
Ponència

El Vilafranquià a Catalunya: glaciacions i grans carnívors

Joan Madurell-Malapeira

Institut Català de Paleontologia, Universitat Autònoma de Barcelona,
Cerdanyola del Vallès, 08193. Barcelona.

Resum

El Pleistocè inferior fou una època de profunds canvis en les tafocenosis europees probablement forçats pels canvis en la dinàmica orbital de la terra. Durant el vilafranquià les comunitats de grans carnívors mostren una gran diversitat i competència intraespecífica com es exemplifica als jaciments del complex Incarcal i Secció de Vallparadís Estació. Aquí es realitza un sumari posat al dia sobre l'estat de la qüestió del vilafranquià a Catalunya.

Abstract

The Early Pleistocene was an epoch of deep changes in the European taphocenosis forced by changes in the orbital dynamics of the Earth. During the Villafranchian, the carnivoran guild show a great diversity and intraspecific competition best exemplified in some Catalanian sites as Incarcal complex or Vallparadís Section. Here we make an updated summary of the present knowledge on Catalanian Villafranchian sites and its environmental parameters.

Introducció

Els animals de grans dimensions, ja siguin dinosaures o grans mamuts, sempre han sigut font d'inspiració de l'imaginari col·lectiu de la nostra societat. Per la seva recent, en termes geològics, història les restes de mamuts i altres grans animals de les males anomenades 'edats de gel' com ara tigres dents de sabre, hienes gegants, cérvols gegants o jaguars són prou abundants a l'Europa mediterrània i Catalunya no n'és una excepció.

Dins d'aquests últims tres milions d'anys d'etapes glacials i interglacials a Europa, potser les inicials fins fa un milió d'anys per l'abundància d'espècies i sobretot de grans carnívors són les que han atret més l'atenció d'alguns investigadors que com jo hem fet de la nostra passió la nostra professió i la nostra vida.

Així he intentat en aquest escrit relatar com crec que era Catalunya a l'inici de la dinàmica glacial a partir dels testimonis d'alguns dels jaciments més coneguts de les nostres contrades com el Complex Incarcàl (Crespià), Bòvila Ordis (Porqueres), La Secció de Vallparadís (Terrassa) o el Barranc de la Boella (La Canonja).



Figura 1. Localització dels jaciments vilafraquians catalans. 1, Secció de Vallparadís; 2, Complex Incarcàl; 3, Barranc de la Boella; 4, Calcàries d'Incarcàl; 5, Begur; 6, Cova de l'embarcador del francès; 7, Cornellà de Terri; 8, Bòvila Ordis.

Aquest període inicial s'anomena en termes biocronològics el Vilafranchià, un terme de comú ús per tots els geòlegs i paleontòlegs europeus.

Que és el Vilafranchià?

El Vilafranchià és una unitat biocronològica continental, o sigui una unitat basada en cronologia i presència/absència d'espècies de grans mamífers, que comprèn un període de temps que s'inicia al Pliocè superior (ca. 3.6 Ma) i acaba a finals del Pleistocè inferior (ca. 0.78Ma).

El terme Vilafranchià va ser proposat per primera vegada per Pareto (1865), com a un estatge continental referit als sediments fluvio-lacustres amb restes de grans mamífers de les rodalies de Villafranca d'Asti al Piemont italià (Rook i Martínez-Navarro, 2010).

Tradicionalment es va considerar que el Vilafranchià corresponia a la primera part del Pliocè continental. Ara bé, a principis del segle XX, Gignoux (1916) va proposar la correlació d'aquest estatge continental amb l'estatge marí del Calabrià, que llavors es considerava que corresponia amb el Pliocè superior. Finalment, el 1948 durant el transcurs del 18th International Geological Congress celebrat a Londres, es va acordar situar el Calabrià a la base del Pleistocè. En conseqüència, el Vilafranchià passà a ser considerat el primer estatge del Pleistocè continental (Rook i Martínez-Navarro, 2010).

A inicis de la segona meitat del segle XX, autors com Azzaroli (1962, 1970) són els primers a considerar que les anomenades faunes Vilafranchianes no són homogènies i per tant, pot ser que no siguin estrictament contemporànies. Així, ja als anys 60 del segle XX comencen a realitzar-se els primers intents de subdivisió del Vilafranchià (Howell, 1950; Azzaroli, 1962, 1977; Heintz *et al.*, 1974; Alberdi i Aguirre, 1977). Finalment, avui en dia es divideix el Vilafranchià en tres o quatre intervals.

El Vilafranquià inicial—El començament del Vilafranquià està associat al inici del cron magnètic Gauss fa aproximadament 3.6 Ma. La transició entre les faunes del Ruscinià (Pliocè inicial) i les del Vilafranquià, està marcada a Europa pel desenvolupament del primer procés glacial a l’Hemisferi Nord fa aproximadament 3.2 Ma, aquest esdeveniment és considerat un ‘assaig’ de l’inici de la dinàmica glacial posterior. La regió mediterrània experimenta en aquest moment, en major o menor intensitat, les fluctuacions climàtiques producte de l’establiment de l’actual clima mediterrani amb estius secs i poc calorosos, hiverns freds i primaveres i tardors humides (Agustí i Antón, 2002; Lisiecki i Raymo, 2005).

Durant aquest període els jaciments amb grans vertebrats no són molt abundants a Europa. Les faunes més representatives d’aquest moment s’han recuperat a les localitats de Triversa (Itàlia), Húscar-3 (Espanya), Les Etouaires (França),

Kvabebi (Geòrgia), Shamar (Mongòlia) i les restes provinents de la conca de Dacic a Romania (Gliozzi *et al.*, 1997; Palombo i Valli, 2004; Palombo *et al.*, 2008; Rook i Martínez-Navarro, 2010). A Catalunya per ara els jaciments d’aquesta època són pràcticament desconeguts sinó fos pel meravellós i excepcional registre del Camp dels Ninots a Caldes de Malavella on diversos esquelets complets de tapirs, rinoceronts i bòvids esvelts s’han conservat en perfectes condicions (Figura 2). Addicionalment tenim informació fragmentària d’alguns petits jaciments com Cova Bonica i el Canal Negre (Garraf) i la Cova de l’Embarcador del Francès a les Illes Medes (Madurell-Malapeira *et al.*, 2014).

Les associacions de grans mamífers del Vilafranquià inicial són caracteritzades per la persistència d’alguns elements ruscinians amb afinitats subtropicals com: *Tapirus arvernensis*, *Mammot borsoni*, *Anancus arvernensis* o *Sus minor*. Així aquest moment és conegut per ser l’últim moment ‘tropical’



Figura 2. Excavació d’un esquelet de tapir al jaciment de Camp dels Ninots. Foto: Gerard Campeny/IPHES.

d'Europa on espècies com els tapirs són indicadors d'unes condicions ambientals molt favorables. Ara bé, tota una sèrie de noves espècies es registren per primera vegada a Europa, moltes d'elles indicatives de la progressiva extensió de les praderies i de certes zones boscoses i la desaparició de zones humides. Entre aquests nouvinguts hi ha diversos herbívors de morfologia esvelta com: *Lepotobos*, *Stephanorhinus elatus*, *Pseudodama lyra*, *Pliotragus* o *Arvernoceros*. Associats a les espècies anteriors, hi ha tota una sèrie de carnívors, molts d'ells, característics d'espais oberts també es dispersen per primera vegada a Europa: *Pliocrocota perrieri*, *Ursus etruscus*, *Homotherium latidens*, *Megantereon cultridens*, *Acinonyx pardinensis*, *Puma pardoides* i *Meles thoralis* (Palombo et al., 2008; Madurell-Malapeira et al., 2009a,b, 2010a, 2014, 2017). Aquest període és igualment important per l'aparició a l'Europa de l'Est per primera vegada d'una forma primitiva de l'espècie *Mammuthus rumanus*,

l'ancestre de *M. meridionalis* (Lister i van Essen, 2003; Markov i Spassov, 2003). Aquestes recents troballes es localitzen a la conca de Dacic a Romania i a Bulgària.

Finalment, dos gèneres que tradicionalment s'havien considerat com a registrats per primera vegada a Europa a partir del Vilafranià mitjà, *Equus* i *Canis*, varen ser identificats recentment a la localitat francesa de Vialette (Lacombat et al., 2008; Rook et al., 2017).

El Vilafranià mitjà—L'inici del Vilafranià mitjà es correlaciona amb la base del cron magnetoestratigràfic Matuyama, fa aproximadament 2.6 Ma. La transició Vilafranià inicial-mitjà correspon actualment a la transició Plio-Pleistocena (Gibbard et al., 2010), per tant, l'inici del vil-lafranià mitjà és correlacionable amb l'inici del Pleistocè.

Al mateix temps, aquesta transició és sincrònica amb un esdeveniment de gran importància a nivell

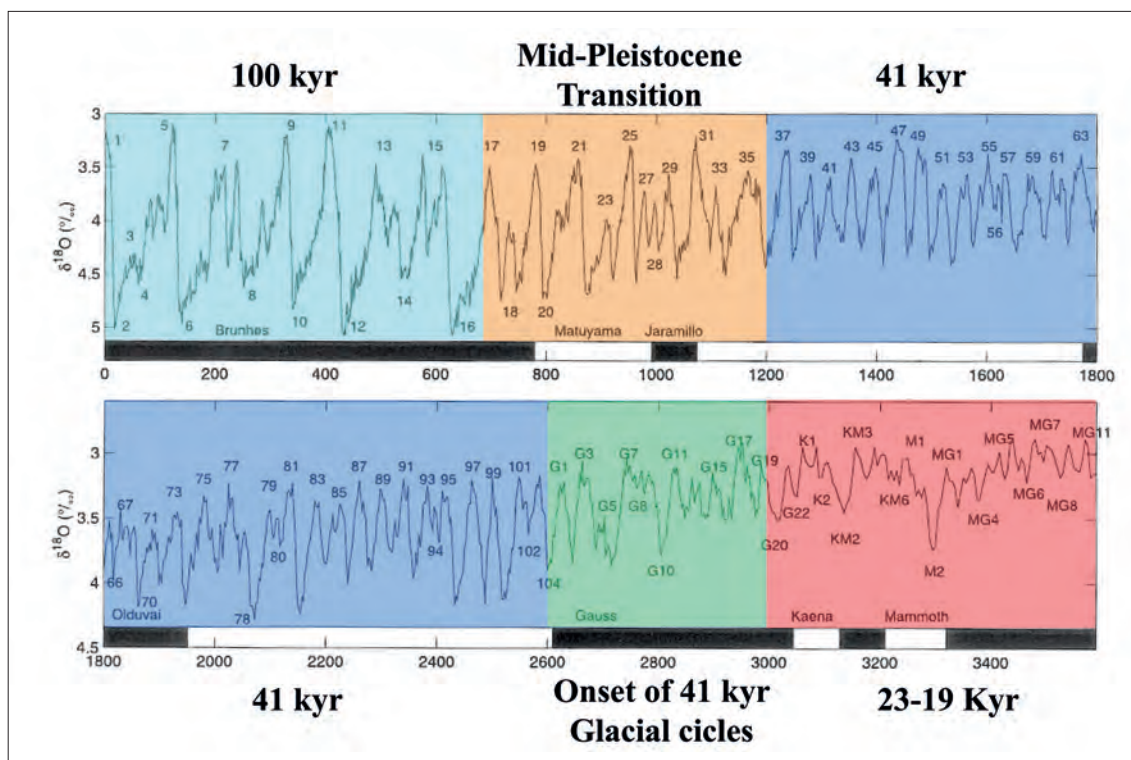


Figura 3. Escala isotòpica dels isòtops d'oxigen dels últims tres milions d'anys on s'indiquen els diferents cicles climàtics. Modificat de Lisiecki i Raymo (2005).

global: a partir d'aquest moment el planeta entra en una nova dinàmica glacial bipolar, amb intercalacions de períodes glacials i interglacials, o sigui fases fredes i temperades modulats en cicles de 41.000 anys. Tot i que aquestes primeres fases glacials no són tan intenses com les registrades posteriorment, impliquen la desaparició de part de les zones boscoses de l'Hemisferi Nord, que són substituïdes per espais oberts assimilables a la tundra en moltes zones d'Europa del Nord i Central (Lisiecki i Raymo, 2005; Bertini, 2010; Palombo, 2010; Magri i Palombo, 2013; Figura 3).

Els principals jaciments eurasiàtics del Pleistocè inferior inicial on s'han recuperat restes de grans vertebrats són: La Puebla de Valverde, Villarroya i Fuente Nueva 1 a la Península Ibèrica; Saint-Vallier a França; Montopoli i Costa S. Giacomo a Itàlia; Vatera, Dafnero i Gerakarou a Grècia; Newborn (Red Crag) a les Illes Britàniques; Varshets a Bulgària i Kuruksai a Tadjikistan (Viret, 1954; Kurtén i Crusafont-Pairó, 1977; Sotnikova, 1989; Koufos, 1992; Rook i Martínez-Navarro, 2010; Madurell-Malapeira *et al.*, 2014).

Tradicionalment s'ha relacionat l'inici d'aquest període amb la primera dispersió a Europa dels gèneres *Equus* i *Mammuthus*, el conegut com a '*Equus-Mammuthus Event*' relacionat normalment amb la proliferació d'espais oberts estil estepa (Azzaroli, 1977). Aquest terme ha caigut recentment en desús degut a la descoberta d'aquests dos gèneres en dos jaciments del Vilafranquià inicial, a la Conca de Dacic (Radulescu i Samson, 2001; Lister *et al.*, 2005) i a Vialette (Lacombat *et al.*, 2008).

La transició Vilafranquià inicial-mitjà es caracteritza per la desaparició a l'Europa occidental de les últimes espècies amb afinitats subtropicals característiques de l'inici del Vilafranquià (*Anancus*, *Hipparion*, *Sus arvernensis* o *Tapirus arvernensis*) i per la dispersió de nous elements, com ara: *Stephanorhinus etruscus*, *Equus stenonis*, *Eucladoceros*, *Gazella borbonica*, *Gazellospira torticonis*, *Gallgoral menehinii* i *Sus strozzi*. En canvi, altres elements

sobreviuen a aquesta transició com ara: *Leptobos*, *Arvernoceros ardei*, *Pliocrocota perrieri*, *Ursus etruscus*, *Homotherium latidens*, *Megantereon cultridens*, *Acinonyx pardinensis* o *Puma pardoides*.

Té especial rellevància en aquest punt la localització de restes de *Canis cf. etruscus* a la localitat de Costa San Giacomo (Itàlia). Aquestes troballes juntament amb la recent cita de *Canis sp.* a Vialette, són la demostració que la dispersió dels cànids a Europa no és sincrònica com anteriorment s'havia suposat. Així l'anomenat '*Wolf Event*' per Azzaroli (1983) segurament s'inicià molt abans del límit Vilafranquià mitjà-final, tal i com es desprèn de la bibliografia paleontològica (Sotnikova i Rook, 2010). A Catalunya tenim molt poc registre d'aquest període encara que disposem de col·leccions dels jaciments de La Puebla de Valverde i Villarroya excavats per Miquel Crusafont i dipositats al museu que porta el seu nom a Sabadell. Les úniques evidències vénen de les explotacions o pedreres de Cornellà del Terri i les calcàries de la formació Incarcàl a Crespià que han proporcionat restes de mastodonts i rinoceronts depositats i exhibits al Museu d'Arqueologia Comarcal de Banyoles.

El Vilafranquià final—L'inici del Vilafranquià final es correlaciona amb el subcron magnetoestratigràfic Olduvai i l'antiga transició Plio-Pleistocè, en l'actualitat el límit Gelasia-Calabrià (Gibbard *et al.*, 2010), amb una datació aproximada d'1.8 Ma.

Aquesta segona part del Pleistocè inferior està marcada, sense cap mena de dubte, per la primera dispersió del gènere *Homo* fora de l'Àfrica. Les primeres restes Europees d'aquests homínids es registren al caucàsic jaciment de Dmanisi (Geòrgia) (Gabunia *et al.*, 2000; Lordkipanidze *et al.*, 2007), amb una edat aproximada d'1.8 Ma i associades a arcaïques indústries lítiques del mode I. A partir d'aquest moment es comença a registrar la presència humana a la resta del continent, així, a l'oest d'Europa les primeres evidències de presència humana es troben a la localitat italiana de Pirro Nord

(Arzarello *et al.*, 2007; ca. 1.5 Ma). Eines lítiques del Mode I també han estat localitzades associades a restes de vertebrats al sud de la Península Ibèrica a les localitats de Barranco León 5 i Fuente Nueva 3 (Oms *et al.*, 2000; Agustí i Madurell, 2003; ca. 1.3-1.2 Ma) i a Lézignan-le-Cèbe al sud de França (Crochet *et al.*, 2009). En canvi, les primeres restes humanes de l'Europa occidental han estat localitzades recentment associades a indústria lítica a la Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos, Península Ibèrica) (Carbonell *et al.*, 2008) amb una edat aproximada d'1.1-1.2 Ma.

Els jaciments amb faunes del Vilafranquià final són relativament abundants a Europa. A la península ibèrica: Venta Micena, Barranco León, Fuente Nueva 3 i Sima del Elefante. A França: Senèze; a Itàlia: Olivola, Pirro Nord, i els jaciments d'Upper Valdarno; a Grècia a Apollonia-1 i a Geòrgia a Dmanisi (Koufos, 1992; Gabunia *et al.*, 2000; Galobart i Maroto, 2003; Martínez-Navarro *et al.*, 2003a; Palombo i Valli, 2004; Carbonell *et al.*, 2008; Rook i Mar-

tínez-Navarro, 2010). A Catalunya l'únic jaciment probablement relacionat amb aquesta època es troba a unes pedreres encara actives entre Begur i Regencós (Figura 4).

El Vilafranquià final està caracteritzat per la desaparició progressiva de faunes que havien estat comunes al Vilafranquià inicial i mitjà (*Chasmaportetes lunensis*, *Nyctereutes megamastoides*, *Megantereon cultridens*, *Gazellospira torticornis*, *Procamtoceras brivatense*) i per tota una sèrie de dispersions de gran mamífers preferencialment d'origen asiàtic al llarg d'aquesta segona part del Pleistocè inferior.

Poc després de la transició Olduvai-Matuyama arriben a Europa dues formes derivades de cèrvols; *Eucladoceros dicranios* i *Pseudodama nestii* (Rook i Martínez-Navarro, 2010), i bòvids com *Praeovibos* o *Leptobos*, però l'impacte més important en les comunitats de mamífers la provoca la dispersió, per primera vegada a Europa, de la hiena gegant de morro curt, *Pachycrocuta brevirostris*. Aquesta es-



Figura 4. La pedrera de Begur-Regencós el juliol de 2020 on es poden apreciar els reompliments càrstics.
Foto: Joan Madurell-Malapeira.

pècie de carronyaire gegant que és registrada des de la Península Ibèrica fins a la Xina, és el principal agent acumulador de restes de grans vertebrats del Vilafranquià final. El gran impacte causat per la seva arribada ha motivat que aquesta hagi estat batejada com a '*Pachycrocuta brevirostris event*' (Martínez-Navarro, 2010).

Juntament amb *Pachycrocuta* es localitzen a les localitats europees de l'inici del Calabrià, el jaguar europeu, *Panthera gombaszoegensis*, i una forma primitiva de licaó, *Canis (Xenocyon) falconeri* (Martínez-Navarro i Rook, 2003b; O'Regan i Turner, 2004).

Ja a la biozona d'*A. ruffoi*, fa aproximadament 1.5 Ma, i després que un bon nombre d'elements vilafanquiàns desapareguin d'Europa com: *Sus strozzii*, *Leptobos etruscus*, *Stephanorhinus etruscus*, *Canis (Xenocyon) falconeri* i *Pseudodama nestii*, es produeix l'arribada d'una espècie d'origen africà: *Hippopotamus antiquus*, així com d'altres elements com: *Praemegaceros verticornis*, *Equus altidens* i *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, registrats àmpliament a les localitats de Pirro Nord i Venta Micena (Martínez-Navarro i Rook, 2003b; Martínez-Navarro et al., 2004b; Rook et al., 2004; Rook i Martínez-Navarro, 2010).

L'Epivilafranquià—La transició entre el Vilafranquià i el Galerianès es situaria aproximadament entre els subcrons magnetoestratigràfics K i Jaramillo (ca. 1.1Ma), segons les últimes investigacions realitzades als Apenins (Napoleone et al., 2003).

El final del Vilafranquià i l'inici del Galerianès marquen un gran canvi en les associacions de grans mamífers, amb la desaparició de moltes de les espècies que havien dominat els ecosistemes durant el Vilafranquià, i l'arribada de tota una sèrie d'elements, que en molts casos, seran els ancestres directes de les espècies actuals. Ara bé, aquesta transició no és un canvi abrupte com es pensava en el passat, no existeix el '*end-Villafranchian event*' (Azzaroli et al., 1988), sinó que moltes de les espècies

vilafranquiàns persisteixen durant i un cert temps convivint amb els elements nouvinguts de caràcter Galerianès. Aquest període de transició entre la desaparició dels antics elements i l'arribada de les espècies galerianèses, transcorre des de finals del Vilafranquià (1.1 Ma) fins a mitjans Pleistocè mitjà (0.6 Ma). Aquestes associacions de mamífers amb la mescla d'elements vilafanquiàns i galerianèsos no té cap terme formalitzat per ser anomenat, tot i que, dos noms diferents han estat proposats: Protogalerianès (Caloi i Palombo, 1996; Palombo, 2004) i Epivilafranquià (Kahlke, 2000, 2007).

Potser el canvi més important d'aquest moment cronològic és el canvi en l'estructura de les comunitats de carnívors que durant tot el Vilafranquià havien estat compostes per una gran varietat d'espècies que mostraven una gran competència interespecífica. Amb l'arribada del Galerianès aquest nivell de competència i el nombre d'espècies de carnívors registrades disminueix considerablement amb acordança amb la disminució de la diversitat i abundància de les seves preses.

Com anteriorment, tots aquests canvis en els ecosistemes europeus estan lligats a fenòmens a nivell global. Durant aquesta transició de prop de 700.000 anys (1.2-0.6 Ma), es produeix un canvi en la dinàmica glacial des de cicles de baixa amplitud de 41.000 anys, cap a una nova dinàmica forçada pels cicles d'obliquïtat amb cicles glacials i interglacials alternats en períodes de 100.000 anys, coneguda com a *Early-Middle Pleistocene Transition* (Lisiecki i Raymo, 2005; Clarck et al., 2006). Aquests últims cicles impliquen la transició cap un sistema climàtic fortament asimètric o no lineal i són acompanyats per un increment substancial del gel a nivell global a 0.94 Ma (Maslin i Ridgwell, 2005). Aquests canvis climàtics i en particular l'increment de la severitat i duració dels estatges glacials tenen un profund impacte a les tafocenosis de l'Hemisferri Nord.

Les localitats amb faunes de mamífers del Pleistocè inferior terminal i inicis del Pleistocè mitjà no

són molt comunes a Europa, entre elles destaquen els jaciments de Gran Dolina a la Península Ibèrica; Vallonnet a França; Colle Curti, Slivia, Ponte Galeria i Isernia a Itàlia; Untermassfeld a Alemanya i Stránská Skála a la República Txeca (Moullé, 1992; Musil, 1995; García, 2003; Kahlke, 2007; Madurell-Malapeira et al., 2014). A Catalunya els jaciments d'aquesta época són excepcionalment rics i abundats destacant per la seva riquesa la Secció de Vallparadís a Terrassa, el Complex d'Incarcal a Crespià o el Barranc de la Boella a la Canonja (Figura 5).

Les localitats Epivilafranchianes de finals del Pleistocè inferior estan dominades per la presència de les espècies *Hippopotamus antiquus*, *Megaloceros savini* i *Bison shoetensacki* i en menor grau per cèrvids del gènere *Dama* (Madurell-Malapeira et al.,

2014; Sorbelli et al., 2021). Aquestes localitats registren les últimes cites a Europa de *Pachycrocuta brevirostris*, *Megantereon*, *Puma pardoides* i *Canis (Xenocyon) lycaonoides* (Torre et al., 1996; Coltorti et al., 1998; Martínez-Navarro i Rook, 2003b; Hemmer et al., 2004; Madurell-Malapeira et al., 2009 b,c, 2010a, 2013).

És d'especial rellevància el registre en moltes localitats Epivilafranchianes d'una espècie de suïd *Sus strozzi* que s'havia associat tradicionalment a ambients boscosos. En aquest cas aquest parent dels porcs berrugosos és localitzat en els jaciments catalans de la Secció de Vallparadís, Bòvila Ordís i la Boella (Cherin et al., 2020).

Finalment i probablement a l'arribada dels primers estadis glacials intensos els primers ossos de les cavernes són ben registrats a la Secció de Vallpara-



Figura 5. Excavació del nivell EVT12 del jaciment de Vallparadís Estació el 10 de novembre de 2007 on es poden apreciar un crani de *Megaloceros* i un altre d'*Equus*.

Foto: Joan Madurell-Malapeira.

dís (Madurell-Malapeira *et al.*, 2021) com així també les primeres hienes tacades i lleopard en jaciments ibèrics i francesos (Moullé, 1992; Madurell-Malapeira *et al.*, 2014).

Clima i vegetació al Vilafranquià Europeu

El Pliocè terminal i el Pleistocè es caracteritzen per una sèrie de remarcables canvis climàtics, així com canvis en la periodicitat dels cicles orbitals que condicionen la ciclicitat o sigui la periodicitat dels màxims glacials. Els resultats obtinguts pels últims treballs que versen sobre l'efecte d'aquests canvis climàtics sobre les comunitats animals, evidencien que les comunitats de grans mamífers reaccionen a aquestes variacions ambientals, no sols evolucionant i produint noves espècies o que provoquen extincions, sinó que també canviant les seves àrees de distribució en consonància amb els canvis latitudinals que mostren les cobertores vegetals i els biomes en general (Palombo, 2007, 2010; Faith *et al.*, 2016).

Durant el Vilafranquià, s'han detectat dos importants canvis en l'estructura de les comunitats de mamífers, el primer, al límit Plio-Pleistocè (ca. 1.8 Ma) i el segon a la transició del Pleistocè inicial al mitjà (ca. 1.0-0.8 Ma). Aquests dos importants canvis són seguits per una curta època de reestructuració de les comunitats de mamífers on es produeixen recanvis faunístics (Agustí i Antón, 2002; Palombo, 2010; Rook i Martínez-Navarro, 2010; Madurell-Malapeira *et al.*, 2014).

A l'inici del Vilafranquià, fa aproximadament 3.6 Ma, les condicions climàtiques romanen constants, o sigui humides i temperades igual que al Ruscinià. Fa 3.2 Ma però, el primer procés glacial es desenvolupa a l'Hemisferi Nord. Aquest pic glacial provoca la formació de la primera capa de gel sobre Groenlàndia i el primer pic d'aridificació al Sàhara (Crocker *et al.*, 2019; Grant *et al.*, 2021). En aquest

moment l'àrea Mediterrània experimenta tota una sèrie de fluctuacions climàtiques associades a l'establiment del modern clima mediterrani, amb estius secs i temperats, hiverns freds i primaveres i tardors humides.

Aquest refredament de l'Hemisferi Nord provoca certs canvis en la cobertura vegetal amb la forta disminució de boscos d'afinitats subtropicals i un augment dels boscos típics de zones temperades i càlides. Aquestes evidències demostren un augment de l'estacionalitat climàtica (Bertini, 2010). A l'àrea Mediterrània els boscos de fulla perenne pràcticament desapareixen i deixen pas al grup dels avets (*Picea-Abies*) que incrementen la seva presència, la qual cosa indica la presència d'un clima humit i fred (Bertini, 2010).

Després del primer esdeveniment glacial fa 3.2 Ma, un important augment de temperatura s'esdevé fa entre 3.1 i 3 Ma. En aquest moment, les temperatures mitjanes probablement eren 5°C més altes que les actuals. Una vegada succeït aquest esdeveniment la terra perd finalment les condicions climàtiques estables temperades i humides que han caracteritzat l'evolució de la biosfera durant pràcticament tot el Cenozoic. Després de molts milions d'anys, la terra torna a entrar en una nova era glacial fa 2.6 Ma, la qual afecta de manera molt important als ecosistemes terrestres. En aquest moment, la capa de gel de Groenlàndia s'expandeix per primera vegada cap al sud (Head *et al.*, 2008). A partir de fa 2.6 Ma, al límit Plio-Pleistocè (Estatge isotòpic MIS104), la terra, i sobretot l'Hemisferi Nord, entra en una nova dinàmica bipolar d'extensives glaciacions. En contrast amb els anteriors pics d'òptim climàtic del Pliocè terminal, en aquest moment s'estableix la dinàmica bipolar de fases temperades i fredes, o sigui, de fases glacials i fases interglacials modelades en cicles de 41.000 anys modelats pels cicles orbitals d'obliquïtat (Clark *et al.*, 2006).

Tot i que aquestes primeres glaciacions no tenen la mateixa extensió de glaç sobre els continents

com les que vindran després, a finals del Pleistocè, influeixen de manera significativa als ecosistemes de les latituds mitjanes i altes. Així l'esdeveniment glacial de fa 2.6 Ma, provoca el primer reemplaçament de les masses forestals per paisatges oberts d'estil tundra a molts llocs del Nord i Centre Europa. A l'Àfrica aquest esdeveniment també és reconegut amb un augment de la variabilitat climàtica i l'aridesa que comença al voltant de fa 2.8 Ma (deMenocal, 2004), i que es correlaciona amb un moment clau de l'evolució humana amb l'aparició del gènere *Homo* i de les primeres indústries lítiques (deMenocal, 2004). El desenvolupament d'importants gruixos de gel a l'hemisferi Nord fa 2.6 Ma, afecta igualment al clima i a la vegetació del Nord d'Àfrica, implicant la reducció de les extensions de sabana imperants des d'inicis del Pliocè i el desenvolupament d'un desert a l'oest del Sàhara (Grant *et al.*, 2021).

A nivell palinològic l'evidència del canvi en els ecosistemes i la progressiva dominància dels ambients esteparis la proporciona la presència de l'altimira (*Artemisia*), adaptada a climes secs i que avui en dia habita en tots els ambients esteparis de la terra des de les planures de Sibèria als deserts nord-americans. A la regió mediterrània es succeeixen alteracions de l'estepa d'altimira i boscos caducifolis tipus conífera/xiprer (*Taxodium/Glyptostrobus*), aquestes alteracions estan lligades als cicles glacials-interglacials. L'increment de l'aridesa l'estacionalitat provoca la desaparició d'alguns dels nombrosos taxons típics de boscos subtropicals (Suc *et al.*, 2005; Bertini, 2010; Figura 6).

La transició Gelasià-Calabrià, situada a finals del subcron paleomagnètic Olduvai, marca una nova fase freda fa aproximadament 1.8 Ma, en aquest moment forts pics glacials són documentats al registre oceànic d'isòtops d'oxigen (OIS 70; Lisiecki i Raymo, 2005). Aquestes fluctuacions climàtiques amb estadis glacials i interglacials s'evidencien en aquest moment a la Mediterrània per alternances de vegetació d'espais oberts i formacions bosco-

ses. La vegetació estepària inclou entre d'altres a *Artemisa* i arbusts del gènere *Ephedra* i en certs moments per taxons com *Cistus* i *Phlomis fruticosa* (Figura 7). Els boscos temperats inclouen taxons de fulla caduca com *Quercus*, *Carya*, *Carpinus*, *Pterocarya*, *Ulmus* i *Zelkova* (Bertini, 2010). A l'Àfrica al voltant d'1.8-1.6 Ma, s'ha registrat un altre augment de l'aridesa i de la variabilitat climàtica, evidenciat a l'Est d'Àfrica per l'extensió de la vegetació de tipus sabana. Aquest segon pic d'aridesa africà es correlaciona també, amb un moment clau en l'evolució humana amb l'extinció d'*Homo habilis*, l'aparició d'*Homo ergaster*, així com els primers registres d'indústries sofisticades del Mode II (Bifaços i destrals de mà) (deMenocal, 2004).

La desaparició definitiva dels ecosistemes tropicals i el seu reemplaçament per boscos de fulla caduca a l'entorn mediterrani ha estat datat al voltant d'1.2 Ma a finals del Vil-lafranquià final (Combourieu-Nebout i Vergnaud-Grazzini, 1991; Combourieu-Nebout, 1993, 1995).

A finals del Pleistocè inferior, fa aproximadament 1.25 Ma, comença una nova dinàmica climàtica coneguda com a *Early-Middle Pleistocene Transition* (Maslin i Ridgwell, 2005; Clarck *et al.*, 2006; Head i Gibbard, 2015), la dinàmica orbital obliqua amb cicles glacials de 41.000 anys, es substituïda progressivament per una nova dinàmica amb cicles modulats cada 100.000 anys i un increment en



Figura 6. Exemple de vegetació d'ambients oberts i freds, *Artemisia*.

l'amplitud de les oscil·lacions climàtiques. Aquest període de transició (EMPT) finalitza al voltant de fa 700ka. Durant aquest període les masses de gel s'estenen notablement. Els gels cobreixen Escandinàvia, una part del Regne Unit, Holanda, Alemanya, Polònia, els Països Bàltics i Rússia. El nivell del mar baixa prop de 150 metres en resposta a l'augment global de glaç i nous ponts de terra emergeixen sota les aigües connectant Euràsia i Nord-Amèrica a través de l'estret de Bering o Nueva Guinea i Austràlia.

A l'Atlàntic Nord la temperatura mitjana de l'aigua probablement va baixar durant la EMPT entre 2-4 °C (Ruddiman *et al.*, 1989). Mentrestant a l'Antàrtic, durant els estatges glacials 18 i 20 la temperatura era de 1 o 2°C més baixa que l'actual. En canvi durant els interglacials 17 i 19 la temperatura a l'Antàrtic era probablement de 4 a 6 °C inferior a l'actual (Almogi-Labin, 2011).

En resum, la inestabilitat climàtica durant la EMPT es caracteritza per una ciclicitat glacial/interglacial no lineal, per un augment de la severitat de les

glaciacions i per l'augment global del volum de gel i de l'espessor d'aquest a nivell global. Igualment aquest període d'inestabilitat marca un augment de la activitat dels monsons i per un gran augment de l'aridesa a Àfrica i Àsia (de Menocal, 2004; Clark *et al.*, 2006; Almogi-Labin, 2011; Head i Gibbard, 2015).

Tot i que la EMPT s'inicia al voltant de fa 1.2 Ma, la primera gran glaciació amb un augment important en la cobertura de glaç succeeix abans del final de la EMPT, fa aproximadament 880ka durant l'estatge glacial 22, caracteritzat per una gran severitat i llarga duració. En canvi l'interglacial 21 és el que registra els valors de ¹⁸O més baixos comparat amb els altres interglacials des de l'inici de la EMPT. Així la diferència entre els estatges 22 i 21 és el més gran de tota la EMPT (Almogi-Labin, 2011).

A la regió mediterrània, la temperatura i la humitat decreixen notablement, i les curtes alternances entre boscos caducifolis i ambients oberts són substituïdes per llargues alternances entre l'estepa (*Artemisia* i *Ephedra*) i els boscos caducifolis (Suc *et al.*, 1995; Bertini, 2010). El descens general de les temperatures tant en les fases estepàries com boscoses implica canvis en les associacions florístiques. Per exemple, *Hippophaë rhamnoides* augmenta la seva presència durant les fases estepàries, mentre que taxons com *Cistus* i *Phlomis fruticosa* desapareixen progressivament (Bertini, 2010).

Al seu torn, a l'Àfrica la EMPT marca un tercer estadi d'increment de l'aridesa ocorregut entre 1.2 i 0.6 Ma. Igualment aquest enduriment de les condicions climàtiques coincideix amb l'extinció del gènere *Paranthropus* fa al voltant de 1Ma (deMenocal, 2004).



Figura 7. Exemple de vegetació estepària, *Ephedra*.

Els carnívors vilafranquians de Catalunya

Tot i que no molt nombrosos, els jaciments vilafranquians a Catalunya han proporcionat nombroses i molt ben preservades restes d'una gran varietat de carnívors que intentarem descriure sintèticament en aquest apartat, tot parlant de la seva anatomia, distribució cronològica i paleobiologia

Família Felidae

Homotherium—El gènere *Homotherium* és enregistrat per primera vegada a Europa a inicis del Vilafranquià a l'MN16 fa aproximadament 3.0 Ma, tot i que el seu rang de distribució geogràfica inclou també Amèrica del Nord, Àfrica i Àsia. Fins a la transició Vilafranquià-Galerià, és un gènere molt comú en la majoria de jaciments Vilafranquians d'Europa, com ara Venta Micena, El Complex Incarcal, Senèze, Sainzelles, Upper Valdarno, Stránská skála, Bectia 5, Petralona, Untermassfeld i Vallonet (Ballesio, 1963; Martínez-Navarro, 1991; Moullé, 1992; Wolsan, 1993; Gliozzi *et al.*, 1997; Hemmer, 2001; Galobart i Maroto, 2003; Palombo i Valli, 2004; Baryshnikov i Tsoukala, 2010), encara que sens dubte el més ben preservat i abundant registre d'aquest grup el trobem als jaciments del complex Incarcal a Crespià (Figura 8). El moment de la desaparició d'aquest gran fèlid de les faunes de grans mamífers europees és controvertit. Fins fa poc la cita més recent d'aquest gènere estava localitzada al jaciment italià de Fontana Ranuccio amb una edat estimada de 450ka (Gliozzi *et al.*, 1997). Recentment però, una canina superior en molt bon estat de conservació ha estat localitzada al nivell TD10 de Gran Dolina a Atapuerca (García, 2003) amb una edat aproximada de 380-400ka (Falguères *et al.*, 1999). Altres autors en canvi, mantenen la idea que la cita més recent d'aquesta espècie correspon a la localitat alemanya d'Steinheim, on una canina superior fou localitzada en nivells datats al voltant dels 0.3 Ma (Adam, 1961; Reumer *et al.*, 2003). Ara

bé, l'any 2000 una embarcació de pesca trobà un fragment de mandíbula d'aquest gènere al Mar del Nord (Reumer *et al.*, 2003). Les datacions radiomètriques d'aquesta mandíbula varen resultar sorprenents, evidenciant que la peça tenia uns 28.000 anys (Reumer *et al.*, 2003). Per ara, hi ha opinions diverses sobre si realment el gènere *Homotherium* va sobreviure a Europa del Nord o Central fins fa realment tan poc temps convivint amb competència amb *Panthera leo* o bé la mandíbula trobada al mar del Nord correspon a una recent entrada d'aquest gènere a Europa procedent de Nord Amèrica a través de l'estret de Bering.

Homotherium era un caçador en espais oberts i a la carrera ocupant un nínxol ecològic molt semblant als actuals lleons amb una massa estimada de prop de 150-250kg (Bartolini-Lucenti *et al.*, 2021). Degut a les similituds ecològiques amb els lleons hi ha hagut força polèmica en la possible sociabilitat d'aquesta espècie, recentment estudis genètics han demostrat que segurament tenien certa sociabilitat de manera semblant a altres grups de tigres dents de sabre (Barnett *et al.*, 2020).

Com acostuma a passar en els grups de carnívors, l'assignació específica de les restes d'*Homotherium* europees és també polèmica. Diverses espècies han estat definides: *H. latidens* Owen, 1846; *H. crenatidens* Fabrini, 1890; *H. sainzelli* Aymard, 1853; *H. nestianus* Fabrini, 1890 o *H. moravicum* Woldrich, 1917. Segons Kurtén (1968) certes diferències morfològiques presents a la canina superior permetrien



Figura 8. Mandíbula esquerra d'*Homotherium latidens* del jaciment d'Incarcal-I.

diferenciar clarament dues espècies dins d'aquest gènere amb rangs cronològics diferents. Així les restes del Pleistocè inferior serien assignades a *H. crenatidens* i les del Pleistocè mitjà a *H. latidens*. Ara bé, Turner (1999) basant-se en el gran dimorfisme sexual que presenta aquest gènere i l'escàs registre a les localitats europees, argumenta que les diferències esmentades per Kurtén poden no ser vàlides i ser degudes a la variabilitat interespecífica d'una espècie, proposant agrupar totes les formes descrites dins d'*H. latidens* que té prioritat sobre *H. crenatidens*. Aquest argument ha guanyat molt de pes en els últims anys i més després de la descripció de les abundants restes d'aquest gènere als jaciments del complex Incarcal (Galobart i Maroto, 2003). El gran nombre de restes d'*Homotherium* localitzades a Incarcal, corresponents a diversos individus, ha demostrat que la variabilitat interespecífica de la població d'Incarcal engloba la de totes les espècies descrites fins ara a Europa (Galobart i Maroto, 2003).

Com ja s'ha dit anteriorment, tot i que *Homotherium* és un gènere corrent a les localitats europees del Vilafranquià, en la majoria d'elles sols s'han recuperat restes aïllades i disperses. Malgrat això, existeixen dos jaciments on aquesta espècie és molt abundant, es tracta del jaciment francès de Senèze, en què un esquelet pràcticament complet va ser descrit per Balleisio (1963).

En general, l'anatomia d'*Homotherium* s'acostaria molt a la dels altres fèlids Machairodontins, amb unes dimensions properes als lleons, unes extremitats anteriors molt desenvolupades i unes canines superiors en forma de daga no tan desenvolupades però com les dels gèneres *Smilodon* o *Megantereon*. Els estudis realitzats amb els cranis, mandíbules i vèrtebres cervicals d'*Homotherium* procedents dels jaciments d'Incarcal, semblen indicar que aquest posseïa un coll llarg i flexible que possibilitava que el cap s'orientés adequadament per mossegar amb precisió una àrea concreta del coll de les seves preses i així evitar la ruptura de les

canines superiors (Antón i Galobart, 1999). Igualment la seva morfologia esvelta ha fet suposar que *Homotherium* tindria adaptacions per córrer a velocitats moderades (Antón *et al.*, 2005).

Megantereon—L'origen i la taxonomia del gènere de tigres dents de sabre *Megantereon* ha estat focus de polèmica al món paleontològic durant molt de temps. Això segurament és degut al seu escàs registre fòssil i la seva localització en un àrea geogràfica molt àmplia que inclou Amèrica del Nord, Europa, Àsia i Àfrica durant el Plio-Pleistocè. De fet, les úniques localitats on aquest gènere és present amb un nombre de restes important són Senèze (França), on un esquelet pràcticament complet va ser recentment descrit per Christiansen i Adolfsen (2007) i a Longdan (China), on diversos cranis i mandíbules també han estat descrits recentment (Qui *et al.*, 2004). A Europa *Megantereon* s'ha descrit a Villarroja (Figura 9), La Puebla de Valverde, Fonelas P-1, Venta Micena, Vallparadís Estació, St. Vallier, Senèze, Perrier, Untermassfeld, Val d'Arno, Pirro Nord, Olivola, Apollonia-1 i Dmanisi entre d'altres (Viret, 1954; Kurtén i Crusafont-Pairó, 1977; Martínez-Navarro i Palmqvist 1995, 1996; Gliozzi *et al.*, 1997; Sardella, 1999; Arribas *et al.*, 2001; Hemmer, 2001; Christiansen i Adolfsen, 2007; Palmqvist *et al.*, 2007; Petrucci, 2008; Madurell-Malapeira *et al.*, 2010, 2014); a l'Àsia s'ha localitzat en localitats com ara Ubeidiya, Kuruksai, Nihowan, Choukoutien, Renzidong, Longdan i Lantian (Pei, 1934; Balleisio 1986; Sotnikova, 1989; Qui *et al.*, 2004; Palmqvist *et al.*, 2007); a l'Àfrica en diversos jaciments com Kromdraai A, Elandsfontein, Swartkrans, East Lake Turkana o South Turkwel (Broom, 1937; Ewer, 1955; Turner, 1987a; Werdelin i Lewis, 2000; Palmqvist *et al.*, 2007). Finalment a Amèrica del Nord aquesta espècie s'ha localitzat a Broadwater a Nebraska, Rexroad a Kansas i Upper Bone Valley a Florida entre d'altres (Hibbard, 1937; Schultz i Martin, 1970; Berta i Galiano, 1983).

Les cites més antigues del gènere *Megantereon*

corresponen a Euràsia al jaciment Francès de Les Etouaires a l'inici del Vil·lafrancià (ca. 3.5 Ma; Sardella, 1998), a l'Àfrica al jaciment de South Turkwel (ca. 3.5Ma; Werdelin i Lewis, 2000) i a Amèrica del Nord a la Bone Valley Formation a Florida (ca. 4.5 Ma; Schultz i Martin, 1990). Al continent asiàtic probablement la cita més moderna correspon a unes restes procedents del jaciment xinès de Choukoutien 1 (Pei, 1934), amb una edat estimada de 0.6-0.8 Ma (Shen *et al.*, 2001).

Megantereon a diferència del seu parent anterior era un caçador per emboscada amb preferència pels espais tancats i boscosos amb unes extremitats anteriors realment molt potents i una massa corporal estimada de voltant de 80-200kg (Bartolini-Lucenti *et al.*, 2021).

De manera similar al gènere *Homotherium*, l'origen i la taxonomia del gènere *Megantereon* ha estat

focus de discussió entre els paleontòlegs de vertebrats durant els últims anys (Martínez-Navarro i Palmqvist, 1995; Turner i Antón, 1997; Werdelin i Lewis, 2000; Palmqvist *et al.*, 2007). De fet, l'espècimen tipus del gènere *Megantereon* va ser anomenat *Ursus cultridens* per Cuvier (1824), ja que en aquell moment les restes de canines i la informació disponible el varen fer pensar que estudiava restes d'òssos. Poc després, durant l'estudi de la fauna de Perrier, Croizet i Jobert (1828) descriuen dues varietats d'aquesta espècie degut a la morfologia diferencial de les canines, a més a més a partir d'un fragment de mandíbula descriuen una nova espècie: *Felis megantereon*. Al mateix temps, Bravard (1828) conclou que les canines que havien estudiat els anteriors autors i el fragment de mandíbula, tenen fortes afinitats amb un crani de fèlid que estava estudiant en aquells moments. Bravard proposa els noms genèrics de *Felis cultridens* per als espècimens amb les canines superiors asserrades i *Megantereon megantereon* per als espècimens amb canines no asserrades. Com que els fòssils descrits no són d'úrsid el gènere *Megantereon* té prioritat així com l'espècie *M. cultridens*, davant de *M. megantereon* (Christiansen i Adolfssen, 2007).

Ara bé, moltes altres espècies del gènere *Megantereon* s'han descrit, entre elles: *M. whitei* Broom, 1937; *M. nihowanensis* Teilhard de Chardin i Piveteau, 1930; *M. falconeri* Pomel, 1853; *M. sivalensis* Falconer i Cautley, 1868 i *M. ekidoit* Werdelin i Lewis, 2000. Recentment s'han realitzat diversos estudis sobre la taxonomia del gènere *Megantereon* amb resultats bastant diferents. Així, els estudis de Martínez-Navarro i Palmqvist (1995, 1996) i Palmqvist *et al.* (2007), a partir d'anàlisis amb mètodes multivariants, conclouen que *M. cultridens* i *M. whitei* són les úniques espècies vàlides del gènere. Segons aquesta interpretació *M. cultridens* representa la forma primitiva d'Amèrica i Euràsia fins al límit Vilafrancià mitjà-final i *M. whitei* seria doncs una espècie africana més derivada que agruparia totes les formes africanes i europees del Vilafrancià



Figura 9. Dues canines superiors de *Megantereon cultridens* del jaciment de Villarroya a la Rioja.

quià final. En canvi, l'estudi de Turner (1987b) i Turner i Antón (1997), defensa que tots els espècimens registrats fins a l'actualitat corresponen a una sola espècie *M. cultridens*, i que la varietat que s'observa és deguda a l'escàs registre fòssil d'aquesta espècie, al gran dimorfisme sexual dels fèlids i a les petites variants geogràfiques. Els treballs de Pons-Moyà (1987) i Sardella (1998) proposen un escenari totalment diferent. Argumenten que el cas del gènere *Megantereon* és un cas clar d'anagènsi i que els espècimens europeus de finals del Pleistocè inferior són els últims representants de l'espècie europea *M. cultridens* que ha evolucionat convergentment amb l'espècie africana *M. whitei*.

Recentment, Werdelin i Lewis (2000) a l'estudi de la fauna de carnívors del kenjà jaciment de South Turkwel, descriuen una nova espècie del gènere *Megantereon*, *M. ekidoit*. Segons la interpretació d'aquests autors, aquest espècimen és el representant més antic de la línia de *Megantereon* a l'Àfrica amb prop de 3.5 Ma, datant així la dispersió d'aquestes formes al continent i la posterior especiació cap a *M. whitei*. Segons aquests autors aquesta forma és més antiga que les anteriorment conegudes de Laetoli (Barry, 1987), que correspondrien a *Dinofelis*. En canvi, asseguren que *M. ekidoit* és contemporània a les formes de *Megantereon* de Baode a la Xina (Sardella, 1998) i d'Odessa a Ucraïna (Sotnikova, 1989).

Per últim, en la publicació de les restes del gènere *Megantereon* recuperades del jaciment xinès de Longdang, Qiu *et al.* (2004) fan una revisió del registre del gènere a Euràsia i de la seva taxonomia. Segons els anteriors autors, existirien dues espècies a la Xina, *M. nihowanensis*, en base a les restes de Longdan i de Nihowan Loc. 18 (Teilhard de Chardin i Piveteau, 1930) i *N. lantianensis* de la localitat de Lantian (Hu i Qiu, 1978), a més de dues espècies més a Europa, *M. megantereon* que inclouria els espècimens de Pardines (Heintz *et al.*, 1974) i *M. cultridens* que estaria basada en el material cranial de St. Vallier (Viret, 1954).

L'origen del gènere *Megantereon* és igualment controvertit. La cita més antiga coneguda del mateix, prové de la Bone Valley de Florida amb una edat aproximada de 4.5 Ma (Berta i Galiano, 1983). Aquests espècimens van ser assignats per Martínez-Navarro i Palmqvist (1995) a *M. cultridens*. A Europa les restes més antigues provenen del jaciment francès de Les Etouaires amb una edat de 3.5 Ma i assignades igualment a *M. cultridens* (Palmqvist *et al.*, 2007). Aquest escenari recolza l'origen Amèrica de *Megantereon* i la posterior dispersió cap a Europa al durant el trànsit Ruscinià-Vilafranquià (Qiu, 2003). En canvi, Turner (1987b) proposa un origen africà del gènere amb una edat aproximada de 3.5 Ma, mentre que Sotnikova (1989) sugereix un origen asiàtic per *Megantereon*, basant-se en les restes localitzades al jaciment del Miocè final de Pao Te Tsien.

L'anatomia del gènere *Megantereon* és bàsicament coneguda a partir de l'esquelet quasi complet de *M. cultridens* procedent del jaciment francès de Senèze (Christiansen i Adolfssen, 2007). L'espècimen SE311 correspon a un mascle amb un pes estimat de 100-110 Kg, equivalent a la mida d'una lleona o d'un jaguar mascle de grans proporcions. Igual que molts altres Machairodontids les restes de Senèze mostren un individu molt robust amb unes extremitats curtes però molt poderoses (Christiansen i Adolfssen, 2007). L'escurçament de la part distal de les extremitats indicaria un ecomorfotip corresponent a un caçador per emboscada i no d'espais oberts com el gènere *Homotherium* (Palmqvist *et al.*, 2007). El coll seria proporcionalment bastant més llarg que el dels fèlids actuals i la zona toràcica i lumbar estarien particularment reduïdes. Segurament *Megantereon* vivia en àrees forestals obertes on podia alimentar-se fàcilment de preses com ara cavalls i cérvols Megacerins, immobilitzant-los amb les extremitats anteriors i mossegant el coll de les preses amb les llargues canines superiors (Turner i Antón, 1997; Christiansen i Adolfssen, 2007; Palmqvist *et al.*, 2007).

Panthera gombaszoegensis—El registre fòssil dels jaguars tot i no ser excessivament abundant i bastant fragmentari, inclou un ampli rang geogràfic des del límit Gelasia-Calabrià (ca. 1.8Ma) fins a inicis del Pleistocè mitjà a Europa i Àsia i des d'inicis del Calabrià fins a l'actualitat al continent Amèrica. Les restes recuperades de les localitats Eurasiàtiques són bàsicament restes dentognàtiques i escàs material de l'esquelet postcranial. En aquest continent les restes de jaguar han estat localitzades als jaciments de: Cal Guardiola, Vallparadís Estació, Cueva Victoria i Gran Dolina a la Península Ibèrica; Vallonnet a França; Olivola, Santa Maria il Tasso, Castelfranco, Sammerzzano i Upper Valdarno a Itàlia; Gerakarou a Grècia; Untermassfeld, Mosbach i Hundsheim a Alemanya; Tegelen a Holanda; Westbury Sub-Mendip a Anglaterra; Stránská Skála a la República Txeca; Slivnitsa a Bulgària i Akhalkalaki i Dmanisi a Geòrgia (Ficcarelli i Torre, 1968; Koufos,

1992; Moullé, 1992; Spassov, 1997, 2000; García, 2003; O'Regan i Turner, 2004; Hemmer *et al.*, 2001; Madurell-Malapeira *et al.*, 2010, 2014, 2017).

Al continent americà fòssils corresponents a jaguars han estat identificats a les localitats de Reddick i Waccasassa a Florida; Craighead a Tennessee; Alameda a California; Hamilton Cave a West Virginia Longhorn a Texas entre d'altres (Kurtén, 1965, 1973; Kurtén i Andersson, 1980; Seymour, 1993).

Les primeres cites a Europa de jaguars fòssils corresponen temporalment al transcurs del subcron paleomagnètic Olduvai en localitats com Olivola, Tegelen, Gerakarou i Slivnitsa (Ficcarelli i Torre, 1968; Koufos, 1992; Spassov, 1998; O'Regan i Turner, 2004). A Amèrica del Nord les cites més antigues de jaguars fòssils corresponen a la localitat de Alameda amb una edat aproximada de 0.8 Ma (Kurtén i Andersson, 1980) i Hamilton Cave amb una datació propera a 0.85 Ma (Seymour, 1993).



Figura 10. Crani de *Panthera gombaszoegensis* del nivell EVT7 del jaciment de Vallparadís Estació..

Aquest escenari suggereix que els jaguars eurasiàtics es dispersaren cap a Amèrica del Nord a través de l'Estret de Bering abans de la transició Brunhes-Matuyama (ca. 0.78Ma), ara bé, quin és l'origen dels jaguars eurasiàtics? Alguns autors, entre ells Hemmer *et al.* (2001), suggereixen que el més probable, sigui un origen africà per aquesta espècie, ja que l'origen del clade *Panthera* és africà, malauradament, l'escàs registre fòssil africà no permet ara per ara extreure conclusions definitives. A Catalunya el millor registre correspon al nivell EVT7 de la secció de Vallparadís a Terrassa on un crani molt complet d'aquesta espècie molt semblant al jaguar actual fou recuperat l'any 2006 (Figura 10). La taxonomia dels jaguars eurasiàtics també ha estat focus de discussió, tot i que està àmpliament acceptat que aquests jaguars europeus són els ancestres dels jaguars americans coneguts com a *Panthera onca augusta* (Kurtén, 1973), no hi ha acord en si corresponen a la mateixa espècie o a una espècie diferent. En una revisió recent, Hemmer (2001) considera que els jaguars europeus corresponen a dues cronosubespècies de l'espècie actual *P. onca*, així els jaguars del Vilafranquí final correspondrien a la subespècie *P. onca toscana* i els galerians a *P. onca gombaszoegensis*. O'Regan i Turner (2004) revisen la col·lecció de fèlids del jaciment holandès de Tegelen i suggereixen que tots els jaguars eurasiàtics corresponen a una sola espècie amb la gran variabilitat interespecífica i dimorfisme sexual característic dels fèlids, *Panthera gombaszoegensis*.

L'hàbitat dels jaguars europeus probablement tindria bastants punts en comú amb el dels seus parents americans actuals, els quals habiten en zones boscoses amb abundants recursos d'aigua propers (Hemmer, 2001). L'anatomia d'aquesta espècie és poc coneguda degut a l'escassetat de restes postcranials localitzades, ara bé, s'ha estimat que la seva massa corporal seria propera als 80-100kg dins del rang de l'espècie actual *P. onca* (Seymour, 1993).

Puma pardoides— El registre dels pumes eurasiàtics comença a l'MN16 en jaciments com Perrier a França (Hugueny *et al.*, 1989) o Red Crag a les Illes Britàniques (Owen, 1846). El seu registre en aquest continent és extremadament escàs, sent, segons alguns autors (Turner i Antón, 1997), el fèlid més enigmàtic del Quaternari. Se n'han localitzat restes als jaciments ibèrics de Puebla de Valverde, Cueva Victoria i Vallparadís Estació; a Perrier i Saint-Vallier a França; a Pirro Nord a Itàlia; als Red Crag britànics; a Untermassfeld a Alemanya; a Stránská Skála a la República Txeca; a Varshets a Bulgària, a Kva-bebi a Geòrgia i a Mongòlia a les localitats de Shamar i Beregovaya (Owen, 1846; Viret, 1954; Sotnikova, 1976; Kurtén i Crusafont-Pairó, 1977; Hugueny *et al.*, 1989; Spassov, 2000; Hemmer, 2001; Hemmer *et al.*, 2004; Petrucci, 2008; Madurell-Malapeira *et al.*, 2010a). Aquest escàs registre està compost bàsicament de restes dentognàtiques fragmentades i minses restes postcranials. Les cites més recents d'aquesta espècie correspondrien a les localitats de Stránská Skála i Vallparadís Estació just abans de la transició Brunhes-Matuyama.

Les primeres restes de pumes varen ser localitzades a les Illes Britàniques a prop de Newborn. Richard Owen (1846) va determinar a aquests espècimens com a *Felis pardoides*. Posteriorment, als anys 50 del segle XX, durant les excavacions de Jean Viret al jaciment francès de Saint Vallier, es van recuperar noves restes d'aquest taxó, en concret un crani bastant complet i dues mandíbules que van ser assignades per Viret a una nova espècie, *Panthera schaubi* (Viret, 1954; Figura 11). Pocs anys després Hemmer revisa la col·lecció de St. Vallier i per primera vegada relaciona les restes d'aquest jaciment amb els pumes americans, degut a això, crea un nou gènere per aquestes restes: *Viretailurus* (Hemmer, 1964). Fins fa poc, les restes europees assimilables als pumes han estat anomenades *V. schaubi*, ara bé, en una recent revisió del material del jaciment Epivil-lafranquí d'Untermas-

sfled, el mateix Hemmer fa una revisió de la taxonomia d'aquest taxó i conclou que la designació correcta és *Puma pardoides*.

Les relacions filogenètiques entre aquestes formes europees i les formes americanes, *Puma concolor*, han estat recentment analitzades per varis autors (Hemmer *et al.*, 2004; Madurell-Malapeira *et al.*, 2010a). Els quals conclouen que *P. pardoides* és l'ancestre directe de la forma americana *P. concolor*. La primera espècie s'extingeix a Europa al límit Pleistocè inferior-mitjà però segurament subsisteix a Àsia fins als inicis del Pleistocè mitjà, on posteriorment travessarà l'estret de Bering i serà registrada per primera vegada a Amèrica fa 400Ka.

Lynx pardinus—El gènere *Lynx* compta actualment amb quatre espècies reconegudes que habiten tot l'hemisferi Nord, en el passat però, aquest gènere es distribuïa per Euràsia, Amèrica del Nord i Àfrica durant el transcurs del Plio-Pleistocè.

Les primeres cites d'aquest gènere a Europa corresponen al Ruscinià de Layna a Soria i Serrat d'en Vaquer (Perpinyà) a França (Depéret, 1980; Pérez i Soria, 1989). La cita més antiga a Àfrica correspon a la localitat del Pliocè inferior de Langebaanweb a Sud-àfrica (Hendley, 1974).

Les formes de linx del Ruscinià i Vil·lafranchià europeu s'han inclòs tradicionalment dins de l'espècie *Lynx issiodorensis*. Segons Werdelin (1981), aquesta espècie de talla molt superior a les actuals, arribant als 75cm a la creu i caracteritzada per posseir

una anatomia poc especialitzada amb una regió maxilofacial allargada, un coll i un cos relativament llarg i unes extremitats curtes i robustes, podria ser l'ancestre directe de les quatre espècies actuals de linx, *L. pardinus*, *L. lynx*, *L. rufus* i *L. canadensis* (Kurtén, 1978; Werdelin, 1981). A l'Àfrica les formes més antigues d'aquest gènere procedents de Langebaanweg han estat incloses igualment dins de *Lynx issiodorensis* (Hendey, 1974; Werdelin, 1981). A l'Àsia les formes Pliocenes xineses definides com a *Lynx shansius* van ser assimilades a l'espècie europea per Kurtén i Werdelin (1984).

Per altra banda al continent americà, les formes *Felis proterolyncis*, *Felis lacustris* i *Felis rexroadensis* s'han inclòs per alguns autors dins del gènere *Lynx*, hipòtesis criticada per Werdelin (1981) i Olive (2006). Les formes descrites a Cita Canyon a Texas i Mullen a Nebraska s'han inclòs igualment en l'espècie *L. issiodorensis* (Savage, 1960; Schultz i Martin, 1972).

Segons Kurtén (1978) el nínxol ecològic que hauria pogut ocupar *L. issiodorensis* seria molt proper al que actualment ocupa el linx ibèric (*L. pardinus*).

L'esquema evolutiu dels linx europeus ha canviat però molt els últims anys gràcies a troballes fetes a Catalunya. Tradicionalment com hem dit es suposava que *Lynx issiodorensis* era l'ancestre del linx boreal i del linx ibèric aquest últim a partir d'una espècie molt poc coneguda anomenada el linx de les cavernes. Recordem que el linx ibèric és el fèlid més amenaçat del món, per això recentment hem liderat una recerca per saber més sobre el seu origen i les causes de la seva especiació. A aquest respecte recentment s'han descobert restes de linx ibèric a una jaciment de Gavà conegut com Avenc Marcel amb una antiguitat de 1.6 Ma més d'un milió i mig d'anys més antigues que les conegudes fins a la data (Boscaini *et al.*, 2015). Aquestes restes juntament amb les localitzades al jaciment de Vallparadís Estació ens han permès hipotetitzar que segurament el linx ibèric fa quedar aïllat a la Península ibèrica o en algun altra contrada mediterrània propera fa 1.8Ma degut a un fort pols fred



Figura 11. Mandíbula dreta de *Puma pardoides* del jaciment francès de Saint-Vallier.

i que va sofrir un procés de reducció de mida a través de pedomorfoosi i un canvi conseqüent en l'alimentació que passà a ser bàsicament a partir de restes de conills (Boscaini *et al.*, 2016; Figura 12). Ara bé, durant el Pleistocè el linx ibèric no sols es distribuï per la península sinó que recentment hem localitzat restes abundants d'aquesta espècie al sud d'Itàlia amb lo que proposem que el nom vernacle d'aquesta espècie passi a ser linx mediterrani a conseqüència de la seva passada distribució (Mecozi *et al.*, 2021).

Hyaenidae

Pachycrocuta brevirostris—La hiena gegant de musell curt és l'espècie de hiènid que posseeix les majors dimensions conegudes fins a l'actualitat, amb una distribució exclusiva al Vell Món. Les seves restes són habituals sobretot pel que fa a elements dentognàtics en localitats Europees, asiàtiques i africanes. Des de principis del Vilafranquià final fins al límit Pleistocè inferior-mitjà a Europa i del Pliocè final fins a inicis del Pleistocè mitjà a l'Àsia i l'Àfrica. Tot i que alguns autors citen la presència d'aquesta espècie en localitats europees del Pleistocè mitjà aquestes no han estat suficientment contrastades (Turner i Antón, 1998). Aquesta espècie és excepcionalment abundant a la localitat xinesa de Choukoutien-1 on s'hi ha descrit centenars d'individus (Pei, 1934).

A Europa aquesta espècie ha estat descrita a

Venta Micena, Barranco León 5, Fuente Nueva 3, Cueva Victoria, Fonelas P-1, Pontón de la Oliva, Almenara 1, Complex Incarcàl, Cal Guardiola i Vallparadís Estació a la Península Ibèrica; a La Sartanette, Le Vallonnet, Sainzelles i Saint Prest a França; a Casa Frata, Valdarno, Slivia, Poggio Rosso, Olivola i Pirro Nord a Itàlia; Stránská Skála a la República Txeca; a Bacton, Mundesley, Sidestrand i Westbury-sub-Mendip a Anglaterra; a Gerakarou, Appollonia i Petralona a Grècia; a Gombaszoeg a Hongria; Untermassfeld a Alemanya i Manastirec a Iugoslàvia. A l'Àsia la seva presència ha sigut documentada als jaciments de Chang Chih Hsien, Zoukoudian-1, Fu Min Hsien, Haiyan i Nihowan a la China i Jamu District i Sivaliks al Pakistan. A l'Àfrica a Makapansgat 3, Sterkfontein 4 i 5 i Kromdraai A a Sud-àfrica i a Hadar a Etiòpia (Werdelin i Solounias, 1991; Turner *et al.*, 2008; Madurell-Malapeira *et al.*, 2010). A Catalunya les restes del complex Incarcàl i de la Secció de Vallparadís amb nombrosos ossos de l'esquelet recuperats ens permetran en un futur proper conèixer més sobre aquesta espècie (Figura 13).

Les cites més antigues d'aquesta espècie a Europa corresponen a les localitats del límit Gelasià-Calabrià d'Olivola i Fonelas P-1 (Palombo *et al.*, 2008) i les més recents podrien correspondre als jaciments de Slivia i al nivell EVT7 de Vallparadís Estació (Madurell-Malapeira *et al.*, 2010) Les cites més antigues a l'Àfrica i a l'Àsia es trobarien al voltant dels 3.5 Ma, com els espècimens localitzats al ja-



Figura 12. Corpus mandibular dret de *Lynx pardinus* del nivell EVT7 de Vallparadís Estació.



Figura 13. Corpus mandibular dret de *Pachycrocuta brevirostris* del jaciment d'Incarcal-I.

ciment de South-Turkell (Werdelin i Lewis, 2000). Aquesta espècie fou descrita per primera vegada al jaciment francès de Sainzelles per Aymard (1846) com a *Hyaena brevirostris* i posteriorment descrita en detall per Boule (1893). El 1938 Kretzoi proposa per primera vegada incloure dins el gènere *Pachycrocuta* les formes eurasiàtiques *Hyaena siniensis* i *Hyaena brevirostris*. Referent a les espècies presents exclusivament al continent asiàtic, Werdelin i Soulounias (1991) proposen incloure dins a *P. brevirostris*: *H. siniensis*, *Hyaena licenti*, *Hyaena felina*, *Hyaena arambourgi* i *Hyaena bathygnatha*. Recentment les formes africanes adscrites a *Hyaena bellax* s'han inclòs també dins de *P. brevirostris* (Howell i Petter, 1980; Werdelin i Soulounias, 1991). Respecte als aspectes purament paleobiològics, aquesta espècie, igual que la seva predecessora s'ha inclòs dins l'ecomorfotip 6 de Werdelin i Soulounias (1991): '*fully-developed bone cracking hyaena*'. Com ja s'ha dit anteriorment, les dimensions d'aquesta espècie són realment impressionants, els càlculs sobre la seva massa corporal s'estimen al voltant dels 100kg, aproximadament la mida d'un lleó (Turner i Antón, 1996; Werdelin, 1999). Els seus hàbits alimentaris s'han assimilat als de l'actual hiena tacada però amb la capacitat d'abatre preses significativament més grans que l'espècie africana actual i així consumir grans quantitats de caronya (Turner i Antón, 1996; Arribas i Palmqvist, 1998). Els segments distals de les seves extremitats estan lleugerament escurçats respecte les hienes actuals, el que ha portat a suposar uns hàbits menys cursorials i amb més capacitat per desmembrar i transportar cadàvers (Turner i Antón, 1996). Ara bé, l'aspecte segurament més important de la paleobiologia de *P. brevirostris* es troba en la seva capacitat com a agent acumulador d'ossos i creador de grans concentracions dels mateixos tant a Europa a la localitat de Venta Micena (Arribas i Palmqvist, 1998) com a la Xina (Boaz *et al.*, 2000). La importància de l'arribada d'aquesta espècie a Europa al límit Gelasià-Calabrià i la transcendència

que té la seva acció a les comunitats de mamífers del Vil·lafrancià final, ha fet que la seva dispersió a Europa s'hagi anomenat '*Pachycrocuta brevirostris event*' (Martínez-Navarro, 2010).

Els estudis realitzats al granadí jaciment de Venta Micena, han posat a la llum les característiques de l'acció d'aquesta espècie (Arribas i Palmqvist, 1998). Així en aquesta localitat hi ha una sobre representació d'espècies de mida gran, sent pràcticament absents les formes de menys de 100kg. Segurament aquest fet es degut a que aquest hiènid triturava completament els ossos d'aquestes formes més petites. Igualment, s'ha pogut documentar un patró d'aprofitament dels ossos llargs que en la majoria dels casos han perdut les epífisis per acció d'aquesta espècie, ara bé l'absència d'aquestes parts anatòmiques s'ha pogut correlacionar amb la quantitat d'aliment i duresa mineral de les mateixes (Arribas i Palmqvist, 1998).

Tot i que a hores d'ara encara no s'ha pogut realitzar un estudi exhaustiu de la tafonomia dels diversos nivells de la localitat de Vallparadís Estació, si que de manera preliminar es pot afirmar que els patrons d'aprofitament descrits a Venta Micena s'han pogut observar en els materials extrets del nivell EVT7 de Vallparadís Estació (Madurell-Malapeira *et al.*, 2017).

Ursidae

Ursus deningeri—El gènere *Ursus* és present a Europa des del Pliocè superior amb l'espècie *Ursus minimus*. Tot i això els úrsids vilafraquians han estat el centre d'innumerables polèmiques durant els últims anys (Moullé, 1992; Palombo *et al.*, 2008; Madurell-Malapeira *et al.*, 2009, 2010, 2021). Durant el transcurs del Vilafrancià final, els dos llinatges d'úrsids que caracteritzaran el Pleistocè mitjà i superior europeu, el llinatge espeleioide i l'actoid, probablement divergeixen. Durant el Vilafrancià superior es registra a Europa l'espècie que la majoria d'especialistes consideren com l'ancestre d'*Ursus*

deningeri-spelaeus i d'*Ursus arctos*: *Ursus etruscus*. *Ursus etruscus* caracteritza les associacions del Vilafranquià superior d'Europa. La cita més antiga d'aquesta espècie correspon a la Unitat Faunística Olivola amb una edat aproximada de 2Ma (Petrucci i Sardella, 2009) i la cita més recent correspondria a la localitat de Fuente Nueva 3 amb una edat propera a 1.5 Ma (Medin *et al.*, 2017).

Ursus etruscus va ser descrit per primera vegada per Cuvier (1812) a les localitats italianes de l'Upper Valdarno, tot i que va ser Ristori (1897) qui va descriure aquestes restes amb detall. Aquesta espècie ha estat descrita posteriorment en un gran nombre de localitats europees del Vilafranquià superior, com ara La Puebla de Valverde i Venta Micena a la Península Ibèrica; Senèze, Saint Vallier, Chillac 2, Montoussé 5, Blassac-La-Girondie i Sartanette a França; Crostolo-Modolena, Pirro Nord i Upper Valdarno a Itàlia; Tegelen a Holanda i Kuruksay a Tadjikistan (Kurtén i Crusafont, 1977; Torres, 1992; Palombo i Valli, 2004; Petrucci i Sardella, 2009).

El problema radica entre finals del Pleistocè inferior i inicis del Pleistocè mitjà. Fins fa uns 1.5 Ma, *U. etruscus* presenta un bon registre a Europa i a partir de 0.6-0.5 Ma, *Ursus deningeri* i *Ursus arctos* són igualment ben documentats a l'entorn mediterrani. Durant l'interval de temps que hi ha enmig, les restes d'úrsids són escasses i disperses a Europa, i a les poques restes existents se'ls hi han assignat característiques derivades de tipus arctoid o speleoid segons diversos autors. De fet, la divergència d'*Ursus etruscus* en les línies arctoïdes i speleoides s'ha estimat segons criteris moleculars al voltant d'1 Ma (Loireille *et al.*, 2001).

Els primers estudis filogenètics sobre els úrsids vilafranquians els realitza Björn Kurtén (1957, 1958, 1968), segons l'opinió d'aquest autor, *U. etruscus* és l'ancestre d' *U. spelaeus* i *U. arctos*, tot i que l'evolució d'aquest llinatge es veuria certament condicionada per l'expansió de les glaceres durant el vil-lafranquià i l'aïllament geogràfic d'*U. etruscus*, que donaria com a resultat l'aparició d'una línia

occidental (*U. spelaeus*) i una d'oriental (*U. arctos*). Posteriorment al Pleistocè mitjà, *U. arctos* colonitzaria l'Europa occidental.

Kurtén (1976) és el primer en proposar una línia filètica dels ossos de les caveres formada per *U. savini-U. deningeri-U. spelaeus*, actualment acceptada per la majoria d'autors, tot i que amb petites variacions (Argant, 1991, 2001; García, 2003).

Ara bé, recentment s'han descrit dues espècies de finals del Pleistocè inferior, que segons els seus autors, presenten tota una sèrie de caràcters de tipus arctoides. Es tracta d'*Ursus dolinensis* dels nivells TDW4 i TD6 de Gran Dolina d'Atapuerca amb una edat aproximada de 0.8 Ma (García i Arsuaga, 2001) i d'*Ursus rodei* de la localitat alemanya d'Untermassfeld amb una edat aproximada d'1.0 Ma (Musil, 2001).

Per complicar més la taxonomia dels úrsids vilafranquians, Mazza i Rustioni (1992) identifiquen com a arctoides la forma registrada a Pirro Nord, hipòtesi refusada per Petrucci (2008) i Petrucci i Sardella (2009) i assignen les restes de Colle Curti (ca. 1.0 Ma) als últims *U. etruscus*.

Per altra banda, Moullé (1992) identifica les restes d'úrsids del jaciment francès de Vallonnet amb una edat pròxima a 1.0 Ma com a formes primitives d'*Ursus deningeri*, posició compartida per nosaltres que igualment hem assignat recentment les restes dels jaciments de Cal Guardiola i Vallparadís Estació amb unes edats compreses entre 1.0-0.8 Ma a formes primitives d'*U. deningeri* (Madurell-Malapeira *et al.*, 2009c, in press) (Figura 1.21).

Posteriorment a la definició d'*Ursus dolinensis*, García (2003) assigna les restes d'Untermassfeld a *U. cf. dolinensis* i a *U. dolinensis* les de Vallonnet. Les opinions d'altres especialistes en carnívors vilafranquians són de diversa índole; així Argant (2006) considera a *U. dolinensis* com un clar ancestre dels óssos bruns i les formes d'Untermassfeld i Vallonnet com a passos intermedis entre *U. etruscus* i *U. deningeri*. En canvi, Rabeder i Whitham (2006) consideren totes les formes assignades a

U. dolinensis properes als óssos bruns. Finalment, Olive (2006) creu que *U. dolinensis* i *U. rodei* són sinònims d'*U. arctos*.

Recentment, en una monografia sobre les restes d'úrsids de l'austriac jaciment de Deutch-Altenburg, Gernot Rabeder *et al.* (2010) fan un repàs exhaustiu dels úrsids del Vil·lafranià final, sobretot basant-se en les característiques de l'esquelet postcranial i en concret dels metàpodes, aquests autors assignen les restes de Deutch-Altenburg amb una edat estimada d'1.5 Ma, per tant equivalent a Venta Micena i Pirro Nord, a la subespècie *Ursus arctos sussenbornensis*, a la qual hi sinonimitzen *U. rodei* i *U. dolinensis*. En aquest estudi s'hi inclou una nova proposta filogenètica sobre els úrsids Pleistocens la qual s'ha cregut oportuna reproduir en aquest treball.

Finalment, també aquest 2010, Lewis *et al.* (2010) en un estudi sobre els carnívors de West Runton a les Illes Britàniques, discuteixen sobre la posició filogenètica dels úrsids d'aquesta localitat d'inicis del Pleistocè mitjà. Segons els autors, els úrsids de West Runton, comparteixen moltes similituds dentals i trets característics als metàpodes corresponents a *U. arctos*. Ara bé, també comparteixen característiques dentals i postcranials amb la línia espeleoide. Aquestes característiques compartides de les dues línies i les grans incerteses sobre la posició de la majoria de restes vil·lafraniques d'úrsids fan assignar als autors les restes de West Runton a *Ursus* sp.

El resum de tot això, és sens dubte que els úrsids de la transició Vilafranià-Galerià són focus d'una gran problemàtica. Probablement, en el futur, l'estudi de les nombroses restes corresponents a diversos individus i procedents dels nivells 7 i 10 de Vallparadís Estació pugui ajudar a clarificar la taxonomia i les relacions filogenètiques dels úrsids d'aquest període (Vegeu un resum a Madurell-Malapeira *et al.*, 2021; Figura 14).

Canidae

Canis mosbachensis—La història de la família Canidae està estretament lligada al continent Americà, de fet fins al Miocè final, els cànids romanen restringits a Nord-Amèrica. A partir de finals del Miocè les formes del gènere *Eucyon* arriben al vell món provocant una important reestructuració de la comunitat de carnívors i en particular la dels hiènids (Sotnikova i Rook, 2010).

En gènere *Canis* es registra per primera vegada al continent africà al voltant de fa 3.5 Ma a South Turkwel a Kenya i a Laetoli a Tanzània (Barry, 1987; Werdelin i Lewis, 2000). De manera pràcticament simultània, les primeres formes de *Canis* cf. *etruscus* es documenten a la Xina, a la localitat de Chao Cwang Yushe amb una edat aproximada de 3.4 Ma (Sotnikova i Rook, 2010). A Europa, en canvi, històricament s'ha documentat la primera aparició de cànids de morfologia moderna a la transició Gelasià-Calabrià, a l'anomenat 'Wolf event'. Ara bé, les recents descobertes a la localitat de Vialette a França, on dues mandíbules s'han assignat recentment a *Canis* sp. (Lacombat *et al.*, 2008) permeten establir de manera quasi sincrònica la dispersió de gènere *Canis* al vell món durant el Vil·lafranià inicial, ja que aquesta localitat té una edat aproximada de 3.1 Ma.

Les formes típiques de la segona part del Pleistocè inferior a l'oest d'Europa, *Canis etruscus* i *Canis arnenis*, són enregistrades per primera vegada al



Figura 14. Corpus mandibular dret d'*Ursus deningeri* del nivell EVT12 de Vallparadís Estació.

límit Gelasià-Calabrià en localitats com Slivinitza a Bulgària, Costa San Giacomo a Itàlia i Senèze a França (Sotnikova i Rook, 2010). A partir d'aquest moment *Canis etruscus* és localitzat en un gran nombre de localitats europees com Fonelas P-1 a la Península Ibèrica; Montoussé 5 i Blassac-La-Gironde a França; Matassino, Olivola i Poggio Rosso a Itàlia; Gerakarou a Grècia i Dmanisi a Geòrgia (Koufos, 2001; Palombo i Valli, 2004; Arribas, 2008; Sotnikova i Rook, 2010). *Canis arnensis* és igualment molt ben documentat a inicis de la segona meitat del Pleistocè inferior, sobretot a il Tasso, Faella i Bucine (Rook, 1993).

Dues espècies més del gènere *Canis* han estat descrites en nivells amb una edat corresponent a inicis del Calabrià, són: *Canis accitanus* a Fonelas P-1 (Arribas, 2008) i *Canis apollonensis* a Apollonia-1 (Koufos i Kostopoulos, 1997). Ara bé, les evidències aportades pels autors corresponents, necessiten futures investigacions per confirmar la validesa de les mateixes.

Canis etruscus i *Canis arnensis* desapareixen del registre europeu al voltant de fa 1.7-1.6 Ma (Rook i Martínez-Navarro, 2010), encara que formes avançades de mida coiote (*Canis* aff. *arnensis*) podrien persistir fins a finals del Pleistocè inferior a la regió mediterrània (Rook i Torre, 1996).

Les espècies de cànids de mida llop, sofreixen un descens en la diversitat a finals del Pleistocè inferior, tot i això, a partir de la biozona d'*Allophaiomys pliocaenicus/ruffoi* una nova espècie de petit llop, *Canis mosbachensis*, s'estén ràpidament des de la Península Ibèrica, fins a Grècia, Sibèria, l'Àsia Central i les Illes Britàniques (Sotnikova i Rook, 2010), persistint fins ben entrat el Pleistocè mitjà. *C. mosbachensis* és enregistrat a la Península Ibèrica a Venta Micena, Barranco León 5, Fuente Nueva 3, Cueva Victoria, Begur-2, Cal Guardiola, Vallparadís Estació i Trinchera Dolina a la Península Ibèrica; Vallonnet, Sainzelles, Soleilhac, L'Escale i Nautière a França; Pirro Nord, Upper Valdarno i Colle Curti a Itàlia; Untermassfeld, Hundsheim i Mauer 5 a

Alemanya i Stránská Skála a la República Txeca (Moullé, 1992; Koufos, 1992; Rook, 1993; García i Arsuaga, 1999; Sotnikova, 2001; Sotnikova i Rook, 2010; Madurell-Malapeira et al., 2010; Bartolini-Lucenti et al., 2017). Finalment, *Canis lupus* es localitza per primera vegada a finals del Pleistocè mitjà a la localitat francesa de Lunel-Viel (Bonifay, 1991). A Catalunya les restes de cànids de mida mitjana són molt abundants als jaciments de la Secció de Vallparadís i a Begur-2 (Bartolini-Lucenti et al., 2017; Figura 15).

Canis (Xenocyon)—Aquest subgènere es distribueix durant el Plio-Pleistocè per tot el Vell Món i tot i que no és excepcionalment abundant en cap localitat, s'han documentat restes més o menys completes als jaciments de Venta Micena (Península Ibèrica), Untermassfeld (Alemanya) i Galdysvale a Sud-àfrica (Sotnikova, 2001; Martínez-Navarro i Rook, 2003b; Hartstone-Rose et al., 2010).

La taxonomia dels cànids de gran mida amb adaptacions cap a l'hipercarnivorisme del Plio-Pleistocè del Vell Món, és i ha estat focus de molta polèmica. L'espècie *Canis falconeri* va ser creada per Forsyth Mayor (1877) en base al paladar (IGF833) del Valdarno superior italià.

Posteriorment, Del Campana (1913) descriu una mandíbula de Il Tasso (Valdarno Superior, Itàlia) i l'adscriu a la mateixa espècie. Malgrat això, la diagnosi específica de l'espècie no va ser creada mai (Rook, 1994). Anys després, Kretzoi (1938) descriu

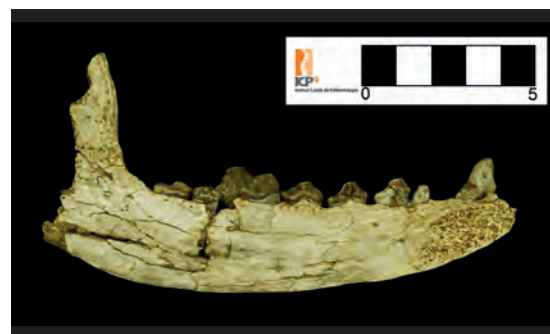


Figura 15. Hemimandíbula esquerra de *Canis mosbachensis* del nivell EVT12 de Vallparadís Estació.

les restes d'uns cànids de gran mida procedents de la localitat de Gombastzög i les inclou a a *Canis* (*Xenocyon*). Aquestes formes s'han posteriorment posteriorment en gran nombre de localitats europees i s'han adscrit a diferents taxons (Kretzoi, 1941, 1942; Thenius, 1954). La sinonímia de les anteriors formes amb *Canis* (*Xenocyon*) *lycaonoides* va ser reconeguda ja per Musil (1972b). Finalment, Schütt (1973) descriu un nou material procedent de Gombastzög i de Würzburg-Schalksberg i fa la primera diagnosi específica de l'espècie.

El 1967 Danilo Torre descriu amb detall les peculiars característiques de *Canis falconeri*, remarcant les similituds entre el material del Valdarno Superior i les restes procedents del jaciment xinès Lok. 33 (Yang Shao Tsun, Honan Province) que varen ser atribuïdes a *Canis antonii* per Zdansky (1924).

Les troballes de noves restes es succeeixen els anys següents en localitats com Venta Micena, Cueva Victoria, Pirro Nord i Colle Curti (Rook, 1993, 1994; Martínez-Navarro i Rook, 2003b). Precisament durant l'estudi de les restes de Venta Micena, Pons-Moyà (1987) inclou *Canis falconeri* dins el subgènere *Xenocyon*, suggerint la sinonímia entre *Canis* (*Xenocyon*) *falconeri* i *Canis* (*Xenocyon*) *lycaonoides*.

Cànids de morfologia similar a *Canis* (*Xenocyon*) *falconeri* són reconeguts per Masini i Torre (1990) i Torre *et al.* (1992) en localitats del Pleistocè inferior africà. En el transcurs de la seva tesi doctoral, Rook (1993), gràcies a l'estudi de cert material del Pleistocè inferior de Shanxi Province a la Xina i d'Upper Siwaliks al Pakistan reconeix tres espècies al registre del Pleistocè del Vell Món (Rook, 1993, 1994): *Canis* (*Xenocyon*) *falconeri* de la segona meitat del Pleistocè inferior d'Europa; *Canis* (*Xenocyon*) *antonii* del Pleistocè inferior d'Àsia i *Canis* (*Xenocyon*) *africanus* del Pleistocè inferior d'Àfrica. Igualment, Rook (1993, 1994) suggereix que les formes de *C. (X.) lycaonoides* de Venta Micena, Cueva Victoria i Colle Curti semblen ser lleugerament més derivades que les formes clàssiques de *C. (X.)*

falconeri. Finalment Rook (1993, 1944) suggereix un possible vincle entre aquestes formes i el gènere *Lycaon* actual, ja que l'extremitat anterior recuperada de la localitat italiana de Pirro Nord només posseeix quatre metacarpians igual que *Lycaon*, l'únic cànid actual amb tetradactila a l'extremitat anterior. Això indicaria que les adaptacions cursorials característiques de l'espècie actual es desenvoluparien abans que l'assoliment de les adaptacions cap a l'hipercarnivorisme.

Martínez-Navarro i Rook (2003b) realitzen una revisió de tot el material conegut d'aquests cànids del Vell Món. En aquest estudi conclouen que les formes de cànids de gran mida del Plio-Pleistocè d'Europa, Àsia i Àfrica, s'han d'incloure dins el gènere *Lycaon*, ja que aquest ha sofert una derivació de caràcters gradual similar a la ja descrita pel gènere *Mammuthus* del Pleistocè d'Euràsia. Aquesta evolució de caràcters s'inicia amb unes formes poc especialitzades que poc a poc tendeixen cap a l'hipercarnivorisme en la morfologia de la seva dentició fins arribar a les altament especialitzades denticions de l'espècie actual *Lycaon pictus*. Els autors inclouen totes les formes conegudes d'aquests cànids en tres crono-espècies: *Lycaon falconeri* per les espècies de la primera meitat del Pleistocè inferior d'Euràsia; *Lycaon lycaonoides* per les formes de la segona meitat del Pleistocè inferior i l'inici del Pleistocè mitjà d'Euràsia i Àfrica i *Lycaon pictus* per les formes del Pleistocè mitjà-superior i per a l'espècie actual. En la present tesi, s'adapta com a vàlida aquesta hipòtesi tot i que com ara veurem existeixen altres alternatives.

Així, Moullé *et al.* (2006) efectuen una revisió del material dels cànids de gran mida de la localitat de Vallonnet (França). Segons els autors el material d'aquesta localitat mostra grans similituds amb el material de la mateixa espècie del jaciment alemany d'Untermassfeld. Els autors inclouen aquestes formes de la segona meitat del Pleistocè inferior dins de *Xenocyon lycaonoides*, ja que segons ells comparteixen característiques amb els gènere

res actuals *Lycaon* i *Cuon*. Els cànids de gran mida de finals del Pleistocè inferior d'Euràsia del gènere *Xenocyon*, serien doncs uns bons candidats per ser els ancestres d'aquestes dues espècies actuals. Finalment, en un estudi recent de Hartstone-Rose *et al.* (2010) s'estudia el material dels cànids de mida gran de la vall d'Sterkfontein a Sud-àfrica. En concret, un maxil·lar de Coopers Cave i un esquelet parcial procedent de Gladysvale. Aquestes restes tenen un rang temporal d'1.9-1.0 Ma. Els autors argumenten que les restes estudiades són les restes de cànids fòssils més grans i robustes localitzades fins ara a l'Àfrica sud-sahariana, indicant que podrien pertànyer a l'ancestre de l'espècie actual *Lycaon pictus*. Els espècimens de la vall d'Sterkfontein, a diferència dels suposats ancestres eurasiàtics dels licaons, no mostren cap tipus d'adaptació cursorial, preservant encara els cinc dits a l'extremitat anterior; en canvi, les restes sud-africanes si que presenten ja tota una sèrie d'adaptacions dentals cap a l'hipercarnivorisme. Segons els autors d'aquest treball i en base a l'estudi del material de les localitats anteriors, l'especialització dietètica seria anterior a les adaptacions cursorials al llinatge dels licaons, demostrant que els espècimens estudiats són els ancestres de *Lycaon pictus*. Per totes aquestes raons es proposa la creació d'una nova espècie: *Lycaon sekowei*.

A Catalunya sols s'han recuperat restes de cànids de mida gran al jaciment de Vallparadís Estació amb una cronologia al voltant del milió d'anys (Maldurell-Malapeira *et al.*, 2013).

Conclusions

Al llarg de les línies anteriors he intentat sintetitzar el coneixement que es té fins ara sobre els ecosistemes del Pleistocè inferior en primer terme i en concret del registre que tenim a Catalunya, tant a nivell climàtic com de distribució d'espècies vegetals i de grans carnívors.

Crec que ens podem sentir afortunats de les possibilitats que ofereix el nostre petit país per tal d'obtenir dades del nostre passat proper i en aquest cas de la riquesa i abundància de jaciments pleistocens amb els que comptem. Ara bé, ha de ser també la nostra societat la que impulsi els nostres dirigents a protegir el nostre llegat natural i cultural i a pressionar amb la difícil tasca d'obtenir recursos tan públics com privats per tal de tenir una recerca de primer nivell.

Sigui com sigui, el futur de la paleontologia a Catalunya és molt prometedor i esperem que ho sigui més al futur.

Agraïments

Vull agrair especialment l'Anna Madroñal i a l'Isaac Rufí la possibilitat de participar en aquestes jornades tant a mi com al meu equip. La Recerca en carnívors vil·lafranquiens catalans ha sigut finançada pel Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya a través dels seus projectes de recerca quadriennals.

Per últim voldria agrair el suport mostrat per l'Ajuntament de Crespià i especialment als propietaris de Can Sisó, en Llorenç i l'Olga, per fer del Pla de l'Estany/la Garrotxa la nostra casa durant més d'una dècada.

Referències

- Agustí, J., and M. Antón. 2002. *Mammoths, Sabretooths and Hominids: 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe*. Columbia University Press, New York, 311 pp.
- Agustí, J., and J. Madurell. 2003. Los arvicólidos (Muroidea, Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno Inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3 (Orce, Granada). Datos preliminares; pp. 137-146 in Toro, I., Agustí, J., and B. Martínez-Navarro (eds.), *El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada)*. Memoria Científica Campañas 1999-2002. Junta de Andalucía. Consejería de Cultura. E.P.G. Arqueología Monografías 17.
- Alberdi, M. T., and Aguirre, E. 1977. *Round table on Mastostratigraphy of the Mediterranean Neogene, Madrid 28 sept. / 1 oct. 1976*. Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario 7, 1-47.
- Almogi-Labin, A. 2011. *The paleoclimate of the Eastern Mediterranean during the transition from Early to Mid Pleistocene (900 to 700 ka) based on marine and non-marine records: An integrated overview*. *Journal of Human Evolution* 60(4), 428-436.
- Antón, M., and Galobart, A. 1999. *Neck function and predatory behavior in the scimitar toothed cat Homotherium latidens (Owen)*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19, 771-784.
- Antón, M., Galobart, A., and Turner, A. 2005. *Co-existence of scimitar-toothed cats, lions and hominids in the European Pleistocene. Implications of the post-cranial anatomy of Homotherium altidens (Owen) for comparative palaeoecology*. *Quaternary Science Reviews*, 24, 1287-1301.
- Argant, A. 1991. *Carnivores Quaternaries de Bourgogne*. Documents des Laboratoires de Géologie du Lyon, 115, 1-301.
- Argant, A. 2006. *Ancient bears*; in *Proceedings of the 12th International Cave Bear Symposium, Aridea, Macedonia, Greece*, 45-46.
- Arribas, A., and Palmqvist, P. 1998. *Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mam-*

- mals: Hyaenid activity in the Lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain)*. Geobios Suppl. 31, S3-S47.
- Arribas, A., Riquelme, J. A., Palmqvist, P., Garrido, G., Hernández, R., Laplana, C., Soria, J. M., Viseras, C., Durán, J. J., Gumiel, P., Robles, F., López-Martínez, J., and Carrión, J. 2001. *Un nuevo yacimiento de grandes mamíferos villafranquienses en la Cuenca de Guadix- Baza (Granada): Fonelas P-1, primer registro de una fauna próxima al límite Plio-Pleistoceno en la Península Ibérica*. Boletín Geológico y Minero, 112, 3-34.
- Arribas, A (Ed.). 2008. *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Instituto Geológico y Minero de España, serie Cuadernos del Museo Geominero, 10, 1-607.
- Aymard, A. 1846. *Communication sur le gisement de Sainzelles*. Annales de la société d'agriculture, science et arts du Puy, 12, 153-155.
- Azzaroli, A. 1962. *Rinoceronti Pliocenici del Valdarno Inferiore*. Palaeontographia Italica, 57, 11-20.
- Azzaroli, A. 1970. *Villafranchian correlations based on large mammals*. Giornale di Geologia, 35, 111-131.
- Azzaroli, A. 1977. *The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary*. Giornale di Geologia 41, 61-79.
- Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G., and Torre, D. 1988. *Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 66, 77-100.
- Ballesio, R. 1963. *Monographie d'un Machairodus du gisement villafranchien de Senêze: Homotherium crenatidens Fabrini*. Travaux Laboratoire Géologie Lyon 9, 1-129.
- Ballesio, R. 1986. *Les carnivores du Pléistocène d'Oubeidiyeh (Israël)*. Mémoires et Travaux du Centre de Recherche Français de Jerusalem 5, 63-92.
- Barry, J. C. 1987. *Large carnivores (Canidae, Hyaenidae, Felidae) from Laetoli*; pp. 235-258 in M. D. Leakey and J. M. Harris (eds), *Laetoli, a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon, New York.
- Barnett, R., Westbury, M.V., Sandoval-Velasco, M., Vieira, F.G., Jeon, S., Zazula, G., Martin, M.D., Ho, S.Y., Mather, N., Gopalakrishnan, S. and Ramos-Madrigal, J. 2020. *Genomic adaptations and evolutionary history of the extinct scimitar-toothed cat, Homotherium latidens*. Current Biology, 30(24), 5018-5025
- Bartolini- Lucenti, S., Alba, D. M., Rook, L., Moyà-Solà, S., and Madurell-Malapeira, J. (2017). *Latest Early Pleistocene wolf-like canids from the Iberian Peninsula*. Quaternary Science Reviews, 162, 12-25.
- Bartolini-Lucenti, S., Madurell-Malapeira, J., Martínez-Navarro, B., Cirilli, O., Pandolfi, L., Rook, L., Bukhsianidze, M., & Lordkipanidze, D. (In press). *A comparative study of the Early Pleistocene carnivore guild from Dmanisi (Georgia)*. Journal of Human Evolution.
- Berta, A., and Galiano, H. 1983. *Megantereon hesperus from the late Hemphillian of Florida with remarks on the phylogenetic relationships of Machairodonts (Mammalia, Felidae, Machairodontinae)*. Journal of Paleontology, 57, 892-899.
- Bertini, A. 2010. *Pliocene to Pleistocene palynoflora and vegetation in Italy: State of the art*, Quaternary International, 225, 5-24.
- Boaz, N. T., Ciochon, R. L., Xu, Q., and Liu, J. 2000. *Large mammalian carnivores as a taphonomic factor in the bone accumulation at Zhoukoudian*. Acta Anthropologica Sinica 19, 224-234.
- Bonifay, M. F. 1971. *Carnivores quaternaries du Sud-Est de la France*. Mémoires du Muséum National d'Historie Naturelle Nouvelle Série C 21:1-377.
- Boscaini, A., Madurell-Malapeira, J., Llenas, M., & Martínez-Navarro, B. 2015. *The origin of the critically endangered Iberian lynx: Speciation, diet and adaptive changes*. Quaternary Science Reviews, 123, 247-253.
- Boscaini, A., Alba, D. M., Beltrán, J. F., Moya-Sola, S., & Madurell-Malapeira, J. 2016. *Latest Early Pleistocene remains of Lynx pardinus (Carnivora, Felidae) from the Iberian Peninsula: taxonomy and evolutionary implications*. Quaternary Science Re-

views, 143, 96-106.

Boule, M. 1893. *Description de l'Hyaena brevirostris du Pliocène de Sainzelles près de Le Puy (Haute-Loire)*, Annales des Sciences naturelles, 15, 85-97.

Bravard, A. 1828. *Monographie de la Montagne de Perrier, près d'Issoire (puy-de-Dôme) et de deux espèces fossilés du genre Felis découvertes dans l'une de ses couches d'alluvion*. Clermont-Ferrand, 145pp.

Broom, R. 1937. *On some new fossil mammals from limestone caves of the Transvaal*. South African Journal of Science, 33, 750-769.

Caloi, L., and Palombo, M. R. 1996. *Latest Early Pleistocene mammal faunas of Italy, biochronological problems*. Il Quaternario, 8, 391-402.

Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M., Parés, J. M., Pérez-González, A., Cuenca-Besós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., Made, J., van der, Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D. G., Martín-Torres, M., Rodríguez, X. P., Stock, G. M., Vergés, J. M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., and Arsuaga, J. L. 2008. *The first hominin of Europe*. Nature, 452, 465-469.

Cherin, M., Alba, D. M., Crotti, M., Menconero, S., Moullé, P. É., Sorbelli, L., and Madurell-Malapeira, J. 2020. *The post-Jaramillo persistence of Sus strozii (Suidae, Mammalia) in Europe: new evidence from the Vallparadís Section (NE Iberian Peninsula) and other coeval sites*. Quaternary Science Reviews, 233, 106234.

Christiansen, P., and Adolfssen, J. S. 2007. *Osteology and ecology of Megantereon cultridens SE311 (Mammalia; Felidae; Machairodontidae), a sabrecat from the Late Pliocene-Early Pleistocene of Senèze, France*. Zoological Journal Linnean Society, 151, 833-884.

Clark, P., Archer, D., Pollard, D., Blum, J. D., Rial, J. A., Brovkin, V., Mix, A. C., Pisias, N. G., and Roy, M. 2006. *The Middle Pleistocene transition: characteristics, mechanisms, and implications for long-term*

changes in atmospheric pCO₂. Quaternary Science Reviews, 25, 3150-3184.

Coltorti, M., Albianelli, A., Bertini, A., Ficarelli, G., Laurenzi, M. A., Napoleone, G., and Torre, D. 1998. *The Colle Curti Mammal site in the Colfiorito Area (Umbria-Marchean Apennine, Italy): Geomorphology, stratigraphy, paleomagnetism and palynology*. Quaternary International, 47-48, 107-116.

Combourieu-Nebout, N. 1993. *Vegetation response to upper Pliocene glacial/interglacial cyclicity in the central Mediterranean*. Quaternary Research, 40, 228-236.

Combourieu-Nebout, N. 1995. *Réponse de la végétation de l'Italie méridionale au seuil climatique de la fin du Pliocène d'après l'analyse pollinique haute résolution de la section de Semaforo (2,46 à 2,1 Ma)*. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris 321, 659-665.

Combourieu-Nebout, N., and Vergnaud-Grazzini, C. 1991. *Late Pliocene Northern Hemisphere glaciations: the continental and marine responses in the central Mediterranean*. Quaternary Science Reviews, 10, 319-334.

Crochet, J. Y., Welcomme, J. L., Ivorra, J., Ruffet, G., Boulbes, N., Capdevila, R., Claude, J., Firmat, C., Metais, G., Michaux, J., and Pickford, M. 2009. *Une nouvelle faune de vertébrés continentaux, associée à des artefacts dans le Pléistocène inférieur de l'Hérault (Sud de la France), vers 1,57 Ma*. Comptes Rendus Palevol, 8, 725-736.

Croizet, J. B., and Jobert, A. C. G. 1828. *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*, 1, 1-224.

Crocker, Anya J., Bernhard David Naafs, Thomas Westerhold, Rachael Helen James, Matthew J. Cooper, Ursula Roehl, Richard Pancost, Colin Osborne, David John Beerling, and Wilson, P. A. "Evolution of the Sahara revealed by eleven million years of variability in dust export." In *AGU Fall Meeting Abstracts*, vol. 2019, pp. GC53D-05. 2019.

Cuvier, G. 1812. *Recherches sur les Ossements Fossiles de quadrupèdes*. Tome IV, 4th part. Deterville,

Paris, 72 pp.

Del Campana, D. 1913. *I cani Pliocenici di Toscana*. Paleontographia Italica, 19, 25-62.

Depéret, C. 1890. *Les animaux pliocènes du Rousillon*. Mémoires de la Société Géologique de France, 3, 1-164.

Ewer, R. F. 1955. *The fossil carnivores of Transvaal caves, Machairodontinae*. Proceedings of the Zoological Society of London 125, 587-615.

Faith, J. Tyler, Christian A. Tryon, and Peppe, D. J. "Environmental change, ungulate biogeography, and their implications for early human dispersals in equatorial East Africa." In *Africa from MIS 6-2*, pp. 233-245. Springer, Dordrecht, 2016.

Falguères, C., Bahain, J. J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E., Bischoff, J. L., and Dolo, J. M. 1999. *Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain*. Journal of Human Evolution 37, 343-352.

Ficarelli, G., and Torre., D. 1968. Upper Villafranchian panthers of Tuscany. Palaeontographia Italica, 64, 173-184.

Forsyth Major, C. I. 1877. *Considerazioni sulla fauna dei mammiferi pliocenici e post-pliocenici della Toscana*. Memorie Società Toscana di Scienze Naturali, 3, 202-227.

Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher, C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Antón, S., Bosinski, G., Jöris, O., de Lumley, M., Majsuradze, G., and Mouskhelishvili., A. 2000. *Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age*. Science 288, 1019-1025.

Galobart, A., and J. Maroto. 2003. *Los yacimientos paleontológicos de Incarcal (Crespia)*. Paleontologia i Evolució 34.

García, N. 2003. *Osos y otros carnívoros de la sierra de Atapuerca*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo, pp. 575.

García, N., and Arsuaga, J. L. 1999. *Carnivores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain)*. Journal of

Human Evolution, 37, 415-430.

Gibbard, P. L., Head, M. J., Walker, M. J. C., and Sub-commission on Quaternary Stratigraphy. 2010. *Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma*. Journal Quaternary Science, 25, 96-102.

Gignoux, M. 1916. *L'étage Calabrien (Pliocène supérieur marin) sur le versant NE del l'Apennin, entre le Monte Gargano et Plaisance*. Bulletin de la Société Géologique de France, 4, 324-348.

Giozzi, E., Abbazi, L., Ambrosetti, P., Argenti, P., Azzaroli, A., Caloi, L., Capasso Barbato, L., Di Stefano, G., Esu, D., Ficarelli, G., Girotti, O., Kotsakis, T., Masini, F., Mazza, P., Mezzabotta, C., Palombo, M. R., Petronio, C., Rook, L., Sala, B., Sardella, R., Zanolza, E., and Torre., D. 1997. *Biochronology of selected mammals, molluscs, ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art*. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 103, 369-388.

Grant, K., U. Amarathunga, J. Amies, P. Hu, Y. Qian, T. Penny, L. Rodríguez-Sanz et al. "Abrupt change in North African hydroclimate and landscape evolution 3.2 million years ago." (2021).

Harstone-Rose, A., Werdelin, L., de Ruiter, D. J., Berger, L. R., and Churchill., S. E. 2010. *The Plio-Pleistocene ancestor of wild dogs, Lycaon sekowei n. sp.* Journal of Paleontology, 84, 299-308.

Head, M.J., Gibbard, P. and Salvador, A., 2008. *The Quaternary: its character and definition*. Episodes, 31(2), 234.

Head, M.J. and Gibbard, P.L., 2005. *Early-Middle Pleistocene transitions: an overview and recommendation for the defining boundary*. Geological Society, London, Special Publications, 247(1), 1-18.

Heintz, E., Guérin, C., Martin, R. and Prat., F.1974. *Principaux gisements villafranchiens de France: listes fauniques et biostratigraphie*. Mémoires du Bureau pour la Recherche Géologique et Minière (France), 78, 131-135.

Hemmer, H. 1964. *Studien an Panthera schaubi Viret aus dem Villafranchien von Saint-Vallier (Drô-*

- me). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 122, 324-336.
- Hemmer, H., Kahlke, R. D., and Vekua, A. K. 2001. *The jaguar Panthera onca gombaszoegensis (Kretzoi, 1938) (Carnivora: Felidae) in the late Lower Pleistocene of Akhalkalaki (South Georgia; Transcaucasia) and its evolutionary and ecological significance*. Géobios, 34, 475-486.
- Hemmer, H., Kahlke, R. D., and Vekua, A. K. 2004. *The Old World puma—Puma pardoides (Owen, 1846) (Carnivora: Felidae)— in the Lower Villafranchian (Upper Pliocene) of Kvabebi (East Georgia, Transcaucasia) and its evolutionary and biogeographical significance*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen, 233, 197-231.
- Hendey, Q. B. 1974. *The Late Cenozoic carnivora of the south-western Cape Province*. Annals of South African Museum, 63, 1-369.
- Hibbard, C. W. 1934. *Two new genera of Felidae from the middle Pliocene of Kansas*. Kansas Academy of Sciences Transactions, 37, 788-796.
- Howell, F.C. 1959. *The Villafranchian and Human Origins*. Science, 130, 831-844.
- Hu, C. K., and Qi, T. 1978. *Gongwangling Pleistocene mammalian fauna of Lantian, Shaanxi*. Palaeontologia Sinica, New Series C 21, 1-64.
- Hugueney, M., Guérin, C., and Poidevin, J. L. 1989. *Découverte de Trogontherium minus Newton 1890 (Rodentia: Castoridae) dans le Villafranchien inférieur de Perrier-Étouaires (Puy-de-Dôme, France): implications phylogénétiques*. Comptes Rendus Academie des Sciences Paris, 309, 763-768.
- Kahlke, R. D. 2000. *The Early Pleistocene (Epivillafranchian) faunal site of Untermassfeld (Thuringia, central Germany). Synthesis of new results*. Eraul, 92, 123-138.
- Kahlke, R. D. 2007. *Late Early Pleistocene European large mammals and the concept of an Epivillafranchian biochron*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 259, 265-278.
- Koufos, G. D. 1992. *The Pleistocene carnivores of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece)*. Annales de Paléontologie, 78, 205-257.
- Koufos, G. D. 2001. *The Villafranchian mammalian faunas and biochronology of Greece*. Bolletino Società Paleontologica Italiana, 40, 217-223.
- Koufos, G. D., and D. S. Kostopoulos. 1997. *New carnivore material from the Plio-Pleistocene of Macedonia (Greece) with a description of a new canid*. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, 34, 33-63.
- Kretzoi, M., 1938. *Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer übersicht der Gesamtfauuna (Ein Beitrag zur stratigraphie des Altquartars)*. Annales Musei nationalis hungarici, 31, 88-157.
- Kretzoi, M. 1941. *Siebenbürgische Elotheriiden*. Foldtani Kozlony, 71, 7-12.
- Kretzoi, M. 1942. *Tigeriltis, iltis und nerz im ungarischen Pleistozan*. Foldtani Kozlony 72, 323-344.
- Kurten, B. 1957. *The bears and hyaenas of the interglacials*. Quaternaria, 4, 69-81.
- Kurten, B. 1958. *Life and death of the Pleistocene cave bear*. Acta Zoologica Fennica 95, 1-59.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London, 317 pp.
- Kurtén, B. 1973. *Pleistocene Jaguars in North America*. Commentationes Biologicae, 62, 1-23.
- Kurten, B. 1976. *The Cave Bear Story. Life and death of a vanished animal*. Columbia University Press, New York, 163 pp.
- Kurtén, B., and Crusafont-Pairó, M. 1977. *Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain)*. Commentationes Biologicae, 85, 1-39.
- Kurtén, B., and Andersson, E. 1980. *Pleistocene mammals of North America*. Columbia University Press, New York, 442 pp.
- Kurtén, B., and Werdelin, L. 1984. *The relationships of Lynx shansius Teilhard*. Annales Zoologici Fennici, 21, 129-133.
- Lacombat, F., Abbazzi, L., Ferreti, M., Martinez-Navarro, B., Moullé, P. E., Palombo, M. R., Rook, L., Turner, A., and Valli, A. M. F. 2008. *New data on*

- the Early Villafranchian fauna from Vialette (Haute-Loire, France). *Collection of the Crozatier museum (Le Puy-en-Velay, Haute-Loire, France)*. Quaternary International, 179, 64-71.
- Lewis, M., Pacher, M., and Turner, A. In press. *The larger Carnivora of the West Runton Freshwater Bed*. Quaternary International.
- Lisiecki, L. E., and Raymo, M. E. 2005. *A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic 18O records*. *Paleoceanography*, 20, 1-17.
- Lister, A. M., and van Essen, H. E. 2003. *Mammuthus rumanus the earliest mammoth in Europe*, pp. 47-52 in A. Petculescu and F. Stiuca (eds.), *Advances in Vertebrate Palaeontology "Hent to Panta"*, Institut of Speleology of the Romanian Academy, Bucharest.
- Lister, A. M., Sher A. V., Essen, H., and Wei, G. 2005. *The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia*. Quaternary International, 126, 49-64.
- Loreille, O., Orlando, M., Patou-Mathis, M., Philippe, M., Taberlet, P. and Hanni, C. 2001. *Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear Ursus spelaeus and brown bear Ursus arctos lineages*. *Current biology*, 11, 200-203.
- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., Ponce de León, M. S., Zollikofer, C. P. E., Rightmire, G. P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agustí, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martínez-Navarro, B., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., and Rook, L. 2007. *Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia*. *Nature*, 449, 305-310.
- Madurell-Malapeira, J., Alba, D. M., and Moyà-Solà, S. 2009. *Carnivora from the late Early Pleistocene of Cal Guardiola (Terrassa, Vallès-Penedès Basin, Catalonia, Spain)*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 Suppl., 3, 139A-140A.
- Madurell-Malapeira, J., Alba, D. M., Moyà-Solà, S., Aurell-Garrido, J. 2010a. *The Iberian record of the puma-like cat Puma pardoides (Owen, 1846)*. *Comptes Rendus Palevol*, 9, 55-62.
- Madurell-Malapeira, J., Alba, D. M., Moyà-Solà, S., and Aurell-Garrido, J. 2010b. *The Eurasian puma-like cat Puma pardoides (Owen 1846) (Carnivora, Felidae): Taxonomy, Biogeography and dispersal events*. *Cidaris*, 30, 169-172.
- Madurell-Malapeira, J., Minwer-Barakat, R., Alba, D.M., Garcés, M., Gómez, M., Aurell-Garrido, J., Ros-Montoya, S., Moyà-Solà, S. and Berástegui, X., 2010. *The Vallparadís section (Terrassa, Iberian Peninsula) and the latest Villafranchian faunas of Europe*. *Quaternary Science Reviews*, 29(27-28), 3972-3982.
- Madurell-Malapeira, J., Rook, L., Martínez-Navarro, B., Alba, D. M., Aurell-Garrido, J., and Moyà-Solà, S. 2013. *The latest European painted dog*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(5), 1244-1249.
- Madurell-Malapeira, J., Ros-Montoya, S., Espigares, M. P., Alba, D. M., & Aurell-Garrido, J. 2014. *Villafranchian large mammals from the Iberian Peninsula: paleobiogeography, paleoecology and dispersal events*. *Journal of Iberian Geology*, 40(1), 167-178.
- Madurell-Malapeira, J., Alba, D. M., Espigares, M. P., Vinuesa, V., Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B., and Moyà-Solà, S. 2017. *Were large carnivores and great climatic shifts limiting factors for hominin dispersals? Evidence of the activity of Pachycrocuta brevirostris during the Mid-Pleistocene Revolution in the Vallparadís Section (Vallès-Penedès Basin, Iberian Peninsula)*. *Quaternary International*, 431, 42-52.
- Madurell-Malapeira, J., Bartolini-Lucenti, S., Prat-Vericat, M., Sorbelli, L., Blasetti, A., Ferreti, M. P. and Cherin, M. (2021). *Jaramillo-aged carnivores from Collecorti (Colfiorito Basin, Italy)*. *Historical Biology*, 1-13.
- Magri, D., and Palombo, M. R. 2013. *Early to Middle Pleistocene dynamics of plant and mammal communities in South West Europe*. *Quaternary International*, 288, 63-72.
- Markov, G. N., and Spassov, N. 2003. *Primitive mammoths from Northeast Bulgaria in the context of the earliest mammoth migrations in Europe*; pp. 53-58 in A. Petculescu and E. Stiuca (eds.), *Advances in*

- Vertebrate Palaeontology *Hen to Pantha*. Institut of Speleology of the Romanian Academy, Bucharest.
- Martínez-Navarro, B. 2010. *Early Pleistocene faunas of Eurasia and hominid dispersals*; pp. 207–224 in J. G. Fleagle, J. J. Shea, F. E. Grine, A. L. Baden, and R. E. Leakey (eds.), *Out of Africa I: Who? When? and Where?* Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series, Springer Press.
- Martínez Navarro, B., and Palmqvist, P. 1995. *Presence of the African machairodont Megantereon whitei (Broom 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia) in the Lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus*. Journal of Archaeological Science, 22,569-582.
- Martínez-Navarro, B., Espigares, M. P., and Ros, S. 2003a. *Estudio preliminar de las asociaciones de grandes mamíferos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Orce, Granada, España) (Informe de las campañas de 1999-2002)*; pp. 115–136 in I. Toro, J. Agustí and B. Martínez-Navarro (eds.), *El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva-3, Orce (Granada)*. Memoria científica campañas 1999-2002. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, Sevilla.
- Martínez-Navarro, B. and Rook, L. 2003b. *Gradual evolution in the African hunting dog lineage. Systematic implications*. Comptes Rendus Palevol, 2, 695-702.
- Martínez-Navarro, B., Toro, I., and Agustí, J. 2004b. *Las asociaciones de grandes mamíferos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Orce, Granada, España): Resultados preliminares*; pp. 292–305 in E. Baquedano and S. Rubio (eds.), *Miscelánea Homenaje a Emiliano Aguirre, Paleontología*. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, Madrid.
- Maslin, M. A., and Ridgwell, A. J. 2005. *Mid-Pleistocene revolution and the 'eccentricity myth'*; pp. 19–34 in M. J. Head and P. L. Gibbard (eds.), *Early Middle Pleistocene transitions: The Land Ocean Evidence*. Geological Society, London, Special Publication.
- Mazza, P. and Rustioni, M. 1992. *Morphometric revision of the Eurasian species Ursus etruscus Cuvier*. Paleontographia Italica, 79, 101-146.
- Mecozzi, B., Sardella, R., Boscaini, A., Cherin, M., Costeur, L., Madurell-Malapeira, J., Pavia, M., Profico, A. and Iurino, D.A., 2021. *The tale of a short-tailed cat: New outstanding Late Pleistocene fossils of Lynx pardinus from southern Italy*. Quaternary Science Reviews, 106840.
- Medin, T., Martínez-Navarro, B., Rivals, F., Madurell-Malapeira, J., Ros-Montoya, S., Espigares, M.P., Figueirido, B., Rook, L. and Palmqvist, P., 2017. *Late Villafranchian Ursus etruscus and other large carnivores from the Orce sites (Guadix-Baza basin, Andalusia, southern Spain): Taxonomy, biochronology, paleobiology, and ecogeographical context*. Quaternary International, 431, 20-41.
- Moullé, P. E., 1992. *Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Roquebrunne, Cap Martin, Alpes Maritimes). Étude paléontologique des Carnivores, Equidae, Suidae et Bovidae*. Ph.D. dissertation, Muséum National d'Historie Naturelle, Paris.
- Moullé, P. E., Lacombe, F., and Echassoux, E. 2006. *Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrunne-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe*. L'Anthropologie 110, 837-849.
- Musil, R. 1972. *Die Caniden der Stránská Skála*. Anthropos, 20,77-106.
- Musil, R. 1995. *Large fauna of talus cone at the Stránská Skála Hill*. Anthropos, 26, 65-83.
- Musil, R. 2001. *Die Ursiden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld*; pp. 557–587 in R. D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, Römisch-Germisches Zentralmuseum, Bonn.
- Olive, F. 2006. *Évolution des grands Carnivores au Plio Pléistocène en Afrique et en Europe occidentale*. L'Anthropologie, 110, 850-869.
- Oms, O., Parés, J. M., Martínez-Navarro, B., Agustí, J.,

- Toro, I., Martínez-Fernández, G., and Turq, A. 2000. *Early human occupation of Western Europe: Paleomagnetic dates for two paleolithic sites in Spain*. Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A. 97, 10666-10670.
- Owen, R. 1846. *A history of British fossil mammals and birds*. Carnivora, London, 161-183.
- O'Regan, H., and Turner, A. 2004. *Biostratigraphic and palaeoecological implications of new fossil felid material from the Plio-Pleistocene site of Tegehlen, The Netherlands*. Palaeontology, 47, 1181-1193.
- Palmqvist, P., Torregrosa, V., Pérez-Claros, J.A., Martínez-Navarro, B., and Turner, A. 2007. *A re-evaluation of the diversity of Megantereon (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) and the problem of species identification in extinct carnivores*. Journal of Vertebrate Paleontology, 27, 160-175.
- Palombo, M. R. 2004. *Biochronology of the Plio-Pleistocene mammalian faunas of Italian peninsula: knowledge, problems and perspectives*. Il Quaternario, 17, 565-578.
- Palombo, M. R. 2010. *A scenario of human dispersal in the northwestern Mediterranean throughout the Early to Middle Pleistocene*. Quaternary International, 223-224, 179-194.
- Palombo, M. R., and Valli, A. F. M. 2004. *Biochronology of large mammal faunas from Pliocene to Middle Pleistocene in France*. Geologica Romana, 37, 145-163.
- Palombo, M. R., Sardella, R., and Novelli, M. 2008. *Carnivora dispersal in Western Mediterranean during the last 2.6 Ma*. Quaternary International, 179, 72-78.
- Pérez, B., and Soria, D. 1989-1990. *Análisis de las comunidades de mamíferos del Plioceno de Layna (Soria) y La Calera (Teruel)*. Paleontología i Evolució, 23, 231-238.
- Petrucci, M. 2008. *Analisi sistematica dei macro-mammiferi di Pirro Nord (Apricena, Foggia, Puglia)*. Ph.D. dissertation, University of Torino, Torino.
- Petrucci, M., and Sardella, R. 2009. *Ursus etruscus Cuvier, 1823 from the Early Pleistocene of Monte Argentario (Southern Tuscany, Central Italy)*. Bollettino della Società Paleontologica Italiana, 48, 89-94.
- Qiu, Z., T. Deng, and Wang, B. 2004. *Early Pleistocene mammalian fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China*. Palaeontologia Sinica, 191, 1-198.
- Rabeder, G., and Withalm, G. 2006. *Brown bear remains (Ursidae, Mammalia) from early Pleistocene cave fillings of Deutsch-Altenburg (Lower Austria)*; pp. 47-48 in 12th International Cave Bear Symposium, Aridea, Macedonia, Greece, 2-5 November 2006.
- Rabader, G., Pacher, M., and Withalm, G. 2010. *Early Pleistocene Bear remains from Deutch-Altenburg (Lower Austria)*. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Band 17, Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Vienna, 116 pp.
- Radulescu, C., and Samson, P. M. 2001. *Biochronology and evolution of the Early Pliocene to the Early Pleistocene mammalian faunas of Romania*. Bollettino della Società Paleontologica Italiana, 40, 285-291.
- Reumer, J. W. F., Rook, L., Van Der Borg, K., Post, K., Mol, D., and de Vos, J. 2003. *Late Pleistocene survival of the sabertoothed cat Homotherium in Northwestern Europe*. Journal of Vertebrate Paleontology, 23, 260-262.
- Ristori, L. 1897. *L'Orso Pliocenico di Valdarno e d'Olivola in Val di Magra*. Palaeontographia Italica 3, 15-77.
- Rook, L. 1993. *I cani dell'Eurasia dal Miocene superiore al Pleistocene medio*. Ph. D. dissertation, Università degli studi di Firenze, Firenze.
- Rook, L. 1994. *The Plio-Pleistocene Old World Canis (Xenocyon) ex gr. falconeri*. Bollettino della Società Paleontologica Italiana, 33, 71-82.
- Rook, L., Martínez-Navarro, B., and Howell, F. C. 2004. *Occurrence of Theropithecus sp. in the Late Villafranchian of Southern Italy and implication for Early Pleistocene "out of Africa"*. Journal of Human Evolution, 47, 267-277.

- Rook, L., and Martínez-Navarro, B. 2010. *Villafranchian: the long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronologic unit*. Quaternary International, 219, 134-144.
- Rook, L., Lucenti, S. B., Bukhsianidze, M., and Lorkipaniidze, D. 2017. *The Kvabebi Canidae record revisited (late Pliocene, Sighnaghi, eastern Georgia)*. Journal of Paleontology, 91(6), 1258-1271.
- Ruddiman, W. F., Raymo, M. E., Martinson, D. G., Clement, B. M., and Backman, J. 1989. *Pleistocene evolution: northern hemisphere ice sheets and North Atlantic Ocean*. Paleoceanography, 4, 353-412.
- Rustioni, M., and Mazza, P. 1993. *The Late Villafranchian bear from Pietrafitta (Perugia, Central Italy)*. Palaeontographia Italica, 80, 51-62.
- Sardella, R. 1998. *The Plio-Pleistocene Old World dirk-toothed cat Megantereon ex gr. cultridens (Mammalia, Felidae, Machairodontinae), with comments on taxonomy, origin and evolution*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie—Monatshefte, 207, 1-36.
- Savage, D. E. 1960. *A survey of various Late Cenozoic Vertebrate faunas of the Panhandle of Texas. Part 3: Felidae*. University of California Publications in Geological Sciences 36, 317-344.
- Shen, G., T. L. Ku, H. Cheng, R. L. Edwards, Z. Yuan, and Wang, Q. 2001. *High-precision U-series dating of Locality 1 at Zhoukoudian, China*. Journal of Human Evolution, 41, 679-688.
- Schutt, G. 1973. *Fossil mammals of Java. Pleistozane Caniden Carnivora, Mammalia aus Java*. Koninklijke Akademie van Wetenschappen, 76, 446-471.
- Schultz, C. B., and Martin, L. D. 1970. *Machairodont cats from the Early Pleistocene Broadwater and Lisco local faunas*. Bulletin of the Nebraska University State Museum, 9, 33-38.
- Schultz, C. B., and Martin, L. D. 1972. *Two lynx-like cats from the Pliocene and Pleistocene*. Bulletin of the University of Nebraska State Museum, 9, 197-203.
- Seymour, K. L. 1993. *Size change in North American Quaternary jaguars*; pp. 343-372 in R. A. Martin and A. D. Barnosky (eds.), *Morphological change in Quaternary mammals of North America*, Cambridge (Cambridge University Press).
- Sorbelli, L., Alba, D. M., Cherin, M., Moullé, P. É., Brugal, J. P., and Madurell-Malapeira, J. 2021. *A review on Bison schoetensacki and its closest relatives through the early-Middle Pleistocene transition: Insights from the Vallparadís Section (NE Iberian Peninsula) and other European localities*. Quaternary Science Reviews, 261, 106933.
- Sotnikova, M. V. 1989. *Carnivora of the Pliocene and Early Pleistocene*. Trudy Geologicheskogo Instituta AN SSSR, 440:;1--125.
- Sotnikova, M. V. 2001. *The fossil Canidae from the Pleistocene deposits of Untermassfeld near Meiningen*; pp. 607-632. in R. D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, Römisch-Germisches Zentralmuseum, Bonn.
- Sotnikova, M., and Rook, L. 2010. *Dispersal of the Canini (Mammalia, Canidae: Caninae) across Eurasia during the Late Miocene to Early Pleistocene*. Quaternary International, 212, 86-97.
- Spassov, N. 1997. *Villafranchian succession of mammalian megafaunas from Bulgaria and the biozonation of south-east Europe*; pp. 669-676 in J. P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.): *Actes du Congrès Biochrom'97, Mémoires et travaux Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier*, 21.
- Suc, J. P., Bertini, A., Combourieu-Nebout, N., Diniz, F., Leroy, S., Russo Ermolli, E., Zheng, Z., Bessais, E., and Ferrier, J. 1995. *Structure of west Mediterranean and climate since 5.3 Ma*. Acta Zoologica Cracoviensia, 38, 3-16.
- Teilhard de Chardin, P., and Piveteau, J. 1930. *Les mammifères fossiles de Nihowan*. Annales de Paléontologie, 19, 1-134.
- Thenius, E. 1954. *Die Caniden (Mammalia) aus den Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung Cuon*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontol-

ogie Abhandlungen, 99, 230-286.

Torre, D., Albanelli, A., Bertini, A., Ficarelli, G., Masini, F., and Napoleone, G. 1996. *Paleomagnetic calibration of Plio-Pleistocene mammal localities in central Italy*. Acta Zoologica Cracoviensia, 39, 559-570.

Torres, T. 1992. *Los restos de oso del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y el material de Ursus etruscus G. Cuvier del Villafranquiense europeo*; pp. 87-96 In J. Gibert (ed.), *Presencia humana en el Pleistoceno Inferior de Granada y Murcia - Proyecto Orce- Cueva Victoria (1988-1992)*. Ayuntamiento de Orce (Granada).

Turner, A. 1990. *The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa*. Geobios, 23, 349-368.

Turner, A., 1999. *Larger carnivores (Mammalia, Carnivora) from Westbury Cave*; pp. 175-193 in P. Andrews, J. Cook, C. Stringer, and A. Carrant (eds.), *Westbury Cave: The Natural History Museum Excavations 1976-1984*. Bristol: Western Academic and Specialist Press.

Turner, A., and Antón, M. 1996. *The giant hyaena Pachycrocuta brevirostris (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae)*. Geobios, 29, 455-468.

Turner, A., and Antón, M. 1997. *The big cats and their fossil relatives*, Columbia University Press, New York, 230 pp.

Turner, A., Antón, M., and Werdelin, L. 2008. *Taxonomy and evolutionary patterns in the fossil Hyaenidae of Europe*. Geobios, 41, 677-687.

Viret, J. 1954. *Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens*. Nouvelles Archives du Museum d'Histoire naturelle de Lyon, 4, 1-200.

Werdelin, L. 1981. *The evolution of lynxes*. Annales Zoologici Fennici, 18, 37-71.

Werdelin, L. and Solounias, N. 1991. *The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution*. Fossils and Strata 30, 1-104.

Werdelin, L. and Lewis, M.E. 2000. *Carnivora from the South Turkwel hominid site, northern Ken-*

ya. Journal of Paleontology, 74(6), 1173-1180.

Zdansky, O. 1924. *Jungtertiäre Carnivoren Chinas*. Palaeontologia Sinica, 2, 1-151.