidad estratigráfica más alta en la zona de Los Mansuetos.

A su vez, estos materiales neógenos están parcialmente cubiertos por terrazas cuaternarias (Adrover *et al.*, 1986).

Desde el punto de vista estructural, el área de estudio es una zona intensamente deformada, a diferencia de los materiales coetáneos que conforman el relleno del resto de la Cuenca de Teruel (Calvo *et al.*, 1999). Dicha deformación se debe a la confluencia de las fallas de Conclud, de Alfambra y de Teruel, que definen el margen oriental de la fosa y afectan tanto al Cenozoico como al Mesozoico infrayacente (Adrover *et al.*, 1986).

Por otra parte, a lo largo de la Rambla de Río Seco puede reconocerse un sinclinal comprimido en dirección NE-SW, el cual termina bruscamente en un cierre periclinal en su extremo NE. Los materiales que forman parte de esta estructura están afectados por grietas de extensión que, en el caso de los carbonatos, se han visto ensanchadas como consecuencia de la disolución. Esta estructura se formó por subsidencia debido a la disolución de las evaporitas triásicas que se encuentran por debajo. El plano axial de dicho sinclinal es paralelo a una de las familias de fallas presentes en la zona, lo cual indica que probablemente la disolución de las evaporitas estuvo relacionada genéticamente con las mismas (Calvo *et al.*, 1999).

#### **4. Paleontología sistemática**

##### **DESCRIPCIONES**

Orden CARNIVORA Bowdich, 1821  
Suborden FELIFORMIA Kretzoi, 1945  
Familia FELIDAE Fischer, 1817  
Subfamilia MACHAIRODONTINAE Gill, 1872  
Género *Amphimachairodus* Kretzoi, 1929  
Especie *Amphimachairodus giganteus* (Kretzoi, 1929)

Material referido: RRSE-153-c, P4 derecho.

##### **Descripción**

Dentición superior: El P4 (Fig. 4 a-c) se caracteriza por su tamaño relativamente grande en comparación con el resto de dientes de félidos que han sido encontrados en el yacimiento. El lado lingual del diente está muy desgastado, especialmente el protocono, lo cual es indicativo de la edad adulta del individuo, así como el parastilo y el paracono bastante redondeados. Presenta finas crenulaciones en la cara lingual del diente, sobre el metastilo, el paracono y el parastilo. Ha tenido que ser pegado y se aprecian grietas en las zonas en las que se ha aplicado el pegamento. La grieta más importante se encuentra en el paracono. Se trata de un diente relativamente largo y cortante con un preparastilo y un parastilo bastante desarrollados. El parastilo es alto y bulboso. El protocono se localiza a la altura de la base del paracono. A pesar de estar muy

desgastado, se aprecia que está reducido y que es bajo. El metastilo es antero-  
posteriormente alargado. Sus medidas quedan recogidas en la Tabla 1.



Figura 4. Dentición superior de los félidos del yacimiento Rambla de Río Seco E. A-C. RRSE-153-c, P4 derecho de *Amphimachairodus giganteus* en vista labial (a), lingual (b) y oclusal (c); D-K. *Metailurus major*. D-F., RRSE-78-a P3 derecho en vista labial (d), lingual (e), y oclusal (f). G-I. RRSE-78-a P3 izquierdo en vista lingual (g), labial (h) y oclusal (i). RRSE-78(1), P4 izquierdo en vista labial (j), oclusal (k), y lingual (l).

Sigla	Especie	Diente	Longitud	Anchura	Altura
RRSE-153-c	<i>Amphimachairodus giganteus</i>	P4 dcho	39,96	13,18	42,61

Tabla 1: Medidas (en mm) del ejemplar RRSE-153-c correspondiente al férido de mayor tamaño.

Género *Metailurus* Zdansky, 1924  
Especie *Metailurus major* Zdansky, 1924

Material referido: RRSE-78-a, P3 derecho e izquierdo; RRSE-78(1), P4 izquierdo.

## Descripción

Dentición superior: Tanto el P3 derecho (Fig. 4 d-f) como el P3 izquierdo (Fig. 4 g-i) presentan un cúngulo bien desarrollado. La cúspide principal es afilada en contraposición a la cúspide accesoria posterior, más redondeada. Cabe destacar que el P3 derecho está roto y ha perdido la expansión lingual, a diferencia del P3 izquierdo, que, aunque está fragmentado, todavía la conserva. Además, en ambos ejemplares se diferencian claramente dos cúspides posteriores.

El P4 (Fig. 4 j-l) presenta un parastilo y un paracono muy afilados, y todavía se puede diferenciar claramente el protocono. Esto podría indicar que se trataba de un ejemplar joven adulto. Presenta un preparastilo poco desarrollado, a diferencia del parastilo. El protocono es bajo y proyectado lingualmente. Se encuentra entre las bases del paracono y del parastilo. El estado de conservación del diente no es demasiado bueno, ya que se ha perdido un fragmento del protocono y el metastilo está bastante destrozado. Sus medidas quedan recogidas en la Tabla 2.

Sigla	Especie	Diente	Longitud	Anchura	Altura
RRSE-78-a	<i>Metailurus major</i>	P3 dcho	18,57	6,88	10,53
RRSE-78-a	<i>Metailurus major</i>	P3 izqdo	20,07	7,34	11,82
RRSE-78(1)	<i>Metailurus major</i>	P4 izqdo	29,55	11,38	29,30

Tabla 2: Medidas (en mm) de los ejemplares correspondientes al férido de menor tamaño.

Familia HYAENIDAE Gray, 1821  
Subfamilia ICTITHERIINAE Dietrich, 1927  
Género *Thalassictis* Nordmann, 1850  
Especie *Thalassictis hipparionum* Gervais, 1850

Material referido: RRSE-221, I1, I2, I3 izquierdo y p3 izquierdo.  
RRSE-294-c, p4 izquierdo.

## Descripción

Dentición superior: Tanto la corona del I1 (Fig. 5 a-c) como la del I2 (Fig. 5 d-f) tienen forma de gancho y están bastante desgastadas. El I3 (Fig. 5 g-i), por su parte, tiene una forma ligeramente curvada anteroposteriormente y un tamaño un poco más grande que los otros dos incisivos. En general, los tres incisivos están bien conservados. Las medidas quedan recogidas en la Tabla 3.

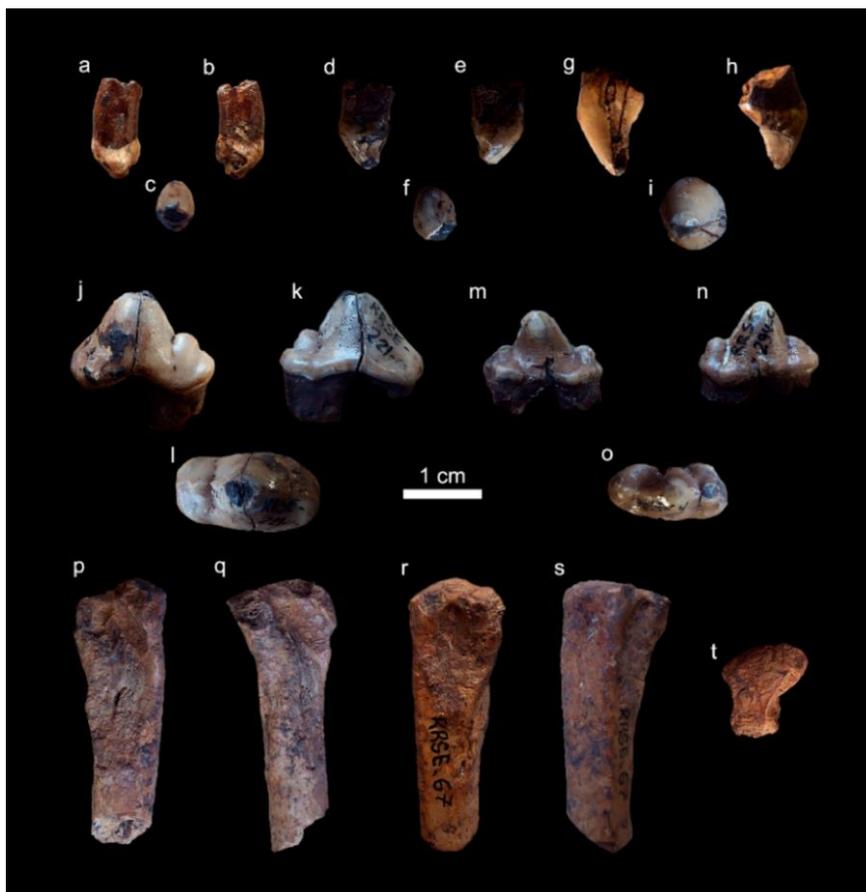


Figura 5. Dentición superior e inferior y esqueleto postcraneal de los hiénidos del yacimiento Rambla de Río Seco E. A-I. RRSE-221, I1, I2 e I3 izquierdo de *Thalassictis hipparionum* en vista labial (a, d, g), lingual (b, e, h) y oclusal (c, f, i). J-L. RRSE-221, p3 izquierdo de *Thalassictis hipparionum* en vista labial (j), lingual (k) y oclusal (l). M-O. RRSE-294-c, p4 izquierdo de *Thalassictis hipparionum* en vista labial (m), lingual (n) y oclusal (o). P-T. RRSE-67, metápodo III de un hiénido indeterminado de talla mediana.

**Dentición inferior:** El p3 (Fig. 5 j-l) se caracteriza por unas cúspides muy redondeadas como consecuencia del desgaste. Además, en la cúspide principal se aprecia la dentina (de color más oscuro) por debajo del esmalte (de color crema). Dicha cúspide principal es alta y bulbosa, mientras que la cúspide accesoria posterior es baja. Destaca la presencia de un cíngulo que rodea completamente el borde posterior del diente. En cuanto a su estado de conservación, el diente presenta una grieta de grosor poco importante que separa la parte anterior de la parte posterior. Sus medidas quedan recogidas en la Tabla 3.

Sigla	Especie	Diente	Longitud	Anchura	Altura
RRSE-221	<i>Thalassictis hipparionum</i>	I1	5,95	3,22	11,24
RRSE-221	<i>Thalassictis hipparionum</i>	I2	6,62	5,31	11,29
RRSE-221	<i>Thalassictis hipparionum</i>	I3 izqdo	7,98	5,99	13,20
RRSE-221	<i>Thalassictis hipparionum</i>	p3 izqdo	18,64	10,04	18,17

Tabla 3: Medidas (en mm) de los ejemplares correspondientes al hiénido de mayor tamaño.

El p4 (Fig. 5 m-o) pertenece a un ejemplar de menor tamaño y presenta unas cúspides ligeramente redondeadas. Destaca la presencia de una cúspide accesoria anterior fácilmente reconocible. Tiene un tamaño inferior al del p3 descrito anteriormente (RRSE-221) y está bien conservado. Sus medidas quedan recogidas en la Tabla 4.

Sigla	Especie	Diente	Longitud	Anchura	Altura
RRSE-294-c	<i>Thalassictis hipparionum</i>	p4 izqdo	16,95	7,42	13,59

Tabla 4: Medidas (en mm) del ejemplar correspondiente al hiénido de menor tamaño.

Género indet.

Material referido: RRSE-67, metápodo.

### Descripción

Esqueleto postcraneal: Se ha encontrado un fragmento de metápodo III (Fig. 5 p-t) conformado por la epífisis distal y parte de la diáfisis. Cabe destacar la forma de T que presenta la epífisis (Fig. 5 t), típica del tercer metápodo (tanto en metacarpianos como en metatarsianos). No se ha podido determinar el género al que pertenece debido a su no muy buen estado de conservación, ya que ha perdido parte de la diáfisis y la epífisis inferior. Las medidas del metápodo quedan recogidas en la Tabla 5.

Sigla	Hueso	Longitud máxima	Anchura máxima	Medio-lateral	Antero-posterior
RRSE-67	Metápodo III	35,12	17,87	11,89	12,14

Tabla 5: Medidas (en mm) del metápodo de hiénido encontrado en el yacimiento.

Suborden CANIFORMIA Kretzoi, 1938  
Familia MEPHITIDAE Bonaparte, 1845  
Género *Promephitis* Gaudry, 1861  
Especie *Promephitis parvus* Wang y Qiu, 2004

Material referido: RRSE-78-b, M1 derecho.

### Descripción

El M1 (Fig. 6 a-b) está bien conservado y se caracteriza por un cingulo prominente que rodea la corona. La parte anterior del diente está ocupada por el paracono y ligeramente por detrás del mismo se encuentra el metacono. Presenta un área parastilar muy bien preservada. La parte posterior del diente la constituye la plataforma lingual, redondeada y proyectada posteriormente. La plataforma lingual está separada de las dos cúspides anteriores por el protocono. Esta cúspide es crestiforme y contacta con el paracono y el metacono formando un valle profundo. Sus medidas quedan recogidas en la Tabla 6.

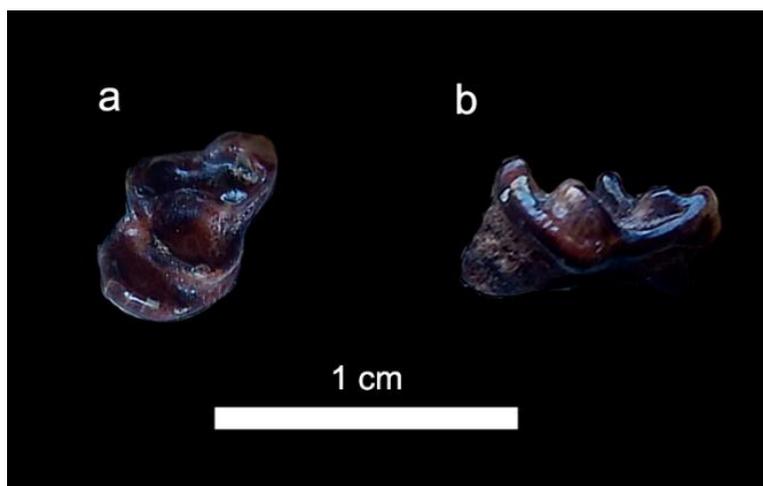


Figura 6. Dentición superior del mefíto del yacimiento Rambla de Río Seco E. A-B. RRSE-78-b, M1 derecho de *Promephitis parvus* en vista oclusal (a) y lingual (b).

Sigla	Especie	Diente	Longitud	Anchura	Altura
RRSE-78-b	<i>Promephitis parvus</i>	M1 dcho	4,96	5,58	5,03

Tabla 6: Medidas (en mm) del ejemplar correspondiente al mefíto RRSE-78-b.

## COMPARACIONES

### Félidos. Dentición superior

La dentición superior de los félidos encontrados en el yacimiento Rambla de Río Seco E ha sido comparada morfológica y biométricamente con los siguientes seis géneros de mamíferos carnívoros fósiles: *Amphimachairodus*, *Machairodus*, *Metailurus*, *Paramachairodus* y *Promegantereon*. Dentro de estos géneros se han considerado las siguientes especies: *Amphimachairodus alvarezii*, *Amphimachairodus giganteus*, *Amphimachairodus horribilis*, *Amphimachairodus palanderi*, *Machairodus aphanistus*, *Metailurus major*, *Paramachairodus maximiliani*, *Paramachairodus orientalis* y *Promegantereon ogygia*. Las medidas correspondientes a la dentición de dichas especies quedan recogidas en la Tabla apéndice 1.

Se ha elaborado un gráfico de dispersión que muestra la relación longitud-anchura de los P4 de las especies anteriormente mencionadas (Fig. 7). En dicho gráfico puede observarse que el félido de mayor tamaño encontrado en el yacimiento de Rambla de Río Seco E parece estar más relacionado con el género *Amphimachairodus* que con el género *Machairodus*. Las especies que presentan una relación longitud-anchura relativamente similar a la del ejemplar estudiado son *Amphimachairodus palanderi*, *Amphimachairodus alvarezii* y *Amphimachairodus giganteus*.

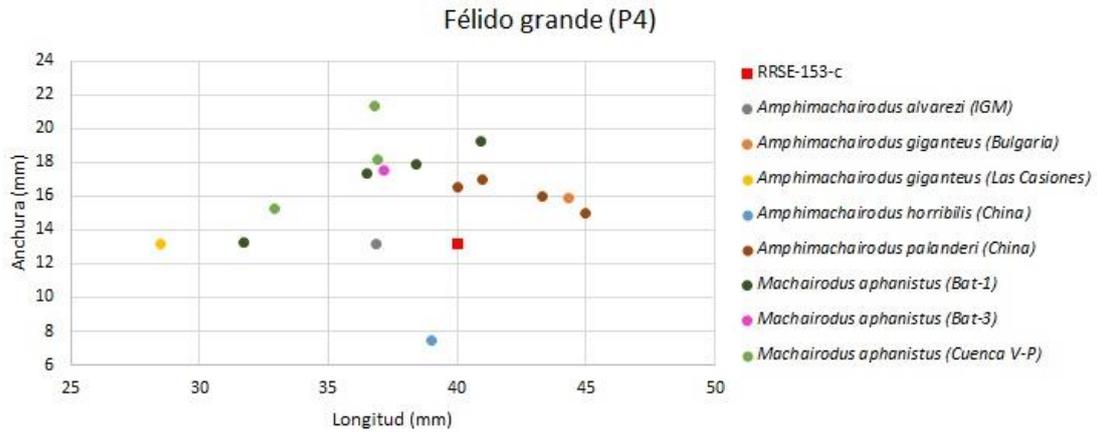


Figura 7. Gráfico de dispersión que muestra la relación longitud-anchura del ejemplar RRSE-153-c respecto a las medidas de varias especies extraídas de la bibliografía.

La Fig. 8 muestra una comparativa de RRSE-153-c con *Machairodus aphanistus* del yacimiento de Batallones-1 (Vallesiense, MN10 de Madrid, España) publicado por Antón *et al.* (2004), y con *Amphimachairodus palanderi* del Turolense de China publicado por Zdansky (1924).

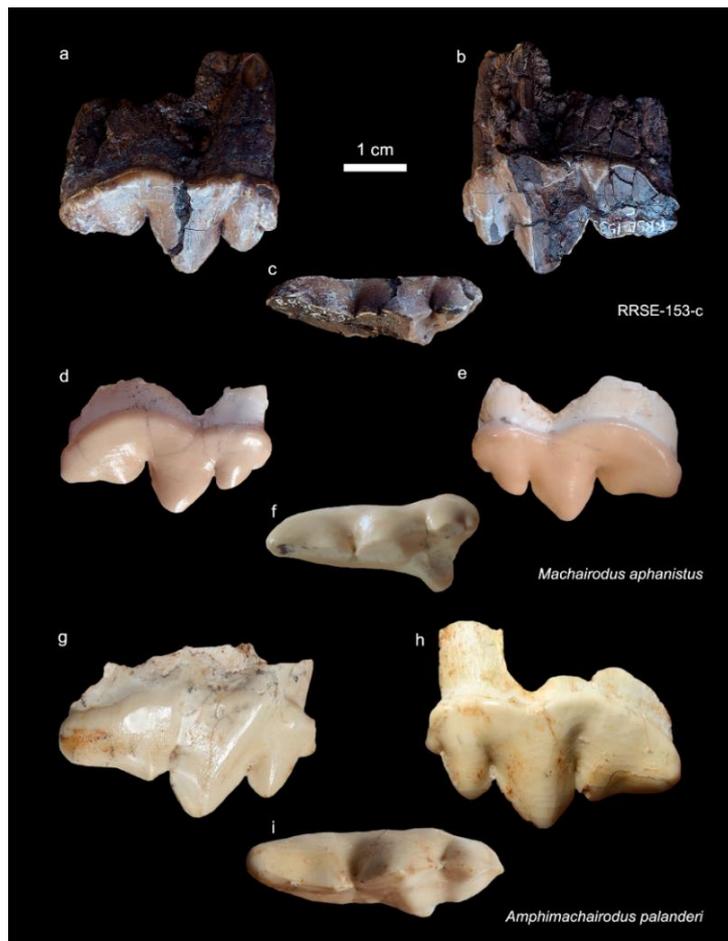


Figura 8. A-C. RRSE-153-c, P4 de *Amphimachairodus giganteus* en vista labial (a), lingual (b) y oclusal (c). D-F. P4 de *Machairodus aphanistus* en vista labial (d), lingual (e) y oclusal (f). G-I. P4 de *Amphimachairodus palanderi* en vista labial (g), lingual (h) y oclusal (i).

A diferencia de RRSE-153-c, el P4 de *Machairodus aphanistus* presenta una forma ligeramente curvada y un protocono más prominente, además de las cúspides principales ligeramente inclinadas hacia la parte posterior del diente. De la misma forma, RRSE-153-c presenta ciertas similitudes con *Amphimachairodus palanderi*, como la forma del protocono y la presencia de un preparastilo muy desarrollado. No obstante, el P4 de *Amphimachairodus palanderi* es significativamente más grande que el ejemplar encontrado en Rambla de Río Seco E.

Según Alcalá (1994), se han encontrado restos fósiles de *Amphimachairodus giganteus* en los yacimientos de El Arquillo, Milagros y Las Casiones, todos ellos próximos a Rambla de Río Seco E. Los P4 de esta especie son muy alargados, altos y comprimidos. Cuentan con un protocono muy pequeño situado en la parte anterior del paracono, un parastilo alto y afilado y un metastilo mucho más bajo pero muy largo. En comparación con el ejemplar de *Amphimachairodus giganteus* de Las Casiones, descrito por Salesa *et al.* (2013), se observa una diferencia de tamaño significativa que podría deberse al fuerte dimorfismo sexual existente entre los machos y las hembras de esta especie. Por lo tanto, la especie *Amphimachairodus giganteus* registrada en el yacimiento de Las Casiones podría corresponder a una hembra (menor tamaño) y el de Rambla de Río Seco E a un macho (mayor tamaño).

Además, un estudio reciente de Wang *et al.* (2022) consideró a las especies europeas y chinas *Amphimachairodus giganteus*, *Amphimachairodus palanderi* y *Amphimachairodus horribilis* como pertenecientes a un mismo linaje euroasiático, difícilmente distinguibles entre sí. En conclusión, podría asegurarse que el félido dientes de sable de mayor tamaño que se ha encontrado en el yacimiento estudiado pertenece a la especie *Amphimachairodus giganteus*.

Respecto al félido de menor tamaño, se han extraído de este yacimiento tanto P3 como P4, por lo que se han elaborado dos gráficos de dispersión diferentes para cada uno de los dientes. En el gráfico que muestra la relación longitud-anchura de los P3 de las diferentes especies de félidos comunes para la época (Fig. 9), el individuo al que pertenecía el ejemplar RRSE-78-a muestra una mayor afinidad con las especies *Metailurus major* y *Paramachairodus transasiaticus*.

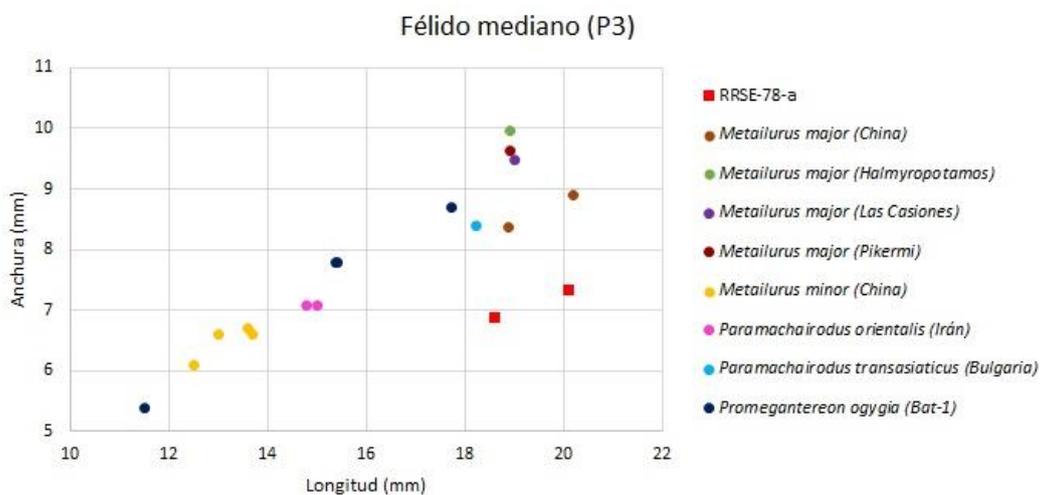


Figura 9. Gráfico de dispersión que muestra la relación longitud-anchura del ejemplar RRSE-78-a respecto a las medidas de varias especies extraídas de la bibliografía.

Por otra parte, en el gráfico que muestra las medidas de los P4 (Fig. 10) se observa que la única especie con una relación longitud-anchura similar a la del diente RRSE-78(1) es *Metailurus major*, más específicamente con los restos encontrados en el yacimiento de Las Casiones, bastante próximo al yacimiento objeto de estudio.

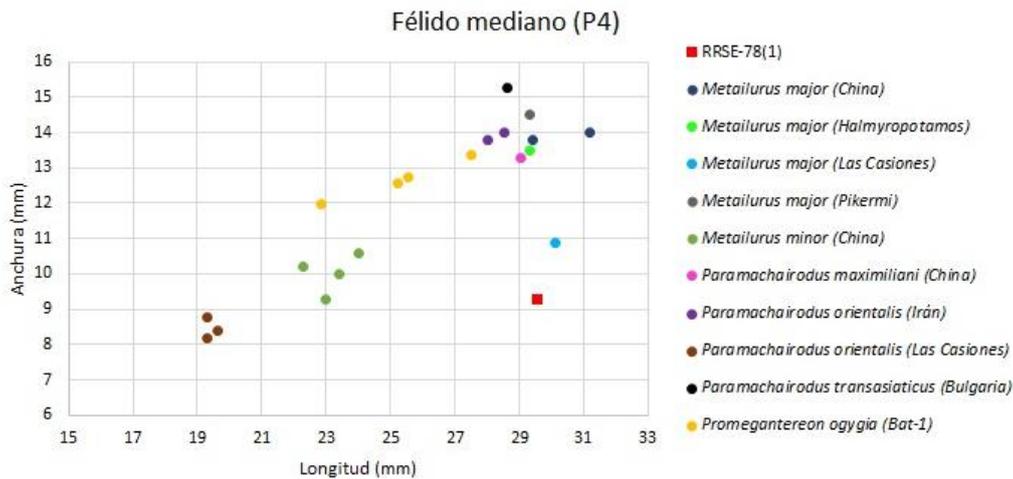


Figura 10. Gráfico de dispersión que muestra la relación longitud-anchura del ejemplar RRSE-78(1) respecto a las medidas de varias especies extraídas de la bibliografía.

La siguiente figura muestra una comparación entre RRSE-78(1) (Fig. 11 a-b) y ejemplares de P4 pertenecientes a diferentes especies como *Promegantereon ogygia* (Fig. 11 c-d), *Metailurus minor* (Fig. 11 e-f) y *Metailurus major* (Fig. 11 g-h). Puede observarse que RRSE-78(1) se diferencia del P4 de *Promegantereon ogygia* del yacimiento de Cerro de los Batallones (Vallesiense, MN10 de Madrid, España) en un protocono menos adelantado y con una base más estrecha, ya que el protocono de *Promegantereon ogygia* se encuentra situado enfrente del parastilo y es bastante robusto. En este sentido, al establecer una comparación con la dentición superior de *Metailurus minor* y *Metailurus major* de China (Zdnaksy, 1924), se observa que sus protoconos son más parecidos al de RRSE-78(1). El P4 de *Metailurus major* presenta las cúspides más redondeadas que RRSE-78(1), aunque esto podría deberse a una mayor edad del individuo en el primer caso, lo que se traduciría en un mayor desgaste dental.

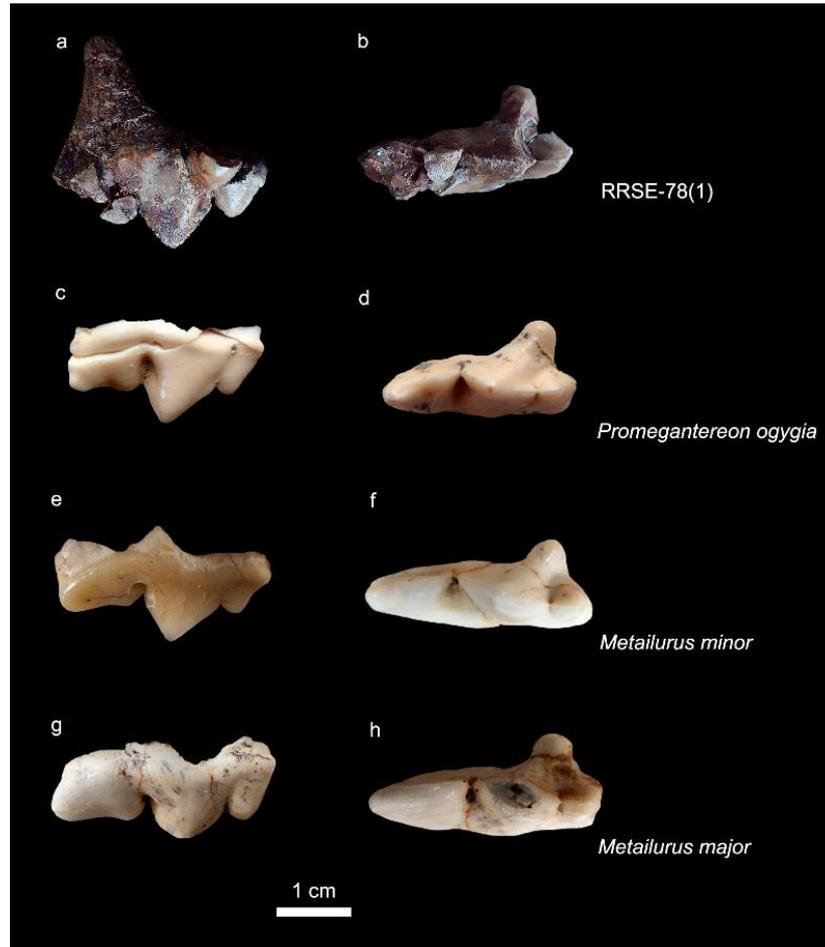


Figura 11. A-B. RRSE-78(1), P4 de *Metailurus major* en vista labial (a) y oclusal (b). C-D. P4 de *Promegantereon ogygia* en vista labial (c) y oclusal (d). E-F. P4 de *Metailurus minor* en vista labial (e) y oclusal (f). G-H. P4 de *Metailurus major* en vista labial (g) y oclusal (h).

Según Salesa *et al.* (2013), la dentición superior de *Metailurus major* se caracteriza por un P3 con una cúspide principal alta y redondeada, una cúspide posterior bien desarrollada y una cúspide anterior muy pequeña; así como un P4 con un protocono bien desarrollado situado entre el paracono y el parastilo (también desarrollado). Esta descripción se adecúa bastante a la morfología de los fósiles encontrados en Rambla de Río Seco E, lo cual sumado a la presencia de individuos de *Metailurus major* en yacimientos próximos como Las Casiones (Mioceno Superior, MN13, 6.33 Ma), permite concluir que el férido de menor tamaño encontrado en el yacimiento pertenece a esta especie.

### **Hiénidos. Dentición superior**

La dentición superior de los hiénidos encontrados en el yacimiento Rambla de Río Seco E ha sido comparada morfológica y biométricamente con la especie *Adcrocuta eximia*. Cabe destacar la poca información biométrica que hay sobre incisivos de hiénidos en la bibliografía. Las medidas correspondientes a la dentición de dicha especie quedan recogidas en la Tabla 7.

Especie	Sigla	Diente	Yacimiento	L	A	Ref.
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK-1550 L	I1	Nikiti (Grecia)	7,8	5,1	Koufos (2016)
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK-1550 R	I1	Nikiti (Grecia)	8,1	5,3	Koufos (2016)
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK-1547	I2	Nikiti (Grecia)	8,3	6,5	Koufos (2016)
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK-1550 R	I2	Nikiti (Grecia)	9,0	6,9	Koufos (2016)
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK-1542	I3	Nikiti (Grecia)	13,7	11,0	Koufos (2016)

Tabla 7: Medidas comparativas (en mm) de la dentición superior de hiénidos.

No obstante, en la Tabla 3 se observa que los incisivos encontrados en Rambla de Río Seco E presentan un tamaño significativamente inferior a los de *Adcrocuta eximia* (Tabla 7). Al aparecer asociados a restos de premolares que han sido identificados como pertenecientes a *Thalassictis hipparionum*, lo más probable es que los incisivos también pertenezcan a dicha especie.

### Hiénidos. Dentición inferior

La dentición inferior de los hiénidos encontrados en el yacimiento Rambla de Río Seco E ha sido comparada desde un punto de vista morfológico y biométrico con los siguientes cinco géneros: *Adcrocuta*, *Ictitherium*, *Lycyaena*, *Plioviverrops* y *Thalassictis*, además de con una mandíbula de hiénido encontrada en el yacimiento próximo de Rambla de Río Seco AI (Fig. 12).



Figura 12. RRSAL-218-a, mandíbula inédita de *Thalassictis hipparionum* extraída del yacimiento Rambla de Río Seco AI.

Dentro de estos géneros se han considerado las siguientes especies: *Adcrocuta eximia*, *Ictitherium tauricum*, *Ictitherium hipparionum*, *Lycyaena chaeretis*, *Lycyaena dubia*, *Plioviverrops faventinus*, *Plioviverrops guerini* y *Thalassictis hipparionum*. Las medidas correspondientes a la dentición de dichas especies quedan recogidas en la Tabla apéndice 2, mientras que las medidas de la mandíbula del yacimiento de Rambla de Río Seco AI quedan recogidas en las tablas 8 y 9.

Especie	Yacimiento	Sigla	Longitud	Anchura	Altura (↓ p4)
<i>Thalassictis hipparionum</i>	Rambla de Río Seco AI	RRSAI-218-a	122,46	12,26	28,47

Tabla 8: Medidas comparativas (en mm) de la mandíbula de hiénido extraída del yacimiento Rambla de Río Seco AI.

Diente	Longitud	Anchura
c	13,46	8,36
p2	13,87	7,98
p3	17,36	9,70
p4	18,69	9,90

Tabla 9: Medidas comparativas (en mm) de los dientes presentes en la mandíbula de hiénido encontrada en Rambla de Río Seco AI.

Según el gráfico de dispersión (Fig. 13), el p3 del hiénido de mayor tamaño cuyos restos han sido encontrados en Rambla de Río Seco E muestra una relación longitud-anchura bastante similar a las de las especies *Lycyaena dubia*, *Ictitherium hipparionum* y *Thalassictis hipparionum*. Cabe destacar que estas dos últimas especies son realmente la misma, pero algunos autores la consideran parte del género *Ictitherium* y otros autores la incluyen dentro de *Thalassictis*. Además, en base a la similitud existente entre la relación longitud-anchura de dicho individuo y las medidas de los dientes presentes en la mandíbula encontrada en Rambla de Río Seco AI (Fig. 12), ambos restos fósiles podrían pertenecer a la misma especie.

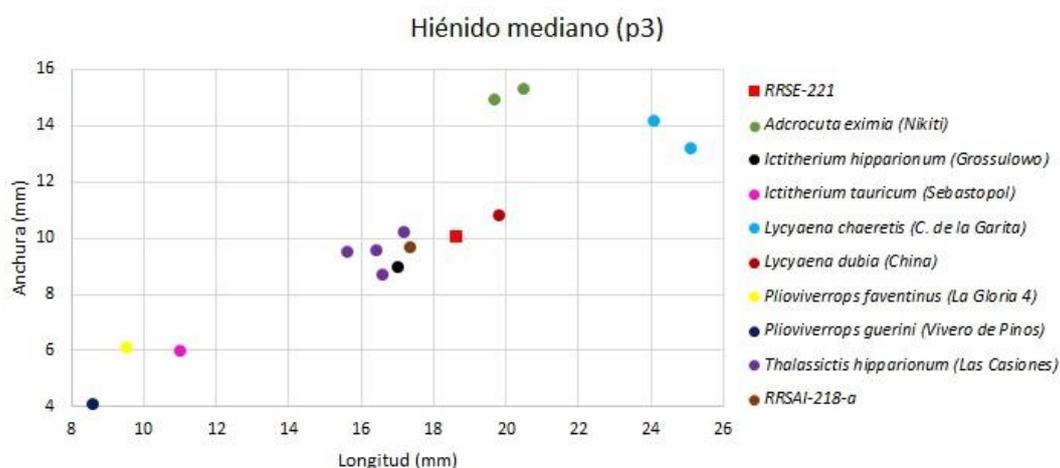


Figura 13. Gráfico de dispersión que muestra la relación longitud-anchura del ejemplar RRSE-221 respecto a las medidas de varias especies extraídas de la bibliografía.

Según Alcalá (1994), los p3 de *Thalassictis hipparionum* están formados por una cúspide principal alta y cónica, la cual ocupa la mayor parte del diente. Cuentan con un cíngulo basal bien desarrollado que se ensancha hacia la parte central del diente y una cúspide accesoria posterior comprimida. Morfológicamente, RRSE-221 presenta todas estas características. El gran parecido a nivel morfométrico permite concluir que este diente podría pertenecer a un ejemplar de *Thalassictis hipparionum*.

En cuanto al hiénido de talla menor, su gráfico de dispersión (Fig. 14) muestra que la especie que habitaba en esta zona presenta unas relaciones longitud-anchura parecidas a la de las especies *Ictitherium tauricum*, *Ictitherium hipparionum* o *Thalassictis hipparionum* y, en menor medida, a *Plioviverrops faventinus*. A priori, debido a la relación entre el p3 y p4 de la mandíbula de RRSAL-218-a, la opción más razonable es que alternativamente, el p4 de RRSE-294-c podría tratarse de la misma especie que RRSAL-218-a, pero siendo un ejemplar más pequeño de *Thalassictis hipparionum*.

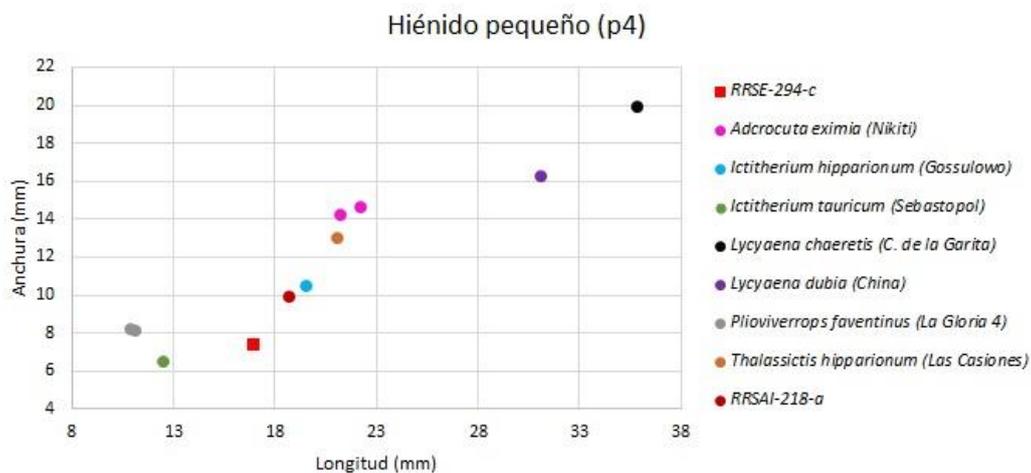


Figura 14. Gráfico de dispersión que muestra la relación longitud-anchura del ejemplar RRSE-294-c respecto a las medidas de varias especies extraídas de la bibliografía.

### Mefítidos. Dentición superior

La dentición superior de los mefítidos encontrados en el yacimiento Rambla de Río Seco E ha sido comparada morfológica y biométricamente con el género *Promephitis*. Se trata de un género de musteloideos carnívoros con una gran extensión a finales del Terciario en Eurasia (Wang & Qiu, 2004). Dentro de este género se han considerado las siguientes especies: *Promephitis alexejewi*, *Promephitis hootoni*, *Promephitis larteti*, *Promephitis maeotica*, *Promephitis majori*, *Promephitis parvus*, *Promephitis pristinidens* y *Promephitis qinensis*. Las medidas correspondientes a la dentición de dichas especies quedan recogidas en la Tabla apéndice 3.

El gráfico de dispersión de los mefítidos (Fig. 15) muestra que el M1 encontrado en Rambla de Río Seco E presenta, principalmente, unas dimensiones similares a los M1 de las especies *Promephitis parvus* y *Promephitis pristinidens*. No obstante, la especie *Promephitis pristinidens* se ha encontrado exclusivamente en el yacimiento Vallesiense de Can Porull (MN10, Vallès-Penedès, Barcelona) y este yacimiento es más antiguo que Rambla del Río Seco E, lo cual permite descartar esta especie.

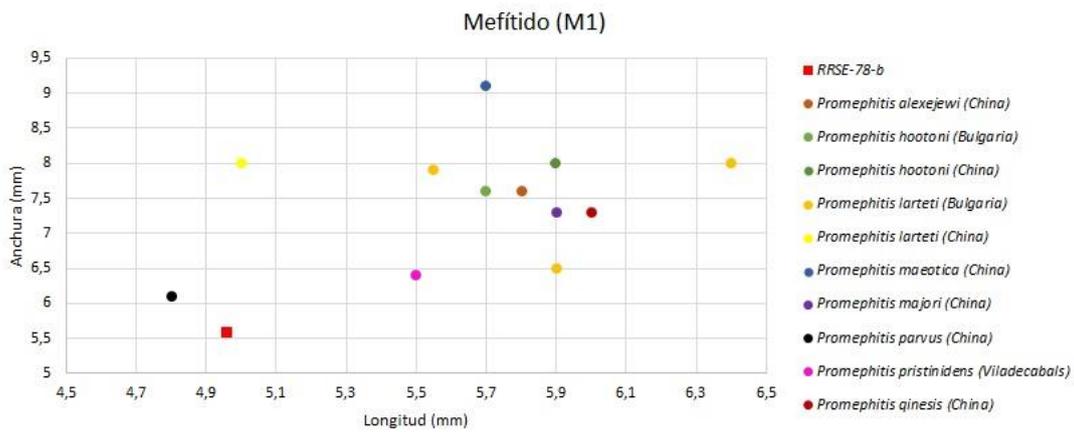


Figura 15. Gráfico de dispersión que muestra la relación longitud-anchura del ejemplar RRSE-78-b respecto a las medidas de varias especies extraídas de la bibliografía.

Además, también se ha considerado que el ejemplar encontrado en Rambla de Río Seco E podría pertenecer a especies propias del centro de Europa y de Asia, como *Promephitis larteti* y *Promephitis majori* a pesar de que su relación longitud-anchura no es tan similar. No obstante, el M1 de *Promephitis larteti* es ligeramente más robusto y presenta una talla mayor que RRSE-78-b (Fig. 16). Por otra parte, según Geraads & Spassov (2016), el M1 de *Promephitis majori* es mucho más ancho que largo, ya que presenta un cíngulo de anchura importante, y cuenta con un paracono y un metacono de tamaño inferior al normal. Además, su protocono tiene forma de media luna.

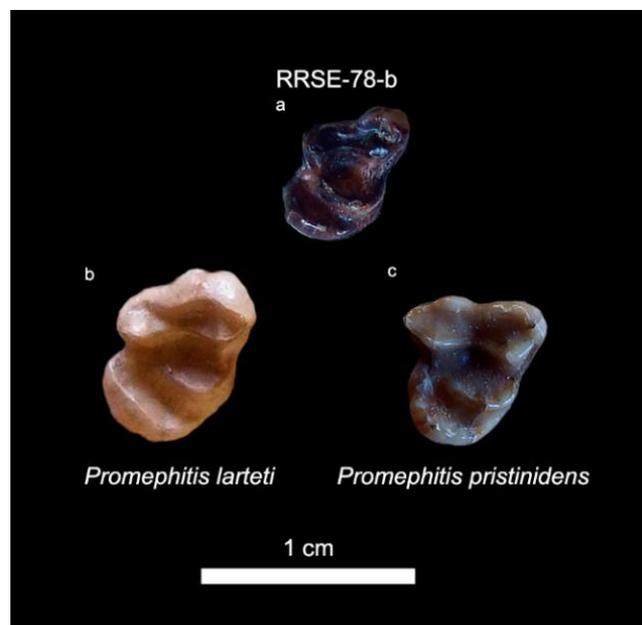


Figura 16. A. RRSE-78-b, M1 de *Promephitis parvus* en vista oclusal. B. M1 de *Promephitis larteti* en vista oclusal. C. M1 de *Promephitis pristinidens* en vista oclusal.

*Promephitis parvus* es una especie que se ha encontrado en yacimientos chinos del Mioceno Superior y se caracteriza por un M1 primitivo, con el paracono ligeramente más grande que el metacono y un parastilo no demasiado grande. Presenta un cíngulo muy marcado, el cual se ensancha en la parte posterior del diente dando lugar a una

plataforma lingual (Wang & Qiu, 2004). El M1 de *Promephitis pristinidens* (Fig. 16) es más ancho que en *Promephitis parvus* (RRSE-78-b), su cíngulo está menos desarrollado y cuenta con un parastilo menos prominente y un metacono menos expandido posteriormente (Wang & Qiu, 2004). Por lo tanto, el fósil encontrado en Rambla de Río Seco E pertenece a *Promephitis parvus*.

## 5. Discusión

La asociación de carnívoros fósiles del yacimiento turolense de Rambla del Río Seco E (Teruel, España) es típico de las faunas de *Hipparion* de Eurasia. En concreto, en este trabajo se ha determinado que está formado por cuatro especies diferentes, incluyendo dos félidos dientes de sable (*Amphimachairodus giganteus* y *Metailurus major*), un hiénido (*Thalassictis hipparionum*) y un mefítico (*Promephitis parvus*).

Cabe destacar que las faunas de carnívoros de Rambla de Río Seco E difieren de las típicas encontradas en otros yacimientos del Vallesiense superior (MN10), como Cerro de los Batallones (Madrid, España), las cuales se caracterizan por la ausencia de hiénidos y por la presencia de félidos dientes de sable de las especies *Machairodus aphanistus* y *Promegantereon ogygia*, además de dos mofetas indeterminadas más primitivas (Morales, 2017; Valenciano, 2017). Sin embargo, posee una asociación de dientes de sable similar a la encontrada en el yacimiento de Las Casiones (Teruel, España) datado en 6.33 Ma (Turolense superior, MN13). En realidad, la asociación de mamíferos carnívoros encontrada en Rambla de Río Seco E indica que este yacimiento pertenece al Turolense medio (MN12), es decir, es un poco más antiguo que la edad asignada para Las Casiones.

En cuanto a las hienas encontradas, la ausencia del primer molar inferior (o carnívera inferior) dificulta la asignación taxonómica. Sin embargo, se ha podido determinar que los restos fósiles encontrados pertenecen a la especie *Thalassictis hipparionum*. En los yacimientos turolenses de edad similar a Rambla de Río Seco E, como Las Casiones, aparece también dicha especie (Salesa *et al.*, 2013) mientras que hacia el centro de Europa y China la diversidad de especies de hiénidos aumenta considerablemente (Zdansky, 1924; Koufos 2016).

La presencia de *Promephitis parvus* en Rambla del Río Seco E representa la primera cita de un mefítico (mofeta) en el Mioceno de Aragón y sugiere afinidades con yacimientos de China.

Desde un punto de vista paleobiológico, la asociación de carnívoros aquí representada está formada por un depredador principal (*Amphimachairodus giganteus*) y otros depredadores de talla inferior, cuyas presas principales serían los herbívoros de la zona, entre los cuales destacan los bóvidos *Hispanodarcas sp.* y *Boselaphini indet.* (DeMiguel *et al.*, 2019). Las dos hienas encontradas pertenecen a la misma especie y tendrían el papel de mesocarnívoros típico de los cánidos actuales. Estas hienas ocuparon el nicho ecológico que actualmente ocupan los cánidos (Werdelin *et al.*, 1994). Esta familia inmigrante de América del Norte está ausente en Eurasia hasta que se registra en el yacimiento valenciano de Venta del Moro (Ventiense, MN13). No obstante, la primera

aparición de la familia Canidae ocurrió con *Canis cipio*, especie encontrada en los yacimientos de Conclud y Los Mansuetos (Crusafont, 1950; Pons-Moyà & Crusafont, 1978; Valenciano *et al.*, 2022), también en Teruel, y de edad similar a Rambla del Río Seco E. Finalmente la mofeta cumpliría el papel de un mamífero insectívoro, alimentándose de pequeños invertebrados y vertebrados, al igual que las mofetas actuales (Valenciano, 2017).

## 6. Conclusions

Rambla de Río Seco E is a lacustrine fossil deposit where it have been found fossil remains from a specimen of *Amphimachairodus giganteus*, a specimen of *Metailurus major*, two specimens of *Thalassictis hipparionum* of different size, a metacarpal from an indeterminate genus of a hyaenid, and a specimen of *Promephitis parvus*, thus being the first cite of a mephitid in the Miocene (Turolian) of Aragon. It can be therefore concluded that this fossil association is typical of the *Hipparion* faunas in Eurasia.

From a paleobiological point of view, *Amphimachairodus giganteus* was the top predator and their principal preys were the herbivorous of the zone, probably bovids of medium size. *Metailurus major* was a secondary predator due to its smaller size. Hyaenids of Rambla de Río Seco E were mesocarnivorous like actual canids and the mephitid was a small insectivorous mammal.

## Bibliografía

Adrover, R., Alcalá, L., Mein, P., Moissenet, E. y Orrios, J. (1986): Mamíferos del Turoliense medio en la Rambla de Valcedebro (Teruel). *Estudios geológicos*, 42: 495-509.

Alcalá, L. (1994): *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Tesis doctoral, Univ. Complutense de Madrid, 562 p.

Alcalá, L., Alonso-Zarza, A. M., Álvarez Sierra, M. A., Azanza, B., Calvo, J. P., Cañaveras, J. C., van Dam, J. A., Garcés, M., Krijgsman, W., van der Meulen, A. J., Morales, J., Peláez-Campomanes, P., Pérez González, A., Sánchez Moral, S., Sancho, R. y Sanz Rubio, E. (2000). El registro sedimentario y faunístico de las Cuencas de Calatayud-Daroca y Teruel. Evolución paleoambiental y paleoclimática durante el Neógeno. *Revista de la Sociedad Geológica Española*, 13(2): 323-343.

Antón, M., Salesa, M. J., Morales, J. y 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 (4): 957-969.

Calvo, J. P., Alcalá, L., Alonso Zarza, A. M., van Dam, J. y Gutiérrez Santolalla, F. (1999): Estratigrafía y estructura del área de Los Mansuetos (Cuenca de Teruel). Precisiones para la definición del estratotipo del Turoliense. *Geogaceta*, 25: 55-58.

Crusafont, M. (1950): El primer representante del género *Canis* en el Pontense

Euroasiático (*Canis cipio* n. sp.), *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 48: 43-51.

DeMiguel, D., Azanza, B. y Morales J. (2019): Regional impacts of global climate change: a local humid phase in Central Iberia in a Late Miocene drying world. The Palaeontological Association. *Palaeontology*, 62: 77-92.

Fernández-Monescillo, M., Antón, M., Salesa, M. J. y Siliceo, G. (2014): *Machairodus aphanistus* (Felidae, Machairodontinae, Homotherini) from the Late Miocene (Vallesian, Mn 10) Site of Batallones-3 (Torrejón de Velasco, Madrid, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 (3): 699-709.

Geraads, D. y Spassov, N. (2016): Musteloid carnivores from the upper Miocene of South-Western Bulgaria, and the phylogeny of the Mephitidae. *Geodiversitas*, 38 (4): 543-558.

Geraads, D. y Spassov, N. (2020): A skull of *Machairodus* Kaup, 1833 (Felidae, Mammalia) from the late Miocene of Hadjidimovo (Bulgaria), and its place in the evolution of the genus. *Geodiversitas*, 42 (9): 123-137.

Godoy, A., Olivé, A. y Moissenet, E. (1983): *Mapa geológico de España 1:50.000, hoja nº 567 (Teruel) y memoria*. IGME, Madrid. 72 p.

Koufos, G. D. (2016): Palaeontology of the upper Miocene vertebrate localities of Nikiti (Chalkidiki Peninsula, Macedonia, Greece). *Geobios*, 49: 53-67.

Madurell-Malapeira, J., Robles, J. M., Casanovas-Vilar, I., Abella, J., Obradó, P. y Alba, D. M. (2014): The scimitar-toothed cat *Machairodus aphanistus* (Carnivora: Felidae) in the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula). *Comptes Rendus Palevol*, 13: 569-585.

Morales, J. (2017): El Cerro de los Batallones. Una visión única de la fauna del pasado. La colina de los Tigres Dientes de Sable: Los yacimientos miocenos del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Comunidad de Madrid). *Obra Social La Caixa*. CSIC, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Museo Arqueológico Regional. Comunidad de Madrid. pp: 17-40.

Pons-Moyà, J. y Crusafont M. (1978): El *Canis cipio* Crusafont (1950), comparación con los cánidos del Plioceno y Pleistoceno europeo. *Acta Geológica Hispánica*, 13: 133-136

Salesa, M. J., Pesquero, M. D., Siliceo, G., Antón, M., Alcalá, L. y Morales, J. (2013): A rich community of Felidae (Mammalia, Carnivora) from the late Miocene (Turolian, MN 13) site of Las Casiones (Villalba Baja, Teruel, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32 (3): 658-676.

Valenciano, A. (2017): Mofetas, martas, tejones y rateles gigantes de El Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid, España), Mioceno Superior (MN10). La colina

de los Tigres Dientes de sable. Los yacimientos miocenos del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Comunidad de Madrid). Jorge Morales (editor). *Obra Social La Caixa*. CSIC, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Museo Arqueológico Regional. Comunidad de Madrid. pp: 322-336.

Valenciano, A., Morales, J. y Govender, R. (2022): *Eucyon khoikhoi* sp. nov. (Carnivora, Canidae) from Langebaanweg 'E' Quarry (early Pliocene, South Africa): the most complete African canini from the Mio-Pliocene. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 194(2): 366-394.

Wang, X., Carranza-Castañeda, O. y Tseng, Z. J. (2022): Fast spread followed by anagenetic evolution in Eurasian and North American *Amphimachairodus*. *Historical Biology*. DOI: [10.1080/08912963.2022.2067756](https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2067756).

Wang, X. y Qiu, Z. (2004): Late Miocene *Promephitis* (Carnivora, Mephitidae) from China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (3): 721-731.

Werdelin, L., Turner, A. y Solounias, N. (1994): Studies of fossil hyaenids: the genera *Hyaenictis gaudry* and *Chasmaporthetes* Hay, with a reconsideration of the Hyaenidae of Langebaanweg, South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 111: 197-217.

Yu, L. y Spassov, N. (2017): A new species of *Paramachaerodus* (Mammalia, Carnivora, Felidae) from the late Miocene of China and Bulgaria, and revision of *Promegantereon* Kretzoi, 1938 and *Paramachaerodus* Pilgrim, 1913. *Paläontologische Zeitschrift*, 91: 409-426.

Zdansky, O. (1924): Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaeontologia Sinica*, C II (1). Geological Survey of China.

## ANEXO I:

### Tablas comparativas con medidas extraídas de la bibliografía.

Especie	Sigla	Diente	Yacimiento	L	A	Ref.
<i>Metailurus major</i>	K-183	P3	Las Casiones (Villalba Baja, Teruel, España)	19,0	9,5	Alcalá (1994)
<i>Metailurus major</i>	-	P3	China	20,2	8,9	Zdansky (1924)
<i>Metailurus major</i>	-	P3	Halmyropotamos (Grecia)	18,9	9,9	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Metailurus major</i>	-	P3	Pikermi (Grecia)	18,9	9,7	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Metailurus major</i>	-	P3	China	18,9	8,4	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Metailurus minor</i>	-	P3	China	13,6	6,7	Zdansky (1924)
<i>Metailurus minor</i>	-	P3	China	13,0	6,6	Zdansky (1924)
<i>Metailurus minor</i>	-	P3	China	13,7	6,6	Zdansky (1924)
<i>Metailurus minor</i>	-	P3	China	12,5	6,1	Zdansky (1924)
<i>Paramachairodus maximiliani</i>	PMU M 69	P3	Shangyingou (China)	16,3	7,2	Yu & Spassov (2017)
<i>Paramachairodus orientalis</i>	-	P3	Maraghe (Irán)	14,8	7,1	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Paramachairodus orientalis</i>	-	P3	Maraghe (Irán)	15,0	7,1	Yu & Spassov (2017)
<i>Paramachairodus transasiaticus</i>	-	P3	Hadjidimovo (Bulgaria)	18,2	8,4	Yu & Spassov (2017)
<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P3	Batallones-1 (Madrid, España)	15,4	7,8	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P3	Batallones-1 (Madrid, España)	17,7	8,7	Yu & Spassov (2017)
<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P3	Batallones-1 (Madrid, España)	11,5	5,4	Yu & Spassov (2017)
<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P3	Batallones-1 (Madrid, España)	15,4	7,8	Yu & Spassov (2017)

<i>Amphimachairodus alvarezi</i>	-	P4	IGM	36,8	13,2	Wang <i>et al.</i> (2022)
<i>Amphimachairodus giganteus</i>	K-163	P4	Las Casiones (Villalba Baja, Teruel, España)	28,5	13,2	Alcalá (1994)
<i>Amphimachairodus giganteus</i>	HD-9196	P4	Hadjidimovo (Bulgaria)	44,3	15,9	Geraads & Spassov (2020)
<i>Amphimachairodus horribilis</i>	-	P4	China	39,0	7,5	Zdansky (1924)
<i>Amphimachairodus palanderi</i>	-	P4	China	41,0	17,0	Zdansky (1924)
<i>Amphimachairodus palanderi</i>	-	P4	China	40,0	16,5	Zdansky (1924)
<i>Amphimachairodus palanderi</i>	-	P4	China	45,0	15,0	Zdansky (1924)
<i>Amphimachairodus palanderi</i>	-	P4	China	43,3	16,0	Zdansky (1924)
<i>Machairodus aphanistus</i>	-	P4	Batallones-1 (Madrid, España)	40,9	19,3	Antón <i>et al.</i> (2004)
<i>Machairodus aphanistus</i>	-	P4	Batallones-1 (Madrid, España)	31,7	13,3	Antón <i>et al.</i> (2004)
<i>Machairodus aphanistus</i>	-	P4	Batallones-1 (Madrid, España)	36,4	17,4	Antón <i>et al.</i> (2004)
<i>Machairodus aphanistus</i>	IPS1 3185	P4	Cuenca del Vallès-Penedès (España)	36,9	18,2	Madurell Malapeira <i>et al.</i> (2014)
<i>Machairodus aphanistus</i>	IPS1 3185	P4	Cuenca del Vallès-Penedès (España)	36,8	21,3	Madurell Malapeira <i>et al.</i> (2014)
<i>Machairodus aphanistus</i>	IPS1 3164	P4	Cuenca del Vallès-Penedès (España)	32,9	15,3	Madurell Malapeira <i>et al.</i> (2014)
<i>Machairodus aphanistus</i>	-	P4	Batallones-1 (Madrid, España)	38,3	17,9	Fernández Monescillo <i>et al.</i> (2014)
<i>Machairodus aphanistus</i>	-	P4	Batallones-3 (Madrid, España)	37,2	17,6	Fernández Monescillo <i>et al.</i> (2014)

<i>Metailurus major</i>	K-151	P4	Las Casiones (Villalba Baja, Teruel, España)	30,1	10,9	Alcalá (1994)
<i>Metailurus major</i>	-	P4	China	31,2	14,0	Zdansky (1924)
<i>Metailurus major</i>	-	P4	Halmyropotamos (Grecia)	29,3	13,5	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Metailurus major</i>	-	P4	Pikermi (Grecia)	29,3	14,5	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Metailurus major</i>	-	P4	China	29,4	13,8	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Metailurus minor</i>	-	P4	China	23,0	9,3	Zdansky (1924)
<i>Metailurus minor</i>	-	P4	China	23,4	10,0	Zdansky (1924)
<i>Metailurus minor</i>	-	P4	China	24,0	10,6	Zdansky (1924)
<i>Metailurus minor</i>	-	P4	China	22,3	10,2	Zdansky (1924)
<i>Paramachairodus maximiliani</i>	-	P4	China	29,0	13,3	Zdansky (1924)
<i>Paramachairodus orientalis</i>	CG-4J	P4	Las Casiones (Villalba Baja, Teruel, España)	19,3	8,8	Alcalá (1994)
<i>Paramachairodus orientalis</i>	KSS-2	P4	Las Casiones (Villalba Baja, Teruel, España)	19,6	8,4	Alcalá (1994)
<i>Paramachairodus orientalis</i>	KSS-3	P4	Las Casiones (Villalba Baja, Teruel, España)	19,3	8,2	Alcalá (1994)
<i>Paramachairodus orientalis</i>	-	P4	Maraghe (Irán)	28,5	14,0	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Paramachairodus orientalis</i>	-	P4	Maraghe (Irán)	28,0	13,8	Yu & Spassov (2017)
<i>Paramachairodus transasiaticus</i>	V20 106	P4	Hadjidimovo (Bulgaria)	28,6	15,3	Yu & Spassov (2017)
<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P4	Hadjidimovo (Bulgaria)	25,2	12,6	Yu & Spassov (2017)
<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P4	Batallones-1 (Madrid, España)	25,5	12,7	Salesa <i>et al.</i> (2013)
<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P4	Batallones-1 (Madrid, España)	27,5	13,4	Yu & Spassov (2017)

<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P4	Batallones-1 (Madrid, España)	22,8	12,0	Yu & Spassov (2017)
<i>Promegantereon ogygia</i>	-	P4	Batallones-1 (Madrid, España)	25,2	12,6	Yu & Spassov (2017)

Tabla apéndice 1: Medidas comparativas (en mm) de la dentición superior de félicos.

Especie	Sigla	Diente	Yacimiento	L	A	Ref.
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK- 1551	p3	Nikiti (Grecia)	20,5	15,3	Koufos (2016)
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK- 1616	p3	Nikiti (Grecia)	19,7	14,9	Koufos (2016)
<i>Ictitherium hipparionum</i>	-	p3	Grossulowo	17,0	9,0	Zdansky (1924)
<i>Ictitherium tauricum</i>	-	p3	Sebastopol (Ucrania)	11,0	6,0	Zdansky (1924)
<i>Lycyaena chaeretis</i>	CD-913	p3	Cerro de la Garita	24,1	14,2	Alcalá (1994)
<i>Lycyaena chaeretis</i>	CG-2JV	p3	Cerro de la Garita	25,1	13,2	Alcalá (1994)
<i>Lycyaena dubia</i>	-	p3	China	19,8	10,8	Zdansky (1924)
<i>Plioviverrops faventinus</i>	GL-122	p3	La Gloria 4	9,5	6,1	Alcalá (1994)
<i>Plioviverrops guerini</i>	VP-S/S	p3	Vivero de Pinos	8,6	4,1	Alcalá (1994)
<i>Thalassictis hipparionum</i>	K-184	p3	Las Casiones	16,4	9,6	Alcalá (1994)
<i>Thalassictis hipparionum</i>	K-185	p3	Las Casiones	17,2	10,2	Alcalá (1994)
<i>Thalassictis hipparionum</i>	K-189	p3	Las Casiones	15,6	9,5	Alcalá (1994)
<i>Thalassictis hipparionum</i>	K-200	p3	Las Casiones	16,6	8,7	Alcalá (1994)
<i>Thalassictis hipparionum</i>	RRSAI- 218-a	p3	Rambla de Río Seco AI	17,4	9,7	Fig. 12
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK- 1551	p4	Nikiti (Grecia)	21,2	14,2	Koufos (2016)
<i>Adcrocuta eximia</i>	NIK- 1616	p4	Nikiti (Grecia)	22,2	14,6	Koufos (2016)
<i>Ictitherium hipparionum</i>	-	p4	Grossulowo	19,5	10,5	Zdansky (1924)
<i>Lycyaena chaeretis</i>	CG- 5MPV	p4	Cerro de la Garita	35,8	19,9	Alcalá (1994)

<i>Lycyaena dubia</i>	-	p4	China	31,1	16,3	Zdansky (1924)
<i>Plioviverrops faventinus</i>	GL-125	p4	La Gloria 4	10,9	8,2	Alcalá (1994)
<i>Plioviverrops faventinus</i>	GL-128	p4	La Gloria 4	11,1	8,1	Alcalá (1994)
<i>Thalassictis hipparionum</i>	K-201	p4	Las Casiones	21,1	13,0	Alcalá (1994)
<i>Thalassictis hipparionum</i>	RRSAI-218-a	p4	Rambla de Río Seco AI	18,7	9,9	Fig. 12

Tabla apéndice 2: Medidas comparativas (en mm) de la dentición inferior de hiénidos.

Especie	Sigla	Diente	Yacimiento	L	A	Ref.
<i>Promephitis alexejewi</i>	-	M1	China	5,8	7,6	Wang & Qiu (2004)
<i>Promephitis hootoni</i>	-	M1	China	5,9	8,0	Wang & Qiu (2004)
<i>Promephitis hootoni</i>	-	M1	Bulgaria	5,7	7,6	Geraads & Spassov (2016)
<i>Promephitis larteti</i>	-	M1	China	5,0	8,0	Wang & Qiu (2004)
<i>Promephitis larteti</i>	HD-9507	M1	Bulgaria	5,9	6,5	Geraads & Spassov (2016)
<i>Promephitis larteti</i>	PER-1278	M1	Bulgaria	6,4	8	Geraads & Spassov (2016)
<i>Promephitis larteti</i>	NHMW A4798	M1	Bulgaria	5,6	7,9	Geraads & Spassov (2016)
<i>Promephitis maectica</i>	-	M1	China	5,7	9,1	Wang & Qiu (2004)
<i>Promephitis majori</i>	AMNH 20585	M1	China	5,9	7,3	Wang & Qiu (2004)
<i>Promephitis majori</i>	AMNH-20585	M1	Bulgaria	5,6	6,5	Geraads & Spassov (2016)
<i>Promephitis majori</i>	HD-9505	M1	Bulgaria	5,4	7,5	Geraads & Spassov (2016)
<i>Promephitis parvus</i>	-	M1	China	4,8	6,1	Wang & Qiu (2004)
<i>Promephitis pristinidens</i>	-	M1	Viladecabals (Vallès-Penedès)	5,5	6,4	Wang & Qiu (2004)

---

<i>Promephitis</i>	IVPP	M1	China	6,0	7,3	Wang &
<i>qinensis</i>	V13311					Qiu (2004)

---

Tabla apéndice 3: Medidas comparativas (en mm) de la dentición superior de meffítidos.