

EL ORIGEN DE LOS FÉLIDOS MACAIRODONTINOS: ASPECTOS FUNCIONALES DE LA ANATOMÍA CRÁNEO-CERVICAL DE *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (FELIDAE, MACHAIRODONTINAE) DE BATALLONES-1 (VALLESIENSE, MN 10)

Manuel J. SALESA^{1,a}, *Mauricio ANTÓN*^{1,b}, *Alan TURNER*² y *Jorge MORALES*^{1,c}

¹Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC. C/ José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid, España.

Email: a)mens188@mncn.csic.es; b)mfanton@terra.es; c)mcnm166@mncn.csic.es

²School of Biological and Earth Sciences, Liverpool John Moores University. Byrom Street. Liverpool L3 3AF, United Kingdom.

Email: A.Turner@livjm.ac.uk

Salesa, M. J., Antón, M., Turner, A. & Morales, J. 2005. El origen de los félicos macairodontinos: aspectos funcionales de la anatomía cráneo-cervical de *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, machairodontinae) de Batallones-1 (Vallesiense, MN 10). [The origin of macairodont felids: functional aspects of the cranio-cervical anatomy of *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, machairodontinae) from Batallones-1 (Vallesian, MN 10).] *Revista Española de Paleontología*, **20** (2), 133-141. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The so-called “sabre-toothed cats” are known from the Late Miocene to just 10,000 years ago, when they became extinct. The last members of this group were the dominant predators in the mammal communities they belonged to. Their highly specialized anatomy is very well known due to the abundant fossils found in localities such as Rancho La Brea (USA) in which remains of thousands of individuals of *Smilodon fatalis* have been found. Nevertheless, the anatomy of the early sabre-toothed cats, and so the origin of this predator model, was almost unknown. The discovery of the Cerro de los Batallones fossil sites complex (Torrejón de Velasco, Madrid) has yielded a huge amount of fossils of one most primitive macairodonts, *Paramachairodus ogygia*; this has allowed a very deep study of its functional anatomy, focused in this work on the cranio-cervical complex, and the proposal of a hypothesis to explain the origin of this specialized group of carnivores.

Key words: *Paramachairodus*, *Machairodontinae*, *Felidae*, *Batallones*, *Vallesian*, *Miocene*, **Functional anatomy**.

RESUMEN

Los llamados “félicos dientes de sable” aparecen en el registro fósil a partir del Mioceno superior, desapareciendo hace tan solo unos 10.000 años. Los últimos representantes de este grupo fueron los cazadores dominantes en las comunidades de mamíferos de las que formaron parte. Su anatomía, altamente especializada, es bastante bien conocida gracias a yacimientos como Rancho La Brea (EEUU), del cual se conocen restos de miles de individuos de *Smilodon fatalis*. Sin embargo, muy poco se sabía sobre la anatomía de los primeros macairodontinos y sobre el origen de este modelo de depredador. El descubrimiento del complejo de yacimientos del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid) ha proporcionado gran cantidad de restos de uno de los macairodontinos más primitivos, *Paramachairodus ogygia*, lo que ha permitido estudiar en profundidad su anatomía funcional, en concreto en este trabajo el complejo cráneo-cervical, y proponer una hipótesis que explique el origen para este grupo tan especializado de carnívoros.

Palabras clave: *Paramachairodus*, *Machairodontinae*, *Felidae*, *Batallones*, *Vallesiense*, *Mioceno*, **Anatomía funcional**.

INTRODUCCIÓN

El género *Paramachairodus* Pilgrim, 1913 incluye a macairodontinos primitivos del tamaño de un puma, presentes en las faunas del Mioceno superior de Eurasia (Beaumont, 1975; Morales & Soria, 1977; Montoya, 1994; Morlo 1997; Salesa, 2002; Salesa *et al.*, 2003). Se reconocen dos especies: *P. ogygia* (Kaup, 1832), de edad Vallesiense-Turolense inferior (MN 9-11 de Mein, 1975) y *P. orientalis* (Kittl, 1887) de edad Turolense (MN 11-13). Ambas se distinguen por una serie de caracteres dentarios: *P. ogygia*, la más primitiva, se caracteriza por poseer caninos superiores sin crenulaciones, P^4 sin ectostilo y con un protocono bien desarrollado, y P^3 con una expansión disto-lingual de la corona muy marcada; *P. orientalis*, por el contrario, presenta caninos superiores crenulados, P^4 con protocono reducido y desplazado distalmente, y un ectostilo bien desarrollado, y P^3 reducido en tamaño y sin

expansión disto-lingual (Salesa *et al.*, 2003). En 1924, Zdansky creó la especie *P. maximiliani* con un cráneo en bastante mal estado procedente del Mioceno superior de China. Las diferencias entre esta especie y *P. orientalis* se reducen a la presencia de crenulaciones en los bordes mesial y distal de los caninos superiores de *P. maximiliani*, además de una mayor curvatura en los caninos superiores. Estos caracteres son ahora considerados de escaso valor sistemático, ya que son altamente variables y, para la mayoría de los autores, *P. maximiliani* no sería sino un sinónimo de *P. orientalis* (Pilgrim, 1931; Beaumont, 1978; Salesa, 2002; Salesa *et al.*, 2003).

Hasta hace unos años, *Paramachairodus* era un género muy mal conocido, ya que sus restos, bastante escasos, habían aparecido en pocos yacimientos: Pikermi (Grecia, MN 12), Maragha (Irán, MN 11) o Eppelsheim (Alemania, MN 9). La mayoría de estos hallazgos consistían en piezas dentarias, por lo que, aunque estaba claro que este

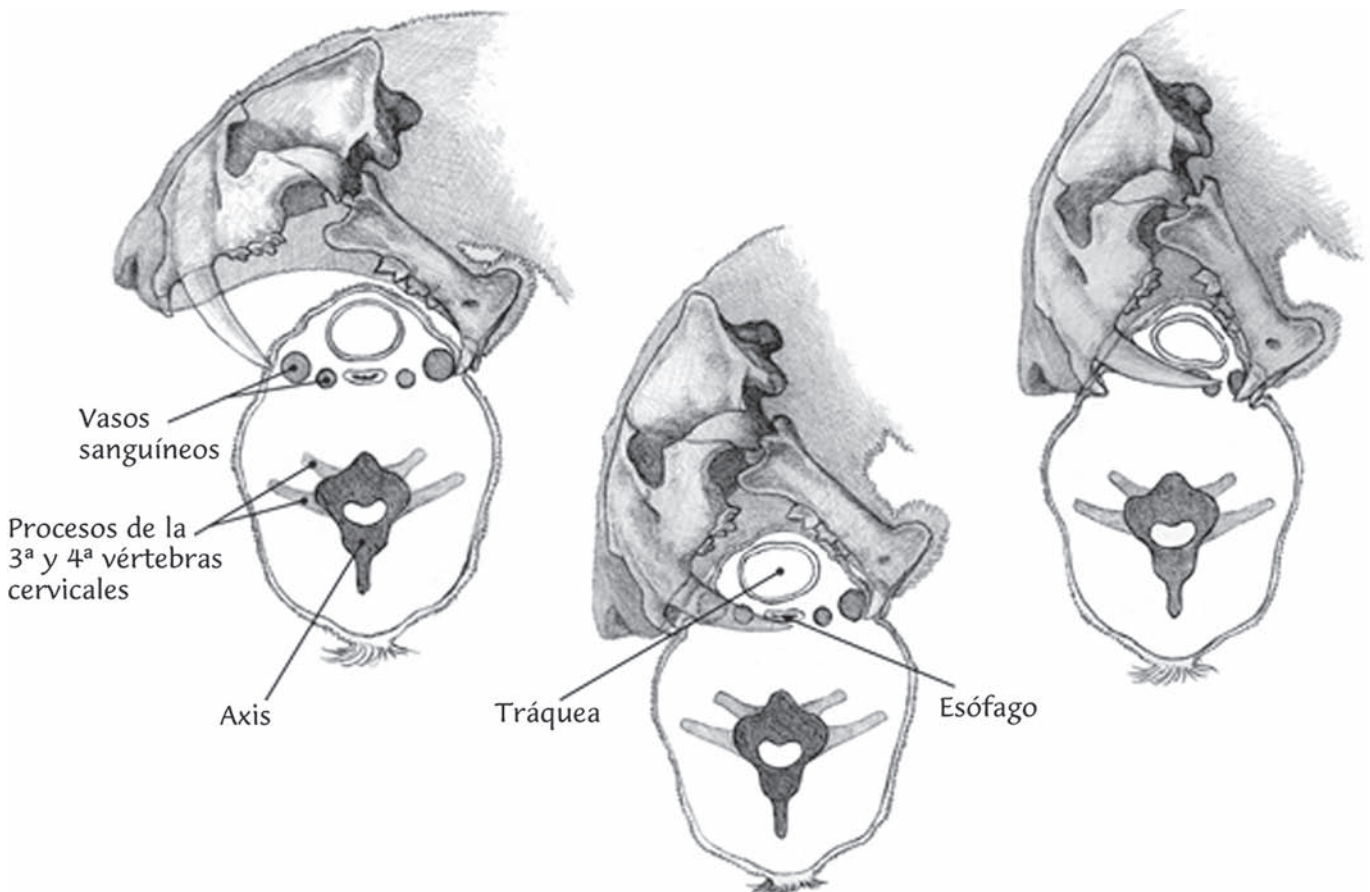


Figura 1. Reconstrucción idealizada del mordisco macairodontino: una vez que la presa estaba inmovilizada, el felino realizaba un movimiento de flexión de la cabeza utilizando la mandíbula como punto de apoyo, con lo cual los caninos superiores penetraban en la garganta de la presa, provocando el corte de sus vasos sanguíneos y tráquea, y su muerte inmediata (dibujo de M. Antón).

Ideal reconstruction of the macairodont bite: once the prey was immobilized, the cat made a head flexion movement using the mandible as an anchor, which produced the penetration of the upper canines in the throat of prey, cutting blood vessels and trachea, and the immediate kill (art by M. Antón).

félido era un macairodontino, la ausencia de una información anatómica más amplia impedía conocer aspectos muy interesantes sobre su paleobiología o sobre sus adaptaciones macairodontinas. Por ello, no había sido publicado ningún estudio sobre la anatomía funcional de este félido. El descubrimiento del yacimiento de Batallones-1 (Torrejón de Velasco, Madrid), de edad Mioceno superior (Vallesiense, MN 10), ha proporcionado numerosos restos de al menos 24 individuos de *P. ogygia*, la especie más primitiva del género (Salesa, 2002). Esta localidad ha sido interpretada como una trampa natural debido a las especiales características de la acumulación, principalmente el alto porcentaje de carnívoros (98% del total de piezas) y la propia morfología del yacimiento, que se formó como una oquedad de paredes casi verticales (Antón & Morales, 2000; Morales *et al.*, 2000, 2004; Pozo *et al.*, 2003, 2004). La fauna de carnívoros de Batallones-1 también incluye el macairodontino *Machairodus aphanistus* (Kaup, 1832), del tamaño de un león actual, el anficiónido *Amphicyon* sp. aff. *A. castellanus* (Ginsburg, Morales & Soria, 1981), el hiendo primitivo *Protictitherium crassum* (Deperet, 1892), el ailúrido *Simocyon batalleri* (Viret, 1929), dos especies del felino *Pseudaelurus* y varias especies de mustélidos (Antón & Morales, 2000; Morales *et al.*, 2000, 2004; Salesa & Fraile, 2000; Salesa, 2002; Antón *et al.*, 2004a; Peigné *et al.*, 2005).

El material de *P. ogygia* de Batallones-1 estudiado en el presente trabajo se halla depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC de Madrid (España), y está siglado con la letra B (que se corresponde con la inicial del yacimiento de Batallones-1) seguida del número asignado a cada pieza durante la excavación.

MÉTODO DE CAZA DE LOS MACAIRODONTINOS

La especializada morfología craneal de los macairodontinos ha dado lugar a varias interpretaciones sobre el modo de caza de estos animales. La primera hipótesis fue propuesta por Matthew (1910) quién supuso que los macairodontinos utilizarían los grandes caninos para apuñalar a sus presas en la espalda. Aunque parecía evidente que los caninos superiores eran demasiado frágiles para ser usados de este modo, esta idea se mantuvo en la literatura científica hasta que Akersten (1985) propuso el llamado “canine shear-bite”, que podría traducirse como “mordisco en cizalla o tijera”. Según este autor, una vez que la presa estaba dominada, el macairodontino aplicaría un mordisco en el cual usaría la mandíbula como punto de anclaje sobre el cual la cabeza realizaría un fuerte movimiento de flexión. Esto produciría un gran corte en el cuerpo de la presa, con el consiguiente desangramiento y muerte en poco tiempo. El punto débil de esta hipótesis es

que, según Akersten, la zona de ataque era el abdomen de la presa, con lo cual la posibilidad de recibir una patada por parte de ésta son tan elevados, que parece improbable que un cazador asuma tantos riesgos durante la caza. Además, se ha demostrado experimentalmente que las heridas ocasionadas con este método serían demasiado superficiales como para producir una muerte rápida.

La hipótesis que mejor encaja con el modelo macairodontino es una modificación de la propuesta de Akersten (1985). Martin (1980) y Turner & Antón (1997) presentan el modelo del “canine shear-bite” pero dirigido a la garganta de la presa, con lo que la muerte sería prácticamente inmediata (por el corte de riego sanguíneo al cerebro) y no existirían riesgos de rotura de los caninos por contacto con hueso o por recibir una patada de la presa (Fig. 1).

ANATOMÍA FUNCIONAL DEL COMPLEJO CRÁNEO-CERVICAL DE *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832)

ZONA MASTOIDEA

La morfología de la zona mastoidea de *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) es intermedia entre la de los macairodontinos posteriores más derivados, y la de los felinos: el proceso paroccipital presenta un tamaño relativo menor que el de los felinos, mientras que el proceso mastoideo posee un tamaño comparable al de cualquier panterino, aunque se encuentra desplazado en sentido antero-ventral respecto a éstos (Fig. 2), lo que es una sinapomorfía típica de los Machairodontinae. La zona mastoidea de *P. ogygia*, aunque derivada respecto al modelo primitivo (retenido por los Felinae) exhibe una incipiente morfología macairodontina, que alcanzará su máximo desarrollo en formas más derivadas (Emerson & Radinsky, 1980) como *Smilodon* Lund, 1842 y *Homotherium* Fabrini, 1890.

En esta zona mastoidea se insertan una serie de músculos implicados en los movimientos de flexión de la cabeza (Fig. 3): el músculo *brachiocephalicus* (que procede del húmero), parte de las fibras del *sternomastoideus* (que proceden del *manubrium* del esternón) y el *obliquus capitis anterior* (que proviene de la zona ventro-lateral de las alas del atlas) (Barone, 2000; Antón *et al.*, 2004b). El desplazamiento antero-ventral de sus áreas de inserción tiene como consecuencia un aumento de su brazo de palanca, al separar la inserción muscular de la articulación atlanto-craneal, que es el punto de apoyo sobre el que se produce la rotación (Antón & Galobart, 1999).

La reducción del proceso paroccipital de *P. ogygia* puede relacionarse probablemente con la necesidad de aumentar el ángulo de apertura mandibular al alargarse los caninos superiores (Salesa, 2002). Al disminuir el tamaño del proceso paroccipital, el músculo *digastricus*, al contraerse, tira de la mandíbula desde una zona más dorsal, con

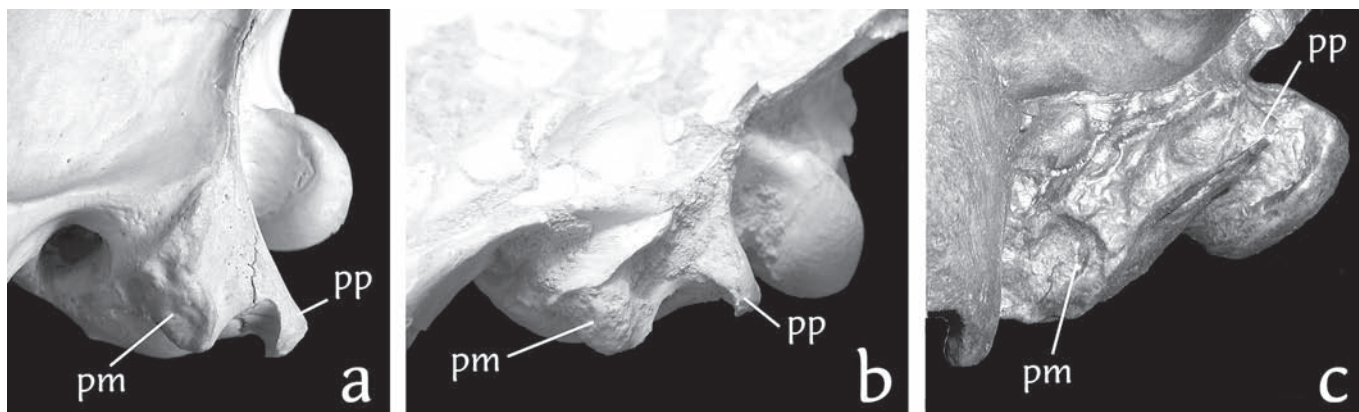


Figura 2. Detalle de la vista lateral izquierda de la zona mastoidea. **a**, *Panthera leo* (Linnaeus, 1758); **b**, *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) de Batallones-1; **c**, *Smilodon fatalis* Leidy, 1868 de Rancho La Brea. Se muestran las tres imágenes a la misma escala (pm, proceso mastoideo; pp, proceso paroccipital).

Close view of the left lateral view of the mastoid area. a, *Panthera leo* (Linnaeus, 1758); *b*, *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) from Batallones-1; *c*, *Smilodon fatalis* Leidy, 1868 from Rancho La Brea. The three images are shown at the same scale (pm, mastoid process; pp, paroccipital process).

lo que ésta incrementa su ángulo de apertura (Emerson & Radinsky, 1980; Antón & Galobart, 1999).

La morfología de la zona mastoidea de *P. ogygia*, marca el inicio de las adaptaciones macairodontinas encaminadas al desarrollo de la estrategia de caza de estos félidos, que alcanza su máxima especialización en las últimas formas del grupo, *Smilodon* Lund, 1842 y *Homotherium* Fabrini, 1890. La remodelación de la zona mastoidea observada en *P. ogygia* trae como consecuencia una mayor potencia en los músculos flexores de la cabeza y un aumento de la

apertura mandibular; estos cambios son necesarios para el método de caza macairodontino, en el que una vez inmovilizada la presa, se aplica un mordisco en la zona de la garganta que corta la tráquea y los vasos sanguíneos (Martín, 1980; Bicknevičius & van Valkenburgh, 1996; Turner & Antón, 1997; Antón & Galobart, 1999).

REGIÓN CERVICAL

Las alas del atlas de *P. ogygia* se proyectan en sentido posterior algo más que en los panterinos, aunque sin llegar al nivel de *Homotherium* Fabrini, 1890 o *Smilodon* Lund, 1842 en los cuales dicha proyección posterior está hiperdesarrollada. Esta morfología aumenta la anchura de los músculos *obliquus capitis anterior*, que se inserta en la zona ventral del atlas y en el proceso mastoideo, y *obliquus capitis posterior*, que lo hace en la cara dorsal de las alas del atlas y en la cara lateral del proceso espinoso del axis (Barone, 2000; Salea, 2002; Antón *et al.*, 2004b). Sin embargo dicho proceso en *P. ogygia* presenta una morfología básicamente panterina, con poca proyección posterior. Los macairodontinos más derivados, por el contrario, modifican también esta zona, con lo que, al proyectar el proceso espinoso del axis hacia atrás, aumentan todavía más la anchura del músculo *obliquus capitis posterior* (Salea, 2002; Antón *et al.*, 2004b). Este aumento de la anchura de los músculos implicados en la flexión y rotación lateral de la cabeza tiene como consecuencia directa un aumento de la potencia de su contracción, además de que al aumentar la distancia entre origen y punto de inserción se aumenta el brazo de palanca, con lo cual la potencia efectiva también se incrementa (Akersten, 1985; Antón & Galobart, 1999; Salea, 2002). Pero además, la proyección posterior de las alas del atlas, combinada con el desplazamiento antero-ventral del proceso mastoideo,

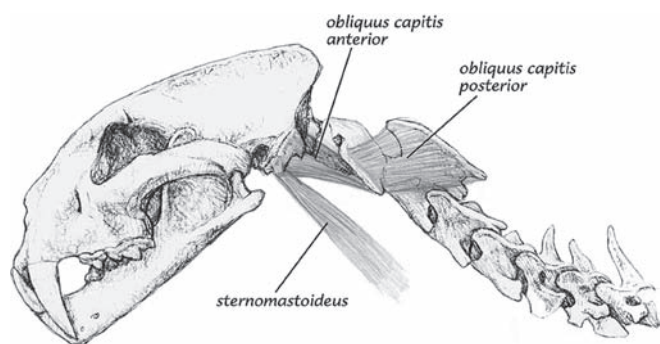


Figura 3. Reconstrucción en vista lateral del complejo cráneo-cervical de *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) de Batallones-1, mostrando las inserciones de los principales músculos implicados en los movimientos de flexión y extensión de la cabeza (dibujo de M. Antón).

Reconstruction in lateral view of the cranio-cervical complex of Paramachairodus ogygia (Kaup, 1832) from Batallones-1, showing the attachment of the main flexor and extensor muscles of head (art by M. Antón).

provocan un aumento del número de fibras del músculo *obliquus capitis anterior* que producen flexión de la cabeza (Fig. 4), lo que incrementa todavía más la fuerza de este músculo tan importante en el método de caza de los macairodontinos.

En *P. ogygia* las vértebras cervicales posteriores al axis presentan un alargamiento relativo en comparación con los panterinos. Como ya han discutido numerosos autores (Schaub, 1925; Ballezio, 1963; Turner & Antón, 1997; Antón & Galobart, 1999) el alargamiento de las vértebras cervicales es un rasgo típico de los macairodontinos más derivados, y se relaciona con la necesidad de una mayor precisión en los movimientos del cuello durante la aplicación del mordisco macairodontino; además, como parte

de ese proceso de remodelación cervical, se produce un reforzamiento de los procesos transversos, en los que se insertan los músculos *scalenus* y *longus capitis* (Antón & Galobart, 1999). En *P. ogygia* no se observa este último fenómeno, y sus procesos transversos tienen una morfología y un tamaño muy similar al de panterinos y vivérridos. Por ello se puede inferir que su estructura cervical, aunque presenta ya una divergencia respecto al modelo primitivo, se encontraba todavía alejada del modelo macairodontino típico (Salesa, 2002).

SÍNFISIS MANDIBULAR

La sínfisis mandibular de *P. ogygia* está completamente verticalizada (Fig. 5), alejada del modelo felino de contorno suavemente curvado. Esta morfología probablemente también responde al modelo de mordisco macairodontino, en el cual la mandíbula sirve de anclaje para que los caninos superiores, al flexionar la cabeza, penetren en la carne provocando la muerte por desangramiento de la presa en pocos minutos. Este cambio en la sínfisis mandibular parece responder a la aparición de una tensión vertical muy fuerte en esa zona al efectuar este tipo de mordisco utilizando la mandíbula como punto de apoyo; la sínfisis mandibular curvada de un felino no experimenta tal tensión durante la mordida, pues ésta se produce con mandíbula y maxilar de manera sincrónica (Biknevicius *et al.*, 1996), y ninguno de los dos hace de anclaje.

También es posible que la sínfisis verticalizada de los macairodontinos se explique como consecuencia de una reorganización de la zona alveolar de los caninos inferiores: debido a la menor anchura del maxilar de los macairodontinos respecto de los felinos, para que la oclusión sea posible es probable que los caninos inferiores deban verticalizarse.

CANINOS SUPERIORES

Los caninos superiores de *P. ogygia* están comprimidos lateralmente (Fig. 6) y su longitud es superior a la de un panterino de talla similar (Salesa *et al.*, 2005); este modelo de canino encaja dentro de las modificaciones propias del ataque macairodontino, que como ya se ha explicado, están dirigidas a conseguir un corte limpio y rápido de las vías respiratorias y vasos sanguíneos de la presa. La presencia de tal morfología en los caninos es suficiente para inferir este tipo de ataque, ya que si se intenta propinar la típica mordida felina con ellos, buscando asfixiar así a la presa, cualquier movimiento brusco de ésta puede provocar la rotura de los mismos (Emerson & Radinsky, 1980; Turner & Antón, 1997; Antón & Galobart, 1999).

CONCLUSIONES

Paramachairodus ogygia presenta una serie de adaptaciones típicamente macairodontinas en la zona craneal,

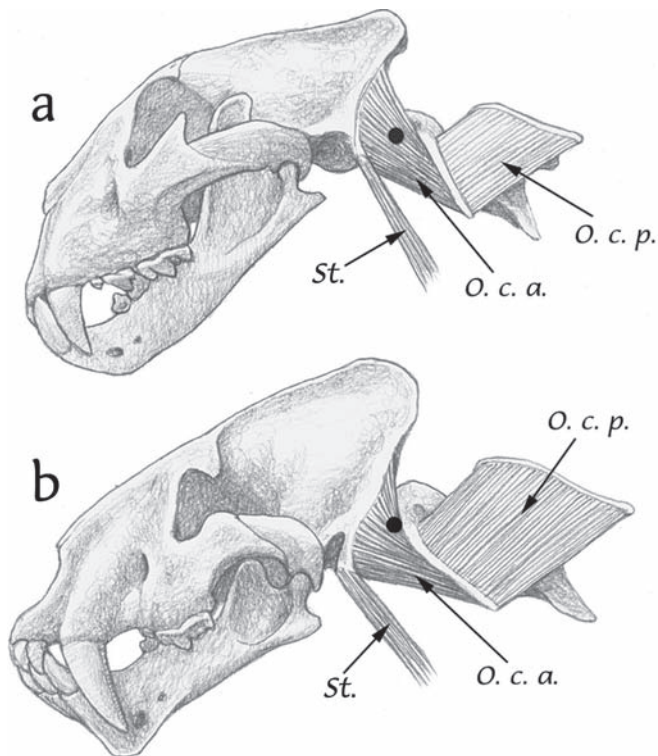


Figura 4. Reconstrucción del cráneo y zona cervical anterior de *Pantera leo* (Linnaeus, 1758) (a) y *Homotherium latidens* Fabrini, 1890 (b) mostrando el punto de rotación de la cabeza (punto negro) y la diferente disposición de las fibras en los principales músculos flexores y extensores de la cabeza (St., *sternocephalicus*; O. c. a., *Obliquus capitis anterior*; O. c. p., *Obliquus capitis posterior*) (dibujo de M. Antón).

Reconstruction in lateral view of the cranio-cervical complex of Pantera leo (Linnaeus, 1758) (a) and *Homotherium latidens* Fabrini, 1890 (b) showing the rotation point of head (black dot) and the differences in the fibres disposition in the main flexor and extensor muscles of head (St., *sternocephalicus*; O. c. a., *Obliquus capitis anterior*; O. c. p., *Obliquus capitis posterior*) (art by M. Antón).

como son caninos comprimidos, sínfisis mandibular verticalizada y, en menor medida, modificaciones en la zona mastoidea. Sin embargo, la región cervical, incluido el atlas, presenta una morfología poco alejada del modelo plesiomórfico que presentan los felinos. Es evidente que esta especie, uno de los primeros macairodontinos conocidos en el registro fósil presenta una combinación de rasgos primitivos y derivados, esperable, por otra parte, en una forma temprana del grupo. Este hecho revela que los aspectos más importantes en la aparición del tipo de ataque macairodontino fueron los caninos superiores y la sínfisis mandibular, los cuales están directamente relacionados con la acción cortante y con la estabilización del mordisco. Otros aspectos, como el fortalecimiento de los músculos flexores parecen haber sido menos críticos, siendo desarrollados en especies posteriores. Es interesante destacar que otro macairodontino primitivo de la misma época, *Machairodus aphanistus* (Kaup, 1832), muestra el mismo patrón de evolución parcial de los mismos caracteres (Antón *et al.*, 2004a; Saleza *et al.*, 2005). De esta forma, la adquisición de caninos superiores comprimidos e hiperdesarrollados fue acompañada por el reforzamiento de las áreas que experimentaban las mayores tensiones, pero la modificación del resto de estructuras implicadas en el ataque macairodontino fue desarrollada más tarde, lo que no impidió que los primeros representantes

del grupo desarrollaran un modo de caza muy similar al de las especies más tardías y derivadas, como *S. fatalis* o *H. latidens*.

Se ha propuesto que el método de ataque macairodontino se desarrolló para cazar presas de mayor tamaño relativo que las que cazan los felinos (Gonyea, 1976; Emerson & Radinsky, 1980; Akersten, 1985; Rawn-Schatzinger, 1992). Con sus poderosas extremidades anteriores, los macairodontinos habrían sido capaces de dominar presas de la talla de équidos, jiráfidos o grandes bóvidos, para aplicar un rápido mordisco, que cortaba los vasos sanguíneos de la presa y producía su muerte casi instantánea; los felinos, por el contrario, deben aplicar un prolongado mordisco con objeto de asfixiar a la presa. El ataque macairodontino es una manera más rápida y segura de matar a la presa, ya que el tiempo de contacto con ella disminuye respecto al ataque felino. Sin embargo, *P. ogygia* era del tamaño de un puma, con un peso estimado en 28-65 kg (Saleza, 2002) por lo que es muy poco probable que este félido cazara animales grandes. Por lo tanto, nos parece más razonable pensar que el origen del tipo de ataque macairodontino está en la ventaja que supone minimizar energía, tiempo y riesgos durante la caza. Para cualquier depredador es vital reducir estos costes durante esta actividad, ya que un hueso roto o una herida pueden mermar dramáticamente sus habilidades, y producir su muerte. Es más que



Figura 5. Vista lateral de la mandíbula B-1676 de *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) de Batallones-1, mostrando la sínfisis mandibular verticalizada.

Lateral view of the mandible B-1676 of Paramachairodus ogygia (Kaup, 1832) from Batallones-1, showing the verticalized mandibular symphysis.

probable que este tipo de restricciones ecológicas condujeran al desarrollo del ataque macairodontino a partir del patrón felino primitivo y no la captura de grandes presas (Salesa *et al.*, 2005). De esta forma, los macairodontinos se convirtieron en cazadores más eficaces que los felinos, y ocuparon un papel dominante en las faunas de mamíferos hasta su extinción en el Pleistoceno superior.

AGRADECIMIENTOS

Queremos mostrar nuestro agradecimiento a todas las personas que han colaborado durante estos años en las campañas de excavación en el Cerro de los Batallones.

Este trabajo se incluye dentro de los proyectos BTE2002-00410 (Dirección General de Investigación-MCYT) y EX2003-0243 (Secretaría de Estado de Educación y Universidades y Fondo Social Europeo). Agradecemos a la Comunidad Autónoma de Madrid (Dirección General de Patrimonio Histórico) por su apoyo económico y por la concesión de los permisos necesarios para excavar en Batallones. A.T. agradece al British Council por su ayuda en el desplazamiento a España. Por último, la National Geographic Society colaboró en la financiación de las excavaciones durante el año 2001 (Beca 6964-01).

BIBLIOGRAFÍA

- Akersten, W.A. 1985. Canine function in *Smilodon* (Mammalia; Felidae; Machairodontinae). *Contributions in Science*, **356**, 1-22.
- Antón, M. & Galobart, A. 1999. Neck function and predatory behaviour in the scimitar-toothed cat *Homotherium latidens* (Owen). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**, 771-784.
- Antón, M. & Morales, J. 2000. Inferencias paleoecológicas de la asociación de carnívoros del yacimiento de Cerro Batallones. In: *Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid* (Eds. J. Morales, M. Nieto, L. Amezua, S. Fraile, E. Gómez, E. Herráez, P. Peláez-Campomanes, M.J. Salesa, I.M. Sánchez & D. Soria). Comunidad Autónoma de Madrid, Serie "Arqueología, Paleontología y Etnografía", volumen 6, Madrid, 190-201.
- Antón, M., Salesa, M.J., Morales, J. & Turner, A. 2004a. 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., Salesa, M.J., Pastor, J.F., Sánchez, I.M., Fraile, S. & Morales, J. 2004b. Implications of the mastoid anatomy

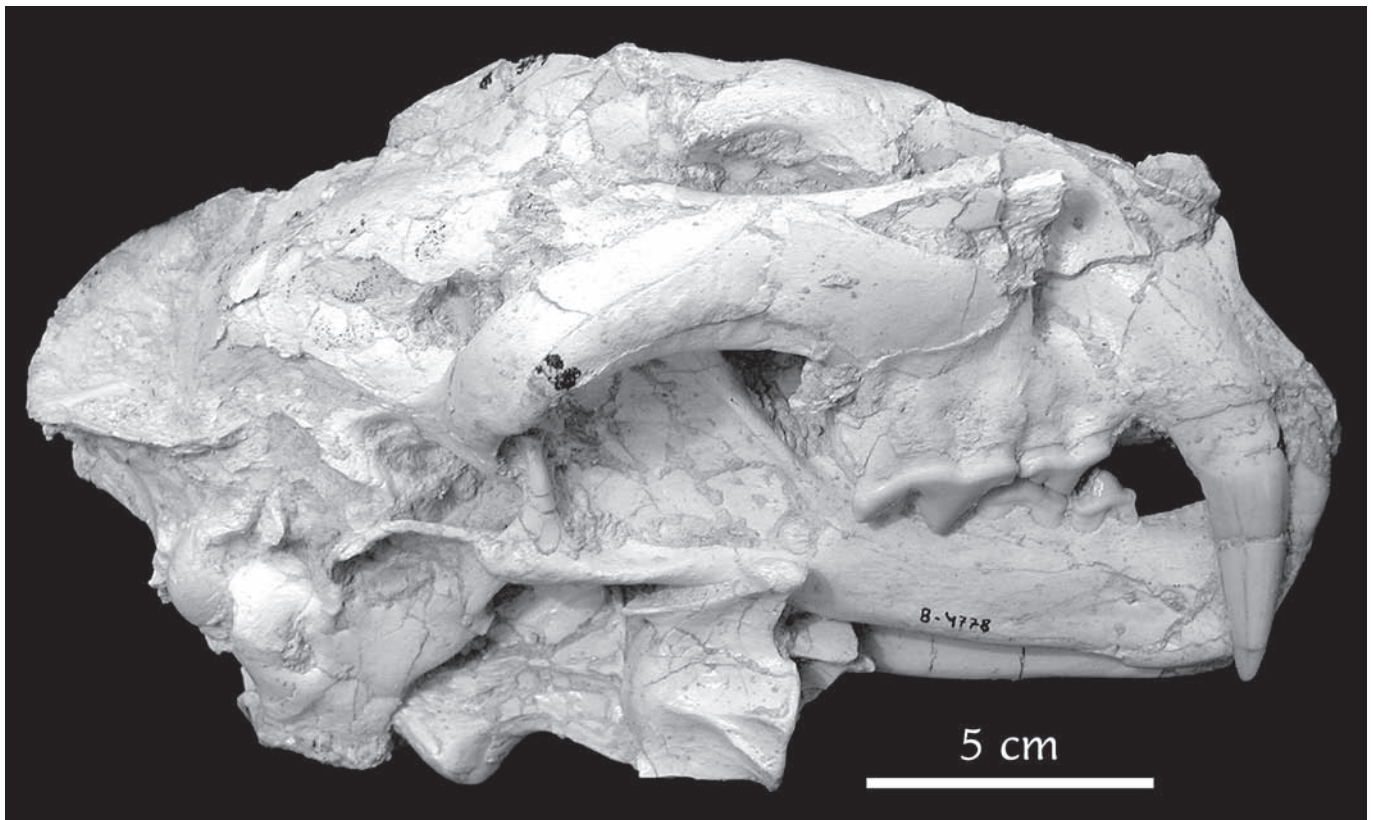


Figura 6. Vista lateral del cráneo, mandíbula y vértebras cervicales asociadas (B-4778) de *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) de Batallones-1.

Lateral view of the skull, mandible and associated cervical vertebrae (B-4778) of Paramachairodus ogygia (Kaup, 1832) from Batallones-1.

- of larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society, London*, **140**, 207-221.
- Ballesio, R. 1963. Monographie d'un Machairodus du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté de Sciences de Lyon*, **9**, 1-129.
- Barone, R. 2000. *Anatomie Comparée des Mammifères Domestiques, tome 2, Arthrologie et Myologie*. Éditions Vigot, Paris, 1021 pp.
- Beaumont, G. 1975. Recherches sur les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène inférieur des sables à *Dinotherium* des environs d'Eppelsheim (Rheinhessen). *Archives des Sciences Physiques et Naturelles, Genève*, **28**, 369-405.
- Beaumont, G. 1978. Notes complémentaires sur quelques Félidés (Carnivores). *Archives des Sciences Physiques et Naturelles, Genève*, **31**, 219-227.
- Bicknevicius, A.R. & van Valkenburgh, B. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of mammalian predators. In: *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution, volume 2* (Ed. J.L. Gittleman). Cornell University Press, London, 393-428.
- Bicknevicius, A.R., van Valkenburgh, B. & Walker, J. 1996. Incisor size and shape: implications for feeding behaviors in saber-toothed cats. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 510-521.
- Depéret, C. 1892. La Faune de Mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) et de quelques autres localités du Bassin du Rhône. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **5** (2), 1-93.
- Emerson, S.B. & Radinsky, L. 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiology*, **6**, 295-312.
- Fabrini, E. 1890. Machairodus (Meganthereon) del Val d'Arno superiore. *Bolletino de Reale Comitato Geologico d'Italia*, **1**, 121-144, 161-177.
- Ginsburg, L., Morales, J. & Soria, D. 1981. Nuevos datos sobre los carnívoros de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Estudios Geológicos*, **37**, 383-415.
- Gonyea, W.J. 1976. Behavioral implications of saber-toothed felid morphology. *Paleobiology*, **2**, 232-342.
- Kaup, J.J. 1832. Vier neue Arten urweltlicher Raubthiere welche im zoologischen Museum zu Darmstadt aufbewahrt werden. *Archiv für Mineralogie*, **5**, 150-158.
- Kittl, E. 1887. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Säugethiere von Maragha in Persien. *Annalen des Kaiserlich Königlich-naturhistorischen Hofmuseums, Wien*, **1**, 317-338.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Stockholm, 823 pp.
- Leidy, J. 1868. Notice of some vertebrate remains from Harden Co., Texas. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, **1868**, 174-176.
- Lund, P.W. 1842. Blik paa Brasiliens dyreverden für sidste Jordomvaeltning. *Fjerde Afhandling: Fortsaettelse af Pattedryene*, **9**, 137-208.
- Martin, L.D. 1980. Functional morphology and the evolution of cats. *Transactions of the Nebraska Academy of Science*, **8**, 141-154.
- Matthew, W.D. 1910. The phylogeny of the Felidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **28**, 289-316.
- Mein, P. 1975. Biozonation du neogène Méditerranée à partir des mammifères. *Proceedings of the VI Congress of the Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy, Bratislava*, 77-81.
- Montoya, P. 1994. *Los Macromamíferos del Mioceno superior del área de Crevillente (Alicante)*. Tesis Doctoral, Universitat de València, Facultat de Ciències Biològiques, Departament de Geologia, 421 pp. (inérita).
- Morales, J. & Soria, D. 1977. Presencia de la asociación *Machairodus-Paramachairodus* en Concud (Teruel). *Teruel*, **57-58**, 1-9.
- Morales, J., Alcalá, L., Amezua, L., Antón, M., Fraile, S., Gómez, E., Montoya, P., Nieto, M., Pérez, B., Salesa, M.J. & Sánchez, I.M. 2000. El yacimiento de el Cerro de los Batallones. In: *Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid* (Eds. J. Morales, M. Nieto, L. Amezua, S. Fraile, E. Gómez, E. Herráez, P. Peláez-Campomanes, M.J. Salesa, I.M. Sánchez & D. Soria). Comunidad Autónoma de Madrid, Serie "Arqueología, Paleontología y Etnografía", volumen 6, Madrid, 179-190.
- Morales, J., Alcalá, L., Álvarez-Sierra, M.A., Antón, M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., Fraile, S., García-Paredes, I., Gómez, E., Hernández-Fernandez, M., Merino, L., van der Meulen, A., Martín Escorza, C., Montoya, P., Nieto, M., Peigné, S., Pérez, B., Peláez-Campomanes, P., Pozo, M., Quiralte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Sánchez-Marco, A., Silva, P.G., Soria, M.D. & Turner, A. 2004. Paleontología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta*, **35**, 139-142.
- Morlo, M. 1997. Die Raubtiere (Mammalia, Carnivora) aus dem Turolium von Dorn-Dürkheim 1 (Rheinhessen). Teil 1: Mustelidae, Hyaenidae, Percrocutidae, Felidae. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, **197**, 11-47.
- 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*, **51**, 219-238.
- Pilgrim, G.E. 1913. The Correlation of the Siwaliks with Mammal Horizons of Europe. *Records of the Geological Survey of India*, **43**, 264-326.
- Pilgrim, G.E. 1931. *Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe*. London: British Museum of Natural History, 174 pp.
- Pozo, M., Calvo, J. P., Morales, J., Silva, P., Peláez-Campomanes, P. & Nieto, M. 2003. The Cerro de Batallones site: A case study for mammal trap lakes. *Abstract Volume, 3rd International Limnogeological Congress, Tucson, Arizona*, 220-221.
- Pozo, M., Calvo, J.P., Silva, P., Morales, J., Peláez-Campomanes, P. & Nieto, M. 2004. Geología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta*, **35**, 143-146.

- Rawns-Schatzinger, V. 1992. The scimitar Cat *Homotherium serum* Cope. *Illinois State Museum Reports of Investigation*, **47**, 1-80.
- Salesa, M.J. 2002. *Estudio Anatómico, Biomecánico, Paleoeológico y Filogenético de Paramachairodus ogygia (Kaup, 1832) Pilgrim, 1913 (Felidae, Machairodontinae) del yacimiento vallesiense (Mioceno superior) de Batallones-1 (Torrejón de Velasco, Madrid)*. Tesis Doctoral, Departamento de Biología Animal I, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, Madrid. 371 pp. (inérita).
- Salesa, M. J. & Fraile, S. 2000. Los carnívoros fósiles del Neógeno madrileño. In: *Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid* (Eds. J. Morales, M. Nieto, L. Amezua, S. Fraile, E. Gómez, E. Herráez, P. Peláez-Campomanes, M.J. Salesa, I.M. Sánchez & D. Soria). Comunidad Autónoma de Madrid, Serie "Arqueología, Paleontología y Etnografía", volumen 6, Madrid, 248-255.
- Salesa, M.J., Montoya, P., Alcalá, L. & Morales, J. 2003. El género *Paramachairodus* Pilgrim, 1913 (Felidae, Machairodontinae) en el Mioceno superior español. *Coloquios de Paleontología*, volumen extraordinario, **1**, 603-615.
- Salesa, M.J., Antón, M., Turner, A. & Morales, J. 2005. Aspects of the functional morphology in the cranial and cervical skeleton of the sabre-toothed cat *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, Machairodontinae) from the Late Miocene of Spain: implications for the origins of the machairodont killing bite. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **144**, 363-377.
- Schaub, S. 1925. Über die osteologie von *Machaerodus cultridens* Cuvier. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **19**, 255-266.
- Turner, A. & Antón, M. 1997. *The Big Cats and Their Fossil Relatives*. Columbia University Press, New York, 234 pp.
- Viret, J. 1929. *Cephalogale batalleri* carnassier du Pontien de Catalogne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **58**, 567-568.
- Zdansky, O. 1924. Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaeontologica Sinica*, **2**, 1-149.

Manuscrito recibido: 29 de Noviembre, 2004

Manuscrito aceptado: 30 de Junio, 2005