



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

2019

TESIS
DOCTORAL

Carlos Coca Ortega

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE LA
DENTICIÓN EN LA FAMILIA HYAENIDAE

Ecomorfología y Evolución de la dentición en la familia Hyaenidae

Tesis doctoral

Carlos Coca Ortega

Director: Juan Antonio Pérez Claros

Programa de Doctorado en Diversidad

Biológica y Medio Ambiente


Facultad de Ciencias

Universidad de Málaga, 2019



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTOR: Carlos Coca Ortega

 <http://orcid.org/0000-0002-4992-5667>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): riuma.uma.es



*A mis padres,
por todo lo que han hecho por mí.
Os quiero.*



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

ÍNDICE:

AGRADECIMIENTOS:	1
1. INTRODUCCIÓN:.....	3
1.1. Especies actuales.....	6
1.1.1. <i>Crocota crocuta</i>	6
1.1.2. <i>Hyaena hyaena</i>	7
1.1.3. <i>Parahyaena brunnea</i>	8
1.1.4. <i>Proteles cristatus</i>	9
1.2. Caracterización ecomorfológica de la familia Hyaenidae	11
1.3. Evolución dental y filogenia de la familia Hyaenidae	14
1.4. Géneros y especies presentes en la filogenia de Turner, Antón y Werdelin, 2008.....	20
1.5. Especies utilizadas en la presente tesis doctoral que no aparecen en la filogenia de Turner, Antón y Werdelin, 2008	36
1.6. Distribución de los ecomorfotipos a lo largo del tiempo.....	38
1.7. Objetivos de la presente tesis y organización de la memoria	41
1.8. Nota sobre algunos anglicismos	43
2. MATERIAL Y MÉTODOS	45
2.1 Material familia Hyaenidae.....	45
2.2 Material Orden Carnivora	61
3. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DE LA DENTICIÓN DE LA FAMILIA HYAENIDAE	71
3.1. Canino superior.....	72
3.1.1. Longitud del canino superior	72
3.1.2. Anchura del canino superior.....	74
3.2. Primer premolar superior	75
3.2.1 Longitud del primer premolar superior	75
3.2.2. Anchura del primer premolar superior.....	77
3.3. Segundo premolar superior	78
3.3.1. Longitud del segundo premolar superior	78
3.3.2. Anchura del segundo premolar superior.....	79
3.4. Tercer premolar superior.....	80
3.4.1. Longitud del tercer premolar superior	80
3.4.1. Anchura del tercer premolar superior.....	82

3.5. Cuarto premolar superior	83
3.5.1. Longitud del cuarto premolar superior	83
3.5.2. Anchura del cuarto premolar superior	84
3.6. Primer molar superior	85
3.6.1. Longitud del primer molar superior	85
3.6.2. Anchura del primer molar superior	87
3.7. Segundo molar superior.....	88
3.7.1. Longitud del segundo molar superior.....	88
3.7.2. Anchura del segundo molar superior	90
3.8. Canino inferior	91
3.8.1. Longitud del segundo molar superior.....	91
3.8.2. Anchura del segundo molar superior	92
3.9. Primer premolar inferior.....	93
3.9.1. Longitud del primer premolar inferior	93
3.9.2. Anchura del primer premolar inferior	95
3.10. Segundo premolar inferior.....	96
3.10.1. Longitud del segundo premolar inferior.....	96
3.10.2. Anchura del segundo premolar inferior	97
3.11. Tercer premolar inferior	98
3.11.1. Longitud del primer premolar inferior	98
3.11.2. Anchura del segundo premolar inferior	100
3.12. Cuarto premolar inferior.....	101
3.12.1. Longitud del cuarto premolar inferior	101
3.12.1. Anchura del cuarto premolar inferior	103
3.13. Primer molar inferior	104
3.13.1. Longitud del primer molar inferior	104
3.13.2. Anchura del primer molar inferior.....	105
3.14. Segundo molar inferior	106
3.14.1. Longitud del segundo molar inferior	106
3.14.2. Anchura del segundo molar inferior.....	108
3.15. Aspectos generales	109

4. ANÁLISIS ALOMÉTRICOS	111
4.1. Análisis alométricos de la dentición de la familia	
Hyaenidae dentro del contexto del orden Carnivora	111
4.1.1. Ecuaciones alométricas	111
4.1.2. Aspectos generales de las alometrías dentales	119
4.1.3. Alometrías respecto a la masa corporal	120
4.2. Análisis bivariantes de la dentición de la familia Hyaenidae dentro	
de su propio contexto	124
4.2.1. Canino superior	126
4.2.2. Primer premolar superior	127
4.2.3. Segundo premolar superior	129
4.2.4. Tercer premolar superior	130
4.2.5. Cuarto premolar superior	132
4.2.6. Primer molar superior	134
4.2.7. Segundo molar superior	135
4.2.8. Canino inferior	136
4.2.9. Primer premolar inferior	137
4.2.10. Segundo premolar inferior	139
4.2.11. Tercer premolar inferior	140
4.2.12. Cuarto premolar inferior	141
4.2.13. Primer molar inferior	142
4.2.14. Segundo molar inferior	144
4.2.15. Longitud del trigónido frente al talónido del m1.	145
4.2.16. Relación entre longitud y anchura	
en las distintas piezas dentales.	146
5. ANÁLISIS MULTIVARIANTE	147
5.1. Análisis Multivariantes de la dentición de la familia Hyaenidae dentro del	
contexto del orden Carnivora.	147
5.1.1. Serie postcanina inferior	150
5.1.2. Serie inferior	159
5.1.3. Serie postcanina superior	162
5.1.4. Serie superior	165

5.1.5. Series postcaninas superiores e inferiores, con y sin caninos	168
5.2. Análisis Multivariantes de la dentición de la familia Hyaenidae dentro de su propio contexto	175
5.2.1. Aspectos metodológicos.....	176
5.2.2. Resultados del análisis de la dentición postcanina	179
5.2.3. Discusión de los resultados sobre la dentición postcanina	195
5.3. Ocupación del morfoespacio definido por los componentes principales a lo largo del tiempo.	200
5.4. Aplicación de los análisis de componentes principales al estudio de las afinidades de los especímenes de <i>Chasmaporthetes</i> hallados en el Ártico.	203
5.5. Análisis de la dentición incluyendo los caninos.	212
6. CONCLUSIONES	223
7. APÉNDICES.....	225
7.1. Dentición hiénidos fósiles y actuales.	225
7.1.1. Dentición superior. Medias por variable dental.	225
7.1.2. Dentición superior. Número de observaciones por variable.....	227
7.1.3. Dentición inferior. Medias por variable dental.....	229
7.1.4. Dentición inferior. Número de observaciones por variable.	231
7.1.5. Medidas de la carnecera inferior.	233
7.2. Medidas individuales principales elementos de la dentición postcanina.	234
7.2.1. Longitud anteroposterior del Segundo Premolar Superior	234
7.2.2. Longitud mesiolateral del Segundo Premolar Superior	236
7.2.3. Longitud anteroposterior del Tercer Premolar Superior	238
7.2.4. Longitud mesiolateral del Tercer Premolar Superior.....	241
7.2.5. Longitud anteroposterior del Cuarto Premolar Superior	243
7.2.6. Longitud mesiolateral del Cuarto Premolar Superior	245
7.2.7. Longitud anteroposterior del Tercer Premolar Inferior.....	247
7.2.8. Longitud mesiolateral del Tercer Premolar Inferior	250
7.2.9. Longitud anteroposterior del Cuarto Premolar Inferior	253
7.2.10. Longitud mesiolateral del Cuarto Premolar Inferior.....	257
7.2.11. Longitud anteroposterior del Primer Molar Inferior	260
7.2.12. Longitud mesiolateral del Primer Molar Inferior	262

7.3. Yacimientos a partir de los cuales se han obtenido datos para las variables de la dentición de los hiénidos fósiles	266
7.3.1. Yacimientos individuales.....	266
7.3.2. Yacimientos agrupados	272
7.4. Dentición carnívoros actuales.....	275
7.4.1. Ejemplares carnívoros actuales	275
7.4.2. Medidas carnívoros actuales	283
7.4.2.1. Medias de la dentición superior	283
7.4.2.2. Medias de la dentición inferior.....	286
7.5. Medias masas corporales carnívoros actuales.....	290
7.6. Ejemplares de las especies actuales incluidos en la presente tesis.....	292
7.7. Ecuaciones masas corporales en hiénidos	293
8. BIBLIOGRAFÍA	295
9. ABSTRACT OF THE THESIS	310
10. CONCLUSIONS	327



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Agradecimientos:

Desde muy pequeño una de mis dos grandes pasiones ha sido la paleontología. Siempre me he sentido fascinado por la historia de la vida, tanto presente como pasada, y esto fue lo que me llevó a tomar la decisión en el año 2001 de entrar en la Universidad de Valencia en la Facultad de Ciencias Biológicas. Allí se me terminó de abrir todo un mundo de posibilidades, bioquímica, genética, botánica, zoología.... pero una vez que cursé la optativa de Paleontología y Evolución, impartida por el profesor Leopoldo Márquez Sanz, decidí que la paleontología era aquello a lo que quería dedicar profesionalmente mi vida.

Al poco tiempo, gracias a Vicente Daniel Crespo Roures y a Plinio Montoya Bello, comencé a colaborar en el departamento de Paleontología, preparando el material de las excavaciones de Venta del Moro en el laboratorio. En muy poco ya conocía a todos los profesores y amigos que me dieron su apoyo estando en la facultad, como Anita, Paco, Carlitos, Héctor, Ana, Brito, Juan, Miquel De Renzi, Fernando Robles (en paz descanse) y muchos compañeros y amigos de la carrera que en aquel pequeño despacho pasamos tan buenos ratos. Gracias a Esther, Efrén, Erika, Javi, Mar, Cristina, Lucía, Alex ... por todo el tiempo que pasamos allí juntos.

Una vez finalizados mis estudios de postgrado, conseguí una beca para la formación de personal investigador aquí, en la Universidad de Málaga. Para mí fue un verdadero sueño y ni se me pasó por la cabeza el rechazarla. Sabía que iba a ser duro. Cambiar de ciudad, dejar atrás a la familia, a los amigos... pero el tener la oportunidad de cumplir ese sueño que siempre había estado en mi interior, era algo que no podía desaprovechar.

Para todos los compañeros de trabajo del Departamento de Ecología y Geología de la Universidad de Málaga, no puedo decir nada más que gracias, de verdad. Por estar ahí siempre, en mis momentos buenos, en los malos, aguantar mis tonterías y "frikees", reírnos, enfadarnos... sois sin duda, lo mejor.

Doy las gracias, muy especialmente, a Juan Antonio Pérez Claros, tanto a nivel profesional, ayudándome con las numerosas dudas que tenía en estadística y matemáticas, como a nivel personal, portándose como un verdadero amigo, en los buenos momentos, en las risas y, sobre todo, por haber estado ahí cuando he estado enfermo, deprimido, totalmente derrumbado y, por último, por no haber tirado la toalla conmigo y haber confiado en mí. Gracias de corazón, de verdad, a ti especialmente, y a Pilar y a Eva, por haberte pringado dos veranos sin poder apenas disfrutar con ellas.

Gracias a Antonio Guerra, por esos buenos momentos de café en su cafetería improvisada dentro de su despacho y a sus tiramisús. Gracias a Sergio y a Patro, por hacerme pasar tan buenos momentos con ellos en el departamento, fuera en las excavaciones y "friear" conmigo. Gracias a Quico, a Alberto y a Borja, por aguantar mis tonterías y tantas risas que nos hemos pegado. Gracias a Paul por las charlas en su despacho, con el mejor índice de calidad del aire, probado científicamente, y esas fiestas en su piscina. Y gracias a Malen, por ser un verdadero cielo y ayudarme con todos los papeleos habidos y por haber. También agradecer al resto de compañeros de fatigas de la sala de doctorandos, tanto de mi misma área, como del resto de áreas, a los que están ahora y a los que ya no están.

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a Elisabetta Cioppi por mi estancia en el Museo di Storia Naturale di Firenze y a Eileen Westwig, por su ayuda durante mi estancia en el American Museum of Natural History y cómo no, a Bienvenido Martínez y a Lorenzo Rook por, en tan poco margen de tiempo, conseguir que mi segunda estancia fuera posible y así poder optar al Doctorado Internacional. Desde ahora, mi más profundo agradecimiento a los cuatro.

También a todos los amigos que, desde la lejanía, han estado a mi lado, con horas y horas de teléfono. Gracias a Noelia, Mariajosé, Marina, Rafa, Rubén, Lorena, Mónica, Llorenç, Dani, Lola, Toni... y a mis amigos de Málaga, Carlos, Naty, Hugo, Jose, Elena, Alba, Diego, Ángela, María, Marina... por ese campeonato de Trivial y los buenos momentos que hemos pasado juntos. También a otros muchos que se quedan en el tintero, Carol, Helena, Isa, Anabelén, Rupert, Anita, Lucía, Natalia y demás "biolocos".

Y, por último, a mi familia, los que están y los que se han ido, y especialmente a mis padres, a los que les dedico la presente tesis doctoral. Sin ellos y su apoyo, no lo habría conseguido.



Capítulo 1: INTRODUCCIÓN





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

1 Introducción

La familia Hyaenidae pertenece al orden Carnívora. A pesar de que otrora se tratase de la familia de carnívoros más abundante tanto en cantidad de especímenes como de especies tanto en África, Europa como en Asia, lo que se refleja en su rico registro fósil (Werdelin y Solounias 1991), en la actualidad se trata de una de las familias con menor diversidad. Así pues, existen un total de 4 especies vivas, siendo éstas la hiena manchada: *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777), la hiena rayada: *Hyaena hyaena* (Linnaeus, 1758), la hiena parda: *Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820) y el lobo de tierra: *Proteles cristatus* (Sparrman, 1783).

El orden Carnívora (Fig. 1.1) es una subdivisión de los mamíferos placentarios en los cuales se engloba a las especies que forman parte de las dos grandes ramas llamadas Feliformia, que incluye a gatos, civetas, mangostas, fosas o las hienas, entre otros y Caniformia, que a su vez incluye a especies como perros, osos, focas, mapaches, tejones, nutrias, glotonas, etc. No todas las especies del orden son comedores de carne, como por ejemplo el oso panda que es herbívoro estricto y por ello no ha de confundirse la clasificación filogenética con el tipo de alimentación (Goswami y Friscia, 2010).

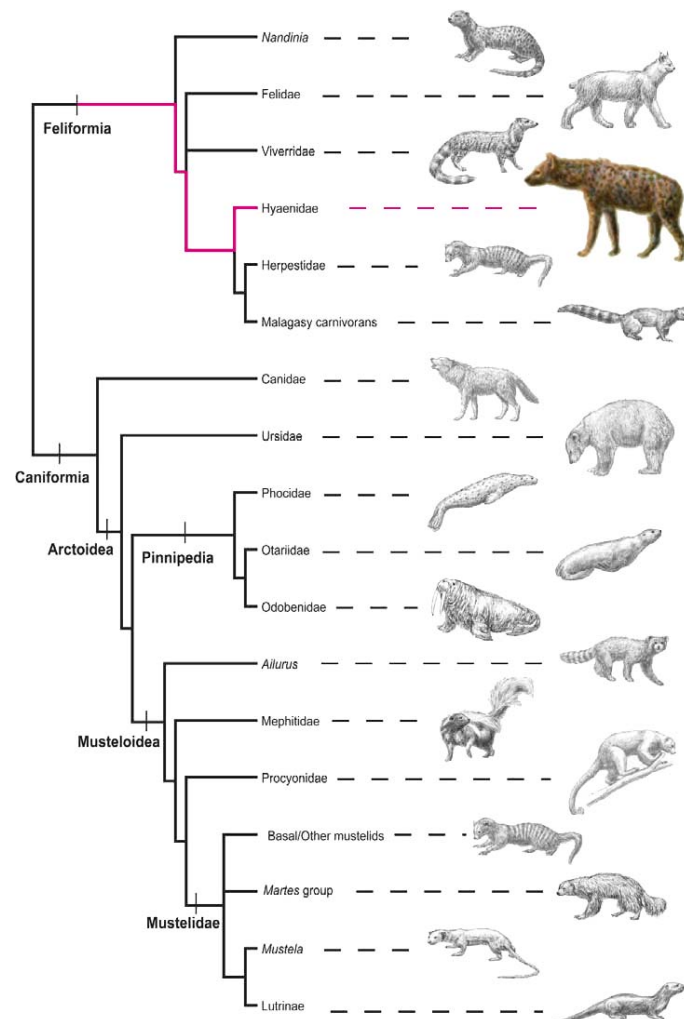


Fig.1.1. Clasificación de las familias actuales del orden Carnívora en los dos clados Feliformia y Caniformia, destacando la posición de la familia Hyaenidae. Modificada de (Goswami y Friscia, 2010).

Fig.1.1. Phylogeny of major clades of living Carnívora split into Feliformia and Caniformia suborders. Hyaenidae family is highlighted in colour. Figure adapted from (Goswami and Friscia, 2010).

Todas las especies que forman parte de este orden presentan seis pares de incisivos y dos pares de caninos, siendo las dos únicas excepciones *Enhydra lutris* (Linnaeus, 1758), con 4 incisivos en la mandíbula y *Melursus ursinus* (Shaw, 1791) con 4 incisivos en el maxilar. Una característica que presentan en común las familias que forman parte del orden Carnivora, es la presencia de dos pares de dientes modificados en forma de cuchilla llamados carníceras (Fig. 1.2). Éstas son el cuarto premolar superior y el primer molar inferior. Las dos piezas ocluyen entre sí, actuando a modo de tijeras usándolas para cortar la carne. No obstante, en algunas especies se dan casos de especialización mediante los cuales las carníceras pierden esta función al cambiar su morfología, como es el caso de algunas especies herbívoras u omnívoras. Además, en el caso del hiénido *Proteles cristatus* su adaptación a un tipo de dieta meramente mirmecófaga, ha conducido a la reducción (entre otras piezas) de sus carníceras a la mínima expresión.

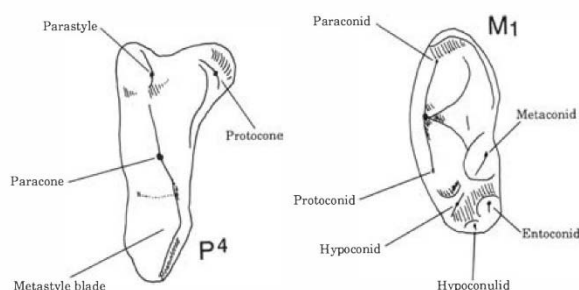


Fig.1.2. Esquema de las carníceras superior e inferior de los hiénidos, con sus respectivas cúspides. Hacia arriba mesial, hacia la derecha bucal. Modificada a partir de Werdelin y Solounias, 1991.

Fig.1.2. Schematic diagram of hyaenid P4 and m1 (carnassials), showing dental terminology. Figure adapted from Werdelin and Solounias, 1991.

A pesar de su apariencia de cánidos, filogenéticamente las hienas están muy distantes de ellos, englobándose junto con vivérridos, félidos, herpéstidos, eupléridos, nandínidos y prionodóntidos en el suborden Feliformia.

La característica principal que recoge a este suborden de carnívoros neógenos es la estructura interna de la bulla auditiva que es una cápsula ósea que encierra el oído medio e interno (Fig. 1.3). Ésta aparece en los feliformia subdividida en una doble cámara, formada por dos huesos unidos por un tabique, mientras que en el suborden Caniformia (Canidae, Ursidae, Ailuridae, Mephitidae, Procyonidae y Mustelidae) presentan unas bullas auditivas de una sola cámara (o sólo parcialmente dividida), formada por un único hueso. Este carácter es de gran importancia en el estudio de las especies de mamíferos carnívoros fósiles, puesto que se trata de un carácter muy plesiomórfico, con algunas variaciones propias dentro de las diferentes familias que componen al orden Feliformia. Así pues, géneros fósiles que habían sido referidos incluso a otras familias dentro del suborden Feliformia fueron adscritos a Hyaenidae, tales como *Thalassictis* (Gervais, 1850), *Ictitherium* (Roth y Wagner, 1854), *Tungurictis* (Colbert,

1939) o *Plioviverrops* (Kretzoi, 1938), que habían sido incluidos en la familia Viverridae por su dentición plesiomórfica. Sin embargo, después de diversos estudios realizados por Winge (1895), de Beaumont (1964, 1969) de Beaumont y Mein (1972), Solounias (1981) y Hunt (1974 y 1989), basándose en un ectotimpánico (o timpánico) posteriormente expandido y un entotimpánico caudal reducido que es prácticamente exclusivo de la familia Hyaenidae, a excepción de unos pocos vivérridos actuales y el félido *Uncia uncia* (Schreber, 1775), fueron cambiados definitivamente a la familia Hyaenidae (Werdelin y Solounias, 1991), al tratarse de un carácter altamente autapomórfico.

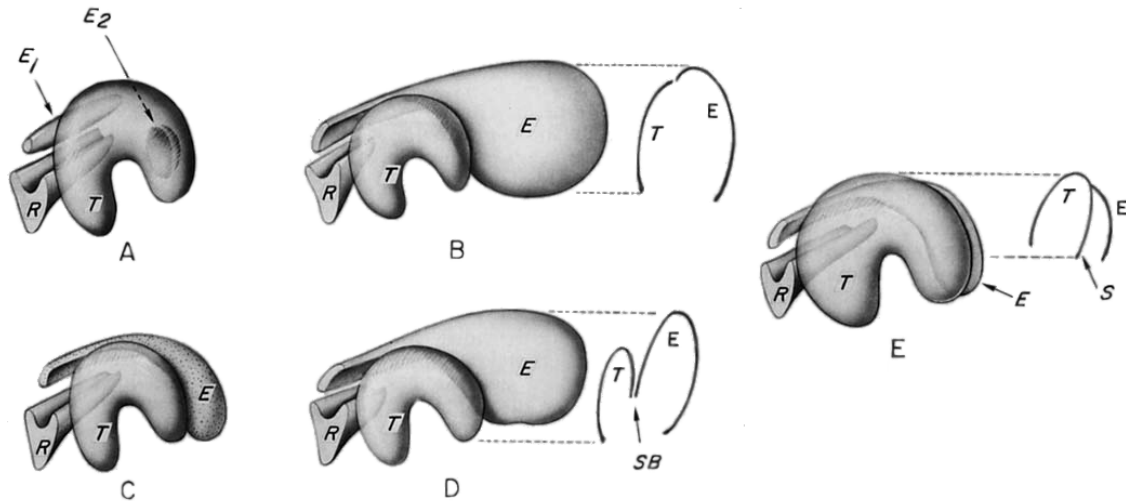


Fig.1.3. (Modificada de Hunt, 1974). Representación de los 5 tipos de Bulla auditiva en el orden Carnivora. (E: entotimpánico; T: timpánico; R: entotimpánico rostral; SB: septum bullae; S: septum). Tipo A: característica de mustélidos lutrinos y mefitinos, úrsidos y ailúridos. Posee dos entotimpánicos caudales, siendo el timpánico el que constituye la mayor parte de la bulla auditiva. Tipo B: característica de cánidos, prociónidos y el resto de mustélidos. A lo largo del desarrollo del individuo, el entotimpánico se ensancha formando la mayor parte de la bulla auditiva. En los cánidos puede aparecer un pseudosepto formado por el entotimpánico caudal. Tipo C: característica de los nandínidos (exclusiva de la única especie de la familia, *Nandinia binotata*). No existe ningún septo en la bulla, separándose el entotimpánico rostral del timpánico por un entotimpánico caudal formado por cartílago no osificado. Tipo D: característica de félidos y vivérridos. Se parece mucho al tipo B, pero en éste tipo sí aparece un verdadero "septum bullae". Tipo E: característica de los hiénidos. Tanto el timpánico como el entotimpánico caudal se ensanchan durante la ontogenia, siendo el timpánico el que acaba formando la mayor parte de la bulla auditiva, conformando una gran cámara anteroventral completamente separada mediante la aparición de un septo de una cámara postero-dorsal formada por el entotimpánico.

Fig.1.3. (Adapted from Hunt, 1974). Diagrammatic representation of the five basic types of auditory bulla in Carnivora. (E: caudal entotympanic; T: tympanic; R: rostral entotympanic; SB: septum bullae; S: septum). Type A: characteristic of ursids, otariids, odobenids, lutrine and mephitine mustelids, and Ailurids. In Type A two caudal entotympanics (E1, E2) are present. The tympanic is the greater part of the bulla. Type B: characteristic of canids, phocids, procyonids, and the remaining mustelids. The caudal entotympanic undergoes relative enlargement during the life of the individual, resulting in an inflated adult bulla to which the caudal entotympanic is the chief contributor. Pseudoseptae occasionally occur, the best known being the partial septum of canids formed by the caudal entotympanic. Type C: exclusive to *Nandinia*; no septum divides the bulla, and a cartilaginous caudal entotympanic separates rostral entotympanic from tympanic throughout adult life. Type D: characteristic of felids and viverrids. Type D is like Type B excepting a true septum bullae is present. Type E: characteristic of hyaenids. In Type E, both tympanic and caudal entotympanic enlarge during ontogeny, but the tympanic dominates the bulla, forming a large anteroventral chamber completely separated by a septum from a posterodorsal chamber.

1. 1 Especies actuales.

1. 1. 1 *Crocota crocuta*.

La hiena manchada ó *Crocota crocuta* (Fig. 1.4) se trata de un carnívoro de gran tamaño, variando entre los 40 y los 86 kilos de peso y variando en longitud desde 1.2m hasta los dos metros con una altura media en la cruz (parte superior del hombro) que va desde los 70 a poco más de 90 centímetros (Kingdon 1977). Su fórmula dental es la siguiente: 3/3 incisivos, 1/1 caninos, 4/3 premolares y 0-1/1 molares (Vaughen et al. 2010).

Actualmente su distribución está restringida a África, apareciendo en la práctica totalidad de los espacios abiertos desde la zona sur del Sáhara, siendo especialmente común en planicies abiertas, zonas secas de matorrales con acacias y paisajes rocosos, pudiendo encontrárselas a altitudes próximas a los 4.000 metros, siendo probablemente el depredador africano de tamaño grande más numeroso, debido a su rápida habilidad para comer y digerir grandes carcasas, incluyendo piel y huesos (puede consumir hasta 14.5 kilos de un único bocado). En el pasado, la hiena manchada se extendía por toda África, el sur y centro de Europa, incluyendo Gran Bretaña, y la mayor parte de Asia, llegando a la costa pacífica por China, Corea y Rusia (Werdelin y Solounias, 1991).

Las hienas manchadas africanas actuales *C. crocuta* y *C. spelaea* (Goldfuss, 1823) en Europa, derivaron sobre mediados del Plioceno probablemente de *Crocota ultra* (Lewis y Werdelin, 2000). Esta especie mostró durante el Pleistoceno una gran dispersión, llegando hasta el oeste de Asia como *Crocota ultima* (Ewer, 1954). *Crocota spelaea* se ha tratado como un compendio de especies sinonimizadas tales como *Crocota ultima*, *Crocota ultra* (Ewer, 1954), *Crocota crocuta praespelaea* (Kurtén y Poulianos, 1981) etc., existiendo aún hoy en día cierto debate sobre si realmente estos organismos son una única especie, o si son verdaderamente especies distintas. A pesar de esto, se considera como *Crocota crocuta* a aquellos ejemplares del registro fósil posteriores a 900.000-200.000 años (Lewis y Werdelin, 2000).



Fig. 1.4. *Crocota crocuta* (hiena manchada) actual. Dentición superior e inferior. (Maxila modificada de Skullbase.info Hungarian Natural History Museum (62.119.9.) y mandíbula modificada de Animal Diversity Web, University of Michigan Museum of Zoology, I.D. 114799

Fig. 1.4. *Crocota crocuta* (spotted hyena). Upper and lower jaws. Maxilla image adapted from Skullbase.info Hungarian Natural History Museum (62.119.9.), and mandible image adapted from Animal Diversity Web, University of Michigan Museum of Zoology, I.D. 114799

Crocuta crocuta puede actuar tanto como un cazador-carroñero solitario, como participar en cacerías formadas por diversos individuos, que le permiten acceder a presas de mayor tamaño. Un 70% de su dieta está constituida principalmente por caza de presas frente a un 30% constituida por el consumo de carcasas abandonadas (Mills, 1990). La mayor parte de su actividad es nocturna o crepuscular.

En el Ngorongoro, las hienas manchadas se organizan en grandes grupos familiares matriarcales de hasta 80 individuos, dividiéndose en grupos más pequeños de hasta 10 individuos para la caza de grandes animales, como cebras, mientras que en el Kalahari los grupos son más pequeños, de unos 3 individuos y los grupos familiares matriarcales compuestos por tan sólo 8 individuos. En el primer caso, el territorio de caza abarca unos 30 kilómetros cuadrados, mientras que en el segundo de hasta 1.095 kilómetros cuadrados. (Mills, 1990; Watts y Holekamp, 2007; Holekamp *et al.*, 2007), demostrando una gran plasticidad en cuanto a su comportamiento dependiendo de la cantidad de recursos presentes en el ecosistema en el que habite. Las hembras suelen vivir siempre en el mismo grupo familiar, siendo una la hembra alfa, mientras que los machos (que son externos al grupo) se unen en ocasiones para la caza y para procrear (Watts y Holekamp, 2007; Holekamp *et al.*, 2007). Aunque en otras especies como *Parahyaena brunnea*, se forman cubiles con una cría cooperativa de las camadas (Mills, 1985), *Crocuta crocuta* no presenta éste comportamiento, sin transportarse la comida al cubil ni regurgitándola para las crías. Los cubiles son normalmente en agujeros abandonados de cerdos hormigueros o cuevas.

1.1.2 *Hyaena hyaena*.

La hiena rayada (Fig. 1.5) se trata de un carnívoro de tamaño medio-grande, con una masa corporal que varía entre los 25 y los 55 kilogramos de peso, una longitud entre 1.3m y 1.6m y una altura media en la parte superior del hombro entre los 0.6 y casi un metro de altura (Rieger, 1979, 1981). Su fórmula dental es la siguiente: 3/3 incisivos, 1/1 caninos, 4/3 premolares y 1/1 molares. (Nowak, 1999).



Fig. 1.5. *Hyaena hyaena* (hiena rayada) actual. Dentición superior e inferior. (Maxila y mandíbula modificadas de Skullbase.info Hungarian Natural History Museum, 60.275.1.)

Fig. 1.5. *Hyaena hyaena* (striped hyena). Upper and lower jaws images adapted from Skullbase.info Hungarian Natural History Museum, 60.275.1.

Actualmente se distribuye por la zona norte del desierto del Sáhara hasta el Mediterráneo, el Este de África, y Asia Menor, llegando hasta la India. En el pasado se extendió ampliamente por África, llegando incluso hasta la actual Sudáfrica (Werdelin y Solounias, 1991). Suele preferir ambientes abiertos o rocosos, hasta una altitud de unos 3.300 metros.

A diferencia de lo observado en la hiena manchada, la dieta de la hiena rayada consiste principalmente en carroña. No obstante, es capaz de cazar torpemente pequeños mamíferos y aves, invertebrados y también se alimenta de algunos vegetales y frutos. Son animales de actividad principalmente crepuscular o nocturna, descansando durante el día en refugios bajo rocas y realizando batidas en zigzag de unos 2-4 kilómetros en busca de carroña en sus períodos de actividad (Kruuk, 1976).

Aunque su principal fuente de alimento es la carroña, los ejemplares de *Hyaena hyaena* que viven en latitudes más septentrionales (próximas al Mediterráneo) y que son de mayor tamaño, son capaces de cazar ovejas e incluso caballos, aunque parece que sólo si se encuentran estabulados. Una vez han cazado o han encontrado una carcasa, suelen transportar parte y esconderla en zonas de vegetación alta. Crían a sus cachorros en cuevas naturales, grietas rocosas o en incluso agujeros excavados y agrandados por los progenitores. Transportan comida para alimentar a las crías, acumulándose de ésta forma una gran cantidad de restos óseos en los cubiles en los que habitan (Skinner et al, 1980).

Suelen ser animales solitarios, sobre todo en la zona este de África, aunque en ocasiones pueden formar pequeños grupos si la comida es abundante, como por ejemplo alimentándose de restos de cadáveres de mamíferos grandes (Kruuk, 1976; Drea et al., 1999; Mills, 1990; Watts y Holekamp, 2007).

Los fósiles más antiguos considerados ya *Hyaena hyaena* provienen del Calabriense y datan de unos 1.8 a 0.773 Ma.

1.1.3 *Parahyaena brunnea*.

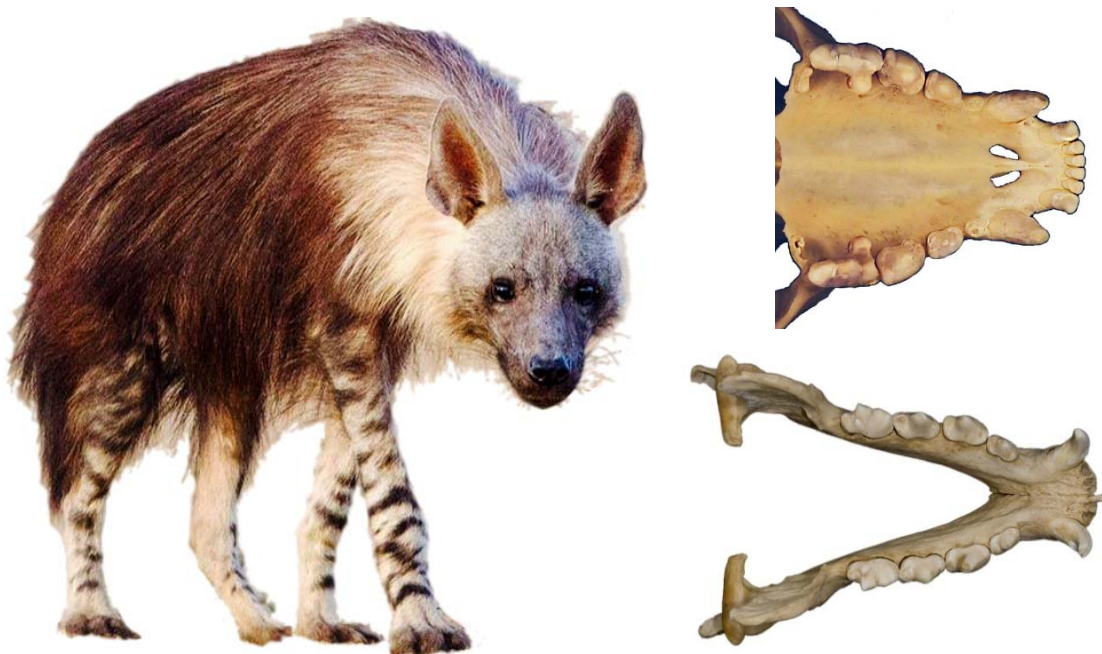


Fig.1.6. *Parahyaena brunnea* (hiena parda) actual. Dentición superior e inferior. (Maxila modificada de Mammalian Crania Photographic Archive, ILF_0150, y mandíbula modificada de Animal Diversity Web, University of Michigan Museum of Zoology, I.D. 168360).

Fig. 1.6. *Parahyaena brunnea* (brown hyena). Upper and lower jaws. Maxilla image adapted from Mammalian Crania Photographic Archive, ILF_0150, and mandible image adapted from Animal Diversity Web, University of Michigan Museum of Zoology, I.D. 168360.

La hiena parda (Fig. 1.6) es una especie de carnívoro de tamaño medio-grande, con una masa corporal que oscila entre los 37-47.5 kilogramos, midiendo entre 1.3 y 1.6 metros de largo y una altura en la parte superior del hombro entre los 0.66 y 0.88 metros (Skinner, 1976; Smithers, 1971). Su fórmula dental es: 3/3 incisivos, 1/1 caninos, 4/3 premolares y 1/1 molares (Feldhamer *et al.*, 2007).

Hoy en día, la hiena parda es la que presenta la menor distribución de las cuatro hienas actuales, quedando restringida a las zonas áridas del sur y suroeste de África, ocupando parte de las actuales Namibia, Botswana, Zimbabwe, Mozambique, Swazilandia, Leshoto y la zona norteña de Sudáfrica. Se trata de una especie de hábitos principalmente nocturnos y crepusculares, descansando durante el día en zonas rocosas, de hierbas altas ó en madrigueras, y desplazándose durante la noche para buscar carcasas en zonas de sabanas abiertas o de matorral bajo (Eaton, 1976). Estas búsquedas las realiza en patrones regulares en zig-zag, al igual que la hiena rayada, pudiendo abarcar una distancia de entre 31 a 54 kilómetros, principalmente por el uso de su olfato, además de visión nocturna y el oído para algunas pequeñas presas (Mills 1978, 1990; Owens and Owens, 1978).

Su alimentación consiste principalmente en los restos de cadáveres abandonados de la caza de grandes mamíferos por parte de otros carnívoros, aunque puede cazar pequeños roedores, insectos, comer huevos y fruta. En ocasiones, cuando el tamaño de la carcasa es grande, puede transportar parte de ella y esconderla en agujeros para retomarla posteriormente. En poblaciones cercanas a la costa pueden consumir gran cantidad de crías de focas (vivas o muertas) durante el periodo de cría de esta especie (Khun *et al.*, 2008).

Se trata de carroñeros principalmente solitarios, aunque los que viven en zonas cercanas forman una especie de clan, y no se atacan entre ellos (Mills 1978, 1982, 1990; Owens and Owens 1978, 1979). Sí que se juntan en guaridas comunitarias para criar, juntando así los cachorros de diferentes hembras y alimentándose de cualquier hembra lactante, a pesar de no ser su madre (Mills, 1990), pero con predominancia por lactar de aquellas que sean del mismo clan. Una vez las crías han alcanzado los cuatro meses, las hembras del clan comienzan a traer carroña a la guarida, acumulándose así restos en el cubil. (Mills, 1982).

Su distribución en el pasado abarcaba latitudes más altas en el hemisferio sur encontrándose restos fósiles cercanos a Ciudad del Cabo, como Hopefield en el Pleistoceno.

1.1.4 *Proteles cristatus*.

El lobo de tierra es la última de las cuatro especies de carnívoros de la familia Hyaenidae que existen en la actualidad. Se trata de un carnívoro de tamaño medio, con una masa corporal que oscila entre los 9-14 kilogramos, midiendo entre 0.75-1.1 metros de longitud y una altura en la cruz entre 0.45-0.5 metros. Su fórmula dental es 3/3 Incisivos, 1/1 caninos, 3/2-1 premolares y 1/1-2 molares.

Se encuentra tanto en la zona este como sur de África, en dos poblaciones aisladas por zonas de sabana arbolada relativamente húmedas, dado que viven generalmente en praderas arenosas abiertas o en zonas de matorral bajo. Algunos autores las consideran como dos subespecies separadas (*Proteles cristatus cristatus* (Sparman, 1783) a los ejemplares que viven en el sur de África, y *Proteles cristatus septentrionalis* (Rothschild, 1902), en el este y noreste de África) (Rohtschild, 1902). Suele tener su guarida en agujeros en el suelo, siendo éstos normalmente madrigueras abandonadas del cerdo hormiguero. Sus hábitos son principalmente nocturnos.

La alimentación del lobo de tierra es totalmente diferente a la de las otras hienas actuales, consistiendo en una dieta mirmecófaga, principalmente de termitas del género *Trinervitermes* (Holmgren, 1912) además de algunas larvas de insectos. Cuando se le ha visto cerca de alguna carcasa de un animal muerto, se le encuentra comiendo a los escarabajos carroñeros, gusanos y otros insectos que se están alimentando de la carroña. A diferencia de otros mamíferos mirmecófagos, *Proteles* carece de unas garras fuertes que le permita excavar en los termiteros para acceder a su alimento. Durante el verano, la termita *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt, 1911) es depredada directamente en superficie, gracias a que la lengua de *Proteles* posee forma espatulada y unas papilas grandes recubiertas de una saliva pegajosa que produce en una glándula submaxilar (Koehler y Richardson, 1990). Durante el invierno se alimenta del género *Hodotermes* sp. (Hagen, 1853). Esta especie no es capaz de vivir en áreas en las que la temperatura desciende de un determinado rango, coincidiendo su distribución con la que presenta *Proteles cristatus*, siendo así un factor limitante en su expansión (Werdelin y Solounias, 1991). Como se aprecia en la ilustración de la dentición, una de las adaptaciones más preclaras debidas a su tipo de dieta es la tremenda reducción en tamaño de las piezas dentales postcaninas, tanto superiores como inferiores, presentando grandes diastemas entre cada una de ellas. Los únicos dientes que no aparecen reducidos son los caninos, que los suele utilizar para la defensa y luchas intraespecíficas.

Mediante estudios genéticos empleando siete segmentos de genes procedentes del núcleo celular y el gen codificante para el citocromo b, del material genético mitocondrial, Koepfli *et al.* (2006), situaron la divergencia de *Proteles*, a partir de un ancestro del morfotipo cursorial hace unos 10.6 Ma., separándose así de la rama que daría lugar a las otras tres especies actuales pertenecientes al ecomorfotipo Fully-developed bone-crackers.



Fig. 1.7. *Proteles cristatus* (lobo de tierra) actual. Dentición superior e inferior. (Maxila y mandíbula modificadas de Animal Diversity Web, University of Michigan Museum of Zoology, I.D. 118657).

Fig. 1.7. *Proteles cristatus* (aardwolf). Upper and lower jaws images adapted from Animal Diversity Web, University of Michigan Museum of Zoology, I.D. 118657.

Como podemos observar, las cuatro hienas actuales son en realidad especies muy derivadas, por lo que su morfología actual no podemos atribuirla al conjunto de especies de la familia y mucho menos aun teniendo en cuenta la propia evolución que ha sufrido el grupo.

1.2 Caracterización ecomorfológica de la familia Hyaenidae.

A largo de su historia evolutiva, no todos los hiénidos han sido formas durófagas. En su artículo de 1996, Werdelin y Solounias definieron un total de 6 ecomorfos diferenciados (Figuras 1.8 y 1.9) para los diferentes géneros pertenecientes a la familia Hyaenidae que ya habían sido esbozados en Werdelin y Solounias (1991).

Los ecomorfos descritos por Werdelin y Solounias (1996) y recogidos también el Turner *et al.* (2008) (Figuras 1.8 y 1.9) son los siguientes:

1) **Civet-like (Tipo civeta), insectívoro/omnívoro.** Originalmente compuesto por las especies del género *Protictitherium* (Kretzoi, 1938), a este ecotipo habría que añadir el género *Tungurictis* (Colbert, 1939) en base al trabajo de Coca-Ortega y Pérez-Claros (2019). Este ecomorfo presenta una dentición muy generalista similar a las de las civetas, con un conjunto completo de molares y premolares y un primer molar caracterizado por un paracónido bajo, un protocónido elevado, un metacónido bien definido y un talónido tricúspide grande. El esqueleto post-craneal aún no ha perdido su adaptación a un modo de vida arbóreo, presentando garras retráctiles (Semenov, 1989). Todos estos caracteres indicarían un modo de vida al menos semiarbóreo, y una dieta consistente en pequeños mamíferos, pájaros e insectos. Aparece en el registro fósil en los niveles comprendidos entre MN4 y MN13 (Langhiense-Messiniense).

2) **Mongoose-like (Tipo Mangosta), insectívoro/omnívoro.** Compuesto por las especies del género *Plioviverrops* (Kretzoi, 1938). En este grupo, la porción sectorial de la dentición ha sido reducida, incrementando el número de cúspides para aplastar en los molares y premolares. El paracónido, protocónido y metacónido progresivamente se han igualado en altura mediante una reducción relativa del protocónido y un alargamiento del metacónido. Estos cambios pueden haber sido resultado de una adaptación hacia un incremento en la dieta de tipo insectívoro. Las garras no son retráctiles, mientras que el esqueleto presenta adaptaciones más propias a la vida terrestre que arbórea. Este ecomorfotipo se conoce de las unidades MN5 a MN13 (Langhiense-Messiniense).

3) **Jackal/wolf-like (Tipo chacal-lobo), comedores de carne y huesos.** Está compuesto por las especies pertenecientes a los géneros *Ictitherium* (Roth y Wagner, 1854), *Thalassictis* (Gervais, 1850) y *Hyaenictitherium* (Kretzoi, 1938). El género *Hyaenotherium* (Semenov, 1989) fue sinonimizado a *Hyaenictitherium* por Turner *et al.* (2008) y por lo tanto no se considera. Estos géneros están generalmente caracterizados por una dentición carnívora generalista, parecida a la que presentan los cánidos, pero con un poco mayor desarrollo de la región premolar, la cual es la encargada de la fracturación de los huesos. La carnífera posee un metacónido y talónidos reducidos en relación a los ecomorfos 1 y 2. A lo largo de este grupo se observan algunos cambios, tales como un incremento en el tamaño general del organismo, reducción del talónido del m1 y de los molares posteriores y un incremento relativo en el tamaño del paracónido del m1, haciendo al paracónido y protocónido iguales en altura. El esqueleto post-craneal aparece adaptado a una locomoción de tipo terrestre, pero en la mayoría de los casos no muestra unas adaptaciones muy específicas a la cursorialidad. Una excepción a esto último se encuentra en *Ictitherium ebu* (Werdelin, 2003) de Lothagam, Kenia,

que sí muestra claros signos hacia el aumento de las habilidades cursoriales. Comparado con los ecomorfos 1 y 2, este grupo parecería estar más adaptado hacia ambientes abiertos. Sería pues poco probable que la diversificación de las especies del ecomorfo 3 y la expansión de los bosques estacionales del Mioceno Medio y Tardío no estuviesen correlacionados (Bernor, 1983). El ecomorfo 3 abarca desde MN7 hasta MN14 (Serravaliense-Zancliense).

4) **Cursorial (Cursoriales), comedores de carne y huesos.** Incluye a las especies de los géneros *Lycyaena* (Hensel, 1862), *Hyaenictis* (Gaudry, 1861), *Chasmaporthetes* (Hay, 1921) y *Lycaenops* (Kretzoi, 1938). En base al trabajo de Coca-Ortega y Pérez-Claros (2019) a este ecotipo habría que añadir el género *Werdelinus* (de Bonis, Peigné, Guy, Mackaye, Likius, Vignaud y Brunet, 2010). A este ecomorfo se le ha denominado “forma de gato” en muchos trabajos (Kurtén y Werdelin 1988), pero sería un nombre inapropiado, puesto que realmente sólo reflejaría el hecho de una tendencia a la reducción de los dientes dedicados a la fractura de hueso a la vez que se desarrolla y expande la dentición sectorial. Los molares posteriores (m2, M1-2) aparecen reducidos ó desaparecen. La cúspide cingular del p4 desaparece progresivamente en este ecomorfo (Werdelin *et al.*, 1994). A lo largo de este grupo, los cambios morfológicos incluyen: un aumento en el tamaño de las cúspides anteriores de los premolares, pérdida (en algunos *Chasmaporthetes*) del P1 y pérdida del metacónido del m1. El esqueleto, en aquellas especies en las que se conoce, muestra unas adaptaciones claras hacia habilidades cursoriales, lo que podría indicar una mayor adaptación a ambientes abiertos tipo pradera. El tipo 4 se conoce entre MN9 hasta principios del Pleistoceno (Tortonense- Zancliense).

5) **Transitional bone-crackers (Rompedores de hueso transicionales).** Incluye a las especies de los géneros *Palinhyena* (Qiu, Huang y Guo, 1979), *Ikelohyaena* (Werdelin y Solounias, 1991) y *Belbus* (Werdelin y Solounias, 1991). En base al trabajo de Coca-Ortega y Pérez-Claros (2019) a este ecotipo habría que añadir el género *Tongxingictis* (Werdelin y Solounias, 1991). No se incluye *Leecyaena* (Young y Liu, 1948) al haber sido sinonimizado al género *Pliocrocota* (Kretzoi, 1938) como se indica más abajo.

Éstos son los primeros, filogenéticamente hablando, en presentar adaptaciones hacia el tipo de rompedores de hueso vistos en las hienas modernas. Los premolares aumentan en tamaño (especialmente en la anchura) y muestran una tendencia hacia el desarrollo de cúspides asimétricas. Esto se observa claramente en *Belbus beaumonti* (Werdelin y Solounias, 1991). Al contrario de lo visto en el ecomorfo 4, la cúspide cingular del p4 se hace más evidente. El esqueleto post-craneal de *Ikelohyaena* muestra claras adaptaciones cursoriales. Suelen estar presentes en las mismas localidades que presentan hienas del ecomorfo tipo 3 y por ello ocupaban ambientes similares, presumiblemente. Sin embargo, su morfología indica un cambio substancial en el nicho ecológico, similar al ocupado por las hienas modernas, especialmente *Hyaena hyaena* y *Parahyaena brunnea*. El tipo 5 se conoce desde el MN12 hasta el Plioceno Inferior (Messiniense-Zancliense).

6) **Fully-Developed Bone Crackers (Rompedores de huesos plenamente desarrollados).** Consta de las especies adcritas a los géneros *Adcrocota* (Kretzoi, 1938), *Allohyaena* (Kretzoi, 1938), *Pliocrocota* (Kretzoi, 1938), *Pachycrocota* (Kretzoi, 1938), *Crocota* (Kaup, 1828), *Hyaena* (Brünnich, 1771) y *Parahyaena* (Hendey, 1974). Este ecomorfo presenta adaptaciones avanzadas hacia la fracturación de huesos y en algunos casos incluso extremas, con unos grandes premolares fracturadores. Algunos son cursoriales (como *Crocota*), mientras que otros no lo parecen tanto como puede ser el caso de *Adcrocota*. Orlov (1939) mencionó que *Adcrocota* poseía unos huesos apendiculares largos y finos. Sin embargo, el material postcraneal del yacimiento de Pikermi indica que este género poseía unos huesos más cortos y anchos (Pilgrim, 1931). El tipo 6 se conoce desde MN10 (Tortonense) hasta la actualidad.

Algunas formas conocidas han sido excluidas de esta clasificación. *Proteles*, el lobo de tierra, es un mirmecófago especializado. Posiblemente esté relacionado con *Plioviverrops*, pero la relación es incierta.

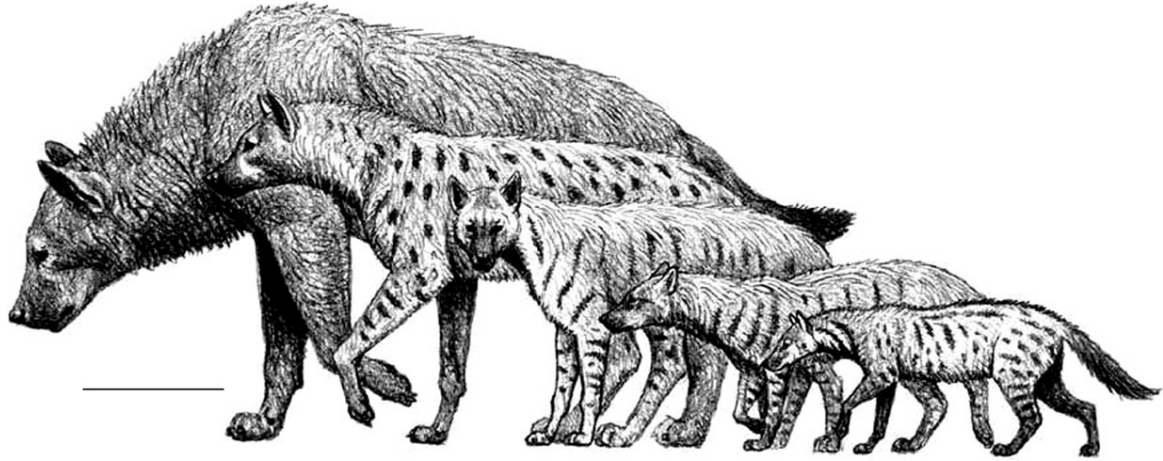


Fig.1.8. Algunos ejemplos de los ecomorfos tratados en la presente tesis. De izquierda a derecha: Fully-Developed Bone Cracker: *Adcrocuta eximia*; Jackal/Wolf-like: *Hyaenotherium wongii* e *Ictitherium viverrinum*; Civet-like: *Protictitherium crassum* y Mongoose-like: *Plioviverrops orbigny*. La escala representa 25 cm. Dibujo de Mauricio Antón. Tomado de Turner *et al.* 2008.

Fig.1.8. Some Miocene hyaenas exemplifying some of the different ecomorphs considered in this thesis. From left to right: Fully-Developed Bone Cracker: *Adcrocuta eximia*; Jackal/Wolf-like: *Hyaenotherium wongii* and *Ictitherium viverrinum*; Civet-like: *Protictitherium crassum* and Mongoose-like: *Plioviverrops orbigny*. Scale bar is 25cm. Drawing made by Mauricio Antón, from Turner *et al.* 2008.

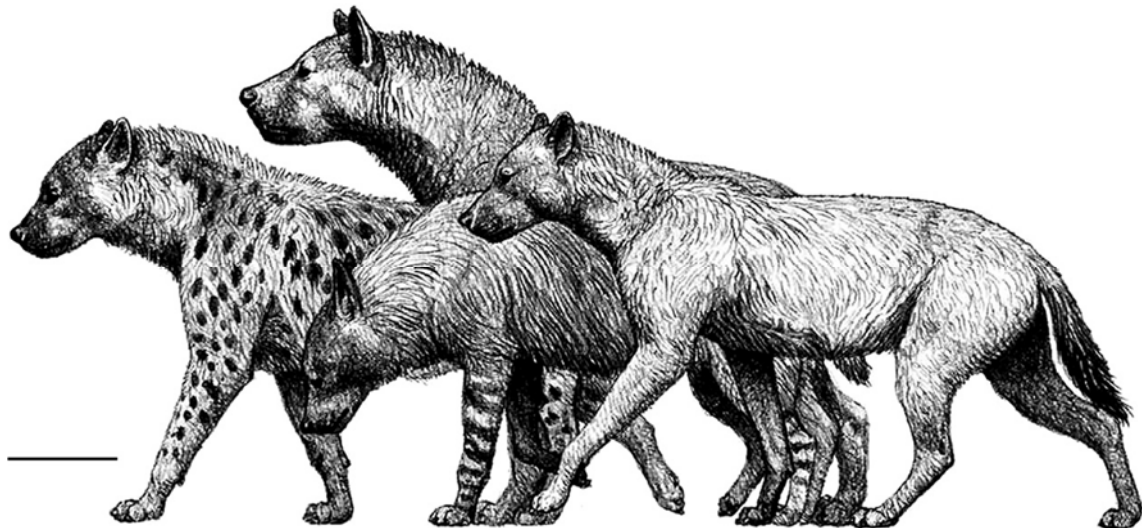


Fig.1.9. Algunos ejemplos de los Fully-Developed Bone Crackers y Cursorial. De izquierda a derecha: *Crocota crocuta*, *Pliocrocota perrieri* (en medio, abajo), *Pachycrocota brevirostris* (en medio y arriba) y el ecomorfo Cursorial Meat and Bone Eater: *Chasmaporthetes lunensis*. La escala representa 25 cm. Dibujo de Mauricio Antón. Tomado de Turner *et al.* 2008.

Fig. 1.9. Some Miocene and Pleistocene hyaenas exemplifying Fully-developed bone-cracker and Cursorial meat and bone eater ecomorphs considered in this thesis. From left to right: (Ecomorph 6) *Crocota crocuta*, *Pliocrocota perrieri* (foreground), *Pachycrocota brevirostris* (background) and (Ecomorph 5) *Chasmaporthetes lunensis*. Scale bar is 25 cm. Drawing made by Mauricio Antón, from Turner *et al.* 2008.

1.3 Evolución dental y filogenia de la familia Hyaenidae.

La familia Hyaenidae evolucionó a partir de un ancestro común de carnívoros similares a herpéstidos o vivérridos (Fig. 1.10), separándose de sus taxones hermanos del clado Feliformia en algún momento durante el Oligoceno Medio. Estudios moleculares realizados por Koepfli *et al.* (2006) sitúan este momento hace aproximadamente 29.2 Ma. Los hiénidos más basales poseen una dentición similar a la presente en los vivérridos actuales, con 3/3 incisivos, 1/1 caninos, 4/4 premolares y 2/2 molares. Esta fórmula dental ha ido variando según ha evolucionado el grupo, llegando a presentarse variaciones de la misma hasta llegar a las 3 especies actuales que presentan una adaptación a la durofagia mediante el ensanchamiento tanto mesodistal como bucolingual de los segundos y terceros premolares superiores y los terceros y cuartos premolares inferiores (Fig. 1.11). También se ha producido una reducción en la cantidad de molares superiores y premolares y molares inferiores, reduciéndose en el caso de *Crocota crocuta* a la presencia de 3/3 incisivos, 1/1 caninos, 4/3 premolares y 0-1/1 molares, mientras que en el caso de *Proteles cristatus* queda reducida a 3/3 Incisivos, 1/1 caninos, 3/2-1 premolares y 1/1-2 molares.

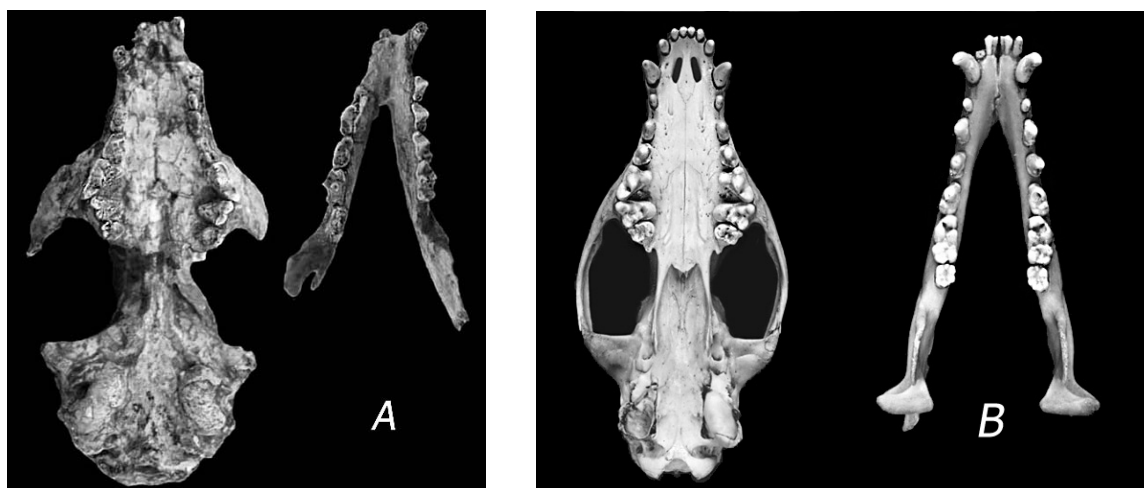


Fig.1.10. Comparativa entre la dentición del hiénido primitivo *Plioviverrops orbignyi* (A) (*Viverra orbignyi* Gaudry, 1856; *Plioviverrops orbignyi* Kretzoi, 1938), con el vivérrido actual *Civettictis civetta* (Schreber, 1776) (B). Nótese la semejanza en la dentición. (Imagen de *P. orbignyi* modificada de Koufos, 2011. *C. civetta* modificada de Animal Diversity Web).

Fig.1.10. Photographic comparison between *Plioviverrops orbignyi* (A) (a basal hyaenid) and *Civettictis civetta* (B) (living viverrid). Note the similarity in the dentition between the two specimens. (*P. orbignyi* photography adapted from Koufos, 2011. *C. civetta* photography adapted from Animal Diversity Web).

Tanto la reducción como la ausencia de algunas piezas dentales como son el primer premolar y los segundos molares (tanto superiores como inferiores) y el primer molar superior son caracteres derivados y han ocurrido a lo largo del linaje evolutivo de la familia de las hienas en varias ocasiones (Werdelin y Solounias, 1991).

Es interesante considerar en este contexto a los percrocútidos. La familia Percrocutidae (Werdelin y Solounias, 1991), es una familia de carnívoros similares a las hienas. Ha existido cierta confusión entre ejemplares atribuidos a las dos familias, pero las diferencias en la dentición decidual (especialmente el dp4), la estructura de la bulla auditiva y la forma del basicráneo, las separa definitivamente (Werdelin y Solounias, 1991).

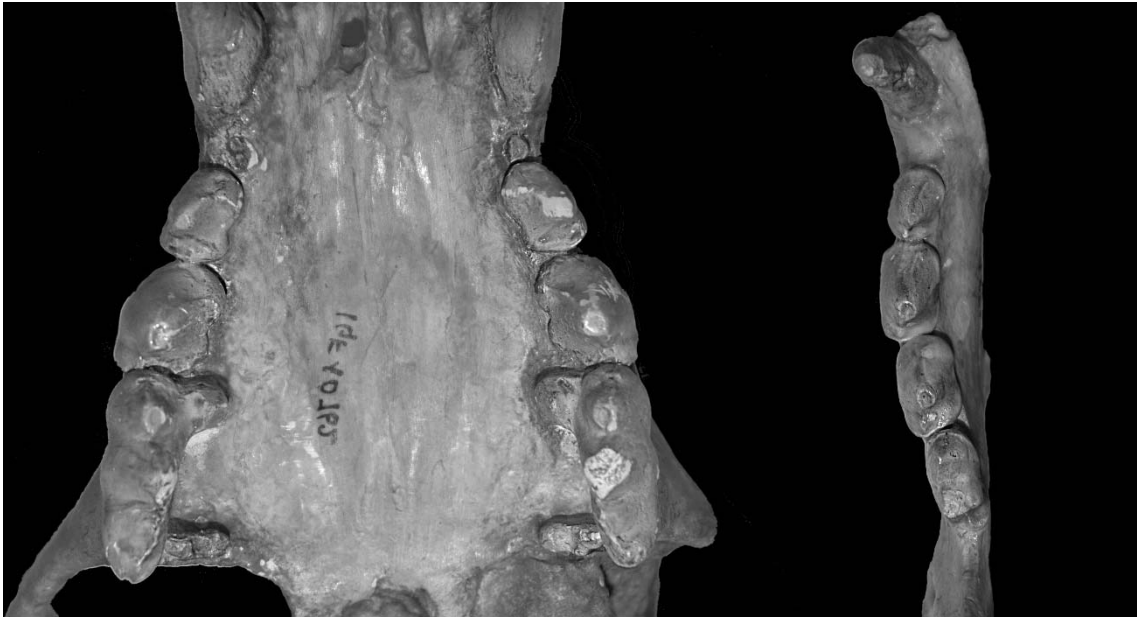


Fig.1.11. Ejemplo de dentición especializada en la fracturación de huesos presentada por *Pliocrocuta perrieri* (*Hyaena perrieri*, Croizet y Jobert, 1828, *Pliocrocuta perrieri*, Kretzoi, 1938) Nótese la disminución en tamaño del primer premolar y primer molar superiores, la desaparición del segundo molar superior y el engrosamiento del resto de la dentición. Asimismo, la desaparición del primer premolar y segundo molar inferiores, con un engrosamiento de los segundos, terceros y cuartos premolares. Ejemplares IGF V10762 y IGF 4853v, fotografiados en el Museo di Storia Naturale di Firenze.

Fig.1.11. *Pliocrocuta perrieri*, an example of durophagous dentition adapted to break bones. First upper molar and first upper premolar are reduced. Second upper molar is lacking. First lower premolar, and second, third and fourth upper and lower premolars are enlarged. Maxilla (IGF V10762) and left mandibular ramus (IGF 4853v) photographed in the Museo di Storia Naturale di Firenze.

La clasificación taxonómica de las hienas ha sido caso de estudio por parte de diferentes autores (Howell y Petter, 1980; Kurtén y Werdelin, 1988; Werdelin, 1988a; Werdelin, 1988b; Werdelin y Solounias, 1991; Semenov, 2008; Tseng, Li y Wang, 2013).

De todos los trabajos realizados, el más exhaustivo, y que puso por fin una base para la creación de una sólida filogenia es el de Werdelin y Solounias (1991). En este trabajo, los autores utilizan 18 especies las cuales denominan “Core Taxa”. Estas especies son las que presentan mayor cantidad de material fósil y por ello, las mejor conocidas. Corresponden a un total de 17 géneros diferentes (repetiéndose dos especies del género *Chasmaporthetes* Hay, 1921), que cubren todo el espectro ecomorfológico del grupo. A partir de ahí, utilizando 28 caracteres diferentes, los autores postularon un total de 16 árboles filogenéticos diferentes, quedándose al final con un único árbol consenso sobre el cual dispusieron el resto de especies agrupándolas entre sí formando politomías en los géneros en los cuales no se podía diferenciar las relaciones entre las diferentes especies pertenecientes a los mismos. De este modo, un total de 67 especies consideradas válidas conformaron una filogenia sólida y bastante completa de la familia Hyaenidae, incluyendo a un total de 23 géneros diferentes (Fig. 1.12).

Posteriormente, Werdelin y Solounias (1996) redefinieron parte de su clasificación taxonómica (Fig. 1.13). Como se puede observar con respecto a la filogenia publicada en 1991 por los mismos autores, se resuelven una de las politomías: *Ictitherium tauricum* (Borissiak, 1915) e *Ictitherium ibericum* (Meladze, 1967), que se relacionan más entre sí que con *Ictitherium viverrinum* (Roth y Wagner, 1854). El otro gran cambio con respecto a la anterior filogenia es el hecho de posicionar al género *Thalassictis* como más antiguo que el género *Ictitherium*. Por lo demás, el resto de interacciones y las especies utilizadas se mantienen igual en las dos filogenias.

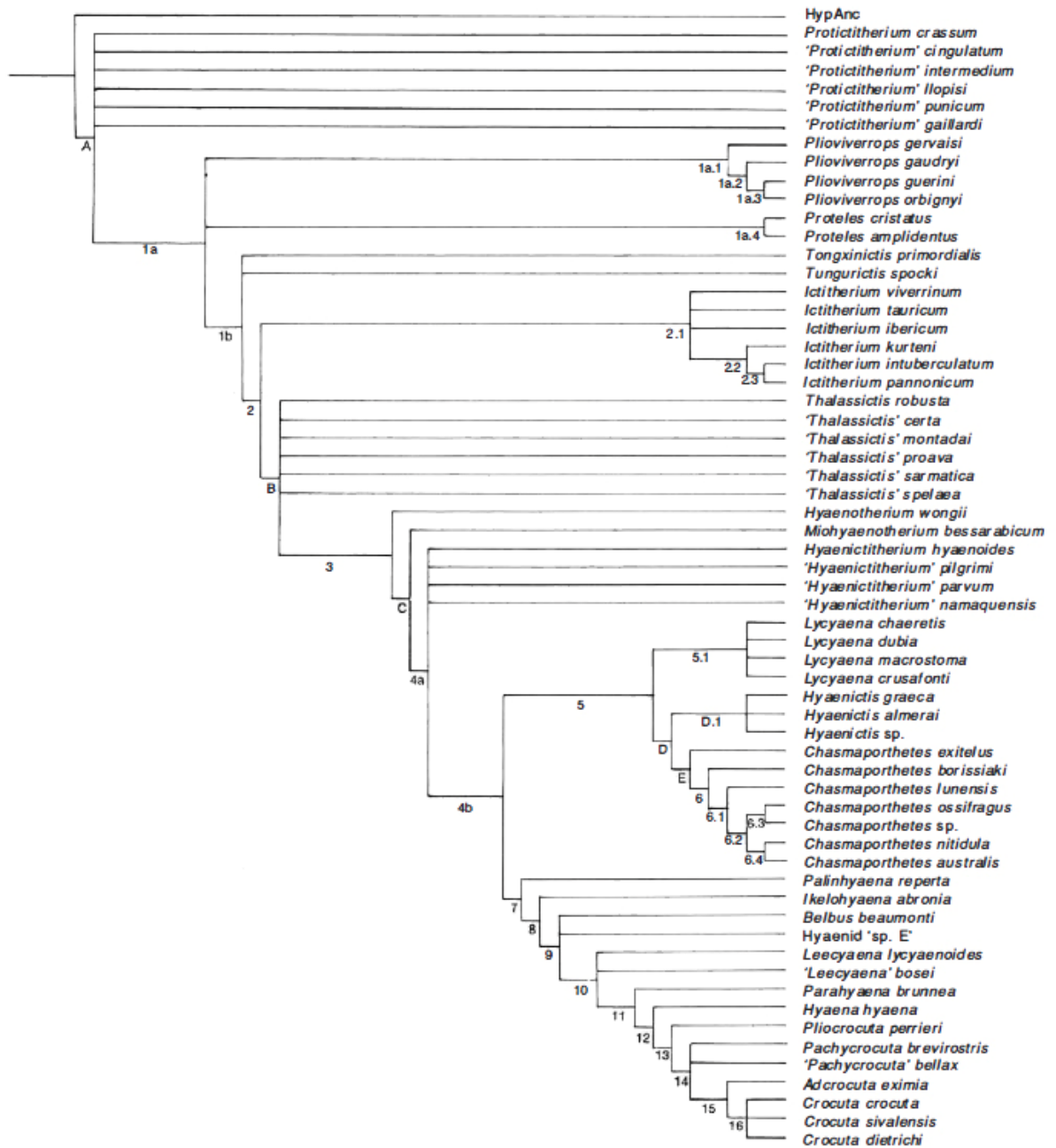


Fig.1.12. Clasificación de las especies de la familia Hyaenidae confeccionada por Werdelin y Solounias, 1991.

Fig.1.12. Cladogram of Hyaenidae according to Werdelin and Solounias, 1991.

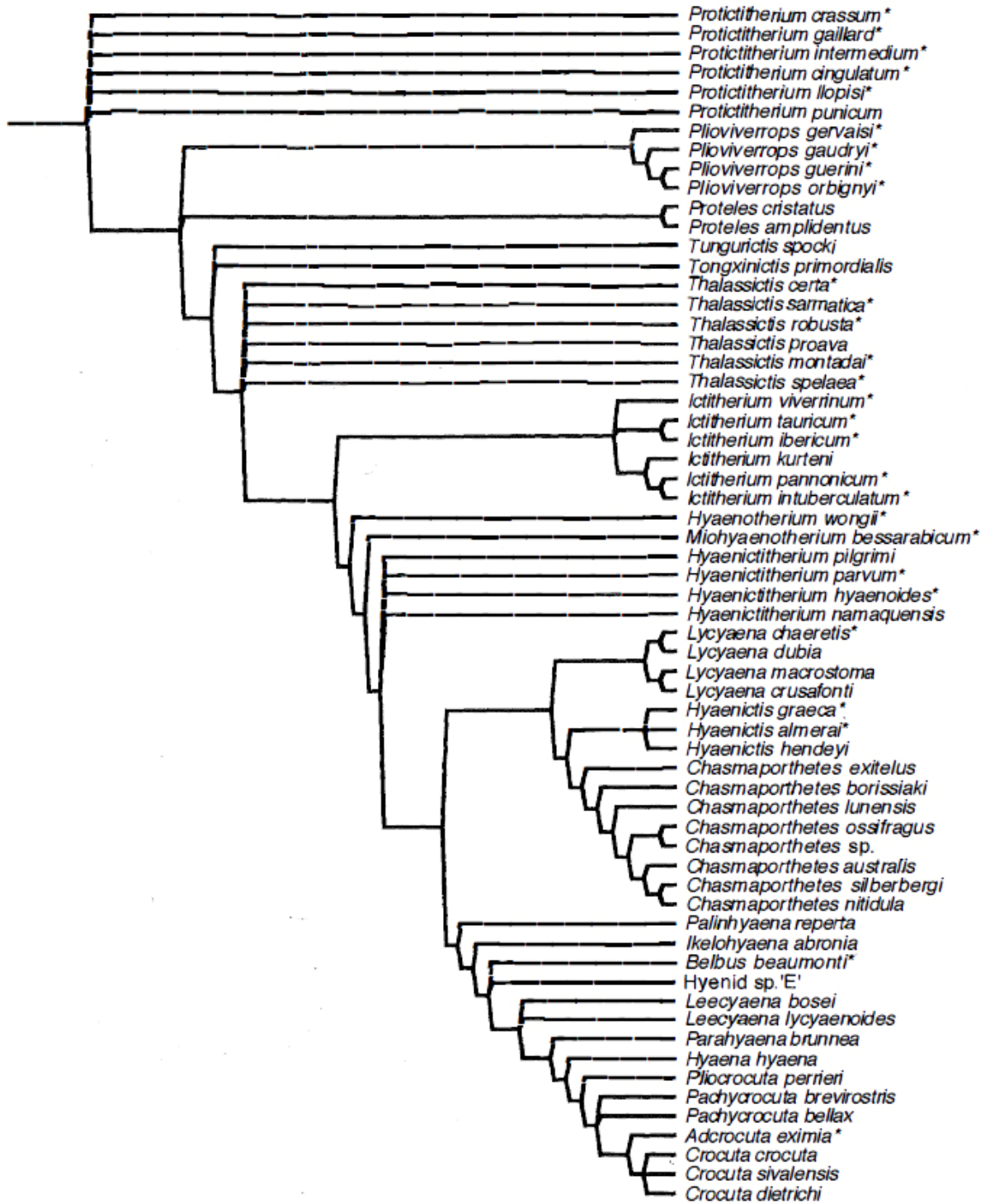


Fig.1.13. Clasificación de las especies de la familia Hyaenidae a partir de Werdelin y Solounias, 1991.

Fig.1.13. Cladogram of Hyaenidae according to Werdelin and Solounias, 1991.

Por último, en 2008, Turner, Antón y Werdelin rehicieron de nuevo la filogenia, quedando como se presenta en la Fig.1.14.

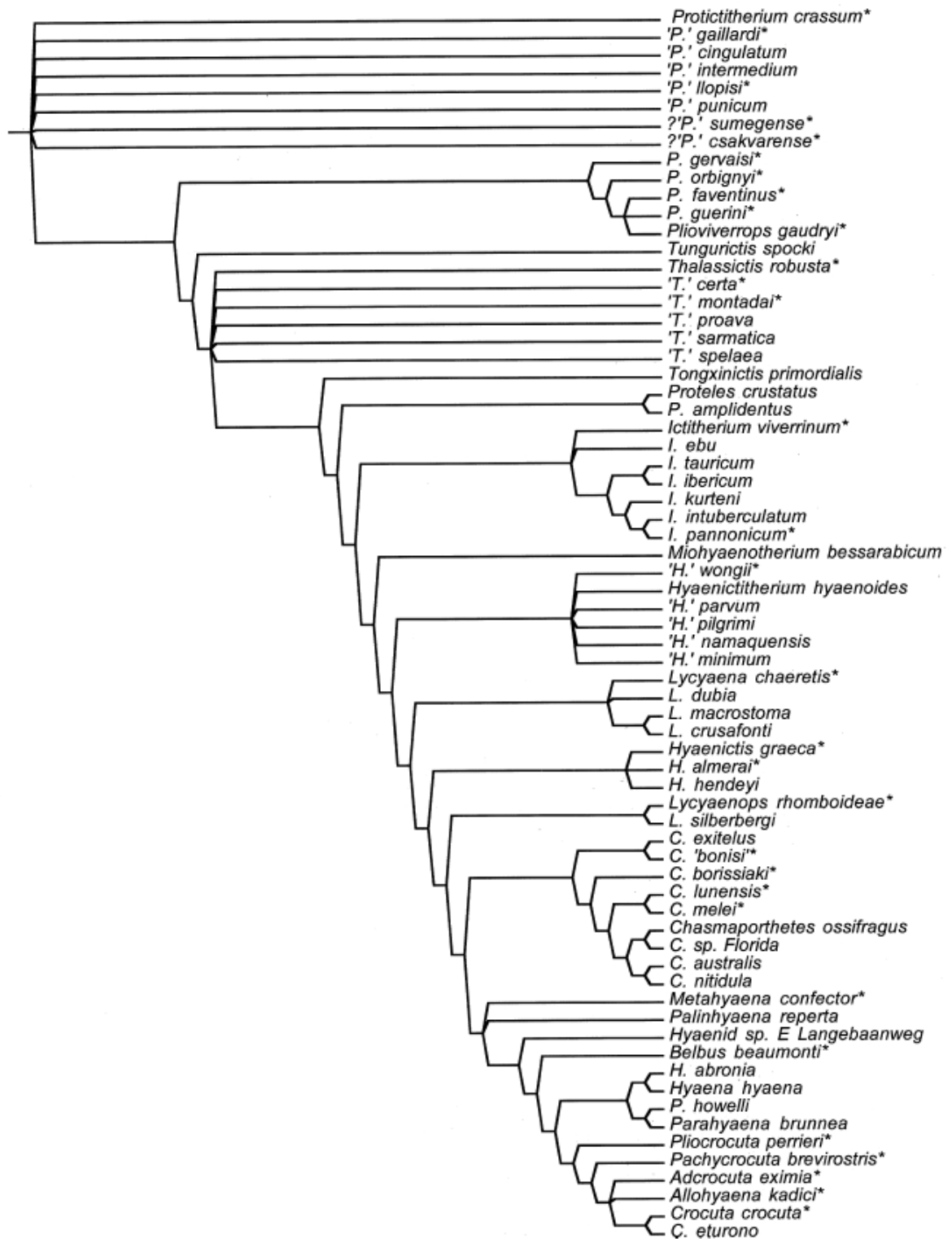


Fig.1.14. Clasificación de los géneros y las especies de hiénidos según Turner, Antón y Werdelin, 2008.

Fig.1.14. Cladogram of Hyaenidae according to according to Turner, Antón and Werdelin, 2008.

Existen ciertas diferencias con la anterior clasificación que se explican a continuación.

Aparecen dos especies nuevas que se atribuyen al género *Protictitherium*: *P. sumegense* (Kretzoi, 1984) y *P. csakvareense* Kretzoi, 1951).

Con la adición de la especie *Plioviverrops faventinus* (Torre, 1989), cambia parte de las interrelaciones del género, situándose a *P. orbigny* más próximo a *P. gervaisi* (De Beaumont y Mein, 1972) y uniendo en una politomía a *P. guerini* (Villalta y Crusafont, 1945) y *P. gaudryi* (De Beaumont y Mein, 1972) (anteriormente separados) con la especie nueva de *Plioviverrops*.

Se termina separando a *Tongxinictis primordialis* (descrito por Qiu, Ye y Cao en 1988 como *Percrocuta primordialis* y cambiada al nuevo género *Tongxinictis primordialis* por Werdelin y Solounias, 1991) de *Tungurictis spocki* (Colbert, 1939), situándolo en la misma politomía que engloba al género *Thalassictis*, desplazando también en el tiempo la aparición del género *Proteles* a un nodo posterior a las mismas.

Con la adición de la especie *Ictitherium ebu* (Werdelin, 2003), este género varía ligeramente, situando a la nueva especie en una politomía junto a *Ictitherium viverrinum* y unificando en el mismo nodo al resto de especies del género *Ictitherium*.

Hyaenotherium wongii (Zdansky, 1924 como *Ictitherium wongii* y luego por Semenov, 1989 como *Hyaenotherium wongii*) pasa de estar en la base de los *Hyaenictitherium* a unírseles a ellos en una nueva politomía como *Hyaenictitherium wongii* (Turner, Anton y Werdelin, 2008), quedando como antecesor a este grupo *Miohyaenotherium bessarabicum* (Semenov, 1989).

Se mantiene la relación entre *Lycyaena macrostoma* (*Hyaena macrostoma*, Lydekker, 1884 y posteriormente *Lycyaena macrostoma*, Trouessart, 1897) y *L. crusafonti* (Kurtén, 1976), mientras que *Lycyaena chaeretis* (*Hyaena chaeretis*, Gaudry, 1861, y posteriormente *Lycyaena chaeretis*, Hensel, 1862) y *L. dubia* (Zdansky, 1924) pasan a formar una politomía.

A continuación del anterior género, se incluye el género *Lycyaenops* (Kretzoi, 1938) con dos especies, una que ya había sido considerada por Werdelin y Solounias, 1991, *Lycyaenops rhomboideae* (Kretzoi, 1938) (pero que mantenían como “incertae sedis” y no había sido incluida en la filogenia del 1991, ni en la posterior de 1996) y *Lycyaenops silberbergi* (Turner, Antón y Werdelin, 2008) (anteriormente *Lycyaena silberbergi* Broom, 1945 y *Chasmaporthetes silberbergi* Qiu, 1987). Aquí se plasma su posición intermedia entre *Hyaenictis* y *Chasmaporthetes*.

En cuanto a los *Chasmaporthetes*, aparece una especie nueva, *Chasmaporthetes bonisi* (Koufos, 1987) que, junto a *C. exitelus* (Kurtén y Werdelin, 1988), aparecen juntos en la base del género. Después aparece *C. borissiaki* (como *Hyaena borissiaki* por Khomenko, 1932 y posteriormente *Chasmaporthetes borissiaki*, por Galiano y Frailey, 1977), seguido por un nodo que contiene a *C. lunensis* (primero como *Lycyaena lunensis*, Del Campana, 1914 y posteriormente *Chasmaporthetes lunensis* por Kurtén y Werdelin, 1988) con otra especie nueva, *Chasmaporthetes melei* (Rook et al, 2004), seguidos por los nodos que unen a *C. ossifragus* (Hay, 1921) con *C. sp. Florida* (Werdelin y Solounias, 1991) y *C. australis* (como *Percrocuta australis* por Hendeby, 1974, y posteriormente como *Chasmaposthetes australis* por Qiu, 1987) con *C. nitidula* (como *Lycyaena nitidula* por Ewer, 1955 y como *Chasmaporthetes nitidula* por Galiano y Frailey, 1977), desapareciendo la especie *Chasmaporthetes silberbergi*

Posteriormente en la filogenia se incluye un género y especie nuevos, *Metahyaena confector* (Viranta y Werdelin, 2003) que se une en una politomía a *Palinhyena reperta* (Qiu, Huang y

Guo, 1979), separándose a su vez de *Ikelohyaena abronia* (como *Hyaena abronia* por Hende, 1974 y posteriormente como *Ikelohyaena abronia* por Werdelin y Solounias, 1991) (renombrada ahora a *Hyaena abronia* y uniéndose con *Hyaena hyaena* más adelante en la filogenia) y situando a la Especie E de Langebaangweg (Hende, 1974) como anterior a *Belbus beaumonti*. Las dos especies de *Leecyaena* desaparecen de la filogenia (*L. lycyaenoides* (Young y Liu, 1948) y *L. bosei* (descrita como *Hyaena bosei* por Matthew, 1929 y como *Leecyaena bosei* por Ficcarelli y Torre, 1970), uniéndose en el mismo clado a los géneros *Hyaena* y *Parahyaena*, con las especies *Hyaena hyaena* y *H. abronia* por un lado y *Parahyaena brunnea* y *P. howelli* (Werdelin, 2003) por otro.

Por último, desaparece *Pachycrocuta bellax* (Como *Hyaena bellax*, Ewer, 1954 y renombrada a *Pachycrocuta bellax* por Howell y Petter, 1980), aparece *Allohyaena kadici* (Kretzoi, 1938) formando una politomía junto con *Adcrocuta eximia* (definida como *Hyaena eximia* por Roth y Wagner en 1854 y redefinida a *Adcrocuta eximia* por Kretzoi (1938) y desaparecen *Crocuta sivalensis* (definida como *Hyaena sivalensis* por Falconer y Cautley, 1868 y redefinida a *Crocuta sivalensis* por Pilgrim en 1932) y *C. dietrichi* (Petter y Howell, 1989), y se incluye también a *Crocuta eturono* (Werdelin y Lewis, 2008) como hermana de *Crocuta crocuta*.

1.4 Géneros y especies presentes en la filogenia de Turner, Anton y Werdelin, 2008.

- **Protictitherium:** Este género fue propuesto por Kretzoi (1938, 1984). Werdelin y Solounias (1991, 1996) demostraron que este género incluye a los primeros y más primitivos miembros de la familia y el único perteneciente al ecomorfotipo 1 (civet-like). Presentan una dentición generalista similar a las civetas, con una fórmula dental 3/3, 1/1, 4/4, 2/2, y un esqueleto postcraneal que presenta adaptaciones esencialmente terrestres, pero a su vez con garras retráctiles (con segundas falanges asimétricas, para poder retraerlas) (Semenov, 1989), lo cual indica que, presumiblemente, podría escalar árboles y mantener un tipo de vida semiarbóreo. En este género (según la filogenia de Turner, Antón y Werdelin (2008)), se engloban las siguientes especies:

Protictitherium crassum (definido como *Herpestes crassus* por Depéret en 1892 y como *Protictitherium crassum* por Kretzoi en 1938). Se extendería desde el Burdigaliense hasta el Tortonense, siendo el yacimiento más antiguo conocido el de la localidad de Antonios en Grecia. Se trata de una especie muy extendida por Europa (España, Francia, Grecia, Turquía, Alemania, Moldavia, Ucrania) entre el Burdigaliense y el Tortonense, encontrándose uno de los yacimientos con mayor cantidad de especímenes en el Cerro de los Batallones, en España (Gracia, 2016).

Protictitherium gaillardi (descrito como *Progenetta gaillardi* por Forsyth Major en 1903 y renombrado a *Protictitherium gaillardi* por Werdelin y Solounias, 1991). Se trataría de uno de los *Protictitherium* más antiguos y de menor tamaño, apareciendo en yacimientos como Bézian, Francia. Aparece en yacimientos entre el Burdigaliense y el Tortonense de España, Alemania, Francia y Turquía.

Protictitherium cingulatum (descrito por Schmidt-Kittler en 1976). Muy similar en morfología a *Protictitherium crassum*, pero de tamaño mucho menor. Aparece en Turquía en Yeni Eskisihar entre el Serravaliense y el Tortonense.

Protictitherium intermedium (descrito por Schmidt-Kittler en 1976). Probablemente se trataría del *Protictitherium* más antiguo debido a su pequeño tamaño y su dentición tan primitiva (Werdelin y Solounias, 1991). Aparece en yacimientos datados, no obstante, desde el Langiense hasta el Serravaliense en Turquía, Grecia y China.

Protictitherium llopsi (descrito por Crusafont Pairó y Petter en 1969 como *Progenetta crassa llopsi*, y redefinida a *Protictitherium llopsi* por Werdelin y Solounias, 1991). Se conoce por el material encontrado en el yacimiento de Can Bayona en España (Tortonense-Messiniense), presentando suficientes diferencias en la dentición como para considerarlo una especie diferente de *Protictitherium crassum*.

Protictitherium punicum (especie descrita por Kurtén en 1976 como *Tungurictis punica*, y cambiada a *Protictitherium punicum* por Werdelin y Solounias, 1991). Puesto que *Tungurictis spocki* (Colbert, 1939) presenta una serie de autapomorfías que no se observan en los ejemplares descritos como *P. punicum*, y además éste presenta varios caracteres que comparte con otras especies del género *Protictitherium*, Werdelin y Solounias (1991) decidieron cambiarlo de género (ver Werdelin y Solounias, 1991 para una discusión detallada). Se encuentra en yacimientos de Túnez pertenecientes a principios del Tortonense.

Protictitherium sumegense (especie descrita por Kretzoi en 1984). Se trata de una especie muy poco conocida. Werdelin y Solounias (1991) dijeron que nunca había sido figurada, y que al no haber podido acceder al material, consistente en unas pocas piezas dentales sueltas, no se podía distinguir de otras especies relativas al género *Protictitherium*, por lo que se ha mantenido la especie, pero como “nomen dubium”. (Turner, Antón y Werdelin, 2008). Ha aparecido en el yacimiento de Sümeg, Hungría, datado a finales del Tortonense.

Protictitherium csakvareense (especie descrita por Kretzoi en 1951). La última especie que formaría parte del género *Protictitherium*, y, al igual que *P. sumegense*, se trata de una especie muy poco conocida. Hasta la fecha sólo se le ha encontrado en el yacimiento de Csákvár en Hungría, y dataría de finales del Tortonense (Turner, Antón y Werdelin, 2008).

El género *Protictitherium* aparece en depósitos asociados a fauna MN4, siendo los yacimientos más antiguos aquellos en los que aparece *Protictitherium gaillardi*, como el caso de Bézian (Francia), coetáneo de La Romieu, (Werdelin y Solounias, 1996), sobreviviendo alguna de las especies, como hemos visto, hasta finales del Mioceno.

• ***Plioviverrops***: Este género fue también propuesto por Kretzoi (1938). En él aparecen las especies que quedan confinadas al segundo ecomorfotipo (mongoose-like), presentando una morfología parecida a las mangostas, de tipo insectívoro/omnívoro, que incluye una reducción en la parte sectorial de la dentición, manteniendo aún una relativa capacidad retráctil en las garras de sus extremidades y un esqueleto postcraneal que parece un poco más adaptado a la vida terrestre que arbórea. El género está actualmente formado por 5 especies:

Plioviverrops gervaisi (especie definida por De Beaumont y Mein, 1972). Se trataría de la especie de hiénido más antigua conocida, apareciendo en el yacimiento de Vieux-Collonges en Francia perteneciente al Burdigaliense y con reservas, en Calatayud en España. Sólo se conoce por unos pocos restos, entre los que se encuentran las dos carniceras y el segundo molar inferior sin diferenciarse mucho de *Plioviverrops gaudryi* (De Beaumont y Mein, 1972), pero se mantiene la especie.

Plioviverrops orbigny (descrita inicialmente por Gaudry y Lartet en 1856 como *Viverra orbigny* y cambiada a *Plioviverrops orbigny* por Kretzoi en 1938). Se le conoce en diversas localidades griegas y en Los Aljezares en España, con cronologías tortonienses-messinienses. Por la estructura de su bulla auditiva primitiva y semejante a la que presenta actualmente *Proteles cristatus*, se le había definido como un posible ancestro de la línea que evolucionó hacia él. No obstante, los datos de los análisis moleculares aportados por Koepfli et al., (2006), indican que el ancestro a partir del cual divergieron *Proteles* y las demás especies de hienas actuales es mucho más posterior.

Plioviverrops faventinus (especie descrita por Torre, 1989). Sería la última especie que existió del ecomorfotipo 2, apareciendo el Brisighella en Italia y en La Gloria 4 en España, extendiéndose desde el Messiniense hasta el Zancliense, cruzando el límite entre el Mioceno y el Plioceno, siendo una de las pocas especies de carnívoros que lo superan.

Plioviverrops guerini (descrito inicialmente por Villalta Comella y Crusafont Pairó en 1945 como *Herpestes guerini*, y posteriormente Crusafont Pairó y Petter, 1969, como *Plioviverrops guerini*). De nuevo nos encontramos con una especie conocida por material muy escaso, restringida a yacimientos ubicados en España de finales del Tortoniano, principios del Messiniense. Sería muy similar morfológicamente a *Plioviverrops gaudryi*, pero de un tamaño un poco mayor.

Plioviverrops gaudryi (descrito por De Beaumont y Mein en 1972). Vuelve a ser una especie poco conocida, principalmente por unos pocos dientes del yacimiento de La Grive Saint-Alban en Francia (datando del Serravaliense), que son similares a *Plioviverrops guerini*, como se ha comentado anteriormente. No obstante, se han mantenido las dos especies.

El género *Plioviverrops* sería el segundo grupo más primitivo de hiénidos, apareciendo en MN5 y extendiéndose hasta MN13, y posiblemente, hasta MN14.

- ***Tungurictis***: Género definido por Colbert en 1939. Género constituido por una única especie, *Tungurictis spocki* (Colbert, 1939). Su sistemática ha sido confusa, siendo atribuido finalmente a la familia Hyaenidae por Hunt y Solounias (1991) y Werdelin y Solounias (1991) por la morfología de su bulla auditiva. Retiene una dentición superior basal, presentando 3 incisivos, un canino, 4 premolares y dos molares. Prácticamente se desconoce su dentición inferior (sólo un fragmento de hemimandíbula con un m1 y un m2), Wang, (2003), por lo que se trata de un género poco conocido. Aparece en la localidad de Tunggur y en Tairum Nor, ambas en China y pertenecientes al MN8. Los segundos y terceros premolares superiores presentan un agrandamiento incipiente. Posee el protocono de la carnífera superior extendiéndose en una posición anterior, presentando una morfología muy cortante. Tanto el primer como el segundo molar superior presentan una morfología más estrecha que la observada en *Plioviverrops orbigny*, con una morfología triangular con dos lóbulos parastílicos prominentes (Hunt y Solounias, 1991). En cuanto a la dentición inferior, la carnífera presenta un trigónido largo y un talónido corto y estrecho. El segundo molar inferior presenta un trigónido sólo un poco mayor que el talónido (Wang, 2003). Su atribución a un morfotipo no está clara, pudiendo pertenecer al ecomorfo 1 o al 2 (Werdelin y Solounias, 1996). No obstante, estudios recientes (Coca-Ortega y Pérez-Claros, 2019), utilizando las variables métricas disponibles para la dentición superior y un análisis discriminante, han propuesto incluir a *Tungurictis spocki* en el ecomorfotipo 1 (Civet-like) con un 99.7% de probabilidad.

• ***Thalassictis***: Género definido por Gervais en 1850. Junto al género *Ictitherium* y *Hyaenictitherium*, se engloba en el ecomorfo 3 (Jackal/Wolf-like, meat and bone eaters). Muchas veces se les ha denominado a los tres géneros como ictiterinos. Las especies del género *Thalassictis* presentan una dentición generalista similar a la de un cánido, por lo que se engloban en este ecomorfotipo (Werdelin y Solounias, 1996; Werdelin y Turner, 1996). Este género se caracteriza, entre otras particularidades, en la reducción del tamaño de los dos molares superiores y el segundo molar inferior, a la vez que se observa un incremento en el tamaño corporal comparado con las anteriores especies de hiénidos. Es el género más basal del ecomorfotipo 3, apareciendo en el MN7-8. Dentro del género se han ido incluyendo y excluyendo diversas especies, como por ejemplo *Hyaenictitherium wongii*, que ha sido descrito tanto como perteneciente al género *Ictitherium* (Zdansky, 1924), al género *Thalassictis* (Solounias, 1981; Werdelin, 1988b) y al género *Hyaenotherium* (Semenov, 1989; Werdelin y Solounias, 1991-aunque Werdelin y Solounias (1991) ya apuntaban que la estructura de la carnífera inferior era similar a las observadas en el género *Hyaenictitherium*) y por último, como *Hyaenictitherium wongii* (Turner, Anton y Werdelin, 2008). Actualmente el género está compuesto por un total de 6 especies fósiles:

Thalassictis robusta (especie descrita por Gervais, ex Von Nordmann, MS, en 1850). Se trata de una especie de hiénido conocida por poco material proveniente de Höwenegg y de Dorn Dürkheim en Alemania (edad Tortonense) muy similar a la especie *H. wongii* (ver más abajo en la descripción del género *Hyaenictitherium*). En ausencia de más especímenes, se ha mantenido la especie.

Thalassictis certa (especie descrita por Forsyth Major en 1903 como *Progenetta certa*, y cambiada a *Thalassictis certa* por Werdelin y Solounias, 1991). Segunda especie del género *Thalassictis*. De nuevo se parece a *H. wongii*, pero al cambiar a esta especie de género, quedó con mayores similitudes con *T. robusta*, pareciendo ser esta última más derivada que *T. certa* al presentar unos premolares más anchos. Se conoce del yacimiento de La Grive Saint-Alban en Francia, por lo que se le estima una edad de Langiense-Serravaliense.

Thalassictis montadai (descrita por Villalta Comella y Crusafont Pairó en 1943 como *Ictitherium montadai* y cambiada a *Thalassictis montadai* por Werdelin y Solounias, 1991). Se le conoce en varios yacimientos de España y de Turquía, con una edad comprendida entre el Serravaliense y el Tortonense. Presenta caracteres en la dentición más derivados en su morfología que aquellos observados en *T. certa*, sobretudo en la dentición superior.

Thalassictis proava (descrita por Pilgrim en 1910 como *Palhyaena proava*, y posteriormente como *Thalassictis proava* por Werdelin, 1988b) Se han sinonimizado en este taxón a los especímenes de *Thalassictis chinjiensis* (Pilgrim, 1932) por Werdelin y Solounias, 1991). Se trataría de una especie de pequeño tamaño dentro del género *Thalassictis*, y se encontraría próxima a *T. robusta* (Werdelin y Solounias, 1991). No obstante, Xiaoming Wang (1998) continúa utilizando la nomenclatura de *Thalassictis chinjiensis*. Mientras que *T. proava* se ha utilizado para sinonimizar los ejemplares del yacimiento de Chinji en Pakistán, el material descrito por Xiaoming Wang proviene de Junggar en China. El holotipo de *T. proava* parece presentar caracteres más primitivos que el holotipo de *T. chinjiensis*, como un talónido y metacónido menos reducidos. Puesto que el material de Junggar se asemeja más al holotipo de *T. chinjiensis*, Wang mantiene la separación de las dos especies. El material recogido para esta especie en concreto en la elaboración de la tesis doctoral consta únicamente de las medidas publicadas en este artículo, por lo que he decidido mantener a los ejemplares con el

nombre de *T. chinjiensis*. La especie, ya sea *T. proava*, *T. chinjiensis* ó las dos válidas, existieron entre el Serravaliense y el Tortoniense.

Thalassictis sarmatica (especie descrita por Pavlow en 1908 como *Ictitherium sarmaticum* y cambiado a *Thalassictis sarmatica* por Werdelin y Solounias, 1991). Semenov propuso incluir a los ejemplares de esta especie en *Thalassictis robusta*, debido especialmente por la carnícera superior, pero Werdelin y Solounias (1991) dicen que el resto de la dentición no se asemeja y que por lo tanto ha de mantenerse separada. Los ejemplares adscritos a esta especie proceden del yacimiento de Kishinev en Moldavia, de edad Tortoniense.

Thalassictis spelaea (especie descrita por Semenov en 1988 como *Ictitherium spelaeum* y cambiada a *Thalassictis spelaea* por Werdelin y Solounias, 1991). Werdelin y Solounias (1991) discuten la atribución de esta especie al género *Ictitherium* por parte de Semenov, además de apuntar que podría ser conespecífica con *T. robusta*, pero sin más cantidad de material, mantienen la especie *T. spelaea* como válida. Los ejemplares provienen del yacimiento de Gritsev, en Ucrania, y correspondería a una edad Tortoniense basal.

- **Tongxinictis:** Género establecido por Werdelin y Solounias en 1991. En él se incluye la única especie *Tongxinictis primordialis* (definida como *Percrocuta primordialis* por Qiu, Ye y Cao en 1988). Se trata de un taxón problemático, al igual que ocurre con *Tungurictis*. En una primera instancia, su descripción por Qiu, Ye y Cao en 1988 se basó en las diferencias que presentaba con otras especies del género *Percrocuta*, pero realmente presenta caracteres que indican que realmente se trata de un género perteneciente a la familia Hyaenidae, por lo que Werdelin y Solounias, (1991) crean éste nuevo género. Posee una mezcla sorprendente de caracteres primitivos, como una bulla auditiva similar a la de *Plioviverrops*, y derivados, sobretodo en la dentición, con la pérdida del segundo premolar superior y unos premolares que presentan unos bordes anteriores convexos, desconociéndose hasta la fecha la carnícera inferior (Werdelin y Solounias, 1991). Debido a la escasez de material no ha sido atribuido a ninguno de los 6 ecomorfotipos por Werdelin y Solounias, (1996) ni por Turner, Anton y Werdelin, (2008). No obstante, estudios recientes acontecidos por Coca-Ortega y Pérez-Claros, (2019), utilizando un análisis discriminante con las medidas de la dentición superior e inferior disponibles, han propuesto su inclusión en el ecomorfotipo 5 (transitional bone-cracker) con una probabilidad superior al 99.6%. Aparece en China en el Langiense.

- **Ictitherium:** Género definido por Roth y Wagner en 1854. Se trata del segundo género perteneciente al ecomorfotipo 3. Las especies que se engloban en éste género se diferencian de *Thalassictis* principalmente en su menor reducción en tamaño de los primeros y segundos molares superiores y segundo molar inferior, además de una disminución en las carníceras más acentuada que en *Thalassictis*. Estas características más primitivas hacen que Werdelin y Solounias (1996), sugieran que quizás este género haya aparecido directamente a partir de una especie del ecomorfo 3 más antigua no perteneciente al género *Thalassictis*, o bien de manera independiente a partir de una especie previa del ecomorfo 1. En la filogenia de Turner, Antón y Werdelin (2008) aparecen las siguientes especies:

Ictitherium viverrinum (especie definida como tipo para el género por Roth y Wagner en 1854). Se trata de una especie muy extendida, apareciendo en varias localidades de China, en Francia, Alemania, Grecia, Austria, Macedonia, Ucrania e Irán, abarcando desde el Tortoniense hasta el Zancliense.

Ictitherium ebu (especie definida por Werdelin en 2003). Se trata de un icterino que presenta un esqueleto postcraneal con unas extremidades muy estilizadas. Debido entre otros caracteres al esqueleto postcraneal tan particular que presenta frente a otras especies del mismo género, además de diversos caracteres de la dentición y craneales, Semenov (2008) propone su exclusión del género *Ictitherium* y su inclusión en el género *Hyaenotherium*, definido por él en 1989. He decidido mantener a la especie dentro del género *Ictitherium* para realizar los diversos análisis. *I. ebu* se conoce a partir del material encontrado en diversos yacimientos de Lothagam, en Kenia, con una edad Mesiniense.

Ictitherium tauricum (especie descrita por Borissiak en 1915). Se le conoce en el yacimiento ucraniano de Sevastopol, con una edad de Tortoniense medio. Ha existido cierta polémica sobre su posible sinonimia con *Protictitherium crassum*, pero debido al tamaño más ancho de sus premolares y la posición relativa de la carniceira inferior, Werdelin y Solounias (1991) deciden mantenerlo como especie propia del género *Ictitherium*.

Ictitherium kurteni (especie definida por Werdelin en 1988a). Se diferencia del resto de especies del género *Ictitherium* por la presencia de un tercer premolar superior de un gran tamaño en relación al resto de piezas dentales. Se le conoce del yacimiento de Chang Chia Chuang en China, con una edad que correspondería al Tortoniense-Mesiniense.

Ictitherium intuberculatum (especie definida por Ozansoy en 1965). Se conoce del yacimiento de Yassiören en Turquía, con una edad Tortoniense. Como curiosidad, cuando Ozansoy describió la especie no designó un holotipo a la misma, por lo que Werdelin y Solounias, (1991), designaron la mandíbula figurada en su artículo como lectotipo. Similar en forma y medidas a las presentadas por *Ictitherium pannonicum* (Kretzoi, 1952), podría tratarse de una especie conespecífica, a pesar de presentar pequeñas variaciones en las proporciones presentes en el primer molar superior y en el segundo molar inferior. Por este motivo y por el hecho de no existir un holotipo con los caracteres diagnósticos referenciados, Werdelin y Solounias, (1991) mantienen separada a la especie.

Ictitherium pannonicum (especie descrita por Kretzoi en 1952). El material a partir del cual se erigió la especie procede de Polgárdi, en Hungría, además de posiblemente en Valdecebro, España y diversas localidades en Ucrania, Moldavia y Grecia, abarcando edades desde el Tortoniense hasta el Zanclicense. Semenov (1985) y Werdelin y Solounias (1991) dan una descripción detallada sobre la especie y su validez.

• ***Miohyaenotherium***: Género descrito por Semenov en 1989. Género compuesto por una única especie, *Miohyaenotherium bessarabicum* (Semenov, 1989). Semenov cita 4 caracteres para distinguir a *Miohyaenotherium bessarabicum* de *Hyaenictitherium* en los yacimientos fosilíferos de Belka: el perfil lateral de la bulla auditiva y el proceso paraoccipital, el desarrollo del borde del meato auditivo externo, la forma del borde inferior de la mandíbula y los tamaños relativos de las cúspides del talónido de la carniceira inferior. Werdelin y Solounias, (1991), argumentan que el primero y el tercero de los caracteres son muy variables entre los diferentes especímenes y durante la ontogenia, por lo que no pueden utilizarse como caracteres diagnósticos para definir un género. En cambio, los otros dos caracteres descritos por Semenov sí son interesantes para poder diferenciar a *Miohyaenotherium bessarabicum* del resto de ejemplares fósiles que aparecen en Belka. De todas formas, argumentan que al no haber tenido acceso a los materiales y que las ilustraciones publicadas no son adecuadas para comprobar realmente la utilidad de estos dos caracteres, (además de la sospecha de que

puedan ser *Hyaenictitherium parvum*), resuelven el mantener el género válido hasta que se puedan estudiar los especímenes (Werdelin y Solounias, 1991). Se trata de un hiénido de mayor tamaño que *Thalassictis*, similar a *Hyaenictitherium parvum*, y pertenecería pues al ecomorfotipo 3, presentando un aumento en tamaño con respecto a especies anteriores de la familia Hyaenidae, reducción del tamaño de los molares posteriores, reducción del talónido de la carnecera inferior y tendencia hacia igualar en tamaño al paracónido y el protocónido y un desplazamiento del protocono de la carnecera superior desde una posición anterior al paracono a igualarse en la misma posición. (Werdelin y Solounias, 1996). Este género aparecería en el rango de MN11-12.

• ***Hyaenictitherium***: Género establecido por Kretzoi en 1938. Como se ha visto en *Thalassictis* y en *Ictitherium*, géneros pertenecientes al ecomorfo 3, los tres géneros llamados ictiterinos han causado bastante confusión entre ellos, por lo que Kretzoi creó el género *Hyaenictitherium* para englobar aquellas especies asiáticas que no se englobaban bien en ninguno de los dos. Se trata de un género esencialmente asiático, con una única especie que aparezca en Europa (*Hyaenictitherium wongii*), la cual aparece también en diversos yacimientos de China. Como se ha mencionado, *H. wongii* ha variado su posición en la filogenia, formando parte cada vez de un género diferente. Por un lado, esta especie parece primitiva en muchos aspectos, tales como unos premolares bastante estrechos, un P4 con unas cúspides poco desarrolladas y un talónido del m1 relativamente largo (Crussafont Pairó y Petter, 1969; Werdelin, 1988b). Al principio se le incluyó como *Ictitherium* por su relativamente largo talónido del m1, además, tanto Kurtén (1982) como Werdelin (1988b) dijeron que *H. wongii* presenta ya éstos caracteres en el P4 y en el m1 que lo separan de *Thalassictis*. También observan que, a pesar de que presenten una dentición de mayor tamaño que *Thalassictis*, muchos otros caracteres parecen más primitivos que la misma. Pero, por otra parte, *H. wongii* es más derivado que *Thalassictis* en la estructura del m1, que presenta un paraconido y protocónido de igual altura. Si se le compara al género *Plioviverrops* presenta una dentición y bulla auditiva mucho más derivada que éste (Werdelin y Solounias, 1991). Las especies pertenecientes a éste género son las siguientes:

Hyaenictitherium wongii (especie definida por Zdansky en 1924 como *Ictitherium wongii* y reclasificada como *Hyaenotherium wongii* por Semenov en 1989 y por último como *Hyaenictitherium wongii* por Werdelin y Solounias, 1991). (ver los géneros *Thalassictis* y *Hyaenictitherium* en el presente texto). Se le conoce de diversos yacimientos, principalmente de China, Irán, Kazakhsan, siendo la única especie del género presente en Europa en yacimientos en Alemania, Grecia, Turquía, Bulgaria, Ucrania y España, abarcando un rango temporal desde el Tortoniense hasta el Mesiniense.

Hyaenictitherium hyaenoides (especie definida por Zdasnky como *Ictitherium hyaenoides* y redefinida a *Hyaenictitherium hyaenoides* por Semenov en 1989). Se trata de una especie similar a *Thalassictis* de gran tamaño, presentando unos caracteres más primitivos que *Palinhyena reperta*, como un talónido largo en la carnecera inferior, pero a su vez, unos caracteres más derivados que otros *Hyaenictitherium*, como *H. wongii*, con unos premolares más anchos. Se trata de una especie asiática, que aparece en diversas localidades en China, Irán, y Turquía, con edades que van desde el Tortoniense al Mesiniense.

Hyaenictitherium parvum (especie descrita por Khomenko en 1914 como *Lycyaena parva*, posteriormente renombrada como *Hyaenictitherium venator* por Semenov en 1989 y por último renombrada a *Hyaenictitherium parvum* por Werdelin y Solounias en 1991).

Hyaenictitherium pilgrimi (Especie descrita por Werdelin y Solounias, 1991). En Werdelin (1988b) se explica que se unifican a todos los especímenes anteriormente incluidos como *H. indicum* (Pilgrim, 1910) a excepción del holotipo dado por Pilgrim en 1910. Se trataría de una especie de morfología similar a *Thalassictis*, pero diferenciándose en la posición del protocono de la carnicera superior, siendo similar en tamaño a *Lycyaena macrostoma*. Aparece en yacimientos en la región de Siwalik, entre el norte de la India, Pakistán y Nepal, entre el Tortoniense superior y el Mesiniense.

Hyaenictitherium namaquensis (especie definida por Stromer en 1931 como *Hyaena namaquensis* y cambiada a *Hyaenictitherium namaquensis* por Hendey en 1978). En él se incluye el ejemplar PQ-L12848 Species B. Aparece en yacimientos de África en Libia, Namibia y Sudáfrica, en el Zanclicense.

Hyaenictitherium minimum (especie definida por Bonis et al., 2005). Nueva especie del género *Hyaenictitherium* descrita en el yacimiento de Toros-Menalla en Chad, con una antigüedad de 7.4-6.5 ma (Mesiniense). Ver Bonis et al. (2005) para una completa descripción del material.

• **Lycyaena:** Género establecido por Hensel en 1862. Se trata de un género esencialmente asiático, siendo el más antiguo que parece relacionar a los géneros *Hyaenictis* y *Chasmaporthetes* (Werdelin y Solounias, 1991). Estos tres géneros pertenecen ya al ecomorfotipo 4 (Cursorial meat and bone-eaters), caracterizados por presentar unos primeros y segundos molares superiores muy reducidos o ausentes, aumentando en tamaño las cúspides de los premolares, mostrando así ya una cierta capacidad de fracturación de huesos. El esqueleto postcranial, en el caso de *Chasmaporthetes*, presenta características cursoriales. El género *Lycyaena* presenta metacónido en la carnicera inferior, pero carece de m2 inferior. Por el contrario, *Hyaenictis* y *Chasmaporthetes* no presentan metacónido en el m1, pero *Hyaenictis* sí presenta m2 inferior lo que la diferencia de *Chasmaporthetes* que no tiene esta pieza (Werdelin, 1988b; Werdelin y Solounias, 1991; Werdelin, Turner y Solounias, 1994; Vinuesa et al., 2016). Puesto que se ha considerado tanto la presencia del m2 y la del metacónido del m1 como caracteres ancestrales en los hiénidos, el hecho de que *Hyaenictis* no carezca del metacónido en el m1 hace suponer que es más derivado que *Lycyaena*, por lo que esta última acaba siendo la más primitiva dentro del ecomorfo 4. El género consta de tres especies:

Lycyaena chaeretis (especie descrita por Gaudry en 1861 como *Hyaena chaeretis*, y renombrada a *Lycyaena chaeretis* por Hensel en 1862). Hiena conocida por los yacimientos griegos de Pikermi y Samos, además de Cerro de la Garita y El Arquillo en España y de Taraklia en Ucrania, con una edad de Tortoniense-Mesiniense. Se ha propuesto su sinonimia con *Lycyaena dubia* (Zdansky, 1924) de China, además de con *Lycyaena crusafonti* (Kurtén, 1976) de Túnez por Solounias (1981), pero no parece correcto. Se trata de la especie tipo para describir el género.

Lycyaena dubia (especie descrita por Zdanski en 1924). Se trata de una especie de distribución asiática, encontrándose en varias localidades de China del Tortonense-Mesiniense. Werdelin (1988b) apunta que los ejemplares de esta especie poseen un gran parecido con los ejemplares de *Lycyaena chaeretis* de Samos y Pikermi, pudiendo ser conespecífica a ésta, y si fuese así, debería sustituir a *Lycyaena chaeretis* como especie tipo para el género *Lycyaena*, al existir más material de *L. dubia*. No obstante, se mantienen separadas a las dos especies.

Lycyaena macrostoma (especie descrita por Lydekker en 1884 como *Hyaena macrostoma* y reasignada a *Lycyaena macrostoma* por Trouessart en 1897). Sería, de las especies del género *Lycyaena*, la menos problemática para su clasificación ya que, aun manteniendo muchos caracteres similares a *L. chaeretis* y a *L. dubia*, se trata de una especie de mayor tamaño con una carnícera inferior más ancha que las anteriores (carácter que la separa claramente). Aparece en varios yacimientos de la región de Sivaliks en la India, con una edad Tortonense-Mesiniense.

- ***Hyaenictis***: Género propuesto por Gaudry en 1861. Se trata del segundo género del ecomorfotipo 4, pero no se conocen muchos ejemplares. La especie tipo es un juvenil descrito por Gaudry perteneciente al yacimiento de Pikermi, en Grecia, como *Hyaenictis graeca* (Gaudry, 1861). Es una hemimandíbula que presenta un canino decidual, el alveolo de un p1, p2-p4 deciduales, m1 y m2 sin terminar de salir y p2-p4 expuestos, en el interior de la hemimandíbula (Vinuesa et al., 2016). En Sant Miquel de Taudell, Bataller, 1921, figuró otra hemimandíbula atribuida a esta especie, pero esta vez de un ejemplar adulto. El material fue revisado por Villalta Comella y Crusafont Pairó (1941, 1943). Además, en el yacimiento de Langebaangweg, en Sudáfrica, Werdelin et al., 1994, definieron la especie *Hyaenictis hendeyi* (Werdelin, Turner, Solounias) a partir de ejemplares que habían sido atribuidos al género *Euryboas*. *Hyaenictis* presenta un primer premolar inferior, segundo molar inferior y un metacónido ausente en el primer molar inferior, por lo que parece ser una mezcla de caracteres antiguos y derivados dentro de la familia de las hienas (Gaudry, 1861, Howell y Petter, 1985; Werdelin et al., 1994). Parece estar más cerca de *Chasmaporthetes* que a *Lycyaena* en la filogenia, por la ausencia del metacónido de la carnícera inferior, por lo que así ha sido ubicado en el cladograma (Turner, Anton y Werdelin, 2008). El género consta en esta filogenia (Turner, Antón y Werdelin, 2008) de tres especies:

Hyaenictis graeca (especie descrita por Gaudry en 1861) (ver detalles en la definición del género). A pesar de ser la especie tipo, sólo se la conoce del yacimiento de Pikermi en Grecia, con una edad de Tortonense-Mesiniense y con una cantidad muy pequeña de restos atribuidos.

Hyaenictis almerai (especie descrita por Villalta Comella y Crusafont Pairó en 1945). Se ha incluido a la especie descrita por Comella y Crusafont en el género *Hyaenictis*, pero la atribución a este género presenta diversas dudas, ya que los caracteres que muestra no acaban de cuadrar con los presentados por la especie tipo *Hyaenictis almerai*, como una carnícera inferior similar a la observada en *C. borissiaki* sin presentar metacónido. Hay muy pocas especies que lo pierdan, y es uno de los motivos por los que se mantiene en el género *Hyaenictis* a *H. almerai*, diferenciándolo de *Thalassictis* y de *Lycyaena*, mientras que por otra parte el resto de caracteres dentales recuerdan a otros géneros, como a *Belbus* (Werdelin y Solounias, 1991) en el cuarto y tercer premolares inferiores, con unos bordes anteriores

convexos, pero siendo muy diferente en el segundo premolar inferior, con un borde anterior prácticamente vertical y una morfología muy asimétrica, siendo un carácter muy distintivo de esta especie, puesto que no existe ninguna especie que posea un p2 inferior que se le pueda comparar. Conocida de Sant Miquel del Taudell, España, con una edad de Tortoniense-Mesiniense.

Hyaenictis hendeyi (especie definida por Werdelin, Turner y Solounias en 1994). (ver detalles en la definición del género). Se ha encontrado en el yacimiento de Langebaanweg, en Sudáfrica, con una edad Zancliense.

• ***Lycyaenops***: Género propuesto por Kretzoi en 1938. Werdelin y Solounias, 1991, Situaron a la especie *Lycyaenops rhomboideae* (Kretzoi, 1938), como “incertae sedis” por haber sido caracterizada inadecuadamente en su descripción por él. Sin embargo, Werdelin (1999) le dio validez al género. Presenta unas proporciones longitud-anchura de los premolares intermedias entre las típicas del género *Chasmaporthetes* (más cortantes) y las hienas rompedoras de huesos (ecomorfo 6). Por otra parte, presenta unas cúspides accesorias bajas, a diferencia de lo que se observa en la mayoría de las hienas, estando las de los premolares dispuestas en línea, y la cúspide del cíngulo posteriolingual del p4 aparece reducido, como es el caso de varios miembros del género *Chasmaporthetes*. (Werdelin, 1999). Puesto que esta mezcla de caracteres aparecía también presente en algunas especies particulares del género *Chasmaporthetes*, tales como *C. silberbergi* (antes de ser incluida en el presente género como *Lycyaenops silberbergi*, como propuso Werdelin en 1999), y las especies que pertenecen a los géneros *Lycyaena* y *Hyaenictis* son de tamaño mucho menor, y con premolares mucho más cortantes, se ha resuelto situar al género *Lycyaenops* en una posición más próxima a *Chasmaporthetes* en la filogenia (Werdelin, 1999). También se ha considerado su validez y no inclusión en el género *Chasmaporthetes*, a pesar de las similitudes, por mantener un metacónido pequeño y un talónido bicúspido en la carnícera inferior. Consta de dos especies:

Lycyaenops rhomboideae (especie definida por Kretzoi en 1938). Cuando Kretzoi definió la especie incluyó en su material a *Chasmaporthetes lunensis*. Ésto no es correcto, puesto que los premolares que presenta *L. rhomboideae* son más robustos, bajos y con unas cúspides accesorias grandes y una carnícera inferior con un trigónido alargado y cortante además de un talónido altamente reducido (uni o bicúspido). Aparece en el yacimiento de Pestszentlörinc en Hungría, con una edad Tortoniense-Mesiniense.

Lycyaenops silberbergi: (especie descrita por Broom y Schepers en 1946 como *Lycyaena silberbergi* (*nome nudum*), posteriormente por Qiu en 1987 como *Chasmaporthetes silberbergi*, por Werdelin y Solounias en 1991 como *Hyaenictis silberbergi* y finalmente como *Lycyaenops silberbergi* en Turner, Antón y Werdelin en 2008). Como se puede ver en la discusión de Werdelin y Solounias (1991) sobre esta especie, ha existido polémica en su aceptación por el hecho de incumplir el artículo 13 del Código Internacional para la Nomenclatura Zoológica, al no explicar caracteres diferenciales en la publicación de la especie. No obstante, en un trabajo posterior, Broom compara los premolares de *Lycyaenops silberbergi* con los de las especies actuales de hiénidos (a excepción obvia de *Proteles*), indicando que son mucho mayores que los presentes en las especies modernas, por lo que de esta forma acaba dándosele validez y se mantiene “*silberbergi*” a pesar de haber sido publicado con posterioridad a 1930. (Ver Werdelin y Solounias (1991) para más detalles). La especie ha pertenecido al género *Chasmaporthetes* hasta 1999, cuando Werdelin propone su

inclusión en el género *Lycyaenops*, diferenciándolo de *L. rhomboideae* por su mayor desarrollo de las cúspides de los premolares y unas plataformas posteriores de los premolares menos desarrolladas, pero mantienen su forma ancha y cuadrada. Aparece en yacimientos en Sudáfrica y en Tanzania, con una edad de Pleistoceno inferior.

- ***Chasmaporthetes***: Género definido por Hay en 1921. Los restos postcraneales recuperados junto a una dentición relativamente sectorial con premolares cortantes, avalan la interpretación de *Chasmaporthetes* como un género de especies adaptadas a un modo de vida cursorial, siendo esencialmente consumidores de carne (aunque con capacidad de fracturar hueso), de manera contrapuesta a las adaptaciones específicas a la fracturación de huesos que se observan en las especies actuales *Crocota crocota*, *Hyaena hyaena* y *Parahyaena brunnea* (Turner, Anton y Werdelin, 2008). Como se ha descrito anteriormente, el género *Chasmaporthetes* se diferencia de *Lycyaena* en la ausencia del metacónido del primer molar inferior, y a su vez, se diferencia de *Hyaenictis* al no poseer el segundo molar inferior. El p4 inferior carece de la cresta y cúspide posteriolingual, igualándose en tamaño y forma las cúspides anterior y posterior, como se observa en *Lycyaena* y en *Hyaenictis*, pero con una forma general del diente más cuadrado y menos alargado que éstas. *Chasmaporthetes* también pierde el primer premolar inferior, agrandándose en longitud el segundo premolar, haciéndose más cortante (Werdelin, 1999). El género *Chasmaporthetes* consta de las siguientes especies (según Turner, Antón y Werdelin, 2008):

Chasmaporthetes exitelus (especie descrita por Kurtén y Werdelin en 1988). Se adscribió al género *Chasmaporthetes* por presentar un metastilo alargado en la carnífera superior. Aunque parezca un carácter pobre para poder adscribirlo a este género y no a otro coetáneo, se habrían considerado suficientes. Aparece en China en la localidad 116v, con una edad Tortoniense-Mesiniense.

Chasmaporthetes bonisi (especie definida por Koufos en 1987). Werdelin y Solounias (1990, 1991) propusieron su sinonimia con *Adcrocuta eximia*, pero posteriores excavaciones en el lugar donde se encontró *C. bonisi* (Dytiko, Grecia, con una edad de Tortoniense-Zancliense), han dado a la luz nuevos restos que sin duda parecen pertenecer a una especie de este género (De Bonis y Koufos, 1994, Koufos, 2000). El ejemplar que se utilizó como holotipo para la definición de la especie y su pertenencia al género *Chasmaporthetes* es muy similar a *Adcrocuta eximia*, mientras que el resto de material no lo es tanto, por lo que, al menos los ejemplares que no son el holotipo deberían considerarse válidos para conformar la especie y pertenecer al género *Chasmaporthetes*.

Chasmaporthetes borissiaki (especie descrita por Khomenko en 1932 como *Hyaena borissiaki*, y posteriormente como *Lycyaena borissiaki* por Ficarelli y Torre en 1970 y como *Chasmaporthetes borissiaki* por Galiano y Frailey en 1977). Werdelin, Turner y Solounias discutieron sobre su posible afinidad al género *Hyaenictis*, pero por poseer un protocono reducido en la carnífera superior y la pérdida del segundo molar inferior, caracteres propios al género *Chasmaporthetes*, se le ha mantenido así. Se le conoce del yacimiento de Perpignan en Francia y de Dermedzhi en Moldavia, con una edad Zancliense.

Chasmaporhtetes lunensis (especie definida por Del Campana en 1914 como *Lycyaena lunensis*, y definitivamente como *Chasmaporthetes lunensis* por Kurtén y Werdelin en 1988). Se trata de una de las especies con mayor cantidad de especies sinonimizadas, tales como *Hyaena honanensis* (Zdansky, 1935), *Euryboas bielawsky* (Schaub, 1941), *Hyaena marini*

(Villalta Comella, 1952) y *Chasmaporthetes kani* (Galiano y Frailey, 1977), (ver Qiu (1987), Kurtén y Werdelin (1988), Werdelin y Solounias (1991) para una descripción detallada) convirtiéndose así en una especie muy extendida a lo largo del espacio y del tiempo, con yacimientos en China, Mongolia, Francia, Alemania, Italia, España, Turquía, y Ucrania, con una edad comprendida entre el Zancliense y el Gelasiense.

Chasmaporthetes melei (especie definida por Rook et al. en 2004). Se trata de la especie del género *Chasmaporthetes* de menor tamaño conocido. El yacimiento en el que se ha encontrado, el Monte Tuttavista, fue en tiempos del Piazenciense-Gelasiense una isla, por lo que podría tratarse de un caso de enanismo insular. Los caninos son relativamente largos y los premolares inferiores son relativamente cortos.

Chasmaporthetes ossifragus (especie definida por Hay en 1921). *Chasmaporthetes* es el único género de la familia Hyaenidae que se ha encontrado en el Nuevo Mundo. Los yacimientos en los cuales se ha encontrado el material que conforma esta especie son Anita, Benson, Cita Canyon, Comosi, Dry Mountain y Duncan en Estados Unidos y El Golfo Santa Clara, Goleta y Miñaca Mesa en Méjico, en edades en el Gelasiense y Pleistoceno Inferior.

Chasmaporthetes sp. Florida (especie sin definir). Berta en 1981 añadió a la especie *Chasmaporthetes ossifragus* el material encontrado en los yacimientos de Florida de Santa Fe River IB, XV, e Inglis IA. No obstante, Kurten y Werdelin cuestionaron esto último en 1988, debido a las longitudes relativas presentes por el cuarto premolar inferior y la carnífera inferior, presentando la hemimandíbula de Inglis IA (UF 18088) una carnífera inferior aproximadamente un 20% más larga que el cuarto premolar inferior. Qiu en 1987 pensó que esta característica sería propia de la especie *Chasmaporthetes ossifragus*, y por ello refirió ciertos ejemplares chinos como *C. confer ossifragus*, a pesar de que no presenten ninguna similitud con *C. ossifragus* y únicamente con los ejemplares de Florida por el hecho de presentar una carnífera inferior de mayor tamaño y la longitud del metastilo de la carnífera superior (en el resto de caracteres dentales no presentan similitud alguna). A su vez, la mandíbula atribuida como *C. cf. Ossifragus* de Beijing se diferencia de *C. lunensis* y posiblemente sea una especie distinta también.

Chasmaporthetes australis (especie definida como *Percrocuta australis* por Hendeby en 1974, redefinida a *Adcrocuta australis* por Hendeby en 1978 y por último, redefinida a *Chasmaporthetes australis* por Qiu en 1987). Revisiones del material de manera independiente realizadas por Qiu (1987) y por Werdelin y Solounias (1990) llegaron a la misma conclusión de que el material referido por Hendeby a *Adcrocuta* realmente se trataba de una especie del género *Chasmaporthetes*, debido principalmente por las longitudes relativas de la serie premolar inferior, p3-4, siendo ésta mucho más corta que la observada en *Adcrocuta*. La especie ha aparecido en el yacimiento sudafricano de Langebaanweg, con una edad Zancliense.

Chasmaporthetes nitidula (especie descrita por Ewer en 1955 como *Lycyaena nitidula* y renombrada a *Chasmaporthetes nitidula* por Galiano y Frailey en 1977). Presenta unos premolares extremadamente altos, con unas cúspides accesorias muy grandes. Aparece en el yacimiento de Swartkrans en Sudáfrica en el Pleistoceno inferior.

• **Metahyaena:** Género descrito por Viranta y Werdelin en 2003. Se trata del género más primitivo dentro del ecomorfotipo 5 (Transitional bone-crackers). Se engloba en este ecomorfo sólo por el hecho de presentar unos premolares con una morfología incipiente de forma más bulbosa que la que se puede observar en *Belbus* y otros géneros del ecomorfotipo 5 más tardíos, mientras que en el resto de caracteres se asemeja mucho a los géneros del ecomorfotipo 3 (Turner, Anton y Werdelin, 2008). El género y única especie (*Metahyaena confector*, Viranta y Werdelin, 2003) consta del holotipo AS.95.417 de la localidad 12 de la formación Sinap en Turquía. Se trata de una mandíbula derecha de un ejemplar adulto que presenta un canino, p2-p4 y un m1. A su vez, presenta también el alveolo del p1 y del m2, por lo que mantenía estas piezas dentales. *Metahyaena confector* sería de un tamaño similar al observado en *Hyaenictitherium wongii* ó en *Ictitherium viverrinum*, pero se diferencia de ellos al presentar caracteres más similares a *Palinhyena reperta*. Una característica distintiva son las caras anteriores de las cúspides principales de los segundos y terceros premolares que presentan una forma convexa, por lo que recuerdan a los que presenta *Belbus beaumonti*. Sin embargo, en otros aspectos es más primitivo que *Palinhyena* ó *Belbus*, especialmente en la estrechez de sus premolares (Viranta y Werdelin, 2003).

• **Belbus:** Género descrito por Werdelin y Solounias, 1991. Werdelin y Solounias, en su trabajo de 1996 incluyeron a este género junto con *Palinhyena* (Qiu, Huang y Guo), *Leecyaena* (Young y Liu) y a *Ikelohyaena* (Werdelin y Solounias) juntos en el ecomorfo 5. Posteriormente, *Metahyaena* fue añadido por Turner, Anton y Werdelin (2008). El género y la especie corresponde a material descrito primero por Beaumont (1968, 1969) y englobado posteriormente en la especie *Belbus beaumonti* por Qiu, 1987, definiéndose el género por Werdelin y Solounias, 1991. En la presente filogenia (Turner, Antón y Werdelin (2008) sólo aparece esta especie en el género *Belbus*. Presenta un tamaño similar al de *Hyaena hyaena*, con unos premolares marcadamente bulbosos. Los terceros premolares superiores e inferiores aparece agrandados en tamaño y con una morfología cónica, presentando un borde anterior fuertemente convexo. Las cúspides anteriores accesorias de los premolares aparecen reducidas y se sitúan deprimidas con respecto a la cúspide principal. El cuarto premolar superior presenta un metastilo reducido, y se pierde el segundo molar superior, mientras que el segundo molar inferior se mantiene presente (Werdelin y Solounias, 1991). *Belbus beaumonti* se conoce entre el MN11-12, apareciendo en Samos en Grecia y en Çobanpinar en Turquía.

• **Palinhyena:** Género definido por Qiu, Huang y Guo en 1979. En su estudio definen a la especie *Palinhyena reperta* (Qiu, Huang y Guo), además de *Palinhyena imbricata* (Qiu, Huang y Guo), que posteriormente fue sinonimizada a la primera por Werdelin y Solounias (1991), por lo que se trata de la única especie que conforma este género. *Palinhyena* posee un tamaño similar a algunas especies del género *Ictitherium*, pero un poco más grande, manteniendo la misma fórmula dental 3/3, 1/1, 4/4, 2/2, pero presentando unos premolares (a excepción de los primeros, superiores e inferiores) mucho más anchos y robustos, especialmente los terceros premolares (superiores e inferiores) y unas coronas mucho más elevadas que las observadas en *Ictitherium* de tamaños similares. Las cúspides accesorias anteriores y posteriores aparecen mucho más reducidas y el primer molar superior más comprimido anteroposteriormente, con un talónido de la carnífera inferior comparativamente bajo, pequeño y estrecho, y un hipoconúlido indistinto (Qiu, Huang y Guo, 1979). Se conocen

varios ejemplares (unos 30 individuos), que pertenecen a un total de 11 localidades en China, pero morfológicamente son muy homogéneos, tanto entre las diferentes localidades (geográfica), como en el tiempo (cada yacimiento posee una datación diferente) por lo que parece ser que tampoco no mostraban un dimorfismo sexual marcado (Werdelin, 1988).

- **Hyaenid sp. E Langebaanweg:** (especie sin definir). La “especie E” de Hende y se trata de un único ejemplar encontrado en el yacimiento de Langebaanweg en Sudáfrica (Zanclense). Parece recordar a *Belbus beaumonti*, pero al no haberse encontrado más material y ser distinta a cualquier otro hiénido conocido, se mantiene sin sinonimizar ni nombrar.

- ***Ikelohyaena*:** Género definido por Werdelin y Solounias, 1991. Se trata de un género exclusivamente africano (Werdelin y Solounias, 1991; Werdelin et al, 1994; Werdelin y Turner, 1996). Junto con *Belbus*, *Palyhyaena* y (con ciertas reservas) *Metahyaena*, forma parte del ecomorfotipo 5, siendo estos cuatro géneros los primeros que presentan unas adaptaciones hacia las morfologías más modernas típicas rompedoras y consumidoras de huesos. A partir de los restos atribuidos a *Ikelohyaena abronia* (Hende y, 1974), Werdelin y Solounias (1991) proponen este género, definiéndolo como levemente más pequeño que *Hyaena* en tamaño, con unos premolares (especialmente los terceros premolares superiores e inferiores) agrandados en tamaño, pero no extremadamente cónicos y presentando el borde anterior solamente un poco convexo. Las cúspides accesorias anteriores de los premolares no se encuentran en una posición deprimida con respecto a la cúspide principal (como se ha descrito anteriormente en el caso de *Belbus*). El metastilo de la carnífera superior es de pequeño tamaño, y tanto el segundo molar superior como el segundo molar inferior aparecen presentes. En la filogenia de Turner, Antón y Werdelin (2008) no se hace mención a *Ikelohyaena abronia*, únicamente escribiéndola como *H. abronia* junto a *Hyaena hyaena*. Puesto que no se ha comentado el porqué del cambio de género, al tratarse de una especie africana y no europea, he decidido mantener el género y especie separados del género *Hyaena*.

- ***Adcrocuta*:** Género definido por Kretzoi en 1938. En él se incluye la única especie *Adcrocuta eximia*, definida como *Hyaena eximia* por Roth y Wagner en 1854 y redefinida a *Adcrocuta eximia* por Kretzoi (1938). Es el primero de los géneros de las hienas que presentan adaptaciones bien desarrolladas hacia la fracturación de huesos, por lo que se incluye en el ecomorfotipo 6 (fully-developed bone-crackers). El género y especie *Adcrocuta eximia* ha ido cambiando en la posición de la filogenia de los carnívoros, puesto que en un principio fue atribuida a las percrocutas por Kretzoi (1938). Kurtén (1957) separó a *Adcrocuta* (incluyéndola en *Crocuta*) y a *Percrocuta* (Kretzoi, 1938). Posteriormente, Schmidt-Kittler (1976) y Chen y Schmidt-Kittler (1983) discutieron sobre la dentición decidua de los percrocútidos, separando a *Adcrocuta eximia* como única especie del género *Adcrocuta*. Werdelin y Solounias (1990) analizaron cladísticamente los ejemplares de *Adcrocuta*, dejándola como taxón hermano de *Crocuta*, presentando unos premolares muy masivos y poderosos, pero también al menos una autapomorfía que no se refleja en esta última, el protocono reducido de la carnífera superior. Ha existido no obstante problemática con respecto a una especie, *Chasmaporthetes bonisi* (Koufos, 1987). Werdelin y Solounias (1991) propusieron la sinonimia de esta especie con *Adcrocuta eximia*. Sin embargo, Koufos (1993), Bonis y Koufos (1994) argumentaron en contra de su sinonimia. Koufos (2000) aportó nuevo material para *Chasmaporthetes bonisi*, diferenciándose de *Adcrocuta eximia* en presentar unos premolares más estrechos, presentando además un protocono en la carnífera superior mucho más largo que el observado

en *Adcrocuta* y un primer molar superior más grande también. En cuanto a la dentición mandibular, Koufos (2000) indica que los premolares vuelven a ser claramente más estrechos que los observados en *Adcrocuta*, mostrando una morfología elíptica, mientras que los de *Adcrocuta* son más rectangulares. El tercer premolar inferior presenta en *Adcrocuta eximia* una cúspide accesoria anterior, mientras que en los ejemplares de *Chasmaporthetes bonisi* no aparece. Igualmente, la cúspide accesoria anterior del cuarto premolar inferior iguala en tamaño a la posterior en *Chasmaporthetes bonisi* y es más grande que la observada en *Adcrocuta eximia*. Por último, la carniceira inferior presenta en ambas especies un talónido bicúspido, pero en el caso de *Chasmaporthetes bonisi* el entocónido es tan pequeño que parece que tienda a desaparecer, como realmente ocurre en especies posteriores del género *Chasmaporthetes*, mientras que en *Adcrocuta eximia* el entocónido aparece bien desarrollado (Koufos, 2000).

Adcrocuta presenta unos premolares bien desarrollados, de forma cónica y un protocono reducido en el P4. Como curiosidad, retiene el primer premolar inferior. El género y especie de *A. eximia* se extiende desde MN10-13.

- ***Allohyaena***: Género definido por Kretzoi en 1938. *Allohyaena* se trata de un género poco conocido, constituido por la especie *Allohyaena kadici* (Kretzoi, 1938), únicamente apareciendo en dos localidades fosilíferas en Europa: uno la cueva de Esterházy en Csákvár (localidad tipo de la especie) y el otro en Dorn-Dürkheim (Werdelin y Kurten, 1999). Presenta una mezcla de caracteres primitivos, como la retención del segundo molar inferior y la estructura decidual del cuarto premolar inferior, premolares largos y finos y un protocono alargado en la carniceira superior, y caracteres derivados como un preparastilo en la carniceira superior, la raíz interna del tercer premolar superior y una forma derivada del talónido de la carniceira inferior. *Allohyaena kadici* se trata de una especie de hiena de tamaño muy grande. En algunos trabajos, como en Werdelin y Solounias (1991), se situó a *Allohyaena* como posible género del grupo de las percrocucas, pero posteriormente, trabajos como el de Werdelin y Kurtén (1999), teniendo en cuenta su dentición decidual (en especial la presentada por su dp4, con un metacónido alto situado junto a la zona posterolingual del protocónido, un entocónido alto y situado posteriormente y unos hipocónidos e hipoconúlidos muy bajos). Estos caracteres del p4 decidual son plesiomórficos en el grupo conformado por *Hyaena*, *Parahyaena*, *Pliocrocota*, *Pachycrocota*, *Adcrocuta* y *Crocota*, por lo cual los mismos autores concluyen que se trata de una especie perteneciente al ecomorfo 6, y que debe estar relativamente emparentada con *Crocota* y *Pachycrocota*. Presenta unos segundos y terceros premolares superiores e inferiores alargados, comprimidos y con coronas bajas. El tercer premolar superior se ancla a la mandíbula mediante dos ó tres raíces, y presenta una cúspide lingual pequeña. La carniceira superior es grande y masiva, con un borde cortante alargado, un protocono dirigido en posición medial y un preparastilo bien desarrollado. El cuarto premolar inferior es corto y ancho, con una gran cúspide anterior. La carniceira inferior es relativamente corta, ancha y presenta un trigónido corto y con coronas altas, un talónido ancho sin cúspides distintivas, presentando un metacónido confluyente con el protocónido. Presenta también un pequeño m2 (Werdelin y Kurten, 1999). Las dos localidades en las que aparece pertenecen al MN11.

• ***Pliocrocota***: Género propuesto por Kretzoi en 1938. El género se encuentra formado por una única especie, *Pliocrocota perrieri* (Kretzoi, 1938). En su trabajo de 1991, Werdelin y Solounias sinonimizan un gran conjunto de especies que habían sido propuestas y descritas por diversos autores, tales como *P. (Parahyaena, Pachycrocota, Hyaena, Pliohyaena) pyrenaica* (Depéret, 1890 y Hendey, 1974), *Hyaena prisca* (Serres, Dubreuil y Jeanjean, 1828), *Hyaena donnezani* (Viret, 1954), y posteriormente en Turner, Anton y Werdelin, (2008), los ejemplares pertenecientes al género *Leecyaena*, resultando al final una especie muy extendida en Europa y en Asia, tanto en el espacio como en el tiempo (MN15-18 y posterior). Forma parte del ecomorfotipo 6, presentando adaptaciones claras en su dentición hacia la durofagia, como el gran tamaño que presentan sus premolares y la carencia del segundo molar superior e inferior y el primer premolar inferior. Su dentición es muy similar en tamaño a *Crocota*, pero las carniceras presentan grandes diferencias, tales como un filo metastilar más corto en el cuarto premolar superior y un trigónido alargado en el primer molar inferior, con un metacónido bien diferenciado, mientras que en *Crocota crocota* aparece reducido o ha desaparecido, y un segundo premolar superior de aproximadamente la mitad de la longitud de la carnicera superior, mientras que en *Crocota* es mucho más corto (Baryshnikov y Tsoukala, 2010).

• ***Pachycrocota***: Género descrito por Kretzoi en 1938. Consta únicamente de una especie, *Pachycrocota brevirostris* (primero *Hyaena brevirostris* (Aymard, 1846) y posteriormente *P. brevirostris*, Kretzoi, 1938), aunque en trabajos anteriores al de Werdelin y Solounias, (1991), se incluía también en el género a *Pliocrocota perrieri*, pero sus análisis cladísticos finalmente la separaron. Se trata de una hiena de cara corta de tamaño gigantesco, miembro por excelencia del ecomorfotipo 6 (Turner, Anton y Werdelin, 2008). Sus fósiles aparecen tanto en Europa como en Asia, siendo el yacimiento de Zoukoudian en China el que presenta una mayor colección, con aproximadamente 200 individuos (Pei, 1934). Ha sido una de las mayores acumuladoras de restos de huesos en cubiles, formando así grandes yacimientos fosilíferos (Turner y Anton, 1996). Presenta un tercer premolar superior delgado, con forma cónica (Howell y Petter, 1980), y un cuarto premolar relativamente ancho con un gran protocono más corto que el metastilo (Mutter, Berger y Schmid, 2001). También presenta un primer molar superior, mientras que ha perdido tanto el segundo molar superior como el inferior, y el primer premolar inferior. La carnicera inferior presenta una forma ensanchada, pero siendo proporcionalmente más larga que la carnicera superior, y con un metacono muy reducido o ausente (Howell y Petter, 1980). El segundo premolar superior e inferior, a la vez que la carnicera superior (como se ha mencionado) parecen muy robustos, además de presentar unos caninos superiores e inferiores de gran tamaño.

Por último, indicar que el género *Leecyaena*, definido por Young y Liu en 1948, en principio sería un género que pertenecería al ecomorfo tipo 5. En los trabajos de Werdelin y Solounias (1991, 1996) le dan validez taxonómica, pero posteriormente, Turner, Anton y Werdelin (2008) proponen su supresión, argumentando que el material que utilizan Young y Liu para definir al género se trata de un espécimen aberrante de *Pliocrocota*, cosa que ya había sido propuesta por una revisión del material llevada a cabo por Qiu (1987) (salvo que él lo incluía en su género *Pliohyaena*, la cual Werdelin y Solounias (1991) posteriormente lo sinonizaron a *Pliocrocota*), por lo que se elimina este género de la filogenia y de los análisis llevados a cabo en esta tesis.

1.5 Especies utilizadas en la presente tesis doctoral que no aparecen en la filogenia de Turner, Anton y Werdelin, 2008.

Protictitherium aegaeum (especie descrita por Tanju kaya, Denis Geraads y Vahdet Tuna en 2005). Se trata de una especie de *Protictitherium* de gran tamaño, con un tercer premolar superior estrecho, con la cúspide mesial sólo un poco desplazada lingualmente. La carnícera superior presenta un gran protocono. Los molares superiores son grandes, presentando protoconos que se van agrandando y presentando un ángulo mesiobucal muy expandido. El cuarto premolar inferior presenta una cúspide mesial fuerte y una cúspide principal muy alta. La carnícera inferior tiene un trigónido muy alto, y un paracónido casi tan alto como el protocono, un metacono alto y un talónido largo con el entocónido como la cúspide más alta. El segundo molar inferior es grande con un metacónido muy alto. Difiere principalmente de *P. crassum* por la altura del cuarto premolar inferior, un trigónido muy alto en la carnícera inferior y un paracónido casi tan alto como el protocónido. Aparece en el yacimiento de Esendere, en Turquía, con una edad Tortoniense-Mesiniense.

Protictitherium thessalonikensis (especie descrita por Koufos, 2011). Nueva especie del género *Protictitherium* de pequeño tamaño. Los dientes presentan cúspides pequeñas. El protocono de la carnícera superior se encuentra en línea con el borde mesial del parastilo. Los molares son grandes (especialmente el segundo molar superior). El cuarto premolar inferior aparece altamente molarizado. La carnícera inferior presenta un metacónido fuerte y un gran talónido con un entocónido alto. Aparece en el yacimiento de Ravin de la Pluie de Axios Valley en Grecia, con una edad Tortoniense.

Thalassictis chinjiensis (ver *Thalassictis proava* más arriba).

Ictitherium aguirrei (especie descrita por Soria en 1979). *Ictitherium* de talla pequeña. Carnícera inferior con trigónido alto, mayor que *I. viverrinum*, talónido con entocónido alto. Cuarto premolar inferior con talónido relativamente corto y ancho. Primer molar superior con fuerte prolongación del parastilo, pero de construcción claramente diferente del de *Protictitherium* (Sesé, 1980). Aparece en el yacimiento de Escobosa del Calatañazor, España, con una edad Serravaliense-Tortoniense.

Hyaenictis wehαιetu (especie descrita por Haile-Selassie y Howell en 2009). Especie del género *Hyaenictis* del tamaño de *Ikelohyaena abronia*, con el metacónido de la carnícera inferior presente, primer y segundos molares inferiores ausentes, cuarto premolar inferior más ancho que el tercer premolar inferior y el canino inferior más largo que el segundo premolar inferior. Se diferencia de *Hyaenictis graeca* por la retención del metacónido de la carnícera inferior y la pérdida del primer premolar inferior. Se diferencia de *Hyaenictis almerai* por la morfología de sus premolares. Se diferencia de *Hyaenictis hendeyi* por su tamaño netamente más pequeño, la falta del metacónido en la carnícera inferior de *H. hendeyi* y la carencia del segundo premolar en *H. wehαιetu*. Se diferencia de *Ictitherium ebu* por su tamaño mucho más grande y un talónido más pequeño en la carnícera inferior. Aparece en los yacimientos de Amba East y Asa Koma en Etiopía, con una edad Zancliense. Como nota personal, tengo dudas sobre su adición al género *Hyaenictis*, por la ausencia de un segundo molar inferior y por los resultados observados en Coca-Ortega y Pérez-Claros (2019).

Hyaenictis aff. *almerai* (material referido a la especie *Hyaenictis almerai* por Vinuesa *et al.*, 2016). Se trata de IPS62078, un cráneo parcial con las series C-M1 izquierdas y derechas, y una mandíbula con la rama izquierda presentando desde el p3-m1 y la derecha desde el p2-m1 y un m2. Los autores observan que no encaja bien con el resto de especies del género *Hyaenictis*, poseyendo caracteres dentales similares a los vistos en *Adcrocuta eximia*, más preparados para la fracturación de huesos y que su afinidad con *Hyaenictis almerai* está meramente basada en la proximidad geográfica y cronológica del yacimiento Ros-D (Tortonense) con Sant Miquel del Taudell (Tortonense-Mesiniense), donde se describió el holotipo.

Chasmaporthetes gangsriensis (especie descrita por Tseng, Li y Wang en 2013). Se trata de una especie del género *Chasmaporthetes* de menor tamaño que sus relativos Plio-Pleistocenos eurasiáticos. El tamaño relativo del segundo premolar inferior con respecto al tercero es mayor que los observados en otras especies de *Chasmaporthetes*. La carnícera inferior presenta un trigónido cortante más ancho para su longitud que en cualquier otro *Chasmaporthetes*. El talónido de la carnícera inferior es bicúspido, con un hipocónido central cortante y un entocónido bastante reducido (no tricúspido como en *Lycyaena* y *Hyaenictitherium*, ni unicúspido como en especies más derivadas del género *Chasmaporthetes* como *C. lunensis* ó *C. ossifragus*). Los ejemplares proceden de la región de Zhanda Basin en el Tibet en China, del Zancliense.

Belbus djurabensis (especie definida por De Bonis *et al.*, 2010). Se trata de la segunda especie conocida del género *Belbus*. Se diferencia de *Belbus beaumonti* al presentar un menor tamaño general, un primer molar superior reducido comparado con la carnícera superior y un talónido de la carnícera inferior más reducido, con un tercer y cuarto premolares inferiores más altos que los presentes en *Belbus beaumonti*, siendo el tercer premolar inferior más alto que el cuarto premolar inferior. Se ha encontrado en Toros-Menalla, en el Chad, con una antigüedad que data del Mesiniense.

Crocota dietrichi (especie definida por Howell y Petter en 1989). Werdelin y Solounias, (1991), mantienen la especie, pese a posiblemente ser coespecífica con *Crocota crocuta* (se carece de estudio exhaustivo de las especies que pertenecen a este género). Aparece tanto en la filogenia propuesta por Werdelin y Solounias, 1991, como en la de 1996, pero desaparece en la presentada por Turner, Antón y Werdelin, 2008. Puesto que no se explica el por qué se ha suprimido la especie y aparece en publicaciones posteriores, como en Morales, Senut y Pickford (2011) y en Werdelin y Lewis (2008), que a su vez indican que Werdelin y Peigné (2010) abandonaron la idea de la sinonimia, he decidido mantenerla para los análisis. Se trataría de una especie similar a *Crocota crocuta*, pero más pequeña y primitiva, con unos premolares menos agrandados y con el protocono de la carnícera inferior inclinado distalmente. Aparece en diversos yacimientos africanos en Tanzania, Marruecos, Etiopía y Namibia, con un rango temporal Zancliense-Gelasiense.

Crocota eturono (especie descrita por Werdelin y Lewis, 2008). Sería una especie perteneciente al género *Crocota*, de un tamaño similar o quizás más grande que la especie actual *Crocota crocuta*. El distintivo principal de esta especie es su alargada carnícera inferior (especialmente comparándola con las longitudes relativas del tercer y cuarto premolares inferiores) siendo la más alargada presente en cualquiera de las especies del género *Crocota*. A pesar de que la carnícera inferior por sí misma mantiene las proporciones propias del género, es al observarla junto con el resto de la dentición cuando se observa esta diferencia tan marcada. Aparece en el yacimiento de West Turkana en Kenia, y además se ha incluido material procedente de Shungura y Dikika en Etiopía como *C. cf. eturono*, dando una edad de Piacenciense-Gelasiense para el conjunto.

Werdelinus: género definido por de Bonis et al. 2010. En el género se incluye la única especie *Werdelinus africanus* (Bonis et. al, 2010), siendo el holotipo un fragmento anterior del cráneo (TM 76-99-05) con la serie izquierda desde el canino hasta la carnicera superior, y la derecha desde el tercer incisivo hasta la carnicera superior, además de la raíz del primer molar superior, y una hemimandíbula izquierda con el canino, el segundo premolar, las raíces del tercer premolar, el cuarto premolar, parte de la carnicera inferior y la raíz del segundo molar, y una hemimandíbula derecha con la serie desde el canino hasta el segundo molar (sin presentar primer premolar), con el segundo y tercer premolares rotos. Como paratipo, una mandíbula siglada como TM 192-01-01, además de diverso material que ha sido referido a la nueva especie. Se trata de un hiénido de gran tamaño con un maxilar profundo, una mandíbula poco profunda, premolares bajos presentando cúspides y cúspides accesorias moderadas, las coronas del tercer y cuarto premolares inferiores bastante simétricas, una carnicera inferior grande con un talónido y metacónidos reducidos y unos pequeños m2 inferior y primer molar superior. El canino superior es robusto. El primer premolar superior es pequeño, pero relativamente robusto, mientras que el resto de premolares superiores son elongados. El protocono de la carnicera superior no parece muy desarrollado, y no supera en posición al parastilo anteriormente. El primer molar superior aparece fragmentado y se ve claramente que no poseía segundo molar superior. El canino de la dentición inferior es robusto. No aparece primer premolar inferior. Los segundos, terceros y cuartos premolares inferiores (al igual que los superiores) son alargados, bastante simétricos y relativamente bajos, siendo el paracónido de la carnicera inferior más alto que el paracónido del cuarto premolar. Las caras mesial y distal de los premolares son un poco cóncavas. El protocónido de la carnicera inferior es bastante bajo, sólo un poco más alto que el paracónido. El metacónido es pequeño, pero se distingue bien. El talónido es corto, estrecho y presenta un hipocónido y entocónidos cortos, con una base fina y pequeña del talónido sin presencia de hipoconúlido alguno. Por último, aparece un pequeño segundo molar inferior. Su fórmula dental es, a partir del material disponible, 3/? Incisivos, 1/1 caninos, 4/3 premolares y 1/2 molares. Puesto que este género y especie fueron publicadas posteriormente al trabajo de Turner, Anton y Werdelin (2008), no aparece en su filogenia ni tiene asociado ningún ecomorfotipo. Por otra parte, Coca-Ortega y Pérez-Claros (2019), mediante un análisis discriminante utilizando la dentición inferior, han propuesto su inclusión en el ecomorfotipo 4 (cursorial bone-meat eater) con una probabilidad del 97,2%.

1.6 Distribución de los ecomorfotipos a lo largo del tiempo.

Se ha procedido a plasmar la diversidad específica que han presentado los 6 ecomorfotipos a lo largo del tiempo. Para ello se ha atribuido un ecomorfotipo a las especies según su género siguiendo a Werdelin y Solounias (1996) y Turner *et al.*, (2008). Para las especies no incluidas anteriormente (*Protictitherium aegaeum*, *Protictitherium thessalonikensis*, *Tungurictis spocki*, *Tongxinictis primordialis*, *Ictitherium aguirrei*, *Hyaenictis wehaietu*, *Chasmaporthetes gangsriensis*, *Belbus djurabensis*, *Crocota eturono* y *Werdelinus africanus*) se ha seguido a Coca-Ortega y Pérez-Claros (2019) los cuales emplearon análisis discriminantes para tal fin. Para ello se han contabilizado las especies por ecomorfotipo para cada uno de los pisos geológicos y se ha contruido la Tabla 1.1 y la Fig. 1.15 para su mejor interpretación.

PISO	INICIO	FIN	Nº Spp.	Civet like	Mongoose like	Jackal-Wolf like	Cursorial	Transitional	Fully Developed
Burdigalian	20.44	15.97	3	2	1	0	0	0	0
Langhian	15.97	13.82	6	3	1	1	0	1	0
Serravillian	13.82	11.63	4	2	0	2	0	0	0
Tortonian	11.63	7.246	32	4	2	12	9	3	2
Messinian	7.246	5.333	29	1	3	10	11	3	1
Zanclean	5.333	3.6	19	0	1	4	9	1	4
Piazencian	3.6	2.58	8	0	0	0	3	0	5
Gelasian	2.58	1.8	13	0	0	0	6	0	7
Calabrian	1.8	0.781	10	0	0	0	5	0	5
Middle Plesitocene	0.781	0.126	4	0	0	0	0	0	4
Upper Pleistocene	0.126	0.0117	4	0	0	0	0	0	4
Holocene	0.0117	0.0042	3	0	0	0	0	0	3
Recent	0.0042	0	3	0	0	0	0	0	3

Tabla.1.1. Número de especies de la familia Hyaenidae clasificadas por ecomorfotipo y piso geológico.

Table.1.1. Number of hyaenid species classified according to its ecomorph and geological stage.

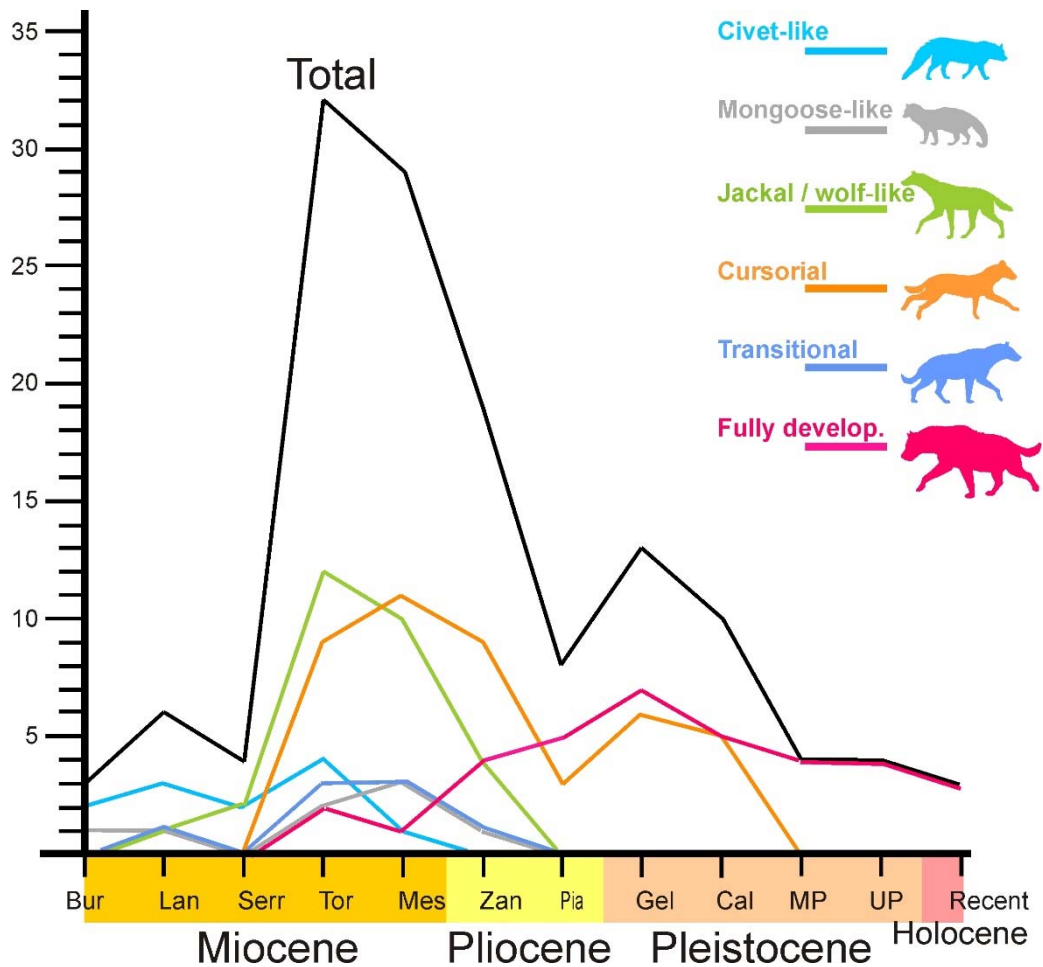


Fig.1.15. Gráfico representando la cantidad de especies de hiénidos, totales y por ecomorfotipo, a lo largo del tiempo geológico. Bur: Burdigaliense. Lan: Langhiense. Ser: Serravalliense. Tor: Tortoniense. Mes: Messiniense. Zan: Zancleanse. Pia: Piacenziense. Gel: Gelasiese. Cal: Calabriense. MP: Pleistoceno Medio. UP: Pleistoceno Superior.

Fig.1.15. Number of species (total and for each ecotype) over geological time.

Se han empleado los pisos acorde a la Comisión Internacional de Estratigrafía en 2019. Quizás podría afinarse un poco más usando los pisos basados en mamíferos para Europa, sin embargo, la escala es suficiente para plasmar los acontecimientos principales.

Al considerar la familia Hyaenidae en conjunto, se observa que esta presenta tres picos en cuanto a cantidad de especies, siendo el primero sobre el Langiense, luego un bajada de la cantidad de especies hacia el Serravaliense, un grandísimo aumento hacia el Tortoniense-Mesiniense, un posterior descenso de la cantidad de especies hasta llegar al Piazenciense, cuando aumenta de nuevo la cantidad de especies hasta el Gelasiense, mostrándose el tercer pico y descendiendo hasta el Pleistoceno Medio y prácticamente estabilizándose hasta la actualidad, con las 3 especies existentes (además de *Proteles cristatus*, no incluido en el estudio).

Si estudiamos la gráfica por ecomorfotipos, vemos que los Civet-like se extienden durante el Mioceno hasta el Plioceno, presentando un máximo de cuatro especies en el Tortoniense. Los Mongoose-like contienen una menor cantidad de especies que los Civet-like, pero sí consiguen cruzar claramente el límite Mioceno-Plioceno, llegando hasta el Piacenciense. Los Jackal-Wolf-like aparecen a principios del Mioceno, presentando una gran diversidad entre el Serravaliense y el Mesiniense, que, después de cruzarlo, comienzan a decaer y terminan desapareciendo en el Piacenciense. El ecomorfotipo 4 (Cursorial), aparece en el Serravaliense, aumentando mucho su diversidad desde el Tortoniense hasta el Zancliense, cuando empiezan a decaer en cantidad de especies hacia el Piazenciense. No obstante, consiguen cruzar el límite Plioceno-Pleistoceno, aumentando de nuevo su diversidad hacia el Gelasiense y extinguiéndose hacia el Pleistoceno Medio. Las especies del ecomorfo Transitional aparecen en el Tortoniense, junto a los Cursorial y a los Fully-developed bone crackers. Se extinguen en el Piacenciense, junto con las especies del ecomorfo Jackal-Wolf-like y los Mongoose-like. Por último, los Fully-developed bone crackers aparecen en el Serravaliense al igual que los Cursorial y los Transitional, aumentando progresivamente la cantidad de especies presentando su máximo en el Gelasiense, y a partir de ahí, disminuyendo hasta llegar a las tres especies actuales pertenecientes al ecomorfo durófago (*Crocuta crocuta*, *Parahyaena brunnea* y *Hyaena Hyaena*).

Como se puede observar, la diversidad ecomorfotípica de las hienas se establece muy pronto en el tiempo. A finales del Mioceno y principios del Plioceno, entre el Tortoniense y el Zancliense, la cantidad de especies de hiénidos que existen en el Viejo Mundo es muy elevada, pero a partir de ahí, la mayoría de los ecomorfotipos desaparecen, subsistiendo únicamente aquellas especies especializadas en la fracturación de huesos y las cursoriales, que terminan por extinguirse a finales del Calabriense y principios del Pleistoceno Medio, siendo el género *Chasmaporthetes* el último en extinguirse de éste ecomorfotipo.

Exceptuando el ecotipo Mongoose-like, la apariencia general es que los máximos de diversidad de cada ecomorfo se van relevando, aunque de forma burda, siguiendo el orden filogenético: Civet-like y Jackal/Wolf-like en el Tortoniense, Transitional (Tortoniense-Mesiniense), Cursorial (Mesiniense) y Fully-Develeoped en el Gelasiense.

Werdelin y Solounias (1991) proponen que la caída en diversidad de las especies de hienas que no son “hiaena-like” desaparecen por la irrupción de los primeros cánidos provenientes de Norteamérica a finales del Mioceno, mientras que, por el contrario, el aumento en las especies fracturadoras de huesos podría deberse a la desaparición de las especies de la familia Percrocutidae. La asociación entre la entrada de los cánidos en Eurasia y la caída de las hienas

no durófagas se nombra regularmente en trabajos de revisiones (Van Valkenbourg, 1999, Agustí y Antón, 2002; Wang *et al.*, 2004; Sotnikova y Rook, 2010). Aunque hasta ahora no hay suficientes evidencias para decantarnos por un modelo claro, la mayoría de estos autores apuestan más por un reemplazamiento pasivo de cánidos por hiénidos, que por una exclusión competitiva (más, teniendo en cuenta la pequeña talla de los cánidos inmigrantes). En este sentido, el reemplazamiento pasivo parece más plausible, pues la dinámica de los hiénidos ha de insertarse dentro de un marco más amplio de cambios faunísticos que, a su vez, están ligados a alteraciones climáticas globales que condujeron a cambios ecológicos de gran calado (Janis, 1993).

El decline de los hiénidos no durófagos se produce durante el Plioceno, especialmente en el Piacenciense. Este periodo es especialmente complejo debido a los numerosos acontecimientos geológicos y climáticos que acontecieron. Tras un proceso de aridificación durante el Mioceno, el Plioceno comienza con un óptimo climático con unos cinco grados más de temperatura que en la actualidad (Agustí y Antón, 2002). Este periodo de bondad no supuso grandes cambios faunísticos en Europa, pero en otras regiones como África conllevó un periodo de diversificación importante. Así, el periodo entre 3.7 y 3.2 Ma. en África se ha denominado el “Pliocene Golden Age” (Agustí y Antón, 2002). En particular en el este de África los carnívoros alcanzan un máximo de diversidad entre 3.6 y 3 Ma. (Werdelin y Lewis, 2005) con 39 especies frente a las 36 actuales. Sin embargo, poco después durante el Piacenziense, se produce un deterioro ambiental importante que finalmente desembocó en los cambios climáticos de gran magnitud asociados a los ciclos glaciares e interglaciares del Pleistoceno (Haywood *et al.*, 2015) y que se tradujo en una caída importante del número de taxones. En el caso de los carnívoros del este de África, esta caída de la diversidad se dio en el intervalo 3-2.1 Ma (Werdelin y Lewis, 2005). En el Hemisferio Norte en torno a 3.2 Ma se produce una gran caída de las temperaturas que establece los primeros glaciares en Groenlandia y esto condujo a un fuerte gradiente latitudinal (Agustí y Antón, 2002). Por lo tanto, en el Piacenziense se produjeron cambios climáticos importantes que llevaron aparejados cambios faunísticos muy importantes. Esto indica que no sólo los hiénidos fueron afectados, sino que estos cambios supusieron una reconfiguración no sólo del gremio de los carnívoros, sino de todo el ecosistema. Todos los grupos sufrieron en este periodo, pero quizás los hiénidos no durófagos no fueron capaces de sobreponerse, a diferencia de otros grupos como los cánidos que ocuparon los nichos dejados por los primeros.

Como podemos suponer, la inmigración de los cánidos no sería la única causa que produjo la caída en la diversidad de los hiénidos a finales del Mioceno y principios del Plioceno, sino más bien una suma de diversos cambios faunísticos y climáticos que acontecieron a nivel global en este periodo.

1.7 Objetivos de la presente tesis y organización de la memoria.

Como se ha intentado enfatizar a lo largo de la introducción, los hiénidos constituyen una familia clave en los ecosistemas neógenos y el estudio de su evolución tiene el máximo interés desde un punto de vista paleobiológico. Al igual que la mayoría de los vertebrados, su registro fósil está mucho mejor representado por la dentición que por otras partes esqueléticas, dado su mayor potencial de preservación. Además, se puede decir que desde el primer tercio del

siglo XIX comienza el estudio sistemático de esta familia por parte de autores franceses ligados al desarrollo de la Paleontología inspirados, sin duda, por el ambiente intelectual reinante en el Museo de Historia Natural de París. Por lo tanto, prácticamente desde el comienzo de la Paleontología, se ha ido acumulando un volumen muy importante de información sobre variables métricas (básicamente longitud y anchura) de las piezas dentales de esta familia. Sin embargo, aunque parezca extraño, hasta la fecha no se dispone de un estudio que integre toda esta información para la familia Hyaenidae en su conjunto. El eje central de esta tesis consiste, por lo tanto, en el estudio sistemático de esta importante colección de medidas.

Dado que a lo largo de su historia evolutiva los hiénidos han desplegado distintas adaptaciones ecomorfológicas que son asimiladas a distintos tipos de carnívoros actuales (civetas, mangostas, chacales y lobos, durófagos y otros), no sólo es interesante analizar el cambio a lo largo del tiempo de la dentición de esta familia, si no que resulta crucial compararla con la del resto de familias actuales cuya ecomorfología es conocida. Por ello, los objetivos principales de la presente tesis son: i) la caracterización morfométrica de la dentición de la familia Hyaenidae desde un punto de vista multivariante en relación con el resto de carnívoros actuales y ii) cómo ha variado la posición de los distintos ecomorfos en el morfoespacio propio de la familia a largo del tiempo.

Obviamente, el desarrollo de estos puntos generales se ha materializado en otros objetivos más concretos como son: a) la caracterización ecomorfológica de las especies extintas, b) la interpretación funcional de algunas características dentales, c) las afinidades taxonómicas y/o ecomorfológicas de algunas especies dudosas y d) Caracterización de alometrías dentales en los carnívoros y e) estimación preliminar de masas corporales basadas en variables dentales.

La tesis trata diversos aspectos relacionados pero independientes. Por ello se ha optado por ordenarlos en tres grandes bloques: análisis univariantes, bivariantes y multivariantes. Su materialización en forma de capítulos queda de la siguiente forma:

El material analizado se expone en el siguiente capítulo, es decir, el segundo. Básicamente consiste en una descripción de las medidas obtenidas en museos, las fuentes bibliográficas usadas y algunas estadísticas sencillas sobre el material bibliográfico empleado. Dado la importante base de datos que se ha ido construyendo durante esta tesis, se ha considerado oportuno incluir la mayoría de los datos en los apéndices finales, a fin de que esta memoria también pueda ser empleada como fuente de consulta de los mismos. Los métodos estadísticos empleados en esta tesis (regresiones, análisis de componentes principales, etc.) son de uso común hoy en día en cualquier disciplina científica y no se detallan aquí. Sin embargo, si se aplican con alguna particularidad, ésta se explica en el apartado correspondiente.

A continuación, el capítulo tres recoge las estadísticas univariantes de las variables métricas analizadas tanto en la familia Hyaenidae, así como en los distintos ecomorfos que la componen en relación al resto de familias actuales del orden Carnivora. Es un capítulo muy descriptivo y el lector puede saltarlo si así lo desea, pero al estar estos estadísticos centralizados en este capítulo, puede posteriormente consultarlos para ayudarse a interpretar los resultados de capítulos posteriores.

El capítulo cuatro recoge las estadísticas bivariantes. Está dividido, a su vez, en dos secciones. En la primera, inspirada por los estudios alométricos de la dentición de los que fue pionero el famoso paleontólogo de vertebrados Börj Kurtén (Fig. 1.16), se ha contextualizado a la familia Hyaenidae dentro de las relaciones alométricas entre longitudes y anchuras para el conjunto

de los carnívoros actuales. Se ha incluido también las relaciones alométricas de las variables estudiadas dentro del orden Carnivora y de manera muy provisional se han utilizado dos de ellas para proveer de estimas de la masa corporal de algunas de las especies extintas de hiénidos aquí estudiados.

La segunda parte del capítulo cuatro, al igual que el capítulo tres, es bastante descriptiva. En ella se analiza las anchuras frente a las longitudes de todos los elementos de la dentición para las especies de la familia Hyaenidae por ecomorfo. Sin embargo, se ha considerado esencial incluirla dado que recoge la posición relativa de todas las especies conocidas de hiénidos en el morfoespacio definido por la longitud y anchura de cada diente.

El capítulo cinco, referente a los análisis multivariantes, está dividido en dos secciones. La primera está inspirada por los estudios que en los años cincuenta llevaron a cabo los paleontólogos españoles Don Jaime Truyols Santonja y Don Miquel Crusafont i Pairó (Fig. 1.16). En ella se analiza desde un punto de vista multivariante las posiciones relativas de los distintos ecomorfos de la familia Hyaenidae en el morfoespacio definido por las variables métricas en conjunción con el resto de representantes actuales del orden Carnivora.

La segunda parte del quinto capítulo concentra un número importante y diverso de resultados y por ello fue elegida para ser parcialmente publicada en forma de manuscrito, como la legislación propia de la Universidad de Málaga impone para su defensa. En la misma se analiza desde una perspectiva multivariante las variables métricas exclusivamente dentro de la familia Hyaenidae.

1.8 Nota sobre algunos anglicismos.

El lector puede, con razón, opinar que muchos de los términos empleados en esta tesis distan de estar escritos en un correcto castellano. En particular, se ha intentado respetar el nombre en inglés de los ecomorfos definidos por Werdelin y Solounias en 1996, además de otros términos propios de la jerga paleontológica. El motivo principal para ello es el de facilitar, aunque sea de forma mínima, su lectura por parte del tribunal el cual ha de estar formado por miembros no españoles, dado que esta tesis se pretende defender para obtener la mención internacional. Siendo conscientes, se ruega la indulgencia con estos aspectos.

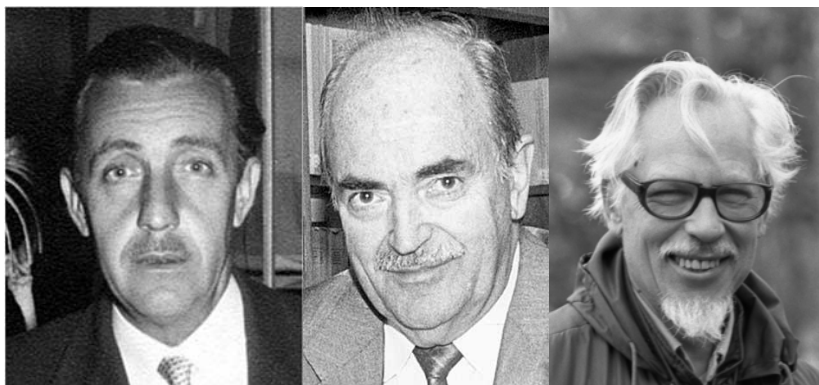
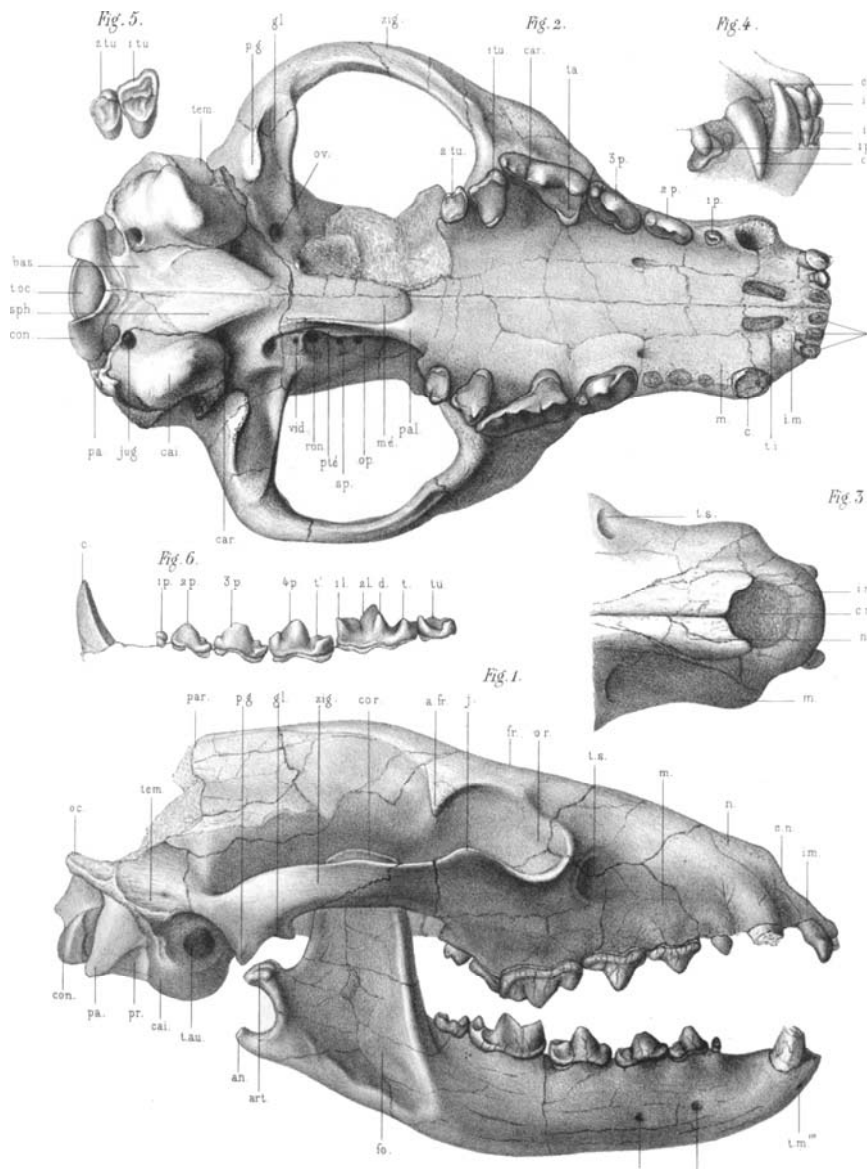


Fig.1.16. De izquierda a derecha: Miquel Crusafont i Pairó (3 de octubre de 1910 – 15 de agosto de 1983), Jaime Truyols Santonja (18 de marzo de 1921 – 28 de agosto de 2013) y Björn Olof Lennartson Kurtén (19 de noviembre de 1924 – 28 diciembre de 1988).

Fig.1.16. From left to right: Miquel Crusafont i Pairó (October 3, 1910 – August 15, 1983), Jaime Truyols Santonja (March 18, 1921 – August 28, 2013) and Björn Olof Lennartson Kurtén (November 19, 1924 – December 28, 1988).



Capítulo 2: MATERIAL Y MÉTODOS





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

2 Material

2.1 Material familia Hyaenidae

El material analizado para la consecución de los objetivos planteados en la presente tesis doctoral ha sido recopilado a partir de la literatura (Tabla 2.1) así como de medidas propias tomadas con calibre digital en el Museo di Storia Naturale di Firenze (Tabla 2.2).

El material consiste en un total de 19.669 medidas individuales de la dentición de 74 especies diferentes de hiénidos, tanto actuales como fósiles, englobadas en 24 géneros diferentes. Éstas se reparten entre las diferentes longitudes y anchuras máximas de la serie maxilar y mandibular (desde el canino superior hasta el segundo molar) con un total de 7.584 observaciones para la primera y 12.085 para la segunda, incluyendo en este caso las longitudes del trigónido, talónido (Tablas 7.1, 7.3 y 7.5 del Apéndice). El número de datos por variable se encuentran en las Tablas 7.2, 7.4, 7.5. del Apéndice.

Los datos de la literatura provienen de 132 publicaciones, escritas en un total de 11 idiomas diferentes: inglés, francés, alemán, español, ruso (cirílico), chino (hanzi), neerlandés, griego (en alfabeto griego), catalán, euskera e italiano), siendo la mayoría de las mismas en inglés, francés, español, alemán y cirílico. Para aquellas publicaciones en las que no se ha utilizado el alfabeto latino (cirílico y chino principalmente) se procedió a su traducción parcial para obtener las medidas dentales y los nombres de las localidades fósiles de su procedencia.

Este conjunto de publicaciones data desde mediados del siglo XIX hasta el año 2019, abarcando así más de un siglo y medio (Tabla 2.1, Fig. 2.1).

Autoría	Idioma
ADROVER, R., et al. (1986)	Español, resumen inglés
ALBA, D. M., et al. (2010)	Español, resumen inglés
ALCALÁ L. (1994)	Español
ALTUNA, J.; MARIEZKURRENA, K. (2000)	Español, resúmenes en euskera e inglés
ANTÓN, M. et al. (2006)	Inglés, resumen español
ARGANT, A. (2004)	Francés, resumen inglés
ARRIBAS, A.; GARRIDO, G. (2008)	Español, resumen inglés
BARYSHNIKOV, G. F. (2014)	Inglés, resumen en ruso
BARYSHNIKOV, G. F.; TSOUKALA, E. (2010)	Inglés, resumen francés
BATALLER, J. R. (1921)	Català
BEDEN, M.; GUÉRIN, C. (1973)	Francés, resumen inglés
BEKE, D. (2010)	Inglés
BERNSEN, J. J. A. (1932)	Neerlandés
BONIS, L., et al. (2010)	Inglés
BRONGERSMA, L. D. (1937)	Inglés
BROOM, R. (1948)	Inglés
BRUGUÉS, R. J.; DE VILLALTA COMELLA, J. F. (1984)	Español, resumen inglés
CARDOSO, J. L. (1993)	Francés, resumen inglés
CRUSAFONT P., M. y COLPE POSSE, M. (1973)	Español
CRUSAFONT, M.; AGUIRRE, E. (1971)	Francés
CRUSAFONT, M.; VILLALTA, J. F. (1945)	Español

Autoría	Idioma
DE BONIS, L. (2004)	Francés
DE BONIS, L. (2005)	Inglés, resumen francés
DE BONIS, L., et al. (2007)	Inglés, resumen francés
DE BONIS, L.; KOUFOS, G. D. (1991)	Inglés, resumen francés
DE BONIS, L.; KOUFOS, G. I. (1994)	Inglés, resumen francés
DEL CAMPANA, D. (1914)	Italiano
DEPÉRET, C. J. J. (1892)	Francés
DUBAR, M.; GUERIN, C.; HEINTZ, E. (1978)	Francés, resumen inglés
EISENMANN, V. (1988)	Francés, resumen inglés
EWER, R. F. (1954)	Inglés
EWER, R. F. (1955)	Inglés
EWER, R. F. (1955)	Inglés
FORSYTH-MAYOR, C. I. (1903)	Inglés
FOURVEL, J. B. (2012)	Francés
GAILLARD, C. (1899)	Francés
GALIANO, H.; FRAILEY, D. (1977)	Inglés
GAUDRY, A. (1862)	Francés
GERAADS, D. (1997)	Francés, resumen inglés
GERAADS, D., et al. (2015)	Inglés
GRACIA, S. F. (2015)	Español
HAILE-SELASSIE, Y. (2009)	Inglés
HARRIS, J. M.; LEAKEY, M. G.; BROWN, F. H. (1988)	Inglés
HENDEY, Q. B. (1973)	Inglés
HERNÁNDEZ-PACHECO, E. (1930)	Español
HOWELL, F. C.; GARCÍA, N. (2007)	Inglés
HOWELL, F. C.; PETTER, G. (1980)	Inglés, resumen francés
HOWELL, F. C.; PETTER, G. (1985)	Inglés, resumen francés
HUNT JR, R. M.; SOLOUNIAS, N. (1991)	Inglés
KAYA, T.; GERAADS, D.; TUNA, V. (2003)	Inglés, resumen alemán
KAYA, T.; GERAADS, D.; TUNA, V. (2005)	Inglés, resumen alemán
KHOMENKO, I. P. (1932)	Ruso, cirílico
KOSTOPOULOS, D. S.; SEN, S. (1999)	Inglés, resumen alemán
KOUFOS, G. D. (1992)	Inglés, resumen francés
KOUFOS, G. D. (1993)	Inglés, resumen alemán
KOUFOS, G. D. (2000)	Inglés
KOUFOS, G. D. (2006)	Inglés, resumen alemán
KOUFOS, G. D. (2008)	Inglés, resumen francés
KOUFOS, G. D. (2009)	Inglés, resumen alemán
KOUFOS, G. D. (2011)	Inglés, resumen español
KOUFOS, G. D. (2012a)	Inglés, resumen francés
KOUFOS, G. D. (2012b)	Inglés, resumen alemán
KOUFOS, G. D.; KOSTOPOULOS, D. (1997)	Inglés, resumen alemán
KOVACHEV, D. (2012)	Inglés
KUHN, B. F., et al. (2011)	Inglés
KUHN, B. F.; WERDELIN, L.; STEININGER, C. (2017)	Inglés

Autoría	Idioma
KURTÉN, B. (1956)	Inglés
KURTÉN, B.; POULIANOS, A. N. (1981)	Inglés
KURTÉN, B.; WERDELIN, L. (1988)	Inglés
LAZARIDIS, G. T. (2015)	Griego
LEAKEY, M. G. (2003)	Inglés
LIU J, ZHAO L, CHEN J, WANG X, CAI H, ZHANG Z. (2011)	Chino, resumen inglés
LUPTAK, P. (1995)	Inglés
MAJOR, C. F. (1903)	Inglés
MAROTO, J.; GALOBART, A.; ANTÓN, M. (2003)	Español, resumen inglés
MAYDA, S. et al. (2014)	Inglés
MOL, D. ; DE VOS, J. (1995)	Neerlandés
MONTOYA, P. (1997)	Español, resumen inglés
MORALES, J.; SENUT, B.; PICKFORD, M. (2011)	Inglés, resumen español
MORLO, M. (1997)	Alemán, resumen inglés
MOYÀ, J. P. (1982)	Español, resúmenes en catalán y francés
MUTTER, R. J.; BERGER, L. R.; SCHMID, P. (2001)	Inglés
O'REGAN, H. J.; MENTER, C. G. (2009)	Inglés, resumen francés
ÖZKURT, Ş. Ö.; GÜLEÇ, E.; ERKMAN, A. C. (2015)	Inglés
PEI, W. C. (1934)	Inglés
PEIGNÉ, S. (2016)	Inglés, resumen francés
PEIGNÉ, S., et al. (2006)	Inglés, resumen español
PETRUCCI, M., et al. (2013)	Inglés, resumen alemán
PETTER, G. (1976)	Francés, resumen inglés
PICKFORD, M.; SORIA, D. (2005)	Inglés, resumen español
QIU, Z.; YE, J.; CAO, J. (1988)	Chino e inglés
RANDALL, R. M. (1981)	Inglés
ROOK, L., et al. (2004)	Inglés, resumen italiano
ROUSIAKIS, S. J.; THEODOROU, G. E. (2003)	Inglés
SEMENOV YA. (1989)	Ruso, cirílico
ŞENYÜREK, M. (1954)	Inglés
SESÉ, C. (1980)	Español
SORIA, D. (1980)	Español, resumen inglés
SOTNIKOVA, M. V. (1994)	Ruso, cirílico
SOTNIKOVA, M. V.; BAIGUSHEVA, V. S.; TITOV, V. V. (2002)	Inglés
SOTNIKOVA, M.; TITOV, V. (2009)	Inglés
SURAPRASIT, K. et al. (2015)	Inglés
TSENG, J., et al. (2008)	Inglés, resumen chino
TSENG, J.; CHANG, C. H. (2007)	Inglés
TSENG, Z. J.; WANG, X. (2007)	Inglés
TSENG, Z. Jack; LI, Q.; WANG, X. (2013)	Inglés
TSENG, Z. Jack; ZAZULA, Grant; WERDELIN, Lars (2019)	Inglés
TURNER A. (1986)	Inglés
TURNER, A. (1987)	Inglés
TURNER, A. (1997)	Inglés
TURNER, A.; ANTÓN, M. (1996)	Inglés, resumen francés

Autoría	Idioma
VILLALTA-COMELLA, JF. (1952)	Español
VINUESA, V., et al. (2017)	Inglés
VIRANTA, S.; WERDELIN, L. (2003)	Inglés
WANG, X. (2003)	Inglés, resumen chino
WANG, X., et al. (1998)	Chino e inglés
WERDELIN, L. (1988)	Inglés
WERDELIN, L. (1988)	Inglés
WERDELIN, L. (1999)	Inglés
WERDELIN, L. (1999)	Inglés, resumen alemán
WERDELIN, L. (2003)	Inglés
WERDELIN, L. (2005)	Inglés, resumen chino
WERDELIN, L.; DEGHANI, R. (2011)	Inglés
WERDELIN, L.; KURTÉN, B. (1999)	Inglés
WERDELIN, L.; LEWIS, M. E. (2008)	Inglés
WERDELIN, L.; SOLOUNIAS, N. (1990)	Inglés
WERDELIN, L.; TURNER, A.; SOLOUNIAS, N. (1994)	Inglés
ZAPFE, H. (1948)	Alemán
ZHANG, Z.-Q. (2001)	Inglés, resumen chino
ZHAN-XIANG, Q.; ZHI-HUI, H. W. G. (1979)	Chino, resumen inglés
ZHENG, S. H. (1982)	Inglés
ZHU, M., et al. (2015)	Inglés

Tabla 2.1. Referencias bibliográficas e idiomas de la mismas a partir de las cuales se han reunido diversas medidas de la dentición de hiénidos fósiles.

Table 2.1. References and languages of the bibliographic sources used to construct the database.



Fig. 2.1. Número de publicaciones a partir de las cuales se han obtenidos datos, por década.

Fig. 2.1. Number of publications per decade for the database used in this thesis.

Como puede observarse, tanto en la Tabla 2.1. como en la Figura 2.1., la cantidad de trabajos paleontológicos que han resultado útiles para la obtención de medidas de la dentición de especies de hiénidos fósiles ha crecido de manera exponencial desde principios del siglo XX. Esto es un fiel reflejo del aumento de los trabajos realizados en yacimientos fosilíferos a lo largo del mundo. En la gráfica puede observarse una pequeña disminución tanto en la década de 1910-1920, como en la de 1940-1950, que quizás se deba a que en ellas tuvieron lugar las dos guerras mundiales. Puede observarse un gran vacío en la década de los años 60. Esto no significa que no existieran publicaciones en esta década en concreto. Existen grandes trabajos como los realizados por Crusafont-Pairó y Petter (1969) o Ozansoy (1965), pero no he conseguido obtener acceso a los mismos. No obstante, la mayoría de trabajos que fueron publicados en la década de los 60 que poseían medidas para la dentición de los hiénidos, estas han sido recopiladas a partir de las publicaciones posteriores.

Además de los datos que han sido recopilados a partir de la bibliografía, como se ha comentado anteriormente, parte del material ha sido medido “in situ” mediante el uso de un calibre digital en el Museo di Storia Naturale di Firenze. Los ejemplares que han sido medidos son los que figuran en la Tabla 2.2. Gracias al calibre digital se puede llegar a una precisión de la centésima de milímetro. No obstante, puesto que en la realidad tal grado de precisión no es una medida real, las medidas se han redondeado a la décima de milímetro. Las variables medidas se recogen en las Figuras 2.2. y 2.3.

<i>Pachycrocuta brevirostris</i>	IGF 12470, IGF 12478, IGF 835, IGF 12738, IGF 12739, IGF 840, IGF 1212v, IGF 841, IGF 836, IGF 1206v, IGF 849, IGF 837, IGF 1210v, IGF 1211v, IGF 1209v, IGF 842, IGF 1213v, IGF 1206v, IGF 845, IGF 843, IGF 834, IGF 838, IGF 494v, IGF 710v, IGF 4384, IGF 699v, IGF 839, IGF 13586, IGF 13583
<i>Pliocrocuta perrieri</i>	IGF 10762, IGF 10763, IGF 12471, IGF 12471, IGF 4853v, IGF 4854v, IGF 5504v
<i>Lycyaena chaereticus macrostoma</i>	IGF 2961v
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	IGF 4377
<i>Adcrocuta eximia</i>	IGF 13582, IGF 2041v
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	IGF 6593v, IGF 6592v, IGF 6591v, IGF 6562v, IGF 6572v, IGF 6571v, IGF 4860v, IGF 4725, IGF 6702v, IGF 13585, IGF 14714, IGF 14715, IGF 4724, IGF 102799, IGF 7398v, IGF 102800, IGF 12483
<i>Hyaena prisca</i>	IGF 5765v
<i>Chasmaporthetes kani</i>	IGF 17222
<i>Hyaena donnezani</i>	IGF 1391vA, IGF 1391vB, IGF 1394v

Tabla 2.2. Ejemplares medidos en el Museo di Storia Naturale di Firenze.

Table 2.2. Museo di Storia Naturale di Firenze measured specimens.

Como se puede observar en la Tabla 2.2., se han medido un total de 29 ejemplares clasificados como *Pachycrocuta brevirostris*, 7 de *Pliocrocuta perrieri* (además de 3 ejemplares de *Hyaena donnezani* y uno de *Hyaena prisca*, sinonimizados a la misma; ver Tabla 2.3.), un ejemplar de *Chasmaporthetes lunensis* (y uno de *Chasmaporthetes kani*, sinonimizado al anterior), 2 ejemplares de *Adcrocuta eximia*, 17 ejemplares de *Crocuta crocuta spelaea* y un ejemplar de *Lycyaena chaereticus macrostoma* (el cual no ha podido atribuirse a ninguna de las dos especies de *Lycyaena*).

En cuanto a las especies actuales de hiénidos, se han obtenido los datos referentes a un total de 19 ejemplares de *Crocota crocuta*, 17 ejemplares de *Hyaena hyaena* y 15 ejemplares de *Parahyaena brunnea*. Todos éstos fueron medidos por Vanesa Torregrosa en diferentes instituciones y presentados en su tesis doctoral (Tabla 7.8 del apéndice). *Proteles cristatus* no se ha incluido en esta tesis por su elevado autapomorfismo consecuencia de sus adaptaciones tróficas a una dieta mirmecófaga.

Las 71 especies de hiénidos fósiles de las que consta la base de datos han sido consideradas válidas siguiendo Werdelin y Solounias (1991) y Turner, Antón y Werdelin (2008). Por ello, muchos de los datos que habían sido sinonimizados por estos autores se han englobado en las especies correspondientes (ver Tabla 2.3). De todos ellos, el caso más llamativo ha sido *Crocota crocuta* (fósil). En este caso han sido agrupados todos los datos correspondientes a: *Crocota spelea capensis*, *Crocota ultra*, *Crocota ultra latidens*, *Crocota venustula*, *Crocota crocuta angella*, *Crocota crocuta praespelaea*, *Crocota crocuta spelaea*, *Crocota ultima*, *Crocota crocuta ultima*, *Crocota ultima ussurica*, *Crocota crocuta* PEC, *Crocota* sp., *Crocota* sp. indet. y *Crocota new species*.

El caso de *Chasmaporthetes bonisi* hay que tenerlo en cuenta. Fue propuesto como una especie nueva por Koufos (1987) pero en la revisión de Werdelin y Solounias (1991) se nos presenta como una especie muy atípica, indicándose que podría tratarse de *Adcrocuta eximia*. Sin embargo, al no existir un consenso actual sobre la validez de este taxón, no se ha sinonimizado con *Adcrocuta eximia* (ver *Chasmaporthetes bonisi* en la Introducción).

Asimismo, los ejemplares que han sido clasificados como subespecie, han sido sinonimizados e incluidos dentro de sus propias especies. Tales han sido los casos de *Adcrocuta eximia leptorhyncha* de Koufos (2000, 2012), *Chasmaporthetes nitidula darelbeidae* de Gerards (1997), *Hyaenictitherium hyaenoides orlovi* de Semenov (1989), *Pachycrocota brevirostris sinensis*, que a su vez parte de sus ejemplares estaban sinonimizados con *Pachycrocota licenti* (Zhu Min et al. (2015), *Pachycrocota brevirostris ruizi* de Turner y Antón (1996), *Protictitherium intermedium paraliu* de Kaya et al. (2003), *Pliocrocota perrieri latidens* de Geraards (1997).

Por otra parte, los ejemplares atribuidos a *Hyaena makapani* y *Hyaena striata* han sido incluidos en *Hyaena hyaena* (fósil) para sus análisis, así como los definidos como *Hyaenictitherium parvum* en *Hyaenictitherium wongii*. Los ejemplares de Semenov (1989) clasificados como *Ictitherium spelaeum* han sido cambiados a *Thalassictis spelaea* siguiendo a Werdelin y Solounias (1991).

A continuación, en la tabla 2.3. aparecen recopilados aquellos nombres de las especies tal y como se presentaban descritas en cada una de las publicaciones que han sido utilizadas y que posteriormente han sido sinonimizadas de acuerdo a Werdelin y Solounias (1991) y Turner, Antón y Werdelin (2008).

Especie	Especies que han sido sinonimizadas
<i>Adcrocuta eximia</i>	<i>Crocota eximia</i> , <i>Adcrocuta eximia variabilis</i> , <i>Adcrocuta eximia leptorhyncha</i>
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	<i>Chasmaporthetes kani</i> , <i>Chasmaporthetes lunensis kani</i> , <i>Chasmaporthetes lunensis odessanus</i> , <i>Lycyaena lunensis</i> , <i>Chasmaporthetes progressus</i> , <i>Euryboas bielawsky</i>
<i>Chasmaporthetes nitidula</i>	<i>Chasmaporthetes nitidula darelbeidae</i>
<i>Crocota crocuta</i> (fósil)	<i>Crocota spelea capensis</i> , <i>Crocota ultra</i> , <i>Crocota ultra latidens</i> , <i>Crocota venustula</i> , <i>Crocota crocuta angella</i> , <i>Crocota crocuta praespelaea</i> , <i>Crocota crocuta spelaea</i> , <i>Crocota ultima</i> , <i>Crocota crocuta ultima</i> , <i>Crocota ultima ussurica</i> , <i>Crocota crocuta PEC</i> , <i>Crocota sp.</i> , <i>Crocota sp. indet.</i> , <i>Crocota new species</i>
<i>Hyaena hyaena</i> (fósil)	<i>Pachycrocota sp.</i> , <i>Hyaena striata praecursor</i> , <i>Hyaena makapani</i> , cráneo de <i>Leecyaena forfex</i> (quimera de cráneo de <i>Hyaena hyaena</i> y mandíbula de <i>Parahyaena brunnea</i>)
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	<i>Hyaenictitherium hyaenoides orlovi</i>
<i>Hyaenotherium wongii</i>	<i>Hyaenotherium magnum</i> , <i>Ictitherium hipparionum</i>
<i>Ictitherium viverrinum</i>	<i>Ictitherium robustum</i> (ejemplares)
<i>Ikelohyaena abronia</i>	<i>Ictitherium preforfex</i> , <i>Hyaenictitherium ? barbarum n.sp.</i>
<i>Lycyaena chaeretic</i>	<i>Hyaena eximia</i>
<i>Lycyaena dubia</i>	<i>Lycyaena spathulata</i>
<i>Pachycrocota brevisrostris</i>	<i>Pachycrocota bellax</i> , <i>Hyaena bathygnatha</i> , <i>Pachycrocota brevisrostris ruizi</i> , <i>Pachycrocota licenti</i> , <i>Pachycrocota brevisrostris sinensis</i>
<i>Parahyaena brunnea</i> (fósil)	<i>Hyaena brunnea dispar</i> , mandíbula <i>Leecyaena forfex</i> (quimera con cráneo de <i>Hyaena hyaena</i> y mandíbula de <i>Parahyaena brunnea</i>)
<i>Pliocrocota perrieri</i>	<i>Pachycrocota perrieri</i> , <i>Hyaena perrieri</i> , <i>Hyaena pirenaica</i> , <i>Hyaena donnezani</i> , <i>Pliocrocota perrieri latidens</i> , <i>Hyaena prisca</i> , <i>Hyaena marina</i> , <i>Hyaena arambourgi</i> , <i>Crocota sivalensis</i>
<i>Protictitherium crassum</i>	<i>Ictitherium robustum</i> (ejemplares), <i>Protictitherium llopisi</i> , <i>Protictitherium gaillardi</i> (CB y SS)
<i>Protictitherium intermedium</i>	<i>Protictitherium intermedium paraliium</i>
<i>Thalassictis certa</i>	<i>Progenetta certa</i>
<i>Thalassictis montadai</i>	<i>Progenetta montadai urgellensis</i> , <i>Progenetta montadai montadai</i> , <i>Progenetta montadai vallesiensis</i>
<i>Thalassictis spelaea</i>	<i>Ictitherium spelaeum</i>

Tabla 2.3. Especies sinonimizadas.

Table 2.3. Valid species and synonymized species in the database.

Además de las especies que han sido sinonimizadas, hemos considerado válidas nueve especies nuevas publicadas con posterioridad a 2003, siete de ellas pertenecientes a géneros ya publicados y aceptados y una (*Werdelinus africanus*) correspondiente a un género nuevo (Tabla 2.4). Asimismo, hemos considerado válida la especie *Thalassictis chinjiensis*. Existe cierta controversia con la sinonimia de esta especie con *Thalassictis proava* y/o viceversa. En Werdelin y Antón 1991 se comenta que Colbert 1935, De Vos *et al.* 1987 y Werdelin 1988b se sinonimizaba a *T. proava* con *T. chinjiensis*, pero en la misma publicación de 1991, Werdelin y Antón cambian de parecer y sinonimizan *T. chinjiensis* con *T. proava*. Sin embargo, la

publicación a partir de la cual se han obtenido los datos para su análisis, Wang *et al.* (1998), mantienen la especie de *Thalassictis chinjiensis*, para el material de Junggar, diferenciando éste del holotipo de *Thalassictis proava* de Pilgrim 1910 y el holotipo de *Thalassictis chinjiensis* de Pilgrim 1932, al presentar el primero un talónido y metacónido de menor tamaño que el de *Thalassictis chinjiensis*, dejando así a *T. proava* como una especie diferente y por ello se ha decidido mantener a los ejemplares de Junggar como *T. chinjiensis*.

También se ha mantenido a *Ictitherium aguirrei*, especie descrita por Soria 1979. El material que se posee es un P4 y un M1 superiores y un m1 inferior. Soria dice que debería incluirse a ésta especie el material procedente de Pasalar y Çandir de Turquía y con ciertas reservas el material de Vieux-Collognes, ambos materiales clasificados como *Ictitherium gaillardi*. No he podido encontrar ningún trabajo que haya revisado el material de Escobosa de Calatañazor, posteriormente a la realización de la tesis doctoral de Carmen Sesé Benito en 1980. Tanto el P4 como el M1 superiores presentan medidas mesiodistales y bucolinguales similares a los observados en *Ictitherium gaillardi*, pero las propias del primer molar inferior son muy inferiores. Por éste motivo, he decidido mantener el holotipo (m1) y el P4 y M1 como una especie con entidad propia, a la espera de ser revisada en mayor profundidad.

Hyaenictis aff. almerai (Vinuesa *et al.* 2017) se ha mantenido para los análisis como una especie propia. Con respecto al holotipo de *Hyaenictis almerai*, *Hyaenictis aff. almerai* mantiene el segundo molar inferior y la reducción del metacónido del primer molar inferior. No obstante, las diferencias en el tamaño en las medidas mesiodistales y bucolinguales para las diferentes piezas dentales de la mandíbula son suficientes para analizarlo de manera independiente, presentando adaptaciones a la durofagia que no presenta el holotipo de *H. almerai*. Vinuesa *et al.* 2017 ya situaron a este espécimen en el ecomorfo 5 (rompedores de hueso transicionales) definido por Werdelin y Solounias 1996, en lugar de en el ecomorfo 4 (cursoriales comedores de carne y hueso) que sería el propio presentado por el género *Hyaenictis*, pero recientes estudios (Coca-Ortega y Pérez-Claros 2019) han emplazado a este espécimen en el ecomorfo 6 (durófago), diferenciándolo definitivamente de *H. almerai*, el cual cae en el morfoespacio propio del ecomorfo cursorial. Más adelante se tratará este tema en profundidad.

Una de las características principales para la descripción de *Crocota eturono* es la gran longitud que presenta su carnífera inferior (m1). Werdelin y Lewis 2008 separan ya al ejemplar KNM-ER 3748 como *Crocota cf. eturono*, puesto que la longitud del primer molar inferior es incluso muy superior al observado en el holotipo de *C. eturono*. Para su análisis y comparación, ha sido, pues, mantenido a parte.

Todos estos casos particulares, junto con el año de su publicación, han sido resumidos en la tabla 2.4, presentada a continuación.

Especies consideradas válidas posteriores a Turner A., Antón M. y Werdelin L. 2008	Año publicación especies
<i>Belbus djurabensis</i>	2010
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>	2013
<i>Crocuta cf. eturono</i>	2015
<i>Crocuta eturono</i>	2008
<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	2017
<i>Hyaenictis wehαιetu</i>	2009
<i>Ictitherium aguirrei</i>	1980
<i>Metahyaena confector</i>	2003
<i>Protictitherium aegaeum</i>	2005
<i>Protictitherium thessalonikensis</i>	2011
<i>Thalassictis chinjiensis</i>	1998
<i>Werdelinus africanus</i>	2010

Tabla 2.4. Especies consideradas válidas para su análisis, posteriores a Turner A., Antón M. y Werdelin L. 2008 y su año de publicación.

Table 2.4. Species considered valid after 2008 and its corresponding year of publication.

Además de las medidas anteroposteriores y mesolaterales recopiladas a partir de la bibliografía consultada y de las propias tomadas en diferentes instituciones mediante calibre digital, en algunos casos en los cuales no se publicaban las medidas, pero se tenían fotografías de los ejemplares (con escala asociada) ha sido empleado el programa tpsDig2 vers.2.26 (Rohlf, 2016) para su obtención. Este es el caso de *Crocuta eturono* o de *Thalassictis certa* (Major, Cl. F., 1903).

Para las medidas de la longitud del trigónido y el talónido del primer molar inferior, en aquellos casos en los cuales se poseían las longitudes de los dientes individuales y no de medias y asimismo sólo la medida en longitud del trigónido ó del talónido, la medida que faltase se ha despejado a partir de la diferencia con la longitud del primer molar. (Tabla 7.5. del Apéndice).

Los datos recopilados han sido promediados para cada una de las especies que han sido consideradas válidas siguiendo los criterios anteriormente expuestos mediante la obtención de su media aritmética. En el caso de que los valores publicados se trataran de medias, han sido añadidos al resto de datos individuales mediante la obtención final de la media ponderada (Mario F. Triola, (2013). Estadística (decimoprimer edición)). Los datos promediados se encuentran en los Apéndices 7.1.

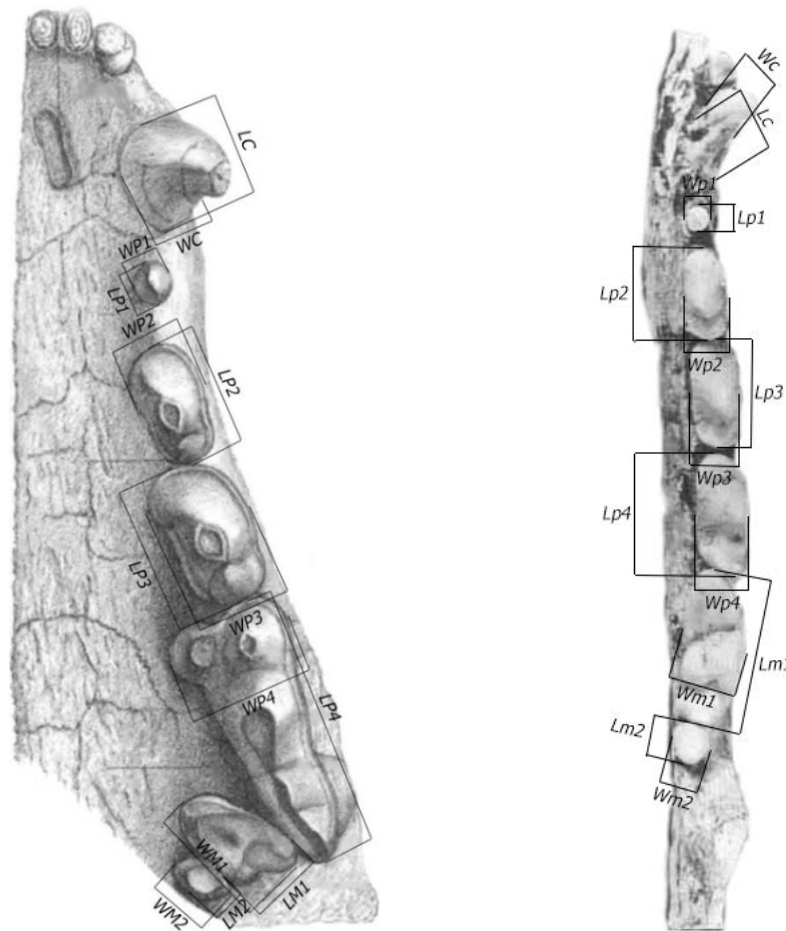


Fig 2.2. Esquema de la toma de las medidas mesodistales y bucolinguales para la dentición superior e inferior de los ejemplares de la familia Hyaenidae.

Fig. 2.2. Measurements used to construct the database.

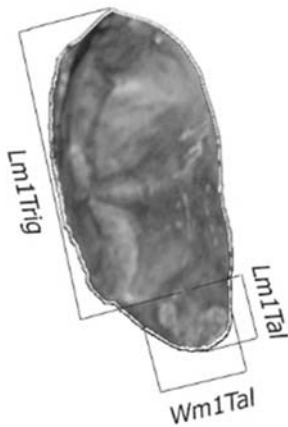


Fig. 2.3. Esquema de la toma de medidas de las longitudes del trigónido y del talónido, y la anchura del talónido de la carnicera inferior.

Fig. 2.3. Lower carnassial trigonid and talonid measurements used to construct the database.

Para detectar posibles errores en los valores procedentes de publicaciones, se han realizado gráficas bivariantes de las longitudes frente a las anchuras por cada uno de los elementos de la dentición, siendo así fácilmente reconocibles “outliers” que podrían mostrarnos tales errores. En el caso de errores tipográficos, tales como el desplazamiento de la posición de los decimales, publicar los datos intercambiando las posiciones de las longitudes y anchuras, etc., han podido ser subsanados fácilmente de este modo. Asimismo, en los casos en los que las medidas se mostraban anómalas y se tenían imágenes del ejemplar en cuestión, mediante el empleo del programa tpsDig2 ver.2.26 han podido ser comprobados y subsanados (ejemplo, anchura de canino superior de *Hyaenictis aff. almerai*, (Vinuesa et al. 2017), publicada como 5.8 mm en lugar de 13.2mm). También pueden existir datos atípicos que, aun siendo biológicamente aceptables, pueden influir de forma negativa en los procesos estadísticos (Reyment, 1990, p. 128). Este sería el caso de *Crocota eturono*. Esta especie muestra un primer molar inferior que, examinado por sí mismo, sus proporciones serían las que le corresponderían como perteneciente al género *Crocota*, pero su longitud y anchura relativas son a su vez, muy diferentes de cualquier especie conocida de su género (Werdelin y Lewis, 2008). Por este motivo, *C. eturono* ha sido excluida de los análisis de componentes principales y posteriormente, ha sido proyectada sobre el morfoespacio construido a partir de las otras observaciones.

Para sumarizar los errores que se han encontrado en las publicaciones que han sido usadas para realizar la base de datos de hiénidos fósiles, se ha creado la Tabla 2.5 y 2.6. indicando la publicación de la procedencia del dato, la sigla de la pieza, una descripción de la pieza en cuestión y el problema observado y, por último, la solución tomada con respecto al dato.

Referencia artículo en Tabla 2.6 (Reference in Table 2.6)	Sigla (Specimen)	Dato dudoso (Dubious measurement)	Solución tomada (Solution)
A	271-09-160	Anchura canino superior de <i>Hyaenictitherium minimum</i> anormalmente grande, superando incluso la longitud del mismo (9.1X9.5mm)	Eliminado de la base de datos
A	167-01-07	Maxila <i>Belbus djurabensis</i> . No cuadra con las medidas de las mandíbulas. ¿Posible quimera?	Eliminado de la base de datos
A	266-03-63 s	Maxila izquierda <i>Belbus djurabensis</i> . No cuadra con las medidas de las mandíbulas. ¿Posible quimera?	Eliminado de la base de datos
A	266-03-63 d	Maxila derecha <i>Belbus djurabensis</i> . No cuadra con las medidas de las mandíbulas. ¿Posible quimera?	Eliminado de la base de datos
B	AK5-317	Medida de p3 inferior atribuido a <i>Adcrocuta eximia</i> , demasiado pequeño.	Eliminado de la base de datos
C	210,388	Mandíbula <i>Ictitherium viverrinum</i> . Medida del alveolo del m2.	Eliminado de la base de datos
D	TNP 03828	Cráneo de <i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> . Anchura del primer molar superior anormalmente pequeña en las dos maxilas.	Eliminado de la base de datos
D	TNP 03822	Mandíbula con el único m2 inferior publicado en el artículo. La longitud del m2 es excesiva.	Eliminado de la base de datos
E	Ejemplar de Baltavar descrito por Zdansky como <i>Crocota eximia</i>	Primer premolar superior de <i>Adcrocuta eximia</i> , descrito por Zdansky. La anchura viene dada como 17-50.	Eliminado de la base de datos
F	P2 superior de Valdecebro 5	Segundo premolar superior atribuido a <i>Lycyaena chaeretis</i> . Diente anormalmente grande.	Eliminado de la base de datos

Referencia artículo en Tabla 2.6 (Reference in Table 2.6)	Sigla (Specimen)	Dato dudoso (Dubious measurement)	Solución tomada (Solution)
G	HMV 1197	Anchura del cuarto premolar superior demasiado estrecha (posiblemente fragmentado ó error de transcripción).	Eliminado de la base de datos
G	NHMNH 10223	Anchura del segundo y cuarto premolares inferiores estimadas. Los dientes están fragmentados. Anchura del primer molar inferior también incorrecta.	Eliminadas de la base de datos
H	Dos ejemplares de <i>P. perrieri</i>	Anchuras del segundo premolar inferior (tanto el primero como el segundo) anormalmente grandes.	Eliminadas de la base de datos
I	AS.94.1283 mandible sin	Hemimandíbula de <i>Hyaenotherium wongii</i> . Medidas de la longitud y anchura del canino inferior publicadas al revés.	Cambiadas
I	AS.94.1283 mandible dex	Hemimandíbula de <i>Hyaenotherium wongii</i> . Medidas de la longitud y anchura del canino inferior publicadas al revés.	Cambiadas
I	Sc.1	Maxila de <i>Ictitherium intuberculatum</i> . Medidas de longitud y anchura del pimer y segundo molares publicadas al revés.	Cambiadas
I	AS.92.223	Maxila de <i>Ictitherium intuberculatum</i> . Medidas de longitud y anchura del segundo molar publicadas al revés.	Cambiadas
J	58-HAY-1996 Sivas Yüzey	Parte de maxilar superior atribuido a <i>Hyaenictitherium Wongii</i> , con un P2 y un P3. Anormalmente grandes.	Eliminados de la base de datos
J	58-HAY-2/223 mandible righth	Parte de mandíbula inferior de <i>Hyaenictitherium wongii</i> . Medidas del p3 corto y ancho. No puedo comprobarlo.	Eliminado de la base de datos
J	KTA23 (Datos de Bonis, L, 1994 Kemiklitepe)	Datos de la longitud del talónido del m1 inferior cambiadas por las de la anchura del m1.	Cambiados
J	KTB5 (Datos de Bonis, L, 1994 Kemiklitepe)	Datos de la longitud del talónido del m1 inferior cambiadas por las de la anchura del m1.	Cambiados
J	KTB90 (Datos de Bonis, L, 1994 Kemiklitepe)	Datos de la longitud del talónido del m1 inferior cambiadas por las de la anchura del m1.	Cambiados
J	bKTB90 (Datos de Bonis, L, 1994 Kemiklitepe)	Datos de la longitud del talónido del m1 inferior cambiadas por las de la anchura del m1. Longitud del m1 excesiva.	Cambiados y eliminado
K	DTK-238 dex	Ejemplar de <i>Dityko</i> atribuido a <i>Chasmaporthetes bonisi</i> . Medidas del p1y p2 inferiores anormalmente grandes para ésta especie.	Eliminados de la base de datos
K	XIR-2 dex	Ejmplar de <i>Protictitherium crassum</i> del yacimiento de Xirochori. Medida de la longitud del p4 dada como aproximada (supuestamente fragmentado), y anormalmente grande.	Eliminada de la base de datos
K	XIR-2 dex y sin	Mandíbula de <i>Protictitherium crassum</i> del Yacimiento de Xirochori. Medidas a partir del canino desplazadas en la tabla 3 un diente (p1 es p2 y sucesivamente)	Corregidos
L	GV 3914	Cráneo de <i>Pachycrocuta brevirostris</i> . La anchura y longitud del primer molar superior están intercambiadas.	Corregidos
M	IGF 12470	Maxila de <i>Pachycrocuta brevirostris</i> de Val d'Arno. Anchura del P2 excesivamente pequeña (mal anotado ó diente fracturado).	Eliminada de la base de datos
M	C/C905	Maxila de <i>Pachycrocuta brevirostris</i> de Zhoukoudian. Anchura del P2 excesivamente grande (debe estar mal medido).	Eliminada de la base de datos
N	722-8 (Krakos 1933,1939)	Maxila de <i>Adcrocuta eximia</i> . Medida de la anchura del P2 excesivamente pequeña (diente fragmentado).	Eliminada de la base de datos
N	PIN unnumb. (Riabinin 1912)	Mandíbula de <i>Adcrocuta eximia</i> . Anchura del p2 excesivamente grande. Escrita 17mm, y posiblemente sean 12mm.	Eliminada de la base de datos
N	A.4645	Fragmento de mandíbula atribuido a <i>Adcrocuta eximia</i> con p2 y p3. Medidas aproximadas a partir de las raíces. Excesivamente grandes.	Eliminadas de la base de datos

Referencia artículo en Tabla 2.6 (Reference in Table 2.6)	Sigla (Specimen)	Dato dudoso (Dubious measurement)	Solución tomada (Solution)
N	OSU 3770 (Krkos 1933,1939)	Longitud del trigónido de <i>Adcrocuta eximia</i> excesivamente largo.	Eliminada de la base de datos
O	<i>C. crocuta petralonae</i> Holotype	Holotipo de <i>Crocuto crocuta petralonae</i> . Anchura del P2 escrita como 16.2mm. En realidad es de 12.6mm.	Cambiada
P	1-7-12598	Maxila de <i>Crocuto crocuta spelaea</i> de Lunel-Viel. Medida de la anchura del P2 excesivamente grande.	Eliminada de la base de datos
P	2677	Maxila de <i>Crocuto crocuta spelaea</i> de Lunel-Viel. Medida de la anchura del P2 excesivamente pequeña.	Eliminada de la base de datos
P	300-610	P3 superior de <i>Crocuto crocuta spelaea</i> de Jaurens. Anchura excesivamente grande, posiblemente mal anotado.	Eliminada de la base de datos
Q	F11 C 281 (sin)	P4 superior de <i>Crocuto crocuta spelaea</i> de Fouvent-Haute-Saone. Anchura excesivamente pequeña. Fragmentado ó mal anotado.	Eliminada de la base de datos
Q	HS 12 (sin)	P3 superior de <i>Crocuto crocuta spelaea</i> de Fouvent-Haute-Saone. Longitud excesivamente corta. Posiblemente fragmentado.	Eliminada de la base de datos
Q	no n°	Canino superior de <i>Crocuto crocuta spelaea</i> de Conives, sin número. Canino excesivamente pequeño. Posiblemente deciduo, pero no indicado.	Eliminado de la base de datos
R	CD 1536	P4 inferior derecho fragmentado atribuido a <i>Crocuto sp.</i> de Cooper's Cave. En el artículo dan las medidas, pero no indican si son aproximadas.	Eliminado de la base de datos
S	IPS62078	Cráneo de <i>Hyaenictis aff. almerai</i> . Medida de la anchura del canino superior mal anotada (5.8mm en lugar de 15.8mm). Comprobada con TPSDig2.	Cambiada
T	KRY 3493	Datos de longitud y anchura del primer molar superior de <i>Adcrocuta eximia</i> publicados al revés.	Cambiados

Tabla. 2.5. Correcciones aplicadas a los datos dudosos recopilados a partir de las diferentes publicaciones. Número de referencia artículo (ver tabla 1.12), ID de la que ha surgido la medida dudosa, en qué consiste el dato dudoso y la solución tomada individualmente.

Table. 2.5. Dubious data. References are in Table 2.6.

Referencia artículo	Artículo de procedencia del dato dudoso
A	De Bonis L, Peigné S, Guya F, Taisso H, Likius A, Vignaud P, Brunet M. 2010 Hyaenidae (Carnivora) from the late Miocene of Toros-Menalla, Chad. <i>Journal of African Earth Sciences</i> 58:561-579. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2010.06.003
B	De Bonis L. 2005. Carnivora (Mammalia) from the late Miocene of Akkasdagi, Turkey. In: Sen S, ed. <i>Geology, mammals and environments at Akkasdagi, late Miocene of Central Anatolia. Geodiversitas</i> 27:567-590.
C	Eisenmann V. 1988. Contributions a l'etude du gisement Miocene Superieur de Montredon (Herault). Les Grans Mammiferes. 2- Les Carnivores. <i>Palaeovertebrata Mémoire extraordinaire</i> 1988:15-42.
D	Zhan-Xiang Q, Zhi-Hui G, Wei-long H. 1979. Hyaenidae of the Qingyang (K'ingyang) Hipparion Fauna. <i>Vertebrata Palasiatica</i> 3:200-227.
E	Şenyürek M. 1985. A study of the remains of Crocuta from the Küçükoyzgat district. <i>D. Rev. de la Fac. Long. Hist. et Geog., Univ. Ankara</i> 12:29-74. DOI: 10.1501/Dtcfder_0000001083
F	Adrover R, Alcalá L, Mein P, Moissenet J, Orrios J. 1986 Mamíferos del Turolense medio en la Rambla de Valdecebro (Teruel). <i>Estudios geológicos</i> 42:495-510.
G	Tseng ZJ, Li Q, Wang X. 2013. A new cursorial hyena from Tibet, and analysis of biostratigraphy, paleozoogeography, and dental morphology of Chasmaporthetes (Mammalia, Carnivora). <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i> 33:1457-1471. DOI: 10.1080/02724634.2013.775142
H	Howell FC, Petter G. 1980. The Pachycrocuta and Hyaena lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). Their relationships with Miocene ictitheres: Palhyaena and Hyaenictitherium. <i>Geobios</i> 13:579-623. DOI: 10.1016/S0016-6995(80)80004-0
I	Viranta S, Werdelin L. 2003. Carnivora from the Sinap Formation, Turkey. In: Fortelius M, Kappelman J, Bernor RL, Sen S, ed. <i>The Miocene Sinap Formation, Turkey</i> . New York: Columbia University Press 178-193.
J	Özkurt SÖ, Güleç E, Erkman AC. 2015. Carnivores from the Late Miocene locality of Hayranlı (Hayranlı, Sivas, Turkey). <i>Turkish Journal of Zoology</i> 39:842-867. DOI: 10.3906/zoo-1407-38
K	Koufos GD. 2000. Revision of the late Miocene carnivores from the lower Axios valley. <i>Münchener Geowissenschaften Abhandlungen</i> 39:51-92.
L	Mutter RJ, Berger LR, Schmid P. 2001. New evidence of the giant hyaena, Pachycrocuta brevirostris (Carnivora, Hyaenidae), from the Gladysvale Cave Deposit (Plio-Pleistocene, John Nash Nature Reserve, Gauteng, South Africa). <i>Palaeontologia Africana</i> 37:103-113.
M	Turner A, Antón M. 1996. The giant hyaena, Pachycrocuta brevirostris (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). <i>Geobios</i> 29:455-468. DOI: 10.1016/S0016-6995(96)80005-2
N	Howell FC, Petter G. 1985. Comparative observations on some middle and upper miocenehyaenids, Genera: PercrocutaKretzoi, AllohyaenaKretzoi, AdcrocutaKretzoi (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). <i>Geobios</i> 18:419-491. DOI: 10.1016/S0016-6995(85)80001-2
O	Kurtén B, Poulianos AN. 1981. Fossil Carnivora in Petralona Cave. Status of 1980 in The Third European Congress of Anthropology. <i>Anthropos. Etesio Organo tes Anthropologikes Etaireias Ellados Athinai</i> 8:9-56.
P	Cardoso JL. 1993. La hyène des "Oubliettes" de Gargas, Crocuta crocuta spelaea (Mammalia, Carnivora). <i>Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle</i> 15:79-104.
Q	Fourvel JB. 2012 Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique: taphonomie comparée de leurs assemblages osseux. Thesis, Université Toulouse le Mirail-Toulouse II.
R	Kuhn BF, Werdelin L, Steininger C. 2017. Fossil Hyaenidae from Cooper's Cave, South Africa, and the palaeoenvironmental implications. <i>Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments</i> 97:355-365. DOI: 10.1007/s1254
S	Vinuesa V, Madurell-Malapeira J, Werdelin L, Robles JM, Obradó P, Alba DM. 2017. A New Skull of Hyaenictis Gaudry, 1861 (Carnivora, Hyaenidae) Shows Incipient Adaptations to Durophagy. <i>Journal of mammalian evolution</i> 24:207-219. DOI: 10.1007/s1091
T	LAZARIDIS, George. Estudio del registro fósil miocénico de Kryopigi y otros sitios de Kassandra Halkidiki: sistemática, tafonomía, paleoecología, biocronología. 2015. Tesis doctoral. Universidad Aristóteles de Salónica (Universidad Aristóteles de Salónica).

Tabla.2.6. Referencias de las publicaciones de la tabla 2.5.

Table.2.6. References of Table 2.5.

Se han recopilado la posición geográfica (latitud y longitud) de los yacimientos a partir de los cuales han sido obtenidos los especímenes. Además, también se han registrado las dataciones para cada uno de ellos. Dichas dataciones (rangos temporales en muchos casos) se han obtenido bien de la literatura asociada, bien de las más modernas publicaciones sobre los yacimientos en cuestión o bien por los datos ofrecidos en el New and Old World mammals database (NOW database).

En total se han recopilado 281 yacimientos individuales, además de 22 casos en los que los datos obtenidos han sido medias de diversos yacimientos próximos entre ellos.

Al plasmar los yacimientos sobre un mapamundi (Fig. 2.5.) podemos hacernos una idea de la distribución geográfica que han presentado las especies de la familia Hyaenidae en el pasado y compararlas con las distribuciones que presentan las especies actuales (Fig. 2.4.).



Fig. 2.4. Áreas de distribución de las especies actuales. A: *Hyaena hyaena*; B: *Crocuta crocuta*; C: *Proteles cristatus*; D: *Parahyaena brunnea*.

Fig. 2.4. Distribution areas for the extant species of Hyaenidae. A: *Hyaena hyaena*; B: *Crocuta crocuta*; C: *Proteles cristatus*; D: *Parahyaena brunnea*.



Fig. 2.5. Localidades fósiles de las cuales se ha recuperado el material de hiénidos fósiles utilizado en la tesis.

Fig. 2.5. Fossil localities for the material analyzed in the database.

Se puede observar que las hienas en el pasado presentaron una distribución muchísimo mayor que la actual. Hoy en día, como se ha descrito en la introducción de la tesis *Hyaena hyaena* es la especie más extendida, encontrándose en África, ocupando desde Mauritania, Sáhara, Marruecos, Mali, Argelia, Túnez, Níger, Libia, Chad, Egipto, parte de Sudán, Eritrea, Etiopía, Somalia, Kenia, partes de Uganda y Tanzania, además de en diversos lugares de Asia, como en Jordania, Israel, Palestina, Líbano, Siria, sureste de Turquía, parte de Arabia Saudí, Yemen, Omán, Irak, Kuwait, Irán, Turkmenistán, Afganistán, Pakistán y la India. *Crocota crocuta*, *Parahyaena brunnea* y *Proteles cristatus* se encuentran, en cambio, restringidas únicamente a diversas zonas del continente africano.

En el pasado, en cambio, vemos una gran expansión de la familia Hyaenidae, tanto por África, ocupándola desde el norte hasta el sur, como en Europa, llegando incluso hasta las Islas Británicas. Asia presenta también muchísimos yacimientos, apareciendo en Rusia, Mongolia, China, Tailandia, Camboya, e incluso islas de Indonesia. En América del Norte se encuentran en yacimientos como el sur de Estados Unidos, Méjico y Florida y, por último, ha sido publicado un tercer premolar inferior y una carnífera inferior que se había encontrado en el Yukón, en el norte de Canadá, a una latitud incluso más elevada que el Círculo Polar Ártico. Vemos que la familia Hyaenidae se extendió en el pasado por casi todo el globo. Los únicos lugares en los que no han aparecido restos de hiénidos es en América del Sur y en Australia.

Un listado con los yacimientos a partir de los cuales se han recuperado datos para la dentición de hiénidos fósiles en la presente tesis doctoral ha sido incluido en Apéndices, 7.3.

2.2 Material Orden Carnivora

Para realizar una comparativa entre los ecomorfotipos de la familia Hyaenidae con el del resto de familias actuales del orden Carnivora, se ha recopilado una base de datos de la dentición superior e inferior de un total de 131 especies diferentes de carnívoros terrestres (Tabla 2.7 y 2.8).

La base de datos para el dental de los carnívoros actuales se ha realizado siguiendo el mismo método que en la creación de la base de datos de los hiénidos y consta tanto de medidas publicadas como de mediciones propias tomadas en el Museo Americano de Historia Natural (especialmente para la familia Canidae). La mayor parte de las mediciones de la dentición perteneciente a la familia Ursidae fueron obtenidas a partir de fotografías cedidas amablemente por el doctor Borja Figueirido utilizando el programa tpsDig2.

Las medias de las longitudes mesiodistales y bucolinguales de las piezas dentales, además de la cantidad de ejemplares por especie y su identificador se puede consultar en el apartado 7.4. del Apéndice.

A continuación, se presenta la tabla 2.7, en la que se incluyen los nombres de las especies del orden Carnivora utilizadas y el número de la referencia correspondiente a la tabla 2.8 donde se especifica su procedencia.

Familia (Family)	Especie (Specie)	Ver en Tabla 2.8 (see Table 2.8)	Familia (Family)	Especie (Specie)	Ver en Tabla 2.8 (see Table 2.8)
Canidae	<i>Alopex lagopus</i>	I, II	Felidae	<i>Leopardus jacobitus</i>	V
Canidae	<i>Atelocynus microtis</i>	I, II	Felidae	<i>Catopuma badia</i>	VII
Canidae	<i>Canis adustus</i>	I, II	Ursidae	<i>Ursus maritimus</i>	VIII, XI, XII, XIV, XVI
Canidae	<i>Cuon alpinus</i>	I, II	Ursidae	<i>Helarctos malayanus</i>	VIII, XI, XII, XIV, XVIII
Canidae	<i>Canis aureus</i>	I, II	Ursidae	<i>Melursus ursinus</i>	XI, XII, XIV, XVIII, XXX
Canidae	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	I, II	Ursidae	<i>Ursus arctos</i>	VIII, XI, XII, XIV, XVI, XVII, XVIII, XIX
Canidae	<i>Canis latrans</i>	I, II	Ursidae	<i>Ursus thibetanus</i>	VIII, XI, XII, XIV, XIX, XX
Canidae	<i>Canis lupus</i>	I, II	Ursidae	<i>Ursus americanus</i>	VIII, XI, XII, XIV, XV
Canidae	<i>Canis mesomelas</i>	I, II	Ursidae	<i>Tremarctos ornatus</i>	XI, XII, XIV, XXIX
Canidae	<i>Canis simensis</i>	I, II	Ursidae	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	XI, XIII, XIV
Canidae	<i>Cerdocyon thous</i>	I, II	Mustelidae	<i>Lontra canadensis</i>	VIII
Canidae	<i>Lycalopex culpaeus</i>	I, II	Mustelidae	<i>Enhydra lutris</i>	VIII
Canidae	<i>Lycalopex griseus</i>	I, II	Mustelidae	<i>Galictis cuja</i>	VIII
Canidae	<i>Lycalopex gymnocercus</i>	I, II	Mustelidae	<i>Galictis vittata</i>	VIII
Canidae	<i>Lycalopex vetulus</i>	I, II	Mustelidae	<i>Mustela frenata</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes zerda</i>	I, II	Mustelidae	<i>Neovison vison</i>	VIII
Canidae	<i>Lycaon pictus</i>	I, II	Mustelidae	<i>Mustela nivalis</i>	VIII
Canidae	<i>Lycalopex sechurae</i>	I, II	Mustelidae	<i>Mustela putorius</i>	VIII
Canidae	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	I, II	Mustelidae	<i>Mustela nigripes</i>	VIII
Canidae	<i>Otocyon megalotis</i>	I, II	Mustelidae	<i>Mustela erminea</i>	VIII
Canidae	<i>Speothos venaticus</i>	I, II	Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	VIII
Canidae	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	I, II	Mustelidae	<i>Martes pennanti</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes macrotis</i>	I, II	Mustelidae	<i>Gulo gulo</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes rueppellii</i>	VIII	Mustelidae	<i>Martes americana</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes vulpes</i>	I, II	Mustelidae	<i>Martes foina</i>	XXI
Canidae	<i>Canis rufus</i>	I	Mustelidae	<i>Meles meles</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes velox</i>	I	Mustelidae	<i>Taxidea taxus</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes fulva</i>	I	Mustelidae	<i>Mellivora capensis</i>	VIII
Canidae	<i>Urocyon littoralis</i>	II	Mustelidae	<i>Melogale moschata</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes bengalensis</i>	I, II	Mustelidae	<i>Martes martes</i>	XXI
Canidae	<i>Vulpes cana</i>	II	Viverridae	<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes chama</i>	I, II	Viverridae	<i>Paguma larvata</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes corsac</i>	I, II	Viverridae	<i>Hemigalus derbyanus</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes ferrilata</i>	II	Viverridae	<i>Viverricula indica</i>	VIII
Canidae	<i>Vulpes pallida</i>	I, II	Viverridae	<i>Genetta tigrina</i>	VIII
Felidae	<i>Acinonyx jubatus</i>	II	Viverridae	<i>Genetta genetta</i>	VIII
Felidae	<i>Neofelis nebulosa</i>	II	Viverridae	<i>Paradoxurus jerdoni</i>	VIII
Felidae	<i>Puma concolor</i>	II	Herpestidae	<i>Atilax paludinosus</i>	VIII
Felidae	<i>Panthera leo</i>	II	Herpestidae	<i>Herpestes edwardsii</i>	VIII
Felidae	<i>Panthera onca</i>	II	Herpestidae	<i>Herpestes ichneumon</i>	VIII
Felidae	<i>Panthera pardus</i>	II	Herpestidae	<i>Herpestes javanicus</i>	VIII
Felidae	<i>Panthera tigris</i>	I, VII	Herpestidae	<i>Cynictis penicillata</i>	VIII
Felidae	<i>Uncia uncia</i>	I, VII	Herpestidae	<i>Galerella sanguinea</i>	VIII

Familia (Family)	Especie (Specie)	Ver en Tabla 2.8 (see Table 2.8)	Familia (Family)	Especie (Specie)	Ver en Tabla 2.8 (see Table 2.8)
Felidae	<i>Puma yagouaroundi</i>	V	Herpestidae	<i>Ichneumia albicauda</i>	VIII
Felidae	<i>Lynx canadensis</i>	VIII	Herpestidae	<i>Paracynictis selousi</i>	VIII
Felidae	<i>Lynx lynx</i>	IV	Herpestidae	<i>Suricata suricatta</i>	VIII
Felidae	<i>Lynx rufus</i>	XI	Herpestidae	<i>Crossarchus obscurus</i>	VIII
Felidae	<i>Felis silvestris</i>	X	Herpestidae	<i>Helogale parvula</i>	VIII
Felidae	<i>Felis catus</i>	V	Herpestidae	<i>Mungos mungo</i>	VIII
Felidae	<i>Felis margarita</i>	VIII	Eupleridae	<i>Fossa fossana</i>	VIII
Felidae	<i>Felis chaus</i>	VIII	Eupleridae	<i>Galidia elegans</i>	VIII
Felidae	<i>Prionailurus bengalensis</i>	VII, VIII	Eupleridae	<i>Galidictis fasciata</i>	XXVI
Felidae	<i>Prionailurus viverrinus</i>	VIII	Eupleridae	<i>Galidictis grandidiensis</i>	XXVI
Felidae	<i>Prionailurus planiceps</i>	VII	Eupleridae	<i>Cryptoprocta ferox</i>	XXII, XXIII, XIV
Felidae	<i>Felis manul</i>	VIII	Eupleridae	<i>Salanoia concolor</i>	XXV
Felidae	<i>Leopardus colocolo</i>	V	Eupleridae	<i>Salanoia durrelli</i>	XXV
Felidae	<i>Leopardus geoffroyi</i>	V	Eupleridae	<i>Eupleres goudotii</i>	XXVII
Felidae	<i>Leopardus tigrinus</i>	V	Procyonidae	<i>Procyon lotor</i>	VIII
Felidae	<i>Leopardus pardalis</i>	VIII	Procyonidae	<i>Procyon cancrivorus</i>	VIII
Felidae	<i>Leopardus wiedii</i>	V	Procyonidae	<i>Potos flavus</i>	VIII
Felidae	<i>Catopuma temminckii</i>	IX	Procyonidae	<i>Nasua narica</i>	VIII
Felidae	<i>Pardofelis marmorata</i>	VII	Procyonidae	<i>Bassariscus astutus</i>	VIII
Felidae	<i>Caracal caracal</i>	VIII	Procyonidae	<i>Bassaricyon alleni</i>	XVIII
Felidae	<i>Lynx pardinus</i>	III	Procyonidae	<i>Nasua nasua</i>	VIII
Felidae	<i>Prionailurus rubiginosus</i>	VII	Ailuridae	<i>Ailurus fulgens</i>	XIII
Felidae	<i>Leopardus guigna</i>	V			

Tabla.2.7. Especies del orden Carnivora utilizadas y referencias de procedencia de las variables dentales.

Tabla.2.7. Extant species analyzed in this thesis and the corresponding number in Table 2.8 where it is shown the origin of their dental measurements.

A continuación, se presenta la tabla 2.8 con las equivalencias de las referencias de la tabla 2.7 con las procedencias de las medidas bucolinguales y mesiodistales de la dentición de las especies del orden Carnivora utilizadas en la presente tesis doctoral.

I	Datos medidos en el American Museum of Natural History mediante el uso de calibre digital.
II	TORREGROSA, V. (2008) Análisis ecomorfológico de grandes mamíferos del Plio-Pleistoceno (Familias Canidae, Hyaenidae y Felidae) Tesis Doctoral.
III	PERTOLDI, C., et al. (2006). Morphological consequences of range fragmentation and population decline on the endangered Iberian lynx (<i>Lynx pardinus</i>). <i>Journal of Zoology</i> , vol. 268, no 1, p. 73-86.
IV	KURTÉN, B. (1978) The lynx from Etouaires, <i>Lynx issiodorensis</i> (Croizet y Jobert), late Pliocene. En <i>Annales Zoologici Fennici</i> . Finnish Academy of Sciences, <i>Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo</i> 314-322.
V	PREVOSTI, F. J. (2006) New material of Pleistocene cats (Carnivora, Felidae) from Southern South America, with comments on biogeography and the fossil record. <i>Geobios</i> , vol. 39, no 5, p. 679-694.
VI	SAVAGE, D. E. (1941) Two new middle Pliocene carnivores from Oklahoma with notes on the Optima fauna. <i>The American Midland Naturalist</i> , vol. 25, no 3, p. 692-710.
VII	BRONGERSMA, L. D. (1935) Notes on some recent and fossil cats, chiefly from the Malay Archipelago. <i>Zoologische Mededelingen</i> , vol. 18, no 1, p. 1-89.
VIII	Imágenes medidas mediante tpsDig2 de Animal Diversity Web
IX	HARTSTONE-ROSE, A. (2008) Evaluating the hominin scavenging niche through analysis of the carcass-processing abilities of the carnivore guild. Tesis Doctoral.
X	PEIGNÉ, S., et al. (2008) Late Miocene Carnivora from Chad: Herpestidae, Viverridae and small-sized Felidae. <i>Comptes Rendus Palevol</i> , vol. 7, no 8, p. 499-527.
XI	Imágenes medidas mediante tpsDig2 a partir de fotografías cedidas por Borja Figueirido
XII	Datos cedidos por Borja Figueirido
XIII	Cráneo colección UMA, medido con calibre digital.
XIV	CHRISTIANSEN (2008). Feeding ecology and morphology of the upper canines in bears (Carnivora: Ursidae) <i>JOURNAL OF MORPHOLOGY</i> 269:896–908
XV	KURTÉN. B. (1963). Fossil Bears from Texas. Texas Memorial Museum, The University of Texas at Austin.
XVI	KURTÉN. B. (1964) The evolution of the polar bear, <i>Ursus maritimus</i> Phipps. <i>Acta zoologica fennica</i> 108. 30 pp.
XVII	KURTÉN. B. (1955). Sex dimorphism and size trends in the cave bear, <i>Ursus spelaeus</i> (Rosenmüller and Heinroth). <i>Acta zoologica fennica</i> 90
XVIII	QIU, Z. X., DENG, T., y WANG, B. Y. (2009). First ursine bear material from Dongxiang, Gansu—addition to the Longdan Mammalian Fauna (2). <i>Vertebrata Palasiatica</i> , 47(4), 245.
XIX	ZHAOWEN, J. (1995). Separating brown and black bears in northeast China using tooth measurements. <i>Journal of Northeast Forestry University</i> , vol. 6, no 2, p. 58-60
XX	MAZZA, P., y RUSTIONI, M. (1994). On the phylogeny of Eurasian bears. <i>Schweizerbart</i> .
XXI	BARYSHNIKOV, G. F. (2009) Pleistocene Mustelidae (Carnivora) from Paleolithic site in Kudaro caves in the Caucasus. <i>Russian Journal of Theriology</i> , vol. 8, no 2, p. 75-95.
XXII	Imágenes medidas mediante tpsDig2 a partir de fotografías del Mammalian Crania Photographic Archive
XXIII	MEADOR, L. R., et al. (2017) <i>Cryptoprocta spelea</i> (Carnivora: Eupleridae): What Did It Eat and How Do We Know? <i>Journal of Mammalian Evolution</i> , p. 1-15.
XXIV	GOODMAN, S. M.; RASOLOARISON, R. M.; GANZHORN, J. U. (2004) On the specific identification of subfossil <i>Cryptoprocta</i> (Mammalia, Carnivora) from Madagascar. <i>ZOOSYSTEMA-PARIS</i> , vol. 26, no 1, p. 129-143.
XXV	DURBIN, J., et al. (2010) Investigations into the status of a new taxon of <i>Salanoia</i> (Mammalia: Carnivora: Eupleridae) from the marshes of Lac Alaotra, Madagascar. <i>Systematics and Biodiversity</i> , vol. 8, no 3, p. 341-355.
XXVI	WOZENCRAFT, W. C. (1986) A new species of striped mongoose from Madagascar. <i>Journal of mammalogy</i> , vol. 67, no 3, p. 561-571.
XXVII	GOODMAN, S. M.; HELGEN, K. M. (2010) Species limits and distribution of the Malagasy carnivoran genus <i>Eupleres</i> (Family Eupleridae).
XXVIII	HELGEN, K. M., et al. (2013) Taxonomic revision of the olingos (Bassaricyon), with description of a new species, the Olinguito. <i>ZooKeys</i> , no 324, p. 1.
XXIX	STUCCHI, M. y FIGUEROA, J. (2013) Morfología cráneo-mandibular del oso andino <i>Tremarctos ornatus</i> (Carnivora: Ursidae). <i>Therya</i> , vol. 4, no 3, p. 485-509.
XXX	BERKOVITZ, B. KB y SHELLIS, R. P. (2018) The Teeth of Mammalian Vertebrates. <i>Academic Press</i>

Tabla.2.8. Correspondencias de las referencias de la Tabla 2.7.

Table.2.8. Dental measurement sources for the species in Table 2.7.

En la base de datos de carnívoros actuales no todas las familias están igualmente bien representadas (Tabla 2.9). En el caso de vivérridos y herpéstidos, al ser relativamente plesiomórficos, las denticiones de las distintas especies no son muy distintas entre sí, en cambio los mustélidos presentan adaptaciones muy diversas y la muestra dista de recogerlas todas. Es por ello que los resultados obtenidos para algunas familias son sólo orientativos y deben de tomarse con cierta cautela.

Family	Number of species in the database	Number of the species in the family	% of representation in the database
Ailuridae	1	1	100
Canidae	32	38	84.2
Felidae	18	41	43.9
Herpestidae	11	34	32.4
Mustelidae	18	59	30.5
Procyonidae	7	14	50
Ursidae	8	8	100
Viverridae	6	34	17.6
Eupleridae	6	10	60

Tabla. 2.9. Cantidad de especies del orden Carnivora de las cuales se han recopilado medidas para la dentición, el total de especies de la familia y el porcentaje de representación de cada una de ellas en la base de datos.

Table. 2.9. Number of extant species belonging to the order Carnivora in the database. Also shown here is the total number of species for each family and the percentage of representation of each family in the database.

También se ha recopilado una serie de medidas de masas corporales (Tablas 2.10 y 2.11) para cada una de las especies actuales estudiadas. En el caso de disponerse de varias estimas se ha procedido a calcular la media ponderada. Los valores de las medias (en kg) se encuentran en el apartado 7.5 del Apéndice.

Species	Reference in Table 2.11	Species	Reference in Table 2.11
<i>Vulpes lagopus</i>	1,2,6,7,20	<i>Galictis cuja</i>	15,17,20
<i>Atelocynus microtis</i>	1,2	<i>Galictis vittata</i>	15,17,20
<i>Canis adustus</i>	1,2,20	<i>Pteronura brasiliensis</i>	17,20
<i>Cuon alpinus</i>	1,2,6,20	<i>Mustela frenata</i>	11,17,20
<i>Canis aureus</i>	1,2,8,20	<i>Neovison vison</i>	11,17,20
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	1,2,20	<i>Mustela nivalis</i>	11,15,17,20
<i>Canis latrans</i>	1,2,6,8,20	<i>Mustela putorius</i>	3,15,17,20
<i>Canis lupus</i>	1,2,6,8,20	<i>Mustela nigripes</i>	17,20
<i>Canis mesomelas</i>	1,2,20	<i>Mustela erminea</i>	11,15,17,20
<i>Canis simensis</i>	2	<i>Mustela kathiah</i>	17,20
<i>Cerdocyon thous</i>	1,2,7,20	<i>Ictonyx striatus</i>	3,15,17,20
<i>Lycalopex culpaeus</i>	2,20	<i>Melogale moschata</i>	15,17,20
<i>Lycalopex griseus</i>	1,2,20	<i>Eira barbara</i>	3,17,20
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	2,20	<i>Martes pennanti</i>	3,11,17,20

Species	Reference in Table 2.11	Species	Reference in Table 2.11
<i>Lycalopex vetulus</i>	2,7	<i>Gulo gulo</i>	3,11,17,20
<i>Vulpes zerda</i>	2,6,7,20	<i>Martes americana</i>	3,11,17,20
<i>Lycaon pictus</i>	1,2,8,20	<i>Martes foina</i>	15,17,20
<i>Lycalopex sechurae</i>	2	<i>Martes martes</i>	3,15,17,20
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	1,2,6,7,20	<i>Martes flavigula</i>	17,20
<i>Otocyon megalotis</i>	1,2	<i>Arctonyx collaris</i>	3,15,17,20
<i>Speothos venaticus</i>	1,2,7,20	<i>Meles meles</i>	3,15,17,20
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	1,2,6,7,20	<i>Taxidea taxus</i>	3,11,17,20
<i>Vulpes bengalensis</i>	2,7	<i>Mellivora capensis</i>	3,15,17,20
<i>Vulpes chama</i>	2,7,20	<i>Arctictis binturong</i>	3,17,16,7,20
<i>Vulpes corsac</i>	2,7,20	<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	3,17,16,7,20
<i>Vulpes macrotis</i>	1,2,7,20	<i>Paradoxurus jerdoni</i>	17,20
<i>Vulpes pallida</i>	2,7,20	<i>Paguma larvata</i>	3,17,7,20
<i>Vulpes rueppellii</i>	1,2,7,20	<i>Hemigalus derbyanus</i>	3,17,16,7,20
<i>Vulpes vulpes</i>	1,2,6,7,8,20	<i>Cynogale bennettii</i>	17,16,7,20
<i>Canis rufus</i>	1,20	<i>Arctogalidia trivirgata</i>	3,17,20
<i>Vulpes velox</i>	1,4,6,20	<i>Civettictis civetta</i>	3,17,7,20
<i>Vulpes fulva</i>	9	<i>Viverra zibetha</i>	3,17,7,20
<i>Acinonyx jubatus</i>	10,3,4,13,6,20	<i>Viverra tangalunga</i>	3,17,16,20
<i>Neofelis nebulosa</i>	10,4,13,6,20	<i>Viverricula indica</i>	3,17,16,7,20
<i>Puma concolor</i>	10,3,4,11,13,6,20	<i>Genetta tigrina</i>	17,7,20
<i>Panthera leo</i>	10,3,4,13,6,20	<i>Genetta genetta</i>	3,17,7,20
<i>Panthera onca</i>	10,3,4,13,6,20	<i>Atilax paludinosus</i>	3,7,20
<i>Panthera pardus</i>	10,3,4,13,6,20	<i>Herpestes edwardsii</i>	7,20
<i>Panthera tigris</i>	10,4,13,6,20	<i>Herpestes ichneumon</i>	3,7,20
<i>Uncia uncia</i>	10,3,4,13,6,20	<i>Herpestes javanicus</i>	6,7,20
<i>Puma yagouaroundi</i>	4,3,13,20	<i>Cynictis penicillata</i>	7,20
<i>Lynx canadensis</i>	13,6,20	<i>Galerella sanguinea</i>	3,6,7,20
<i>Lynx lynx</i>	10,3,11,13,6,20	<i>Ichneumia albicauda</i>	6,7,20
<i>Lynx rufus</i>	10,3,4,11,13,6,20	<i>Paracynictis selousi</i>	7,20
<i>Felis silvestris</i>	10,3,13,20	<i>Suricata suricatta</i>	6,7,20
<i>Felis catus</i>	13,6,20	<i>Crossarchus obscurus</i>	6,7,20
<i>Felis margarita</i>	13,20	<i>Helogale parvula</i>	6,7,8,20
<i>Felis chaus</i>	10,3,13,20	<i>Mungos mungo</i>	3,7,8,20
<i>Prionailurus bengalensis</i>	10,3,13,20	<i>Liberiictis kuhni</i>	6,20
<i>Prionailurus viverrinus</i>	10,4,13,20	<i>Herpestes auropunctatus</i>	20
<i>Prionailurus planiceps</i>	13,20	<i>Bdeogale nigripes</i>	3,7
<i>Felis manul</i>	10,13,20	<i>Dologale dybowskii</i>	7
<i>Leopardus colocolo</i>	13,20	<i>Helogale hirtula</i>	7,20
<i>Leopardus geoffroyi</i>	10,13,20	<i>Herpestes naso</i>	7,20
<i>Leopardus tigrinus</i>	3,20	<i>Rynchogale melleri</i>	7,20
<i>Leopardus pardalis</i>	10,3,13,6,20	<i>Fossa fossana</i>	20
<i>Leopardus wiedii</i>	4,3,13,20	<i>Galidia elegans</i>	3
<i>Catopuma temminckii</i>	10,4,13,20	<i>Galidictis fasciata</i>	3

Species	Reference in Table 2.11	Species	Reference in Table 2.11
<i>Pardofelis marmorata</i>	3,13,20	<i>Galidictis grandidieri</i>	47
<i>Caracal caracal</i>	10,4,13,20	<i>Cryptoprocta ferox</i>	45,46
<i>Ursus maritimus</i>	14,20	<i>Salanoia concolor</i>	48
<i>Helarctos malayanus</i>	14,20	<i>Salanoia durrelli</i>	48,49
<i>Melursus ursinus</i>	14,20	<i>Eupleres goudotii</i>	22,50,51
<i>Ursus arctos</i>	14,20	<i>Procyon lotor</i>	20,24
<i>Ursus thibetanus</i>	14,20	<i>Procyon cancrivorus</i>	20,25,26,27
<i>Ursus americanus</i>	14,20	<i>Potos flavus</i>	28,29,30,31,32
<i>Tremarctos ornatus</i>	14,20	<i>Nasua narica</i>	33,34,35
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	14,20	<i>Bassariscus astutus</i>	36,37,38,39
<i>Aonyx cinerea</i>	3,15,17,20	<i>Bassaricyon alleni</i>	39,40
<i>Lutra lutra</i>	3,17,20	<i>Nasua nasua</i>	20
<i>Hydrictis maculicollis</i>	17,20	<i>Ailurus fulgens</i>	41,42,43,44
<i>Lontra canadensis</i>	3,17,6,20	<i>Crocuta crocuta</i>	3,18,19,20
<i>Lontra felina</i>	17	<i>Parahyaena brunnea</i>	3,18,19,20,21
<i>Lontra longicaudis</i>	3,17,20	<i>Hyaena hyaena</i>	3,18,19,20,22
<i>Enhydra lutris</i>	3,15,17,20	<i>Proteles cristatus</i>	23

Tabla 2.10. Referencias correspondientes a la tabla 2.11 con la procedencia bibliográfica de las masas corporales de las especies de carnívoros actuales analizadas.

Table 2.10. References in Table 2.11 for the species body mass.

A continuación, la tabla 2.11, con las referencias de las publicaciones a partir de las cuales se han obtenido las masas corporales de las especies del orden Carnivora actuales descritas en la tabla 2.10.

Reference in Table 2.10	Publicación
1	ANYONGE, William; ROMAN, Chris. New body mass estimates for <i>Canis dirus</i> , the extinct Pleistocene dire wolf. <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i> , 2006, vol. 26, no 1, p. 209-212.
2	FIGUEIRIDO, Borja, et al. Body mass estimation in amphicyonid carnivoran mammals: A multiple regression approach from the skull and skeleton. <i>Acta Palaeontologica Polonica</i> , 2011, vol. 56, no 2, p. 225-247.
3	ANDERSSON, Ki. Predicting carnivoran body mass from a weight-bearing joint. <i>Journal of Zoology</i> , 2004, vol. 262, no 2, p. 161-172.
4	VAN VALKENBURGH, Blaire. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. <i>Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications</i> , 1990, vol. 18, p. 1-205.
5	GEFFEN, Eli; MACDONALD, David W. Small size and monogamy: spatial organization of Blanford's foxes, <i>Vulpes cana</i> . <i>Animal behaviour</i> , 1992, vol. 44, no 6, p. 1123-1130.
6	CAMPIONE, Nicolás E.; EVANS, David C. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. <i>Bmc Biology</i> , 2012, vol. 10, no 1, p. 60.
7	FRISCIA, A. R.; VAN VALKENBURGH, B.; BIKNEVICIUS, A. R. An ecomorphological analysis of extant small carnivorans. <i>Journal of Zoology</i> , 2007, vol. 272, no 1, p. 82-100.
8	STEUDEL, Karen; BEATTIE, Jeanne. Scaling of cursoriality in mammals. <i>Journal of morphology</i> , 1993, vol. 217, no 1, p. 55-63.
9	CRILE, George; QUIRING, Daniel P. A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3690 animals. 1940.

Reference in Table 2.10	Publicación
10	TORREGROSA, Vanessa, et al. Nasal aperture area and body mass in felids: Ecophysiological implications and paleobiological inferences. <i>Geobios</i> , 2010, vol. 43, no 6, p. 653-661.
11	HARESTAD, Alton S.; BUNNEL, F. L. Home Range and Body Weight--A Reevaluation. <i>Ecology</i> , 1979, vol. 60, no 2, p. 389-402.
12	GARCÍA-PEREA, Rosa. Andean mountain cat, <i>Oreailurus jacobita</i> : morphological description and comparison with other felines from the altiplano. <i>Journal of Mammalogy</i> , 2002, vol. 83, no 1, p. 110-124.
13	SAKAMOTO, M.; LLOYD, G. T.; BENTON, M. J. Phylogenetically structured variance in felid bite force: the role of phylogeny in the evolution of biting performance. <i>Journal of evolutionary biology</i> , 2010, vol. 23, no 3, p. 463-478.
14	CHRISTIANSEN, P. Evolutionary implications of bite mechanics and feeding ecology in bears. <i>Journal of Zoology</i> , 2007, vol. 272, no 4, p. 423-443.
15	NOWAK, Ronald M. <i>Walker's Mammals of the World</i> . JHU Press, 1999.
16	HANSEN, Julia. <i>Untersuchungen zur funktionellen Struktur der carnassialen und postcarnassialen Zahnreihe im Viverridengebiss</i> . 2006.
17	Animal diversity web
18	GITTLEMAN, John L. Carnivore brain size, behavioral ecology, and phylogeny. <i>Journal of Mammalogy</i> , 1986, vol. 67, no 1, p. 23-36.
19	MEIRI, Shai; SIMBERLOFF, Daniel; DAYAN, Tamar. Insular carnivore biogeography: island area and mammalian optimal body size. <i>The American Naturalist</i> , 2005, vol. 165, no 4, p. 505-514.
20	SILVA, Marina; DOWNING, John A. <i>CRC handbook of mammalian body masses</i> . CRC press, 1995.
21	Wiesel (2006) PhD thesis
22	CHRISTIANSEN, Per. What size were <i>Arctodus simus</i> and <i>Ursus spelaeus</i> (Carnivora: Ursidae)? En <i>Annales Zoologici Fennici</i> . Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 1999. p. 93-102.
23	WILLIAMS, J. B.; ANDERSON, M. D.; RICHARDSON, P. R. K. Seasonal differences in field metabolism, water requirements, and foraging behavior of free-living aardwolves. <i>Ecology</i> , 1997, vol. 78, no 8, p. 2588-2602.
24	LOTZE, Joerg-Henner; ANDERSON, Sydney. <i>Procyon lotor</i> . <i>Mammalian species</i> , 1979, no 119, p. 1-8.
25	RICHARD-HANSEN, C., et al. Biometrical data on 40 species of mammals from French Guiana. <i>J Zool (Lond)</i> , 1999, vol. 247, p. 419-428.
26	MINTO, Bruno Watanabe, et al. Lumbar Myelography in a Crab-Eating Raccoon (<i>Procyon cancrivorus</i>). <i>Acta Scientiae Veterinariae</i> , 2016, vol. 44, p. 1-5.
27	DIAS et al. <i>Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science</i> , 2004, vol.41 (supl)
28	JULIEN-LAFERRIERE, D. Foraging strategies and food partitioning in the neotropical frugivorous mammals <i>Caluromys philander</i> and <i>Potos flavus</i> . <i>Journal of Zoology</i> , 1999, vol. 247, no 1, p. 71-80.
29	KAYS, Roland W.; GITTLEMAN, John L. The social organization of the kinkajou <i>Potos flavus</i> (Procyonidae). <i>Journal of zoology</i> , 2001, vol. 253, no 4, p. 491-504.
30	HUSSON, Antonius Marie. <i>The mammals of Suriname</i> . Brill Archive, 1978.
31	DAVIS, Jillian S.; WILLIAMS, Susan H. The influence of diet on masticatory motor patterns in musteloid carnivorans: An analysis of jaw adductor activity in ferrets (<i>Mustela putorius furo</i>) and kinkajous (<i>Potos flavus</i>). <i>Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology</i> , 2017, vol. 327, no 9, p. 551-561.
32	KAYS, Roland. Social polyandry and promiscuous mating in a primate-like carnivore: the kinkajou (<i>Potos flavus</i>). <i>Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals</i> , 2003, p. 125-137.
33	GOMPPER, Matthew E. Sociality and asociality in white-nosed coatis (<i>Nasua narica</i>): foraging costs and benefits. <i>Behavioral ecology</i> , 1996, vol. 7, no 3, p. 254-263.
34	DE JESÚS ROVIROSA-HERNÁNDEZ, María, et al. Hematological and blood chemistry values in a semi-free population of white-nosed coatis (<i>Nasua narica</i>) in La Venta Tabasco, Mexico. <i>Acta Zoológica Mexicana (ns)</i> , 2012, vol. 28, no 2.
35	VALENZUELA, David. Natural history of the white-nosed coati, <i>Nasua narica</i> , in a tropical dry forest of western Mexico. <i>Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)</i> , 1998, vol. 3, no 1, p. 26-44.
36	HARRISON, Robert L. Ringtail (<i>Bassariscus astutus</i>) ecology and behavior in central New Mexico, USA. <i>Western North American Naturalist</i> , 2012, p. 495-506.
37	ARMSTRONG, David M.; JONES JR, J. Knox; BIRNEY, Elmer C. Mammals from the Mexican state of Sinaloa. III. Carnivora and Artiodactyla. <i>Journal of Mammalogy</i> , 1972, vol. 53, no 1, p. 48-61.
38	ETSCORN, Frank. Suppression of feeding but not killing of a prey species in the ringtail cat (<i>Bassariscus astutus</i>). <i>Physiological Psychology</i> , 1978, vol. 6, no 2, p. 261-262.

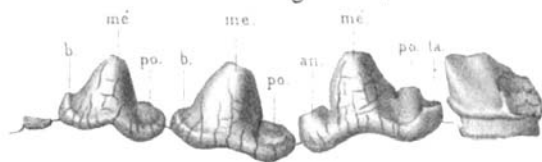
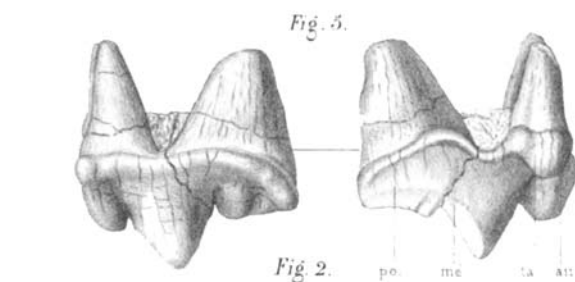
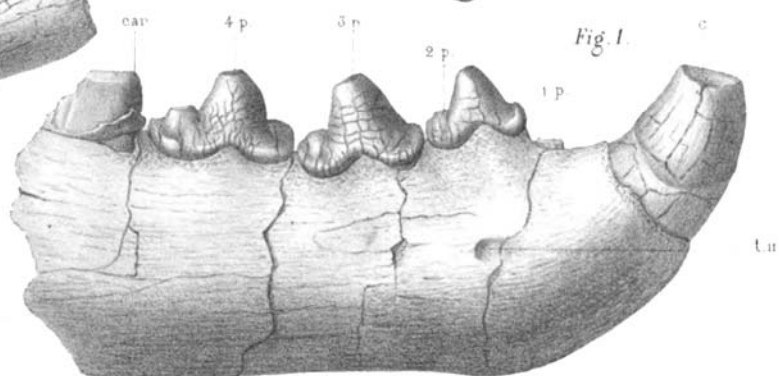
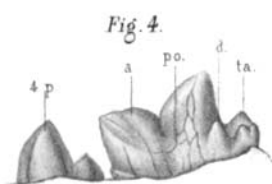
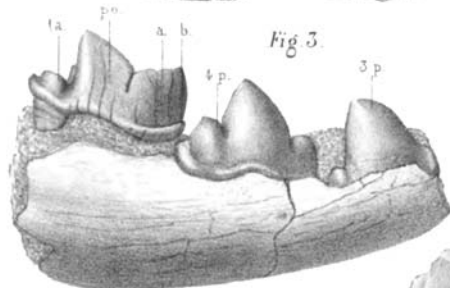
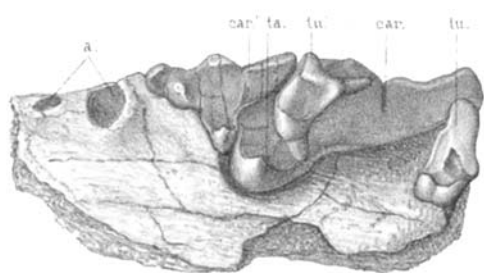
Reference in Table 2.10	Publicación
39	HOWARD, Walter E. Amount of food eaten by small carnivores. <i>Journal of Mammalogy</i> , 1957, vol. 38, no 4, p. 516-517.
40	RÍOS-UZEDA, B., y ARISPE, R. Mamíferos medianos y grandes de Bolivia, 2010, CAPÍTULO 21
41	ROBERTS, Miles S.; GITTLEMAN, John L. <i>Ailurus fulgens</i> . <i>Mammalian species</i> , 1984.
42	WEI, Fuwen, et al. Use of the nutrients in bamboo by the red panda (<i>Ailurus fulgens</i>). <i>Journal of Zoology</i> , 1999, vol. 248, no 4, p. 535-541.
43	ZHANG, Zejun, et al. Food habits and space-use of red pandas <i>Ailurus fulgens</i> in the Fengtongzhai Nature Reserve, China: food effects and behavioural responses. <i>Acta theriologica</i> , 2009, vol. 54, no 3, p. 225-234.
44	REID, D. G.; JINCHU, Hu; YAN, Huang. Ecology of the red panda <i>Ailurus fulgens</i> in the Wolong Reserve, China. <i>Journal of Zoology</i> , 1991, vol. 225, no 3, p. 347-364.
45	GOODMAN, Steven M.; RASOLOARISON, Rodin M.; GANZHORN, Jörg U. On the specific identification of subfossil <i>Cryptoprocta</i> (Mammalia, Carnivora) from Madagascar. <i>ZOOSYSTEMA-PARIS-</i> , 2004, vol. 26, no 1, p. 129-143.
46	SCHNEIDER, Tilman C.; KAPPELER, Peter M. Social systems and life-history characteristics of mongooses. <i>Biological Reviews</i> , 2014, vol. 89, no 1, p. 173-198.
47	MARQUARD, Matthias JH, et al. Distribution, population size and morphometrics of the giant-striped mongoose <i>Galidictis grandidieri</i> Wozencraft 1986 in the sub-arid zone of south-western Madagascar. 2011.
48	DURBIN, Joanna, et al. Investigations into the status of a new taxon of <i>Salanoia</i> (Mammalia: Carnivora: Eupleridae) from the marshes of Lac Alaotra, Madagascar. <i>Systematics and Biodiversity</i> , 2010, vol. 8, no 3, p. 341-355.
49	MEIRI, Shai; SIMBERLOFF, Daniel; DAYAN, Tamar. Insular carnivore biogeography: island area and mammalian optimal body size. <i>The American Naturalist</i> , 2005, vol. 165, no 4, p. 505-514.
50	ALBIGNAC, Roland. Observations Eco éthologiques sur le genre eupleres, viverride de Madagascar. <i>La Terre et la vie</i> , 1974.
51	GITTLEMAN, John L. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. <i>Oecologia</i> , 1985, vol. 67, no 4, p. 540-554.

Tabla 2.11. Referencias con los datos de masa corporal usados para las especies de la tabla 2.10.

Tabla 2.11. Body mass references for the species listed in Table 2.10.



Capítulo 3: ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DE LA DENTICIÓN DE LA FAMILIA HYAENIDAE





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

3. Análisis morfométrico de la dentición de la familia Hyaenidae

Un aspecto esencial de la presente tesis es el estudio de la evolución de la dentición de familia Hyaenidae desde las perspectiva de su ecomorfología.

Los tipos morfológicos o ecomorfos a los que pueden adscribirse los géneros de esta familia en el pasado, esbozados por Werdelin y Solounias (1991) y analizados más extensamente por Werdelin y Solounias (1996), están definidos en relación con tipos ecomorfológicos actuales. Es por ello que se ha considerado necesario analizar esta familia en contexto de los representantes actuales del orden Carnivora.

Una cuestión que se hace necesaria aclarar de manera inicial. En la definición de dichos ecomorfos participan caracteres morfológicos, tales como el aumento, la reducción o pérdida tanto de cúspides como de piezas dentales que asociamos con funciones concretas (fracturación de hueso, cortar carne, infligir heridas, etc.) lo que entra de lleno en el campo de la morfología funcional. Elementos que, por lo tanto, están estrechamente relacionados con los aspectos funcionales, que son uno de los soportes del triángulo de Seilacher (1970,1991) y en su génesis interviene necesariamente la adaptación. Pero en la definición de dichos ecomorfos también intervienen aspectos generales de la ecología de grandes grupos taxonómicos (pe., tipo mangosta, civeta, chacal/lobo) que nos dan una idea de su ecología en el sentido de aspectos relacionados con su género de vida o nicho ecológico. La ecomorfología, al menos entendida en un sentido muy general como la relación entre morfología y ecología (pe., Bock, 1994) necesita de la morfología funcional pero no puede prescindir del estudio del organismo en su hábitat para inferir ciertos aspectos (más o menos concretos) de su ecología. En realidad morfología funcional y ecomorfología son caras distintas de la misma moneda, dado que la función de una estructura biológica no se puede desligar del proceso que la ha generado (adaptación) y la adaptación no puede desligarse del medio ambiente y género de vida (el concepto "adaptación" quedaría vacío si no se indica a qué medio y cómo se adapta un ser vivo). Esto nos lleva a que la morfología funcional no puede independizarse de la ecomorfología, aunque metodológicamente sean distintas en muchos puntos (Bock, 1994). Es por ello imprescindible referir los ecomorfos a tipos ecológicos más o menos generales tomando como referencia organismos actuales. En realidad, esta aproximación está muy relacionada con el concepto de zona adaptativa de Simpson (1953) y más concretamente con la definición de Van Valen (1971), entendida como nicho ecológico de cualquier taxón, especialmente supraespecífico (como es nuestro caso). En el presente estudio se ha adoptado el nivel de familia como unidad ecomorfológica de referencia o si se quiere, para la comparación de zonas adaptativas entre los taxones actuales y los grupos de hiénidos extintos. Si bien es cierto que algunas familias tienen zonas adaptativas más amplias que otras (pe., los mustélidos frente a los félicos), el nivel taxonómico de la familia nos puede dar una idea general e intuitiva para contextualizar de la ecomorfología de los hiénidos en el pasado.

A partir de las diferentes mediciones de las distintas piezas dentales estudiadas, se ha procedido a la obtención de ciertos estadísticos y a plasmar en una serie de histogramas la distribución de los valores de las mismas. Las variables utilizadas son la longitud y anchura para cada una de las piezas dentales superiores e inferiores en milímetros, correspondiendo a los caninos superiores (LC y WC respectivamente), primer, segundo, tercer y cuarto premolares superiores (LP1, WP1, LP2, WP2, LP3, WP3, LP4 y WP4) y primer y segundo molar superior (LM1, WM1, LM2 y WM2). Del mismo modo, las variables correspondientes a la dentición inferior representadas son las de los caninos inferiores (Lc y Wc), primer, segundo, tercer y

cuarto premolares inferiores (Lp1, Wp1, Lp2, Wp2, Lp3, Wp3, Lp4 y Wp4) y el primer y el segundo molar inferior (Lm1, Wm1, Lm2 y Wm2).

Se presentan los estadísticos descriptivos comunes para cada una de las variables tales como el tamaño muestral (N), los valores mínimos (Min.), máximos (Max.), la media (Mean), la desviación típica (SD.) y el Coeficiente de Variación (CV). En todos los casos las medidas de las diferentes variables están en milímetros.

Los valores de los estadísticos descriptivos obtenidos para cada una de las variables de la dentición se presentan organizados en distintos niveles jerárquicos. Por un lado para la familia Hyaenidae en su conjunto y separada en cada uno los seis ecomorfos. Por otro, para el resto de representantes de del orden Carnivora, en su conjunto (nuestra muestra incluye 126 especies actuales) y subdivididos en 8 de sus más importantes familias (félidos, cánidos, úrsidos, mustélidos, vivérridos, prociónidos, herpéstidos, ailúridos y eupléridos).

El orden de los ítem en las tablas es variable pues se ha optado por ordenarlas de menor a mayor, así es más fácil comparar unos con otros tanto los ecomorfos como las familias.

3.1 Canino superior.

3.1.1 Longitud del canino superior.

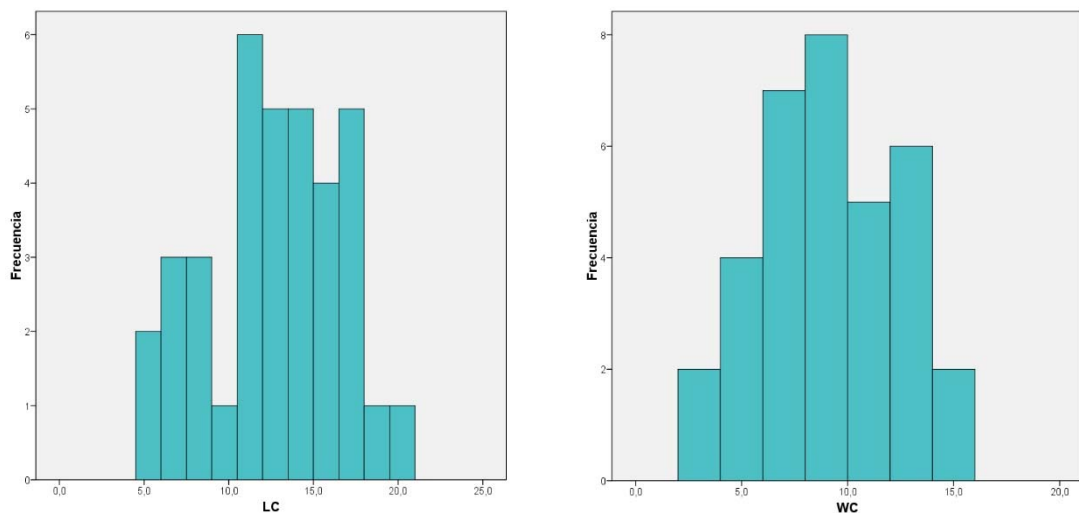


Fig.3.1. Histogramas para la longitud y la anchura del canino superior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.1. Histograms of the length (LC) and Width (WC) for the upper canine in Hyaenidae.

Taxa	Upper Canine Length					
	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	2	4.61	6.50	5.56	.	.
Civet-like	4	5.85	7.71	6.71	0.93	0.138
Jackal-wolf	12	8.70	14.30	11.44	1.86	0.163
Transitional	3	11.70	12.13	11.90	0.21	0.018
Hyaenidae	36	4.61	20.77	12.68	4.02	0.317
Cursorial	7	14.20	18.80	16.21	1.75	0.108
Fully-developed	8	13.35	20.77	16.51	2.29	0.139

Upper Canine Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	11	3.39	7.61	4.45	1.21	0.272
Ailuridae	1	4.80	4.80	4.80	.	.
Eupleridae	6	2.215	8.69	4.85	2.29	0.473
Viverridae	6	4.52	7.13	5.51	0.88	0.159
Procyonidae	7	3.91	7.05	5.65	1.14	0.202
Mustelidae	18	1.75	11.77	6.33	2.97	0.469
Canidae	32	2.51	13.13	6.35	2.49	0.391
CARNIVORA	107	1.75	24.6	7.61	5.06	0.665
Felidae	18	4.16	22.75	9.95	5.83	0.586
Hyaenidae	36	4.61	20.77	12.68	4.02	0.317
Ursidae	8	16.85	24.60	20.30	2.83	0.139

Tabla.3.1 Estadísticos asociados a la longitud del canino superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.1. Upper canine length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma de los hiénidos presenta dos modas, concentrándose en la primera moda los ecomorfos de Mongoose-like, Civet-like y parte de los Jackal-Wolf-like y en la segunda el resto de Jackal-Wolf-like, los Transitional, los Cursorial-Mixed bone and meat eaters y los Fully-developed bone-crackers. Presenta en su conjunto una asimetría negativa (hacia la derecha del histograma) significativa y se encuentran ocupando un espacio en el cual serían compatibles con los máximos y mínimos del conjunto representativo obtenido para félidos y únicamente superadas en tamaño por los úrsidos actuales.

Si se observan los ecomorfos de forma separada, en el caso de los Mongoose-like estarían en el mismo rango que los herpéstidos, pero también se encontrarían en un rango de variación similar al de los prociénidos y al de los vivérridos y un valor medio más similar a los prociénidos.

Los Civet-like se encontrarían aproximadamente en el mismo rango que presentan los vivérridos actuales, pero también en parte de la representación de los herpéstidos y prociénidos. Su media en cambio sería cercana al valor medio que presentan los cánidos y los mustélidos.

El ecomorfo Jackal-Wolf-like tendrían un rango de variabilidad más similar al de los cánidos actuales, pero con un tamaño medio mucho mayor al de éstos últimos.

Los Cursorial-Mixed bone and meat eaters ya presentan un rango en la longitud de los caninos de mayor tamaño que la mayoría de los carnívoros actuales, englobándose en el rango de los félidos de gran tamaño.

Los Transitional también caerían en el rango de los cánidos y félidos actuales de mayor tamaño.

Por último, los Fully-developed bone-crackers presentarían el rango de caninos de mayor tamaño, junto con los Cursorial. Los únicos carnívoros actuales que superan en tamaño a la longitud de los Fully-developed bone-crackers y a los cursoriales son los úrsidos.

3.1.2 Anchura del canino superior.

Upper Canine Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	2	3.27	5.05	4.16	.	.
Civet-like	4	3.00	5.33	4.21	0.97	0.231
Jackal-wolf	12	6.00	10.45	7.80	1.35	0.173
Transitional	3	7.46	9.17	8.21	0.87	0.106
Hyaenidae	34	3.00	15.80	8.91	3.34	0.375
Fully-developed	8	9.24	15.19	12.10	1.95	0.161
Cursorial	5	10.10	15.80	12.57	2.08	0.166

Upper Canine Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	11	1.94	5.39	2.80	1.02	0.365
Ailuridae	1	2.90	2.90	2.90	.	.
Viverridae	6	2.48	4.08	3.07	0.66	0.214
Eupleridae	6	1.28	6.53	3.26	1.81	0.555
Procyonidae	7	2.65	4.76	3.78	0.85	0.223
Canidae	32	1.29	8.35	3.87	1.65	0.426
Mustelidae	18	1.04	8.48	4.34	2.16	0.497
CARNIVORA	107	1.04	17.52	5.10	3.67	0.720
Felidae	18	3.06	16.61	7.63	4.44	0.582
Hyaenidae	34	3.00	15.80	8.91	3.34	0.375
Ursidae	8	11.69	17.52	13.56	2.14	0.158

Tabla.3.2. Estadísticos asociados a la anchura del canino superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.2. Upper canine width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma correspondiente a la anchura de los caninos superiores de los hiénidos vuelve a aproximarse a una curva bimodal, representando así dos tamaños diferenciados sobre los cuales se agrupan la mayoría de las especies de hiénidos a lo largo del tiempo. Éstas dos modas se encuentran mayoritariamente representadas por los hiénidos de pequeño y de gran tamaño, presentando en ésta ocasión una asimetría inversa al caso anterior de la longitud del canino superior, siendo mayor la cantidad de especies con una anchura más pequeña. Por otra parte, el histograma correspondiente al resto de carnívoros actuales estudiados presenta una asimetría hacia la izquierda del mismo, donde se concentran una mayor cantidad de especies de pequeño tamaño.

Al igual que en el caso de la longitud del canino superior, la anchura de los caninos superiores para el conjunto de la familia Hyaenidae también sería compatible con los rangos de máximos y mínimos de los representantes actuales obtenidos para la familia Felidae.

Al observar los ecomorfos de los hiénidos, observamos que en el caso de los Mongoose-like se engloban en el mismo rango de variación que los prociónidos, los vivérridos y los herpéstidos, presentando una media similar a la de los mustélidos.

Los Civet-like presentarían un rango de variación similar al de los Mongoose-like, por lo que coinciden con los rangos de los representantes de las mismas familias de carnívoros que ellos.

El ecomorfo Jackal-Wolf-like es el mayor representado en el conjunto de especies para los cuales hemos obtenido valores en éste caso, con un total de 12 especies fósiles. Su rango de variación estaría próximo al de cánidos y félidos actuales, siendo su media similar a la de éstos últimos.

Con los Cursorial ocurre lo mismo que en caso de la longitud de los caninos, y empezamos a observar ya unos rangos de variación que oscilan en tamaños mucho más grandes que los anteriores. Serían casi equiparables a las anchuras de los caninos de los úrsidos actuales, presentando también una tamaño medio similar al de éstos últimos.

Los Transitional ocupan un rango de tamaños más pequeño que los cursoriales y un poco superior al de los Jackal-Wolf-like, englobándose en los cánidos y félidos actuales, pero con una media incluso superior al de éstos últimos.

Por último, el ecomorfo Fully-developed bone-crackers presentan un rango de variación similar al de los Cursorial, y por lo tanto, únicamente superado por los úrsidos actuales.

3.2. Primer premolar superior.

3.2.1 Longitud del primer premolar superior.

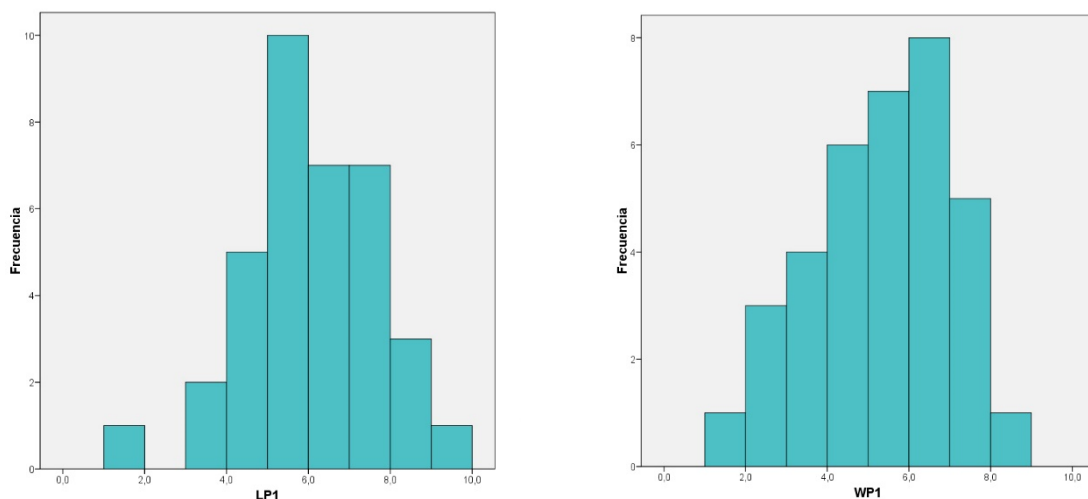


Fig.3.2. Histogramas para la longitud y la anchura del primer premolar superior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.2 Histograms of the length (LP1) and Width (WP1) for the first upper premolar in Hyaenidae.

Upper First Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Civet-like	3	1.80	4.14	3.01	1.17	0.389
Mongoose-like	1	3.14	3.14	3.14	.	.
Transitional	3	4.15	5.93	5.28	0.98	0.186
Jackal-wolf	11	4.40	7.30	5.79	1.04	0.180
Hyaenidae	36	1.80	9.13	6.04	1.63	0.269
Fully-developed	8	5.15	7.64	6.48	0.94	0.144
Cursorial	10	5.70	9.13	7.40	1.18	0.160

Upper First Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	6	1.63	3.27	2.32	0.60	0.260
Eupleridae	2	2.075	3.52	2.80	.	.
Mustelidae	6	1.80	3.98	2.95	0.86	0.292
Viverridae	6	2.72	4.10	3.23	0.51	0.157
Procyonidae	6	2.51	3.97	3.29	0.57	0.174
Ursidae	1	3.66	3.66	3.66	.	.
CARNIVORA	57	1.63	7.99	3.71	1.30	0.351
Canidae	30	2.43	7.99	4.38	1.35	0.309
Hyaenidae	36	1.80	9.13	6.04	1.63	0.269
Ailuridae
Felidae

Tabla.3.3. Estadísticos asociados a la longitud del primer premolar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.3. Upper first premolar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

Al comparar los histogramas de la longitud del primer premolar superior se vuelve a destacar una moda para los valores bajos (que corresponde al ecomorfo Mongoose-like) aunque menos destacada que en la pieza dental anterior dado que sólo tenemos preservado un valor para este tipo ecológico. El resto de la distribución muestra una cierta normalidad.

El ecomorfo de Mongoose-like se encuentra representado sólo por una especie, así que poco se puede decir. Sólo que su tamaño se aproxima a la media de los vivérridos y de los prociónidos actuales.

Los Civet-like presentan un rango de valores similar al de los mustélidos, siendo su valor medio próximo al de los mismos también.

El ecomorfo de los Jackal-Wolf-like presenta ya un rango de variación cuyos valores mínimos sobrepasan ya a los máximos del resto de representantes del orden carnívora actuales que poseen ésta pieza dental (todas las familias estudiadas a excepción de los félidos y el panda rojo).

Tanto los Cursorial, así como los Transitional y los Fully-developed bone-crackers, al igual que en el caso de los Jackal-Wolf-like, presentan unos tamaños de longitud del primer premolar superior más grandes que el resto de familias del orden carnívora actuales.

3.2.2 Anchura del primer premolar superior.

Upper First Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	1	2.12	2.12	2.12	.	.
Civet-like	3	1.60	2.97	2.32	0.69	0.296
Transitional	3	3.70	5.05	4.54	0.73	0.161
Jackal-wolf	11	3.70	6.50	4.66	0.87	0.187
Hyaenidae	35	1.60	8.19	5.28	1.65	0.312
Cursorial	9	5.10	8.19	6.48	0.98	0.151
Fully-developed	8	5.30	7.83	6.58	0.93	0.142

Upper First Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	6	1.35	2.30	1.75	0.43	0.245
Viverridae	6	1.54	2.26	1.81	0.29	0.160
Eupleridae	2	1.325	2.31	1.82	.	.
Procyonidae	6	1.65	3.01	2.12	0.51	0.241
Mustelidae	6	1.45	3.77	2.37	0.93	0.393
CARNIVORA	57	1.325	5.32	2.47	0.94	0.378
Canidae	30	1.56	5.32	2.86	1.00	0.350
Ursidae	1	3.31	3.31	3.31	.	.
Hyaenidae	35	1.60	8.19	5.28	1.65	0.312
Ailuridae
Felidae

Tabla.3.4. Estadísticos asociados a la anchura del primer premolar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.4. Upper first premolar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En el histograma se aproxima a una curva normal aunque con una ligera asimetría hacia la derecha del histograma.

Del ecomorfo tipo Mongoose-like sólo tenemos una especie representada, con un valor similar a la media de los prociónidos.

Los Civet-like caen en el mismo rango de tamaños máximos y mínimos que el de los prociónidos actuales, siendo su media similar a la de los mustélidos.

A partir de los Jackal-Wolf-like, los tamaños en anchura del primer premolar superior aumentan considerablemente, tanto en los valores mínimos (superados éstos sólo por los valores máximos de los cánidos actuales) y en todos los valores medios de la anchura.

Observamos que los Transitional presentan un rango similar al de los Jackal-Wolf, pero los Cursorial y los Fully-developed bone-crackers muestran unas anchuras muy superiores a las que pueden ser observadas en aquellos carnívoros actuales que conserven el primer premolar superior.

3.3 Segundo premolar superior.

3.3.1 Longitud del segundo premolar superior.

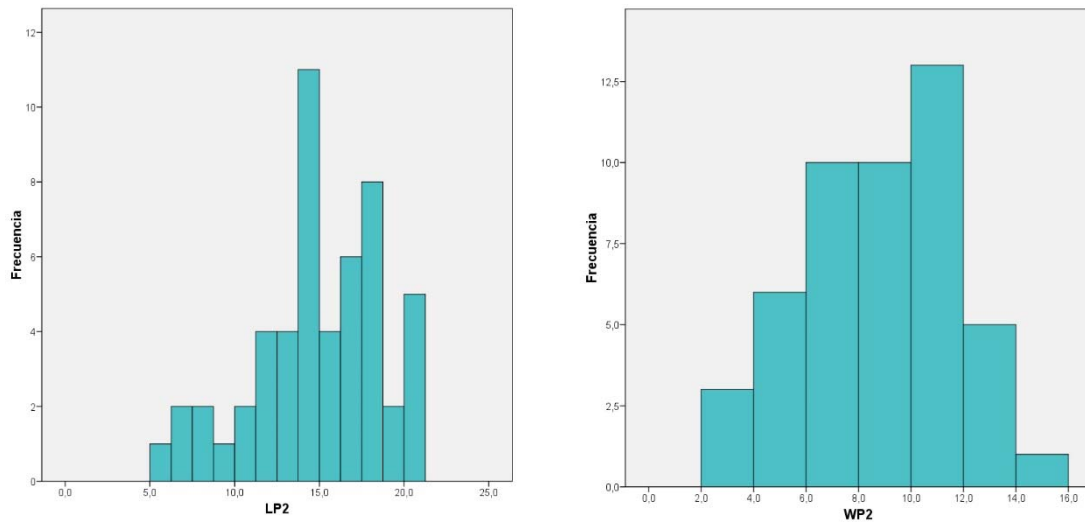


Fig.3.3. Histogramas para la longitud y la anchura del segundo premolar superior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.3. Histograms of the length (LP2) and Width (WP2) for the second upper premolar in Hyaenidae.

Upper Second Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	2	5.94	6.83	6.39	.	.
Civet-like	4	7.20	9.09	7.99	0.80	0.100
Jackal-wolf	15	10.25	16.40	13.15	1.68	0.128
Transitional	3	13.50	14.15	13.89	0.34	0.025
Hyaenidae	52	5.94	20.87	14.88	3.75	0.252
Fully-developed	13	13.90	20.35	16.75	1.91	0.114
Cursorial	15	14.80	20.87	18.15	1.79	0.099

Upper Second Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Felidae	14	0.74	8.91	3.63	2.82	0.778
Mustelidae	17	1.10	7.12	3.97	1.55	0.390
Eupleridae	6	2.40	6.03	4.10	1.52	0.371
Herpestidae	10	2.95	5.96	4.18	1.00	0.238
Procyonidae	7	3.60	5.31	4.51	0.58	0.129
Viverridae	7	4.42	5.99	5.35	0.58	0.109
CARNIVORA	102	0.74	14.41	5.35	2.58	0.482
Ursidae	5	3.14	12.97	5.54	4.20	0.758
Ailuridae	1	5.72	5.72	5.72	.	.
Canidae	35	4.10	14.41	7.45	2.33	0.312
Hyaenidae	52	5.94	20.87	14.88	3.75	0.252

Tabla.3.5. Estadísticos asociados a la longitud del segundo premolar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.5. Upper second premolar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En el caso de la longitud del segundo premolar superior, observamos que el histograma presenta bastante indentaciones, mostrando por lo tanto entre dos y cuatro modas, representando así diferentes longitudes que se ajustarían al tipo de dieta de cada una de las especies de hiénidos. Se trata de la primera pieza dental que posee una gran importancia en ésta familia, puesto que es una de las dedicadas a la función durófaga propia de la misma.

El ecomorfo Mongoose-like presenta un rango de variación similar al que presentan los vivérridos, pero siendo su media un poco superior al de éstos.

A partir de los Civet-like, observamos un aumento considerable en el tamaño de la longitud del segundo premolar superior, siendo su media únicamente superada por los úrsidos. Su rango caería en los tamaños cercanos a los valores máximos de los félidos actuales.

Los Jackal-Wolf-like serían equivalentes a los cánidos de mayor tamaño, al igual que los Transitional.

Los Cursorial y los Fully-developed bone-crackers presentan ya unos valores de longitud del segundo premolar muy superiores al resto de carnívoros actuales.

3.3.2 Anchura del segundo premolar superior.

Upper Second Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	2	2.80	3.99	3.39	.	.
Civet-like	2	3.35	4.26	3.80	.	.
Jackal-wolf	15	5.20	9.60	6.68	1.20	0.180
Transitional	3	7.78	8.55	8.12	0.39	0.048
Hyaenidae	48	2.80	16.00	8.82	2.91	0.330
Cursorial	13	7.80	12.77	10.38	1.40	0.134
Fully-developed	13	8.30	16.00	11.50	2.01	0.175

Upper Second Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	10	1.74	4.26	2.36	0.75	0.320
Procyonidae	7	1.97	3.03	2.43	0.41	0.167
Viverridae	7	1.97	3.03	2.43	0.41	0.167
Eupleridae	6	1.23	3.68	2.51	0.89	0.356
Mustelidae	17	0.76	4.99	2.74	1.20	0.437
Felidae	14	0.52	6.91	2.81	2.14	0.762
CARNIVORA	98	0.52	6.91	2.86	1.26	0.440
Canidae	31	1.78	6.04	3.20	1.09	0.341
Ursidae	5	1.75	6.58	3.42	1.86	0.544
Ailuridae	1	3.50	3.50	3.50	.	.
Hyaenidae	48	2.80	16.00	8.82	2.91	0.330

Tabla.3.6. Estadísticos asociados a la anchura del segundo premolar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfo tipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.6. Upper second premolar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma de la familia Hyaenidae presenta un ajuste más claro hacia una curva normal en su anchura que el que se ha podido observar en su longitud. Este hecho puede deberse a que los ecomorfos se diferencian entre sí más por la longitud que por la anchura de las piezas, la cual muestra una mayor continuidad.

Los Mongoose-like presentan un rango de variación similar al que presentan los prociónidos, aunque con un tamaño medio similar al de los cánidos.

Los Civet-like presentan ya unos valores mínimos únicamente superados por el Panda Rojo y los Úrsidos actuales. Su media sería similar a la de los cánidos también.

El ecomorfo Jackal-Wolf-like solo es superado en la anchura del Segundo premolar superior por los úrsidos, siendo su media similar a la de los mismos.

Los Transitional presentan unos valores de anchura ya superiores incluso a los que se observan en los úrsidos. Lo mismo ocurre ya en los Cursorial y en los Fully-developed bone-crackers, siendo los valores mínimos de éstos últimos superiores a los máximos de los úrsidos actuales.

3.4 Tercer premolar superior.

3.4.1 Longitud del tercer premolar superior.

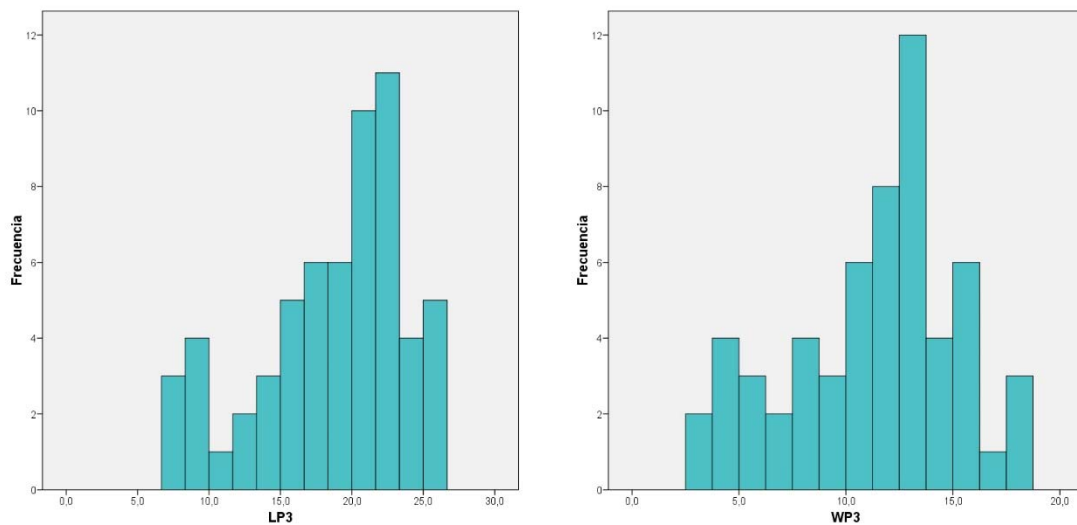


Fig.3.4. Histogramas para la longitud y la anchura del tercer premolar superior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.4. Histograms of the length (LP3) and Width (WP3) for the third upper premolar in Hyaenidae.

Upper Third Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	6.87	9.26	8.24	1.23	0.149
Civet-like	6	7.51	11.80	9.49	1.61	0.170
Jackal-wolf	16	12.87	21.30	16.71	2.19	0.131
Transitional	3	17.65	18.76	18.07	0.60	0.033
Hyaenidae	60	6.87	26.43	18.64	5.14	0.276
Cursorial	18	18.00	26.43	22.32	2.17	0.097
Fully-developed	14	19.67	26.40	22.38	2.16	0.096

Upper Third Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	11	3.11	7.01	4.61	1.11	0.240
Procyonidae	7	3.89	6.40	5.22	1.01	0.193
Eupleridae	6	3.38	9.72	5.52	2.45	0.443
Viverridae	7	5.41	6.56	5.97	0.46	0.077
Mustelidae	17	1.73	10.75	6.00	2.45	0.408
Ursidae	8	2.80	19.22	7.03	5.24	0.745
Ailuridae	1	7.08	7.08	7.08	.	.
CARNIVORA	110	1.73	24.45	7.64	3.96	0.515
Canidae	35	4.77	15.98	8.47	2.75	0.325
Felidae	18	6.08	24.45	12.01	5.49	0.457
Hyaenidae	60	6.87	26.43	18.64	5.14	0.276

Tabla.3.7. Estadísticos asociados a la longitud del tercer premolar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.7. Upper third premolar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma de la familia Hyaenidae se ajusta a una curva con tres modas, además de volver a presentar una asimetría hacia la derecha. El tamaño medio presentado por las longitudes del tercer premolar superior de los hiénidos es un poco inferior al de los úrsidos actuales.

Para el ecomorfo Mongoose-like, su rango de variación sería similar al de los vivérridos actuales, mientras que su media sería similar a la que presentan los cánidos.

Los Civet-like serían similares a los cánidos, con una media parecida también.

Los Jackal-Wolf-like serían mayores a los cánidos actuales, y más similares en ésta variable a los félidos, pero con una media incluso superior en tamaño a éstos últimos.

Los Transitional, los Cursorial y los Fully-developed bone-crackers sólo se presentarían superados por los úrsidos.

3.4.2 Anchura del tercer premolar superior.

Upper Third Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	3.62	5.96	4.56	1.24	0.271
Civet-like	6	3.55	5.90	4.74	0.91	0.193
Jackal-wolf	16	7.23	13.60	9.43	1.72	0.183
Hyaenidae	58	3.55	18.52	11.25	3.90	0.346
Transitional	3	11.25	11.29	11.28	0.02	0.002
Cursorial	16	10.70	15.88	13.09	1.29	0.099
Fully-developed	14	12.64	18.52	15.44	1.89	0.122

Upper Third Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Eupleridae	6	1.61	6.19	3.29	1.63	0.497
Herpestidae	11	2.35	4.48	3.31	0.69	0.207
Canidae	35	1.10	6.83	3.40	1.29	0.379
Viverridae	7	2.82	4.80	3.45	0.77	0.224
Mustelidae	17	0.83	7.67	3.66	1.91	0.522
CARNIVORA	110	0.83	12.48	4.04	2.06	0.518
Procyonidae	7	2.48	5.69	4.20	1.13	0.269
Ursidae	8	1.75	12.48	5.05	3.36	0.666
Felidae	18	2.96	12.14	5.98	2.79	0.466
Ailuridae	1	6.07	6.07	6.07	.	.
Hyaenidae	58	3.55	18.52	11.25	3.90	0.346

Tabla.3.8. Estadísticos asociados a la anchura del tercer premolar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.8. Upper third premolar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El análisis univariante de la anchura del tercer premolar superior nos muestra un ajuste hacia una curva trimodal. La media para la familia Hyaenidae es superior a la media del resto de carnívoros, a excepción de los úrsidos.

Los Mongoose-like presentarían un rango de variación similar al de los prociónidos actuales, tanto en los valores en los que oscilan como en su media. Los Civet-like tendrían unas anchuras del tercer molar superior bastante similares también.

Los Jackal-Wolf-like poseerían un tamaño máximo similar al de los úrsidos o al de los félidos de mayor tamaño, siendo su media superior a la de los félidos.

Los Transitional presentarían un rango de variación muy pequeño entre ellos, siendo todos de un tamaño similar al de los grandes félidos y los úrsidos también.

Por último, tanto los Cursorial como los Fully-developed bone-crackers poseerían los tamaños en anchura del tercer premolar superior más grandes estudiados de todos los carnívoros, no siendo superados por ninguno de los representantes del resto de familias actuales.

3.5 Cuarto premolar superior.

3.5.1 Longitud del cuarto premolar superior.

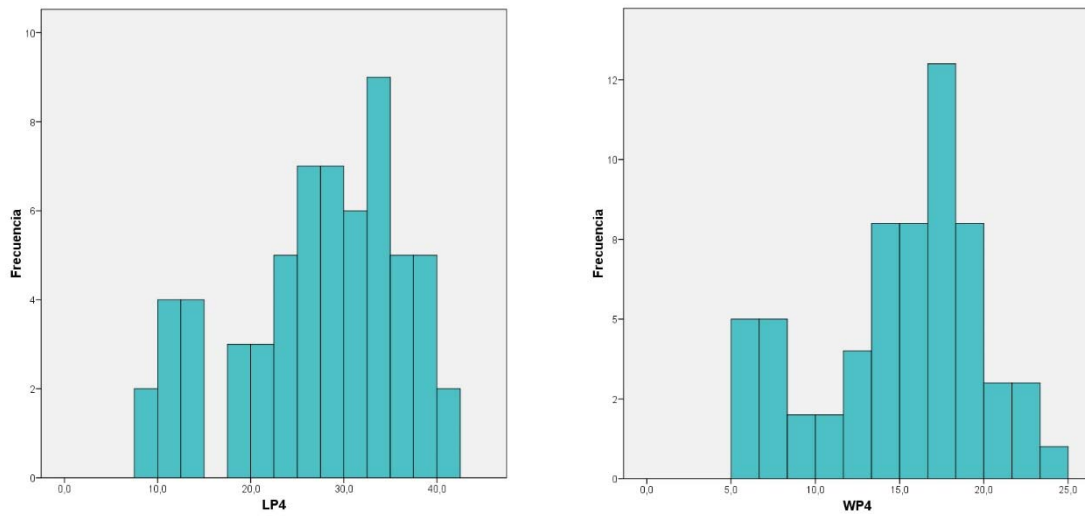


Fig.3.5. Histogramas para la longitud y la anchura del cuarto premolar superior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.5. Histograms of the length (LP4) and Width (WP4) for the fourth upper premolar in Hyaenidae.

Upper Fourth Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	5	9.57	13.43	10.82	1.60	0.147
Civet-like	6	12.26	17.93	14.79	2.54	0.172
Jackal-wolf	18	13.20	30.93	24.03	4.16	0.173
Transitional	3	26.50	27.20	26.75	0.39	0.015
Hyaenidae	62	9.57	41.16	27.33	8.87	0.325
Cursorial	16	28.20	39.10	33.86	2.85	0.084
Fully-developed	14	28.89	41.16	35.52	4.08	0.115

Upper Fourth Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	12	4.71	10.00	6.33	1.57	0.248
Procyonidae	7	4.22	9.34	6.97	1.73	0.249
Ailuridae	1	7.36	7.36	7.36	.	.
Viverridae	7	5.81	9.82	8.04	1.35	0.168
Eupleridae	8	4.71	16.22	8.25	3.53	0.428
Mustelidae	17	3.11	19.33	9.61	3.79	0.395
CARNIVORA	112	3.11	35.35	11.95	6.05	0.506
Canidae	35	6.46	25.25	13.97	4.36	0.312
Ursidae	7	10.50	23.62	14.37	4.59	0.319
Felidae	18	9.68	35.35	18.39	8.03	0.437
Hyaenidae	62	9.57	41.16	27.33	8.87	0.325

Tabla.3.9. Estadísticos asociados a la longitud del cuarto premolar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.9. Upper fourth premolar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El cuarto premolar de los hiénidos vuelve a mostrar una curva bimodal (o trimodal), con un valor promedio muy superior al de todos los carnívoros actuales estudiados. Como en casi todos los casos, la primera moda se corresponde con los ecomorfos Mongoose-like y Civet-like y la segunda con un valor medio de todo el resto de ecomorfos.

El ecomorfo Mongoose-like es el que presenta el tamaño más pequeño dentro de la familia Hyaenidae, con un valor mínimo similar al que presentan como tal los félicos de menor tamaño, y uno superior más similar al de los eupléridos, mientras que su media es similar a la de los mustélidos.

Los Civet-like ya presentan un valor mínimo superior al de los mínimos que presentan el resto de carnívoros estudiados, y un valor máximo similar al de los eupléridos también, con un valor medio similar al de los cánidos y úrsidos actuales y sólo superado por los félicos.

Los Jackal-Wolf-like se moverían en un rango similar al que presentan los félicos actuales, pero superando ya su valor promedio y siendo asimismo mayores al del resto de familias presentes en la muestra del resto de carnívoros estudiada.

Tanto los Cursorial, como los Transitional y los Fully-developed bone-crackers poseen valores de la longitud del cuarto premolar superior muy superiores a las medias de los rangos presentados por el resto de carnívoros. De éstos, los que presentan un rango de variación menor vuelven a ser los Transitional.

3.5.2 Anchura del cuarto premolar superior.

Upper Fourth Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	5	5.90	8.18	6.82	0.94	0.138
Civet-like	6	6.35	9.40	7.98	1.18	0.149
Jackal-wolf	17	6.47	18.35	13.61	2.69	0.198
Hyaenidae	62	5.90	23.63	15.05	4.69	0.312
Transitional	3	14.97	15.75	15.47	0.44	0.028
Cursorial	17	13.50	20.70	17.53	2.15	0.123
Fully-developed	14	16.73	23.63	19.68	2.22	0.113

Upper Fourth Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	12	4.05	7.90	5.29	1.06	0.200
Eupleridae	8	3.13	8.19	5.33	1.61	0.302
Viverridae	7	4.62	7.21	5.78	1.03	0.178
Canidae	32	3.34	13.52	6.54	2.30	0.352
Procyonidae	7	4.80	10.19	6.88	1.88	0.273
CARNIVORA	109	1.64	18.76	7.10	3.20	0.451
Mustelidae	17	1.64	17.65	7.35	4.11	0.559
Ailuridae	1	8.77	8.77	8.77	.	.
Felidae	18	4.64	17.10	8.97	4.08	0.455
Ursidae	7	7.70	18.76	10.62	3.89	0.366
Hyaenidae	62	5.90	23.63	15.05	4.69	0.312

Tabla.3.10. Estadísticos asociados a la anchura del cuarto premolar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.10. Upper fourth premolar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma de los hiénidos presenta un ajuste a una curva bimodal como en el caso anterior.

Los Mongoose-like muestran un valor mínimo sólo superado por el panda rojo y por los úrsidos actuales. Su máximo, en cambio, sería similar al de los herpéstidos y los eupléridos, mientras que su media lo sería con respecto a los cánidos.

Los Civet-like presentarían un rango de valores similar al anterior ecomorfo, pero con un rango mayor similar al de los prociónidos y una media más similar a la de los mustélidos.

Los Jackal-Wolf-like vuelven a presentar unos valores mínimos parecidos a los de los Civet-like, y por ende, sólo superados por el panda rojo y los úrsidos actuales, mientras que su máximo sólo es superado por los últimos.

Los Transitional vuelven a presentar el menor rango de variación, siendo éste de valores similares a los máximos de mustélidos, cánidos, félicos e úrsidos actuales, pero con un valor medio, por ende, muy superior ya al de todos ellos.

Los Cursorial y los Fully-developed bone-crackers presentan unos rangos de tamaño mínimo también similares al de los máximos de los mustélidos, cánidos, félicos e úrsidos actuales, pero sus valores máximos superan ya en mucho al de todos los representantes de las familias de carnívoros actuales estudiadas.

3.6. Primer molar superior.

3.6.1 Longitud del primer molar superior.

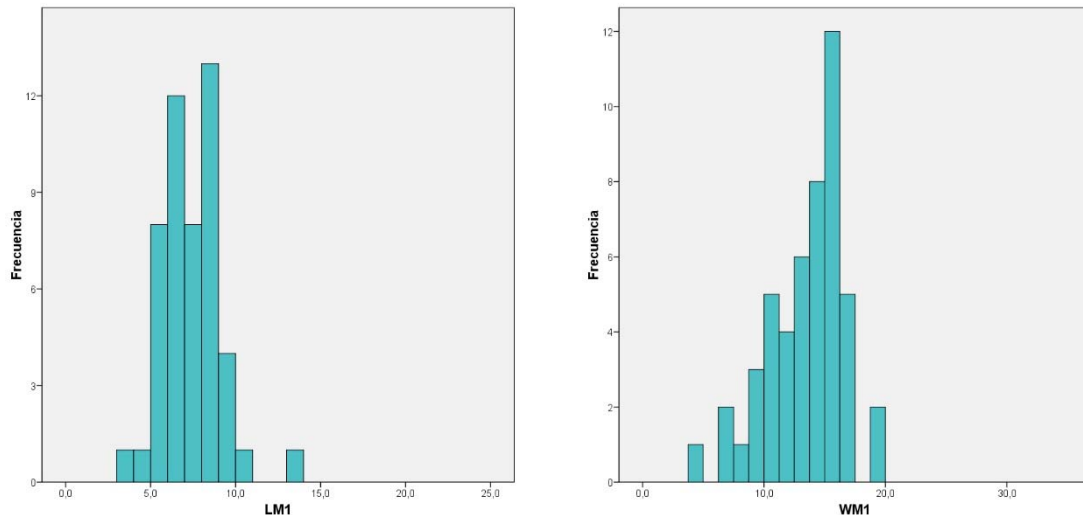


Fig.3.6. Histogramas para la longitud y la anchura del primer molar superior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.6. Histograms of the length (LM1) and Width (WM1) for the first upper molar in Hyaenidae.

Upper First Molar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Fully-developed	11	3.23	7.50	5.97	1.07	0.180
Mongoose-like	3	5.92	7.10	6.57	0.60	0.091
Civet-like	5	5.10	8.30	6.62	1.45	0.219
Transitional	4	4.30	8.90	7.07	2.21	0.312
Cursorial	10	5.20	9.10	7.35	1.08	0.147
Hyaenidae	49	3.23	13.56	7.37	1.74	0.236
Jackal-wolf	16	6.24	13.56	8.80	1.62	0.185

Upper First Molar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Felidae	16	0.70	5.76	2.67	1.78	0.667
Herpestidae	10	3.13	6.00	4.00	0.78	0.195
Eupleridae	8	3.90	6.82	4.83	1.10	0.228
Viverridae	7	4.69	8.88	5.88	1.48	0.251
Mustelidae	17	1.28	13.84	6.21	3.55	0.572
Hyaenidae	49	3.23	13.56	7.37	1.74	0.236
Procyonidae	7	5.12	10.97	7.43	2.13	0.287
CARNIVORA	108	0.70	24.16	7.49	4.75	0.568
Ailuridae	1	8.88	8.88	8.88	.	.
Canidae	35	5.64	16.31	9.62	2.85	0.297
Ursidae	7	15.40	24.16	19.17	3.29	0.171

Tabla.3.11. Estadísticos asociados a la longitud del primer molar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.11. Upper first molar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

La longitud del primer molar podemos observar una cierta parecido con una curva normal. Es una pieza que tiende a hacerse muy pequeña en las especies más tardías en la evolución de los hiénidos, a diferencia del resto de la dentición que hemos estudiado hasta ahora. Esto se podría explicar por el hecho de que la mayoría de material que poseemos en la base de datos conservado de M1 es de especies de tamaño pequeño, en las cuales el primer molar superior mantiene una capacidad masticadora de mayor importancia (y por tanto de mayor tamaño) que en las especies de mayor tamaño de la familia, puesto que éstas últimas tienden a decrecer en tamaño e incluso a desaparecer, ó al menos, no conservarse en el registro fósil de igual manera que los de sus homólogos más pequeños.

Aun así, los valores medios que presenta la familia Hyaenidae con respecto a la longitud del primer molar superior son similares a la media del resto de representantes del Orden Carnívora actuales estudiados.

El ecomorfo Mongoose-like presentaría un rango de valores similar al de los vivérridos actuales, con una media similar a la de los mimos y a la de los mustélidos. Los Civet-like tendrían unas medidas similares también en la longitud del primer molar.

Los Jackal-Wolf-like ya tendrían valores de mayor tamaño para el primer molar, presentando un rango similar al que presentan los cánidos actuales y una media similar también.

Los Transitional, en cambio, presentarían un rango de variación y una media similares a las que presentan los vivérridos actuales. Los Cursorial también presentarían un rango similar.

Por último, los Fully-developed bone-crackers poseerían unas longitudes del primer molar superior inferiores en tamaño que el resto de hiénidos, con un valor medio inferior al de los vivérridos actuales.

3.6.2 Anchura del primer molar superior.

Upper First Molar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	7.38	10.68	9.30	1.71	0.184
Civet-like	5	10.40	12.88	11.49	1.20	0.105
Fully-developed	11	3.78	15.09	12.20	3.52	0.289
Hyaenidae	49	3.78	19.60	13.41	3.16	0.236
Transitional	4	11.70	15.50	13.96	1.67	0.119
Cursorial	9	8.00	18.90	14.07	3.84	0.273
Jackal-wolf	17	9.35	19.60	15.00	2.30	0.153

Upper First Molar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Felidae	16	0.98	11.02	4.66	3.36	0.721
Herpestidae	10	4.73	7.40	5.44	0.80	0.147
Eupleridae	8	2.96	8.25	5.85	1.93	0.331
Viverridae	7	5.60	9.91	7.63	1.27	0.167
Procyonidae	7	5.51	11.36	7.70	2.03	0.264
Mustelidae	17	2.41	19.29	8.92	4.14	0.464
CARNIVORA	108	0.98	26.86	9.24	4.73	0.497
Ailuridae	1	9.90	9.90	9.90	.	.
Canidae	35	6.70	33.10	13.17	5.00	0.379
Hyaenidae	49	3.78	19.60	13.41	3.16	0.236
Ursidae	7	11.40	26.86	15.78	5.20	0.330

Tabla.3.12. Estadísticos asociados a la anchura del primer molar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.12. Upper first molar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En cuanto a la anchura del primer molar superior, se observa también una distribución muy parecida a normal, pero ésta vez sesgada a valores de un tamaño mayor.

Los Mongoose-like muestran un rango de variación similar al de los félicos y prociénidos actuales, con una media similar a la de los mustélidos.

El ecomorfo Civet-like presenta valores que rondan los máximos de los félicos y los prociénidos actuales, pero con una media más próxima a la de los cánidos.

Los Jackal-Wolf-like vuelven a presentar un rango muy amplio en las anchuras del primer molar superior (lo mismo que ocurría con la longitud), con valores máximos próximos a los de los úrsidos y una media próxima a los cánidos y a los úrsidos.

Los Transitional presentan ésta vez un rango de variación superior que en el caso de la longitud de ésta pieza dental, con un valor mínimo superior al mismo de los úrsidos y una media próxima a la de los cánidos.

Los Cursorial irían desde los cánidos de menor tamaño hasta los mustélidos de mayor tamaño, presentando un valor medio entre las medias de los cánidos y de los úrsidos.

Por último, los Fully-developed bone-crackers irían desde anchuras en el primer molar superior similares a herpéstidos, eupléridos y félidos pequeños a cánidos de tamaño medio, presentando una media similar a la que presentan los úrsidos.

3.7 Segundo molar superior.

3.7.1 Longitud del segundo molar superior.

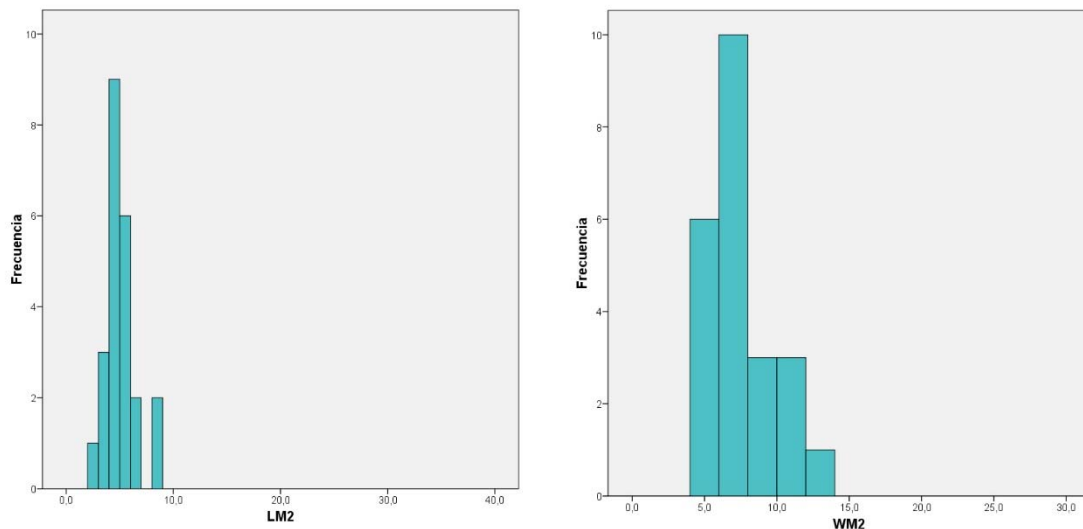


Fig.3.7. Histogramas para la longitud y la anchura del segundo molar superior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.7. Histograms of the length (LM2) and Width (WM2) for the second upper molar in Hyaenidae.

Upper Second Molar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Transitional	2	3.53	4.00	3.76	.	.
Civet-like	5	2.87	6.00	4.59	1.24	0.271
Mongoose-like	3	4.26	5.70	4.92	0.73	0.148
Hyaenidae	23	2.87	8.83	5.02	1.40	0.279
Jackal-wolf	12	3.90	8.83	5.19	1.43	0.275
Cursorial	1	8.03	8.03	8.03	.	.
Fully-developed

Upper Second Molar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Eupleridae	7	1.54	5.22	2.78	1.19	0.430
Herpestidae	11	1.45	7.28	2.94	1.65	0.562
Viverridae	7	1.90	5.80	3.53	1.50	0.424
Hyaenidae	23	2.87	8.83	5.02	1.40	0.279
Canidae	35	2.78	10.49	5.88	1.57	0.267
Procyonidae	7	3.42	7.62	5.88	1.81	0.308
CARNIVORA	75	1.45	33.91	7.06	6.91	0.979
Ailuridae	1	7.25	7.25	7.25	.	.
Ursidae	7	19.70	33.91	26.31	5.22	0.199
Felidae
Mustelidae

Tabla.3.13. Estadísticos asociados a la longitud del segundo molar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.13. Upper second molar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El caso del segundo molar superior es más claro aún que en el primer molar. La longitud del segundo molar superior presenta un histograma que se asemeja mucho más a una curva normal. En éste caso, la cantidad de especies que tenemos es inferior a la mitad del total de la familia, puesto que es una pieza dental que tiende a desaparecer en el grupo según va incrementándose el tiempo evolutivo, y únicamente lo presentan las especies más primitivas y de tamaños relativamente pequeños. En nuestra muestra no aparece ya ningún representante del ecomorfo 6 (fully-developed bone cracker), y una única excepción en cuanto a los cursoriales (*Lycyaena chaereticus macrostoma*).

El ecomorfo Mongoose-like caería en un rango similar al de los vivérridos actuales, presentando una media similar, aunque de menor tamaño, a la de los cánidos, y prociónidos.

Los Civet-like serían aún más similares al rango que presentan los vivérridos, con una media similar a la de los Mongoose-like.

Los Jackal-Wolf-like poseerían unos segundos molares superiores de longitudes comparables a la que presentan la muestra de los prociónidos actuales.

El ecomorfo Cursorial (sólo representados por una especie, como ya se ha dicho), estaría en el rango de los cánidos, herpéstidos y prociónidos de mayor tamaño.

Por último, los Transitional presentarían los tamaños menores de longitud del segundo molar superior, con una media similar a la de los vivérridos actuales.

3.7.2 Anchura del segundo molar superior.

Upper Second Molar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Transitional	2	4.80	5.26	5.03	.	.
Civet-like	5	4.97	7.82	6.52	1.36	0.208
Mongoose-like	3	5.76	8.00	6.90	1.12	0.162
Hyaenidae	23	4.80	13.93	7.61	2.29	0.301
Jackal-wolf	12	5.70	13.93	8.32	2.34	0.281
Cursorial	1	11.90	11.90	11.90	.	.
Fully-developed

Upper Second Molar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Eupleridae	7	2.38	6.23	4.10	1.26	0.307
Herpestidae	11	2.88	8.91	4.66	1.69	0.364
Viverridae	7	2.50	8.14	4.79	1.83	0.350
Procyonidae	7	4.60	8.49	6.66	1.78	0.267
Hyaenidae	23	4.80	13.93	7.61	2.29	0.301
CARNIVORA	75	2.38	25.46	8.03	4.25	0.529
Canidae	35	3.10	17.97	8.95	2.89	0.323
Ailuridae	1	9.30	9.30	9.30	.	.
Ursidae	7	11.10	25.46	16.16	4.80	0.297
Felidae
Mustelidae

Tabla.3.14. Estadísticos asociados a la anchura del segundo molar superior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.14. Upper second molar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En cuanto a la anchura del segundo molar superior, ocurre lo mismo que con su longitud, asemejándose más a una curva normal y con valores de tamaño bajos, pero con una media similar a la del conjunto del resto de familias del Orden Carnívora que han sido estudiadas.

Los Mongoose-like estarían en un rango similar al que muestran los prociónidos actuales, junto con los Civet-like, que mostrarían un rango de variación similar.

Los Jackal-Wolf-like presentarían los valores de mayor tamaño en cuanto a la anchura del segundo molar superior, presentando unos valores similares al de los cánidos actuales.

La *Lycaena chaeretis macrostoma* tendría un valor alto en cuanto a la anchura del segundo molar superior, tan sólo superado por los cánidos de mayor tamaño y los úrsidos.

Por último, los Transitional presentarían los tamaños más pequeños para ésta pieza en concreto, habiendo desaparecido ya en los Fully-developed bone-crackers.

3.8 Canino inferior.

3.8.1 Longitud del canino inferior.

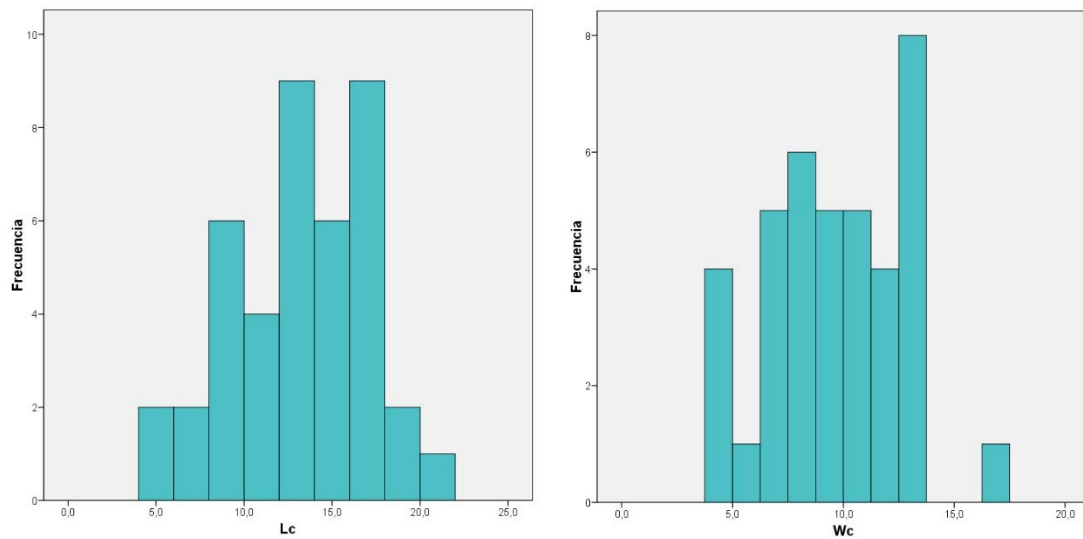


Fig.3.8. Histogramas para la longitud y la anchura del canino inferior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.8. Histograms of the length (Lc) and Width (Wc) for the lower canine in Hyaenidae.

Lower Canine Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	4.61	6.10	5.30	0.75	0.142
Civet-like	1	6.52	6.52	6.52	.	.
Jackal-wolf	12	8.80	13.58	10.84	1.64	0.151
Transitional	3	9.80	12.73	11.06	1.50	0.136
Hyaenidae	41	4.61	21.47	13.07	3.86	0.296
Fully-developed	11	12.80	21.47	15.88	2.57	0.162
Cursorial	11	13.47	18.70	15.95	1.48	0.093

Lower Canine Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Eupleridae	5	1.07	8.06	4.37	2.67	0.612
Herpestidae	12	3.40	8.57	4.48	1.47	0.327
Viverridae	7	4.28	6.67	5.29	0.80	0.152
Ailuridae	1	5.54	5.54	5.54	.	.
Procyonidae	7	3.82	7.73	5.62	1.51	0.269
Mustelidae	19	1.86	11.27	6.28	2.91	0.463
Canidae	32	2.83	14.05	6.48	2.53	0.391
CARNIVORA	114	1.07	23.63	7.39	4.89	0.661
Felidae	23	3.75	21.73	8.54	5.24	0.613
Hyaenidae	41	4.61	21.47	13.07	3.86	0.296
Ursidae	8	15.81	23.63	20.30	2.95	0.145

Tabla.3.15. Estadísticos asociados a la longitud del canino inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.15. Lower canine length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En cuanto al canino inferior, se observa en la longitud una distribución de las especies próximas a una curva normal, pero con tres modas más definidas. La media de la familia Hyaenidae presenta unos valores para la longitud del canino inferior muy elevados, siendo únicamente superados por los úrsidos.

El ecomorfo Mongoose-like y el Civet-like presentan unos valores similares a los que se observan en herpéstidos, prociénidos y vivérridos actuales, siendo los de menor tamaño de toda la familia y los más basales filogenéticamente.

A partir de los Jackal-Wolf-like se observa un incremento en el tamaño de la longitud de los caninos inferiores, pudiendo éstos englobarse en un rango de variación similar al de los cánidos actuales, pero con una media superior a éstos últimos. El ecomorfo Transitional ocuparían unos tamaños similares.

Por último, tanto los Cursorial como los Fully-developed bone-crackers presentarían unos tamaños similares a los que presentan la familia Ursidae actual, aun con unos valores medios ligeramente inferiores, pero significativamente superiores a las medias del resto de representantes del Orden Carnivora actuales estudiados.

3.8.2 Anchura del canino inferior.

Lower Canine Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	3.80	4.81	4.44	0.55	0.124
Civet-like	1	4.73	4.73	4.73	.	.
Jackal-wolf	12	5.97	10.50	7.82	1.21	0.155
Transitional	3	7.20	9.57	8.13	1.26	0.155
Hyaenidae	39	3.80	16.94	9.65	3.02	0.313
Cursorial	9	9.00	13.20	11.71	1.39	0.119
Fully-developed	11	9.60	16.94	12.26	2.12	0.173

Lower Canine Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	12	1.94	5.09	2.62	0.91	0.346
Viverridae	6	1.86	3.24	2.66	0.55	0.206
Eupleridae	5	0.72	6.05	3.18	1.98	0.623
Ailuridae	1	3.57	3.57	3.57	.	.
Procyonidae	7	2.29	5.57	3.60	1.11	0.309
Mustelidae	18	1.22	7.65	4.03	1.89	0.468
Canidae	32	1.36	8.67	4.05	1.73	0.426
CARNIVORA	107	0.72	16.24	4.86	3.40	0.698
Felidae	18	3.05	15.00	6.85	3.92	0.571
Hyaenidae	39	3.80	16.94	9.65	3.02	0.313
Ursidae	8	8.85	16.24	12.86	2.47	0.192

Tabla.3.16. Estadísticos asociados a la anchura del canino inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.16. Lower canine width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En cuanto a la anchura, observamos cuatro máximos relativos o modas, una primera con el tamaño de anchura bastante pequeño, luego 25 especies que se agrupan en torno a una segunda moda, un penúltimo máximo relativo constituido por 8 especies y por último una última correspondiente a *Pachycrocuta brevirostris*. Ésta última aparece en el histograma muy separada del resto de especies, siendo de hecho de mayor tamaño que la anchura que presentan todos los úrsidos actuales.

Tanto el ecomorfo Mongoose-like como el Civet-like presentan unas medidas para la anchura del canino inferior similares. Sus rangos de variación caerían en los carnívoros actuales de menor tamaño, tales como el Panda rojo, los herpéstidos, los mustélidos, los prociónidos, los vivérridos y los eupléridos, con un valor medio más similar a los mustélidos y al que presentan como media los cánidos actuales estudiados.

Los Jackal-Wolf-like mostrarían un rango similar al de los cánidos actuales, pero con una anchura ligeramente superior al que presentan éstos últimos.

El ecomorfo Transitional también sería similar al tamaño que presentan los Jackal-Wolf-like, pero con un valor mínimo superior, y una media comparable a la de los cánidos de mayor tamaño e incluso mayor a la media de los félidos que han sido estudiados.

Por último, tanto los Cursorial como los Fully-developed bone-crackers muestran ya tamaños comparables a las anchuras que se pueden observar en los úrsidos actuales, siendo sus valores medios equiparables al de éstos.

3.9 Primer premolar inferior.

3.9.1 Longitud del primer premolar inferior.

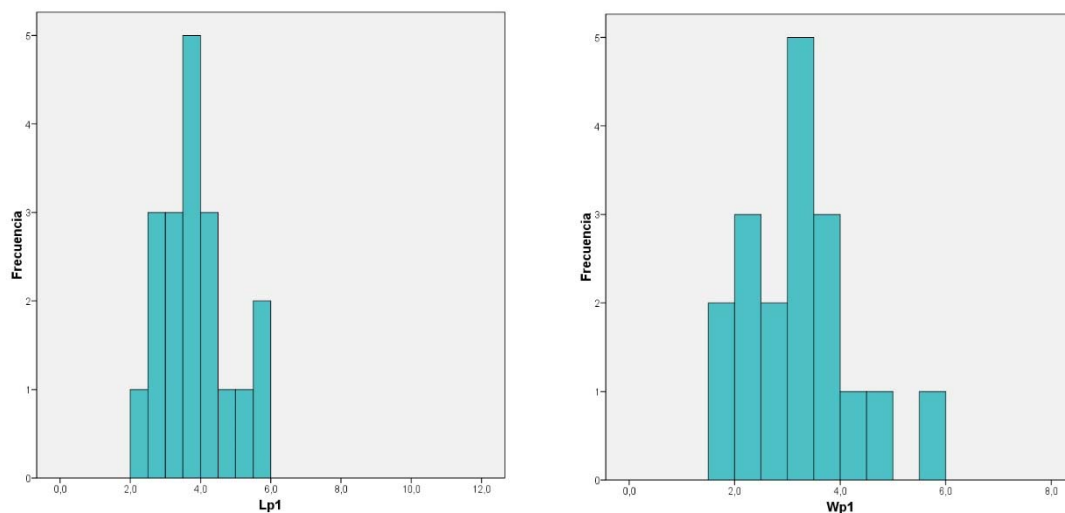


Fig.3.9. Histogramas para la longitud y la anchura del primer premolar inferior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.9. Histograms of the length (Lp1) and Width (Wp1) for the lower first premolar in Hyaenidae.

Lower First Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Civet-like	2	2.50	2.75	2.63	.	.
Mongoose-like	3	2.43	3.70	2.91	0.69	0.236
Jackal-wolf	8	3.00	4.35	3.65	0.46	0.127
Hyaenidae	19	2.43	6.00	3.82	1.03	0.269
Transitional	2	3.74	4.10	3.92	.	.
Cursorial	3	4.70	6.00	5.33	0.65	0.122
Fully-developed	1	5.62	5.62	5.62	.	.

Lower First Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Eupleridae	3	1.65	2.18	1.84	0.30	0.162
Herpestidae	5	1.35	2.94	2.10	0.72	0.342
Ailuridae	1	2.22	2.22	2.22	.	.
Mustelidae	6	1.80	3.63	2.74	0.69	0.251
Procyonidae	7	2.04	3.80	3.24	0.61	0.189
Viverridae	6	2.93	4.66	3.50	0.65	0.186
CARNIVORA	67	1.35	10.06	3.69	1.60	0.434
Canidae	32	2.14	6.10	3.70	0.96	0.261
Hyaenidae	19	2.43	6.00	3.82	1.03	0.269
Ursidae	7	6.21	10.06	7.26	1.34	0.184
Felidae

Tabla.3.17. Estadísticos asociados a la longitud del primer premolar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.17. Lower first premolar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnívora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma de la longitud del primer premolar inferior presenta una moda muy marcada y un valor aislado correspondiente a *Adcrocuta eximia* (el único de los durófagos plenamente desarrollados que presenta p1).

Los Mongoose-like presentan un rango en la longitud del primer premolar inferior similar al que presentan los prociónidos. Los Civet-like también serían similares en cuanto a ésta variable.

Los Jackal-Wolf-like caerían en el mismo rango que los vivérridos actuales, con una media similar también a la misma.

El ecomorfo Transitional tendrían un valor medio de la longitud del primer premolar inferior un poco mayor al que presentan los Jackal-Wolf-like, pero caerían también en un rango más o menos parecido, siendo pues parecido también al de los vivérridos.

Hay que tener en cuenta que esta pieza tiende a desaparecer tanto en los Cursorial como los Fully-developed bone-crackers, que paradójicamente presentan los valores más elevados en el contexto de los hiénidos, cayendo en los valores más altos de los cánidos actuales y los mínimos de los úrsidos, con una media superior al del resto de carnívoros actuales estudiados a excepción de los últimos.

3.9.2 Anchura del primer premolar inferior.

Lower First Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Civet-like	2	1.80	2.20	2.00	.	.
Mongoose-like	3	1.73	2.60	2.11	0.44	0.210
Hyaenidae	18	1.73	5.73	3.20	1.06	0.331
Jackal-wolf	8	2.20	3.93	3.24	0.56	0.173
Transitional	2	3.08	3.55	3.31	.	.
Cursorial	2	4.40	4.60	4.50	.	.
Fully-developed	1	5.73	5.73	5.73	.	.

Lower First Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Eupleridae	3	0.78	2.09	1.51	0.66	0.442
Herpestidae	5	1.11	2.57	1.70	0.64	0.378
Ailuridae	1	1.76	1.76	1.76	.	.
Viverridae	5	1.50	2.60	1.86	0.44	0.240
Procyonidae	7	1.42	2.96	2.12	0.54	0.253
Mustelidae	6	1.30	3.53	2.18	0.80	0.367
Canidae	31	1.34	4.58	2.52	0.87	0.344
CARNIVORA	65	0.78	7.22	2.54	1.19	0.471
Hyaenidae	18	1.73	5.73	3.20	1.06	0.331
Ursidae	7	3.82	7.22	4.95	1.17	0.236
Felidae

Tabla.3.18. Estadísticos asociados a la anchura del primer premolar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.18. Lower first premolar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En cuanto a la anchura del primer premolar inferior, la curva de histograma que se observa es relativamente similar a la observado para la longitud, con tamaños medios similares también a la media que presenta el conjunto de carnívoros actuales estudiados, aunque un poco mayor.

El ecomorfo Mongoose-like presenta unos valores similares al observado en la familia Viverridae, aunque también presenta un valor medio más similar al observado en los prociónidos y en los mustélidos. Los Civet-like volverían a presentar unas medidas similares a los Mongoose-like.

Los Jackal-Wolf-like se encontrarían en un rango equivalente al de los cánidos de mayor tamaño, con un valor medio superior al que presentan los mismos. Los Transitional se comportarían de igual manera.

Los Cursorial y los Fully-developed bone-crackers, prácticamente han perdido esta pieza pero al igual que ocurría en la longitud, volverían a presentar los valores más altos para el caso de la anchura del primer premolar inferior. Sólo la media observada en los úrsidos actuales llega en éste caso a superar el valor de la anchura observado en *Adcrocuta eximia*.

3.10 Segundo premolar inferior.

3.10.1 Longitud del segundo premolar inferior.

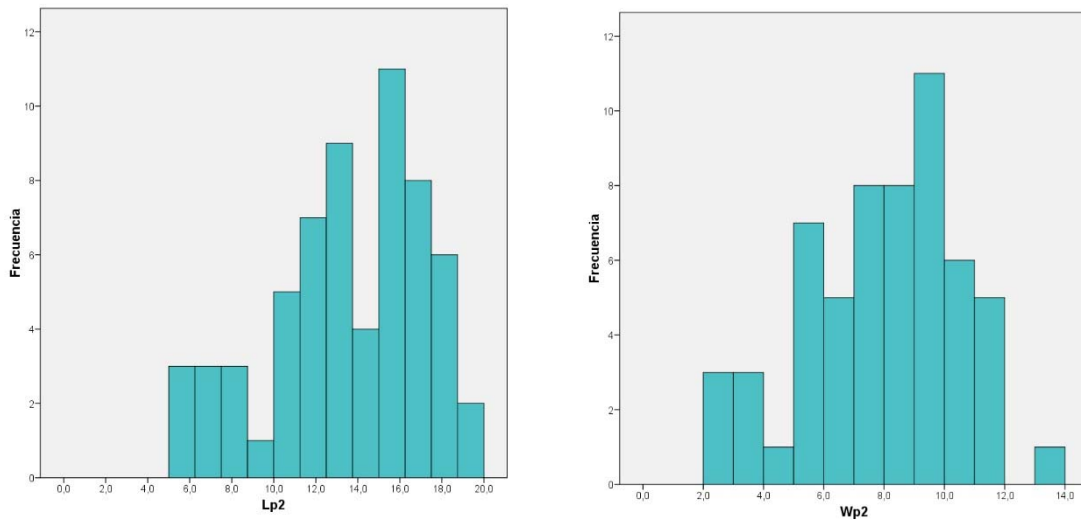


Fig.3.9. Histogramas para la longitud y la anchura del segundo premolar inferior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.9. Histograms of the length (Lp2) and Width (Wp2) for the lower second premolar in Hyaenidae.

Lower Second Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	5.88	6.30	6.06	0.22	0.036
Civet-like	5	5.79	8.70	7.18	1.15	0.160
Transitional	5	11.00	12.70	11.94	0.66	0.055
Jackal-wolf	15	9.80	15.20	12.21	1.59	0.130
Hyaenidae	62	5.79	19.30	13.51	3.61	0.267
Fully-developed	13	13.53	18.87	15.53	1.71	0.110
Cursorial	21	8.40	19.30	16.13	2.41	0.150

Lower Second Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mustelidae	20	1.08	6.08	3.81	1.45	0.381
Herpestidae	12	2.86	5.74	3.87	0.92	0.239
Eupleridae	5	2.46	5.80	4.17	1.45	0.346
Procyonidae	7	3.72	5.17	4.53	0.53	0.118
Ailuridae	1	4.89	4.89	4.89	.	.
Viverridae	7	4.37	6.40	5.39	0.81	0.150
CARNIVORA	92	1.08	12.68	5.42	2.19	0.405
Ursidae	8	3.90	11.16	5.88	2.29	0.389
Canidae	32	3.87	12.68	7.31	2.03	0.278
Hyaenidae	62	5.79	19.30	13.51	3.61	0.267
Felidae

Tabla.3.19. Estadísticos asociados a la longitud del segundo premolar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.19. Lower second premolar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El segundo premolar inferior presenta un tamaño promedio superior al del resto de los carnívoros actuales estudiados, presentando un histograma con tres modas. La primera de ellas, como en la mayoría de los casos anteriores, corresponde con los dos ecomorfos de menor tamaño (los Mongoose-like y los Civet-like). Existe sin embargo un mínimo local en torno a los 14 mm que hace que aparezcan dos modas en la que se reparten el resto de especies, siendo esta moda superior a los tamaños máximos que presentan los cánidos actuales (los representantes del orden con longitudes mayores para esta pieza).

Se observa que los Mongoose-like tendrían un rango de variación similar al de los vivérridos actuales, con un tamaño medio superior al de éstos.

Los Civet-like son similares a los anteriores, pero con un rango un poco mayor en longitud, con un valor medio similar al de los cánidos estudiados.

El ecomorfo Jackal-Wolf-like presentan valores que caerían en el rango de los cánidos de mayor tamaño, superando a éstos y a los úrsidos, tanto en sus valores máximos como en sus promedios.

Los Transitional estarían en un rango similar a los Jackal-Wolf-like, pero con una media un poco más baja que el de éstos.

Por último, tanto los Cursorial como los Fully-Developed bone-crackers ya muestran unas longitudes del segundo premolar inferior de tamaños enormes en comparación a cualquier carnívoro actual estudiado.

3.10.2 Anchura del segundo premolar inferior.

Lower Second Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	2.52	3.00	2.72	0.25	0.092
Civet-like	4	2.30	4.40	3.37	0.89	0.265
Jackal-wolf	15	5.00	8.50	6.30	1.13	0.179
Transitional	5	6.00	7.90	7.14	0.76	0.106
Hyaenidae	58	2.30	13.18	7.83	2.60	0.332
Cursorial	18	7.23	11.70	9.35	1.08	0.115
Fully-developed	13	8.23	13.18	10.31	1.45	0.140

Lower Second Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	12	1.63	4.44	2.31	0.77	0.335
Eupleridae	5	0.81	3.60	2.41	1.11	0.461
Viverridae	6	1.93	3.18	2.42	0.47	0.196
Mustelidae	17	0.74	4.27	2.51	0.96	0.381
Procyonidae	7	1.88	3.39	2.67	0.53	0.199
CARNIVORA	86	0.74	5.97	2.89	1.05	0.363
Ailuridae	1	2.92	2.92	2.92	.	.
Canidae	31	1.76	5.97	3.27	1.10	0.335
Ursidae	7	2.85	5.96	4.03	0.96	0.239
Hyaenidae	58	2.30	13.18	7.83	2.60	0.332
Felidae

Tabla.3.20. Estadísticos asociados a la anchura del segundo premolar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.20. Lower second premolar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En la anchura del segundo premolar inferior se observa un aumento aún más marcado con respecto a los tamaños que presenta la muestra de carnívoros actuales estudiados, los cuales se agrupan en un rango de valores muy estrecho. El histograma revela dos grandes modas como en los casos precedentes aunque hay máximos locales menor entidad.

El ecomorfo de los Mongoose-like presentaría similitud con el Panda Rojo y con los miembros de la familia Procyonidae, con una media similar también.

Los Civet-like ya presentarían un rango de variación con valores un poco más elevados, siendo similares al observado en los úrsidos, aunque con un valor promedio ligeramente inferior al de éstos.

Los Jackal-Wolf-like, Cursorial, Transitional y por último los Fully-developed bone-crackers superarían ya con creces los valores observados en el resto de la muestra de carnívoros seleccionada para representar a las familias actuales.

3.11 Tercer premolar inferior.

3.11.1 Longitud del tercer premolar inferior.

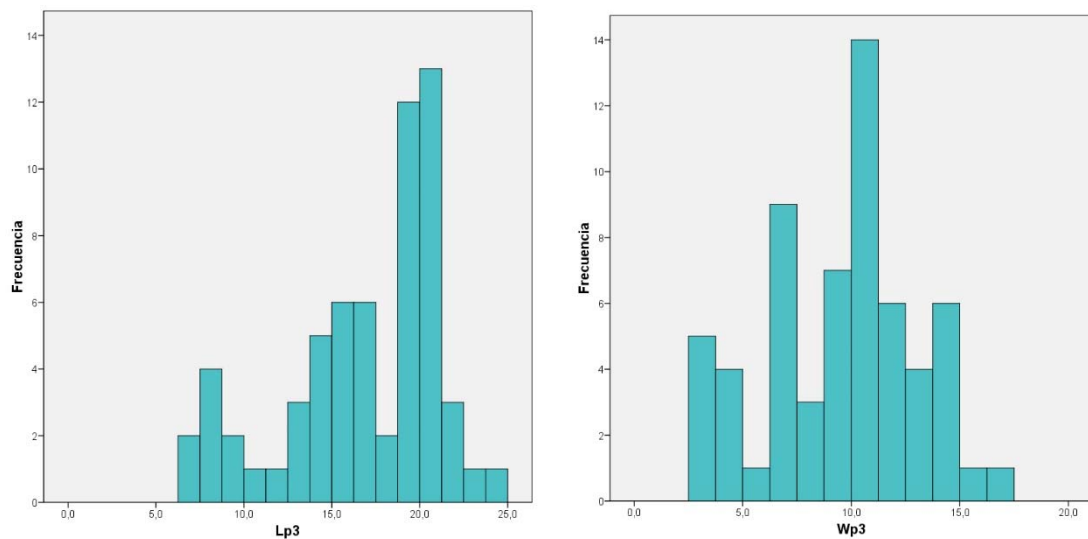


Fig.3.10. Histogramas para la longitud y la anchura del tercer premolar inferior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.10. Histograms of the length (Lp3) and Width (Wp3) for the lower third premolar in Hyaenidae.

Lower Third Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	6.86	8.49	7.72	0.82	0.106
Civet-like	6	6.95	10.70	8.72	1.38	0.159
Jackal-wolf	15	12.10	19.30	15.19	1.88	0.124
Transitional	5	13.70	16.92	15.22	1.18	0.077
Hyaenidae	62	6.86	23.78	16.82	4.42	0.263
Cursorial	20	17.15	23.32	19.99	1.47	0.073
Fully-developed	13	17.63	23.78	20.28	1.69	0.083

Lower Third Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	11	3.03	6.13	4.39	0.89	0.202
Mustelidae	20	1.49	7.46	4.78	1.77	0.369
Eupleridae	5	2.68	8.16	5.11	2.19	0.428
Procyonidae	7	3.95	5.71	5.11	0.77	0.150
Viverridae	7	4.70	7.16	6.02	0.94	0.157
Ailuridae	1	6.46	6.46	6.46	.	.
CARNIVORA	121	1.49	17.37	6.78	2.94	0.435
Ursidae	7	4.51	16.54	6.94	4.35	0.627
Canidae	35	4.43	14.01	8.06	2.32	0.288
Felidae	28	4.00	17.37	8.40	3.53	0.420
Hyaenidae	62	6.86	23.78	16.82	4.42	0.263

Tabla.3.21. Estadísticos asociados a la longitud del tercer premolar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.21. Lower third premolar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El tercer premolar inferior es una de las piezas más importantes para las especies durófagas de la familia Hyaenidae, puesto que ésta pieza de la mandíbula junto con el cuarto premolar inferior ocluye con el segundo y tercer premolares superiores para fracturar los huesos que consumen. Se observa un histograma con tres modas bien diferenciadas, siendo la menor de ellas próxima a la media del histograma del resto de carnívoros estudiados y el resto de especies de hiénidos ya aparecen distribuidas en dos modas de tamaño muy superior al que muestran el resto de especies del Orden Carnívora actual. La media de la familia Hyaenidae sería superior incluso a los valores máximos observados para los grandes félidos.

Observamos que el ecomorfo Mongoose-like podría incluirse en los mismos rangos que presentan varias familias actuales, cayendo en los mismos que los cánidos, félidos, úrsidos y próximo al de eupléridos y vivéridos.

Los Civet-like, aunque también coincidirían en valores similares a varias familias actuales (cánidos, félidos y úrsidos), ya presentarían valores para la longitud del tercer premolar inferior superiores en tamaño al ecomorfo anterior.

Los Transitional serían los últimos que coincidirían con alguno de los rangos de familias actuales estudiadas; de hecho, serían los félidos de mayor tamaño los únicos equiparables en cuanto al tamaño de la longitud del tercer premolar inferior. Su media ya está muy por encima del resto de carnívoros.

Tanto los Jackal-Wolf-like, los Cursorial y los Fully-developed bone-crackers superarían con creces los tamaños en longitud del resto de familias estudiadas.

3.11.2 Anchura del tercer premolar inferior.

Lower Third Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	2.95	3.79	3.36	0.42	0.124
Civet-like	6	2.70	4.79	3.80	0.81	0.214
Jackal-wolf	15	6.20	10.80	7.65	1.39	0.182
Transitional	5	7.20	9.60	8.99	1.01	0.113
Hyaenidae	61	2.70	17.34	9.57	3.52	0.368
Cursorial	19	9.48	13.50	11.22	1.12	0.100
Fully-developed	13	10.93	17.34	13.71	1.84	0.134

Lower Third Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	11	1.82	3.01	2.32	0.38	0.165
Viverridae	6	2.23	3.64	2.77	0.65	0.235
Mustelidae	18	0.87	5.25	2.91	1.22	0.419
Eupleridae	5	1.3	6.24	3.14	1.89	0.602
Procyonidae	7	2.01	4.10	3.25	0.73	0.226
Canidae	35	1.30	6.55	3.34	1.24	0.371
CARNIVORA	115	0.87	9.59	3.43	1.55	0.452
Ailuridae	1	3.90	3.90	3.90	.	.
Felidae	25	1.95	9.20	4.29	1.99	0.463
Ursidae	7	3.50	9.59	4.80	2.14	0.445
Hyaenidae	61	2.70	17.34	9.57	3.52	0.368

Tabla.3.22. Estadísticos asociados a la anchura del tercer premolar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.22. Lower third premolar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

La anchura del tercer premolar inferior vuelve a ser superior a la que muestran el resto de carnívoros. Observamos en éste caso un total de cuatro modas claras repartidas a lo largo del histograma, tres de ellas que se corresponden aproximadamente con las comentadas para el caso de la longitud y otra menor para un valor algo mayor de la variable.

Tanto el ecomorfo Mongoose-like como el Civet-like presentan valores algo más bajos para la anchura del tercer premolar inferior. No obstante, se encontrarían próximos a los valores medios observados para las familias Canidae, Procyonidae y Viverridae, cercanos también a la media del total de carnívoros actuales.

Los Jackal-Wolf-like y los Transitional presentarían unos tamaños similares en cuanto a la anchura del tercer premolar inferior, siendo los de los Transitional un poco mayores, pero siendo también ambos ecomorfos superiores a los observados tanto en félidos como en úrsidos actuales.

El ecomorfo Cursorial presentaría unos valores mínimos prácticamente superiores a los máximos que presentan tanto los félicos como los úrsidos (los carnívoros con mayor anchura del tercer premolar inferior a excepción de los hiénidos).

Por último, los Fully-developed bone-crackers presentarían ya unos mínimos muy superiores al del resto de todos los carnívoros, incluido el resto de especies de los otros ecomorfos de la familia Hyaenidae. Ésta anchura y longitud tan desarrolladas tanto en los Fully-developed bone-crackers como en los Cursorial, nos indican que su capacidad para la durofagia se podría encontrar ya presente en los dos ecomorfos.

3.12 Cuarto premolar inferior.

3.12.1 Longitud del cuarto premolar inferior.

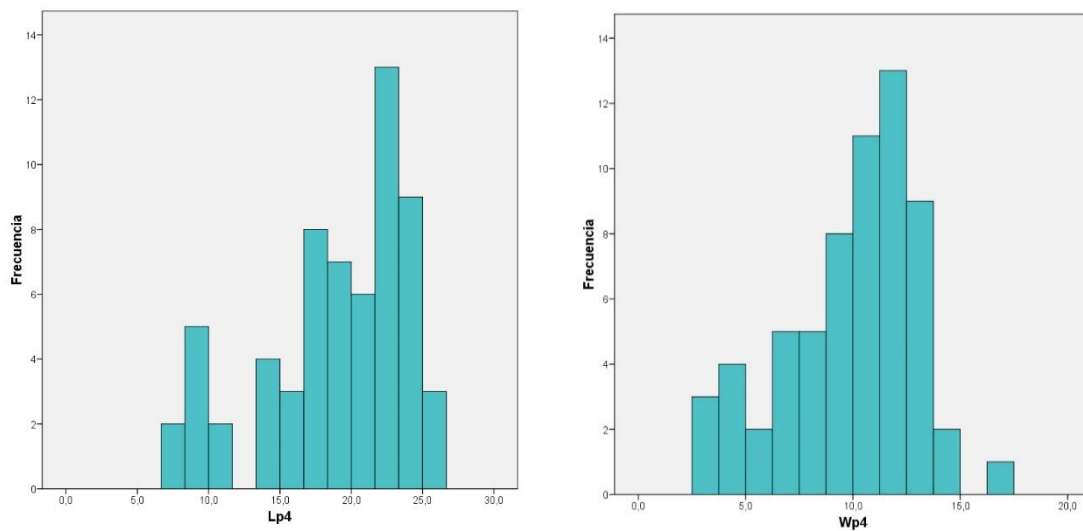


Fig.3.11. Histogramas para la longitud y la anchura del cuarto premolar inferior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.11. Histograms of the length (Lp4) and Width (Wp4) for the lower fourth premolar in Hyaenidae.

Lower Fourth Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	7.67	9.15	8.59	0.81	0.094
Civet-like	6	7.83	11.60	9.66	1.40	0.145
Jackal-wolf	14	14.00	21.30	16.77	2.40	0.143
Transitional	5	15.40	18.29	17.16	1.15	0.067
Hyaenidae	62	7.67	26.23	18.95	5.11	0.270
Fully-developed	13	19.38	26.23	22.19	1.96	0.088
Cursorial	21	19.75	26.15	22.94	1.79	0.078

Lower Fourth Premolar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	11	3.75	7.99	5.35	1.27	0.237
Mustelidae	20	1.78	11.50	6.18	2.51	0.406
Eupleridae	5	3.36	9.90	6.27	2.63	0.419
Procyonidae	7	4.80	8.49	6.93	1.47	0.213
Viverridae	7	6.08	9.05	7.12	1.00	0.141
Ailuridae	1	7.69	7.69	7.69	.	.
CARNIVORA	122	1.78	25.56	8.56	3.92	0.458
Canidae	35	5.43	15.51	9.00	2.55	0.283
Felidae	28	5.35	25.56	11.21	5.18	0.462
Ursidae	8	7.53	22.19	12.03	4.58	0.381
Hyaenidae	62	7.67	26.23	18.95	5.11	0.270

Tabla.3.23. Estadísticos asociados a la longitud del cuarto premolar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.23. Lower fourth premolar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El cuarto premolar inferior presenta un histograma similar al observado en la longitud del tercer premolar inferior, con 3 modas también y unos valores promedios muy superiores al promedio del resto de carnívoros. Se trataría de la segunda pieza dental inferior con la que los hiénidos fracturan los huesos que consumen, en las especies durófagas.

El ecomorfo Mongoose-like caería en el mismo rango de longitud para el cuarto premolar inferior que los vivérridos actuales, aunque con una media más similar a la observada en el conjunto de cánidos, por lo que observamos ya en éste grupo que es el más basal una tendencia a presentar dientes de un gran tamaño.

Los Civet-like serían similares a los anteriores, pero con un promedio incluso superior al mismo, superando a los mustélidos de mayor tamaño.

Los Jackal-Wolf-like y los Transitional serían similares en cuanto a ésta variable, superando al promedio de los félidos y úrsidos estudiados.

Por último, tanto los Cursorial como los Fully-developed bone-crackers serían casi idénticos en la longitud del cuarto premolar inferior, presentando los dos ecomorfos los valores más altos dentro de la familia Hyaenidae y superando con creces al resto de carnívoros, con unos valores mínimos similares a los máximos de los félidos y úrsidos de mayor tamaño.

3.12.2 Anchura del cuarto premolar inferior.

Lower Fourth Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	3	3.69	4.58	4.07	0.46	0.113
Civet-like	6	3.48	5.90	4.49	0.93	0.207
Jackal-wolf	15	6.70	11.07	8.41	1.29	0.154
Transitional	5	8.10	10.00	9.35	0.73	0.078
Hyaenidae	63	3.48	16.96	9.94	3.08	0.310
Cursorial	21	9.80	13.50	11.62	1.01	0.087
Fully-developed	13	11.01	16.96	13.09	1.62	0.124

Lower Fourth Premolar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	11	2.19	3.90	2.82	0.61	0.216
Eupleridae	5	1.07	6.77	3.38	2.11	0.625
Mustelidae	18	0.95	10.03	3.73	2.02	0.541
Viverridae	6	2.81	5.09	3.77	0.99	0.263
Canidae	35	1.60	7.78	4.06	1.41	0.346
Ailuridae	1	4.18	4.18	4.18	.	.
CARNIVORA	116	0.95	13.31	4.34	2.15	0.495
Procyonidae	7	2.26	6.32	4.37	1.30	0.298
Felidae	25	2.25	12.87	5.24	2.76	0.526
Ursidae	8	5.21	13.31	7.17	2.63	0.367
Hyaenidae	63	3.48	16.96	9.94	3.08	0.310

Tabla.3.24. Estadísticos asociados a la anchura del cuarto premolar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.24. Lower fourth premolar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma de la familia Hyaenidae vuelve a presentar una asimetría hacia especies de tamaños mayores, con dos modas relativamente claras y una especie aislada con valores máximos el (*Pachycrocuta brevirostris*). De nuevo, la media de la familia se encuentra muy por encima del promedio observado en el resto de carnívoros estudiados.

Igualmente se observa que los ecomorfos Mongoose-like y Civet-like vuelven a ser los que presentan tamaños menores en cuanto a la anchura del cuarto premolar inferior, con rangos similares a los observados en herpéstidos, prociónidos, vivérridos y eupléridos, aunque también caerían en los rangos de tamaños más pequeños y promedios de cánidos, félidos y mustélidos.

Tanto el ecomorfo Jackal-Wolf-like como el Transitional se encontrarían en el rango de los félidos de mayor tamaño, presentando unos valores promedios superiores al del resto de los carnívoros actuales.

Los Cursorial presentarían un rango de variación similar al de los úrsidos actuales, pero con un promedio mayor al de éstos.

Por último, los Fully-developed bone-crackers irían desde unas anchuras similares a las observadas en los úrsidos de mayor tamaño a valores muy por encima de ellos, y por ende, del observado en todo el espectro de los carnívoros actuales.

3.13 Primer molar inferior.

3.13.1 Longitud del primer molar inferior.

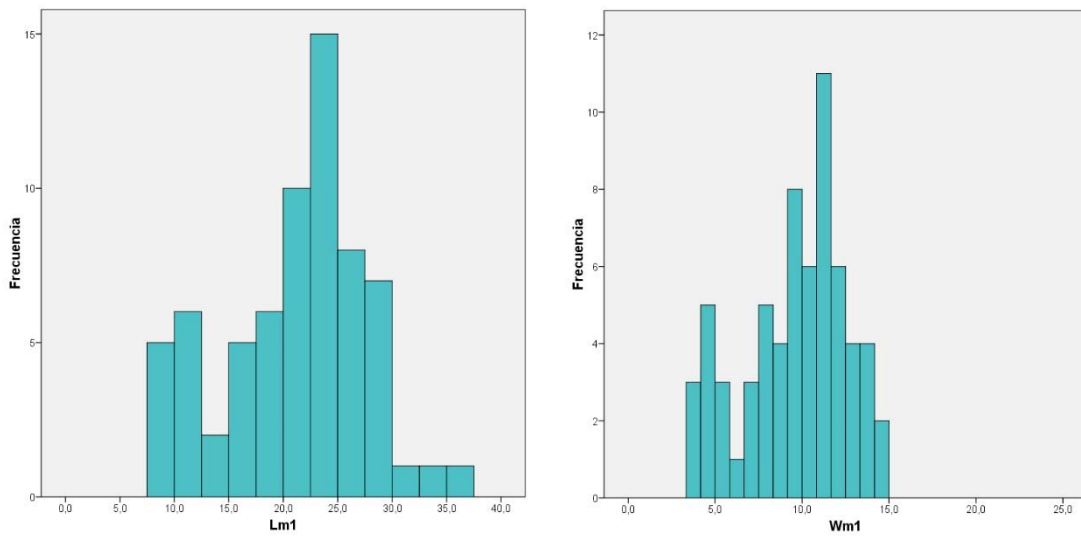


Fig.3.12. Histogramas para la longitud y la anchura del primer molar inferior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.12. Histograms of the length (Lm1) and Width (Wm1) for the lower first molar in Hyaenidae.

Lower First Molar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	5	8.00	11.55	9.51	1.57	0.165
Civet-like	7	9.88	14.50	11.73	1.66	0.142
Jackal-wolf	17	9.43	23.50	18.58	3.38	0.182
Transitional	4	17.90	20.71	19.65	1.33	0.068
Hyaenidae	67	8.00	37.30	21.04	6.53	0.311
Cursorial	20	23.03	29.26	25.49	1.95	0.077
Fully-developed	14	20.41	37.30	26.83	4.66	0.174

Lower First Molar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	10	4.14	7.77	5.62	1.11	0.198
Eupleridae	7	3.86	12.75	7.34	3.00	0.408
Procyonidae	7	5.15	11.54	8.31	2.51	0.302
Viverridae	6	6.92	10.39	8.41	1.28	0.153
Mustelidae	20	3.96	18.43	10.59	3.98	0.375
Ailuridae	1	11.21	11.21	11.21	.	.
CARNIVORA	122	3.86	30.07	12.15	5.65	0.465
Felidae	28	6.60	26.25	12.54	5.26	0.419
Canidae	35	6.58	27.89	14.96	4.94	0.330
Hyaenidae	67	8.00	37.30	21.04	6.53	0.311
Ursidae	8	17.67	30.07	21.10	4.28	0.203

Tabla.3.25. Estadísticos asociados a la longitud del primer molar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnivora.

Table.3.25. Lower first molar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma de la longitud de la carnícera inferior presenta dos modas bastante definidas. El valor promedio de la longitud del primer molar inferior es superior al observado en el conjunto de carnívoros actuales estudiados, pero no presenta unos valores tan exagerados como aquellos que se observaban al comparar los premolares.

El ecomorfo Mongoose-like tendría un rango de variación similar al de los vivérridos, prociónidos y eupléridos actuales, con un valor medio similar al que presentan éstas tres familias.

Los Civet-like se situarían con los mustélidos de mayor tamaño.

Los Jackal-Wolf-like caerían en el mismo rango que los cánidos y los félidos, aunque con un valor medio más próximo al de los úrsidos. Los Transitional presentarían unos valores similares de promedio, pero con un valor mínimo más alto que el de los Jackal-Wolf-like.

Los Cursorial caerían prácticamente en el mismo rango de variación que el de los úrsidos, con una media un poco superior al de éstos.

Por último, los Fully-developed bone-crackers irían justo a continuación en cuanto a la longitud del primer molar inferior de los Cursorial, coincidiendo el máximo de éstos con el mínimo de los Fully-developed bone-crackers. Son el ecomorfo que presenta las carníceras de mayor longitud, con un valor promedio superior al de los úrsidos.

3.13.2 Anchura del primer molar inferior.

Lower First Molar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	5	3.80	5.20	4.49	0.66	0.148
Civet-like	7	4.54	6.70	5.34	0.82	0.154
Jackal-wolf	17	3.83	10.87	8.46	1.63	0.193
Transitional	4	8.20	9.80	9.21	0.70	0.076
Hyaenidae	65	3.80	14.90	9.53	2.93	0.308
Cursorial	18	9.45	13.90	11.43	1.16	0.101
Fully-developed	14	10.21	14.90	12.37	1.52	0.123

Lower First Molar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	10	2.68	4.34	3.25	0.49	0.149
Eupleridae	7	1.48	6.09	3.76	1.45	0.384
Viverridae	5	3.75	6.38	4.64	1.07	0.230
Mustelidae	18	1.31	13.57	5.21	2.84	0.546
Procyonidae	7	3.44	8.25	5.50	1.70	0.308
Ailuridae	1	5.51	5.51	5.51	.	.
Felidae	25	2.60	12.72	5.66	2.85	0.503
CARNIVORA	116	1.31	20.24	5.68	2.82	0.496
Canidae	35	3.60	11.59	6.05	1.93	0.319
Hyaenidae	65	3.80	14.90	9.53	2.93	0.308
Ursidae	8	8.78	20.24	10.76	3.98	0.370

Tabla.3.26. Estadísticos asociados a la anchura del primer molar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.26. Lower first molar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnívora" does not include species of Hyaenidae.

El histograma de la anchura del primer molar inferior se representa para la familia hyaenidae de una manera muy similar a lo visto en el caso de la longitud de la misma pieza, con dos modas bien definidas y un tamaño medio un poco superior al del resto de carnívoros actuales.

Los Mongoose-like se podrían englobar en los mismos rangos que los herpéstidos, vivérridos y eupléridos, con una media similar a la de los vivérridos.

Los Cive-like caerían en el mismo espacio de tamaños que los vivérridos, aunque con una media más similar a la de los prociónidos y mustélidos.

El ecomorfo Jackal-Wolf-like tendría unos valores de máximo y mínimo similares a los observados en la muestra de cánidos actuales, con una media, sin embargo, superior a la de éstos.

Los Transitional, caerían en los valores más altos de cánidos, félidos y mustélidos actuales, con una media superior al de todos ellos y sólo superada por la familia Ursidae.

Tanto los Cursorial como los Fully-developed bone-crackers superarían a los cánidos, félidos y mustélidos cuyas carniceras fuesen de mayor anchura, y únicamente se verían superadas por los valores máximos de los úrsidos actuales. Sus medias, por otro lado, se situarían ligeramente por encima a la observada en éstos últimos.

3.14 Segundo molar inferior.

3.14.1 Longitud del segundo molar inferior.

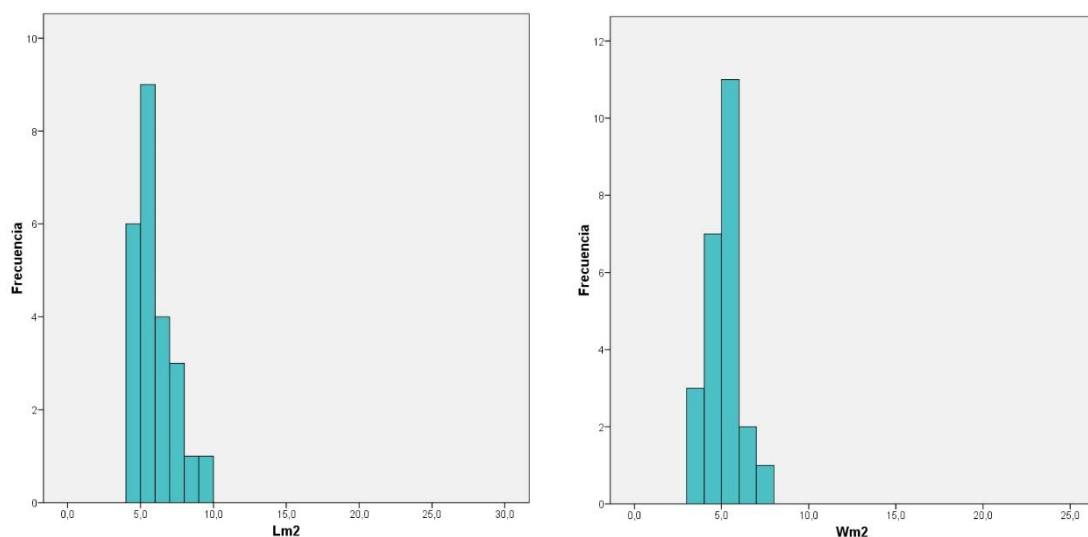


Fig.3.12. Histogramas para la longitud y la anchura del segundo molar inferior de los representantes de la familia Hyaenidae.

Fig.3.12. Histograms of the length (Lm2) and Width (Wm2) for the lower second molar in Hyaenidae.

Lower Second Molar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Transitional	2	5.00	5.20	5.10	.	.
Cursorial	4	2.80	5.50	4.43	1.15	0.259
Civet-like	5	4.00	7.20	5.25	1.37	0.260
Mongoose-like	4	4.60	7.49	5.92	1.26	0.213
Hyaenidae	24	4.00	9.58	5.93	1.30	0.219
Jackal-wolf	11	5.27	9.58	6.54	1.31	0.200
Fully-developed

Lower Second Molar Length						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mustelidae	16	0.89	6.74	3.54	1.80	0.510
Herpestidae	10	2.69	7.06	4.25	1.18	0.279
Viverridae	5	3.32	5.23	4.26	0.92	0.216
Eupleridae	6	3.5	7.81	4.66	1.60	0.344
Hyaenidae	24	4.00	9.58	5.93	1.30	0.219
CARNIVORA	87	0.89	26.04	7.25	4.97	0.686
Canidae	35	3.91	12.26	7.38	1.98	0.268
Procyonidae	6	4.81	11.62	8.33	2.66	0.319
Ailuridae	1	10.88	10.88	10.88	.	.
Ursidae	8	16.40	26.04	20.39	3.37	0.165
Felidae

Tabla.3.27. Estadísticos asociados a la longitud del segundo molar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.27. Lower second molar length statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

En el caso del histograma de la longitud del segundo molar inferior, observamos un histograma bastante más estrecho que con el resto de medidas univariantes, con una única moda, hallándose cercana a la media presentada por el resto de carnívoros actuales. Esto se ve producido ya que las especies de mayor tamaño de la familia Hyaenidae (los pertenecientes al ecomorfo Fully-developed bone-crackers) acaban perdiendo ésta pieza dental, al igual que ocurre en los félidos actuales.

Los ecomorfos Mongoose-like y los Civet-like presentan unos tamaños similares entre ellos, cayendo en los mismos rangos de variación que los herpéstidos y eupléridos.

Los Jackal-Wolf-like serían los que mostrarían un rango de tamaños mayor, con valores mínimos y máximos superiores a los anteriores, con unos valores similares a los observados en cánidos y prociónidos.

Por último, los Cursorial (algunas de las especies del género *Hyaenictis* y *Werdelinus africanus*) y los Transitional tendrían unos tamaños menores a los Jackal-Wolf-like, con valores similares a los vivérridos de mayor tamaño.

3.14.2 Anchura del segundo molar inferior.

Lower Second Molar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Mongoose-like	4	3.92	5.01	4.41	0.46	0.105
Civet-like	5	3.30	6.20	4.46	1.23	0.275
Transitional	2	4.50	4.50	4.50	.	.
Hyaenidae	24	3.30	7.96	5.04	1.00	0.198
Cursorial	4	3.10	5.80	4.40	1.10	0.251
Jackal-wolf	11	4.90	7.96	5.63	0.87	0.155
Fully-developed

Lower Second Molar Width						
Taxa	N	Min.	Max.	Mean	SD.	CV
Herpestidae	10	2.14	4.27	2.72	0.63	0.230
Eupleridae	6	1.86	4.31	2.86	0.82	0.289
Viverridae	4	2.69	4.45	3.46	0.85	0.245
Mustelidae	14	0.67	10.24	3.87	2.48	0.641
Hyaenidae	24	3.30	7.96	5.04	1.00	0.198
Procyonidae	6	3.13	6.90	5.20	1.48	0.285
CARNIVORA	84	0.67	20.61	5.24	3.25	0.620
Ailuridae	1	5.27	5.27	5.27	.	.
Canidae	35	2.80	8.48	5.36	1.42	0.265
Ursidae	8	10.51	20.61	13.01	3.54	0.272
Felidae

Tabla.3.28. Estadísticos asociados a la anchura del segundo molar inferior de la familia Hyaenidae por ecomorfotipo y para el resto de familias estudiadas del Orden Carnívora.

Table.3.28. Lower second molar width statistics for each hyaenid ecomorph (top) and extant carnivore families (bottom). "Carnivora" does not include species of Hyaenidae.

La anchura del segundo premolar inferior muestra un histograma muy similar al que presenta su longitud, con una única moda centrada en la media del resto de carnívoros actuales estudiados.

El ecomorfo Mongoose-like presenta valores similares a los observados en los prociónidos, aunque de un tamaño ligeramente menor.

Los Civet-like caerían en el mismo rango de variación que presentan los prociónidos, aunque con una media de un tamaño ligeramente menor.

Los Jackal-Wolf-like estarían englobados en los valores medios y superiores que presentan los cánidos actuales, con una media similar también.

Los Cursorial y los Transitional presentarían unos valores para las medias similares a los observados en los prociónidos actuales.

3.15 Aspectos generales.

En cuanto a la dentición superior, se observa que tanto los valores medios de los caninos como de los premolares, superan de media los del resto de carnívoros actuales, tanto en longitud como en anchura.

No ocurre lo mismo, en cambio, en los primeros y segundos molares superiores, que prácticamente coinciden sus medias con las del resto de carnívoros estudiados.

En la dentición inferior, los caninos, segundos, terceros y cuartos premolares, junto con el primer molar inferior, vuelven a superar a la distribución observada en las otras 9 familias de carnívoros. En cambio, los primeros premolares presentan una distribución muy similar a la del resto de carnívoros, al igual que ocurre en el caso de los segundos molares inferiores.

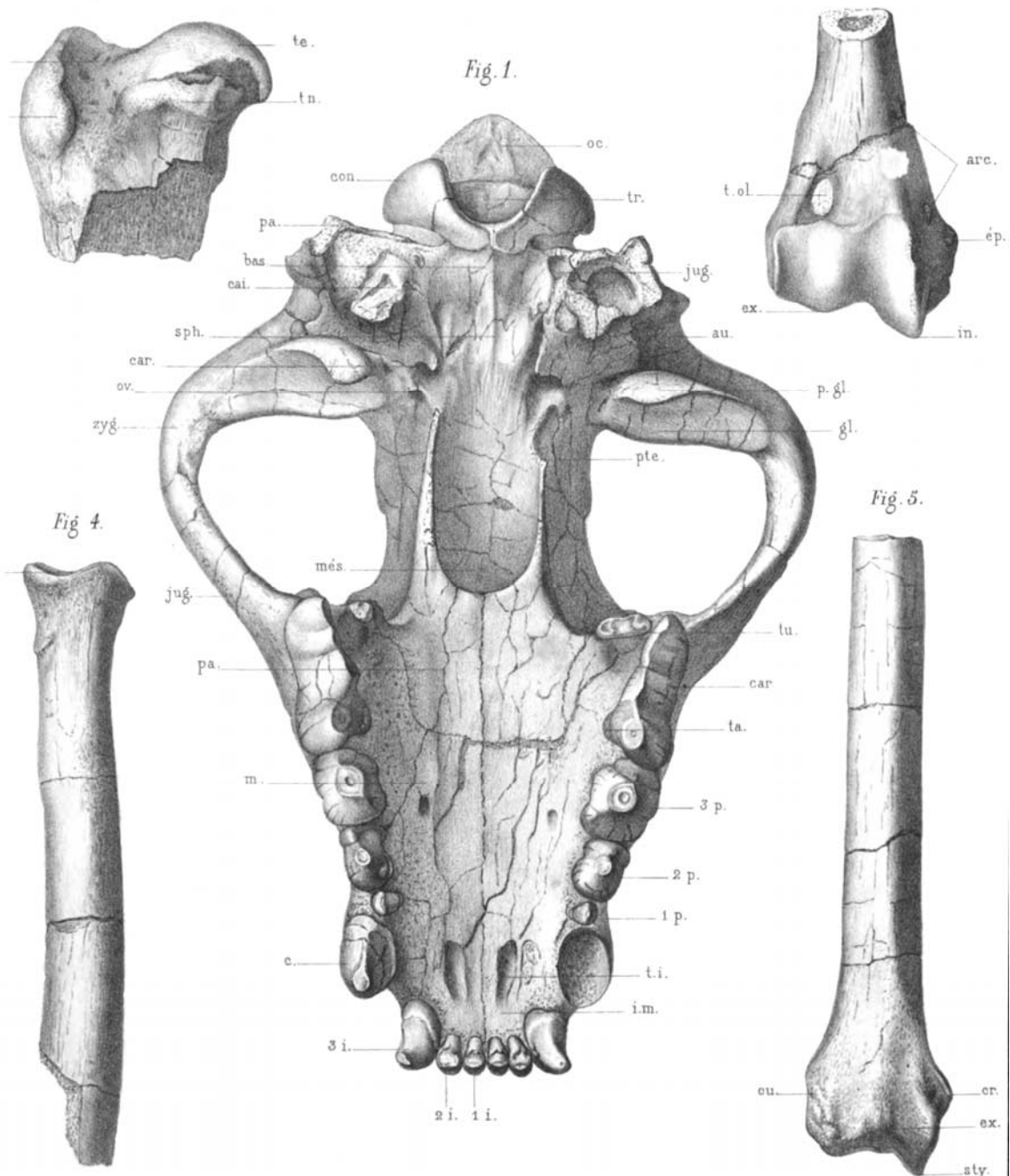
Se observa, pues, una tendencia en la evolución de la familia Hyaenidae al incremento en tamaño (tanto en longitud como en anchura) de la mayor parte de la dentición dedicada a la fracturación por un lado (segundo y tercer molar superior y tercero y cuarto inferior), como un incremento en el tamaño de las carníceras (cuarto premolar superior y primer molar inferior) y en los caninos (tanto superiores como inferiores), mientras que los primeros y segundos molares superiores y el segundo molar inferior, tienden a reducirse en tamaño desde los ecomorfos más basales (Mongoose-like y Civet-like) hacia los más derivados (Jackal-Wolf-like y a partir de ellos, Cursorial, Transitional y Fully-developed bone-crackers).

Muchos de los histogramas son bimodales debido que los ecomorfos más pequeños (Civet-like y Mongoose-like) se separanclamanete del resto.

En general los coeficientes de variación son mayores para el conjunto de la familia Hyaenidae que para los ecomorfos que la componen, los cuales tienen valores parecidos entre sí. Esto es lógico, dado que los ecomorfos son más homogéneos entre sí que el conjunto de todos ellos reunidos. Algo similar ocurre con el resto de familias respecto al orden. No obstante, en el caso de las familias, hay algunas que destacan por presentar cierta variabilidad intrínseca como es el caso de los félidos en algunas medidas de la dentición superior. Esto puede achacarse a que la muestra de esta familia está compuesta de formas muy pequeñas tipo gato o muy grandes tipo león o leopardo (en general esta familia no tiene muchos representantes de tamaño intermedio del tamaño del lince). Otras familias como los mustélidos presentan también coeficientes de variación algo mayores en algunas variables de la dentición superior e inferior como son los mustélidos, lo cual es atribuible a sus adaptaciones tan diversas. En otros casos como son los úrsidos o los eupléridos, la variación está justificada por incluir formas de morfologías extremas como son el oso panda (*Ailuropoda melanoleuca*) en el primero y el falanouc (*Eupleres goudotii*) en el segundo.



Capítulo 4: ANÁLISIS ALOMÉTRICOS





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

4.1 Análisis alométrico de la dentición de la familia Hyaenidae dentro del contexto del orden Carnivora

En un sentido amplio, alometría designa a “los cambios en las dimensiones relativas que están correlacionados con los cambios en las dimensiones globales” (Gayon, 2000). Los estudios alométricos ocupan un lugar central en las ciencias de la vida, particularmente aquellos relacionados con la masa corporal, dado que integran numerosos aspectos de la biología de cualquier animal (Gould, 1966; Peters, 1983) y obviamente, también de los carnívoros, tanto actuales (pe., Gittleman, 1985) como extintos (pe., Damuth y MacFadden, 1990; Van Valkenburgh, 1999).

Existen numerosos estudios en los que se ha analizado el cambio alométrico de la dentición en carnívoros, tomando como tamaño general la masa del organismo (pe., Creighton, 1980; Legendre y Roth, 1988; Van Valkenburgh, 1988, 1989, 1990). Sin embargo, son muchísimo más escasos los estudios alométricos en los que se relacionan longitud con anchura de las piezas dentales.

Börj Kurtén fue un pionero de este enfoque de los estudios alométricos en carnívoros, con un primer trabajo publicado en 1954, donde aplica las técnicas y conceptos sobre alometría que habían sido abordados por Huxley dos décadas antes en 1932. En este trabajo de 13 páginas, Kurtén introduce la aplicación de la alometría a diversas cuestiones: estudio de las mutaciones, polimorfismo genético, diferencias entre grupos y análisis del papel de la selección natural. Entre los ejemplos que expone se encuentran algunas variables dentales de *Felis silvestris* vs. *F. catus* así como *Meles meles* actuales vs. fósiles o *Ursus arctos* recientes en relación a *U. spelaeus*. Posteriormente, Kurtén (1955, 1958, 1964 y 1967) aplica los estudios alométricos a diversas cuestiones principalmente relacionadas con las diferencias entre grupos, básicamente en úrsidos, aunque también en otros grupos como las distintas especies/subespecies de *Crocota*. Esta línea de investigación apenas ha sido desarrollada posteriormente por otros autores. Dada la ausencia de trabajos sobre las proporciones relativas de las anchuras frente a las longitudes de las distintas piezas dentales en carnívoros, se ha procedido a la realización de esta breve sección.

El objetivo de este apartado es el de presentar las ecuaciones alométricas de la longitud frente a la anchura de las distintas piezas dentales en la familia Hyaenidae en relación a las otras familias del orden Carnivora. Es muy importante recordar que nuestra muestra para los representantes de algunas familias del orden es muy escasa (en particular de vivérridos, aunque también de mustélidos y herpéstidos) por lo que las ecuaciones obtenidas para estas familias hay que tomarlas como orientativas. Por este motivo y dado que los objetivos de la presente tesis están centrados en la familia Hyaenidae, el principal cometido de esta sección es el de analizar si los hiénidos se comportan como el resto de representantes actuales del orden o si presentan alguna particularidad.

4.1.1 Ecuaciones Alométricas.

A continuación, se exponen las ecuaciones alométricas que relacionan longitud y anchura en las distintas especies. Todas las ecuaciones están realizadas con logaritmos decimales de las medidas en milímetros. Aquellas ecuaciones no significativas al 95% de nivel de confianza están en *itálica* y en color gris. Aquellas que son significativamente distintas de la isometría (pendiente igual a 1) están en *negrita*. Para facilitar la lectura de las tablas, las familias están ordenadas de menor a mayor coeficiente de regresión.

Log(WC) on Log(LC)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Procyonidae	7	-0.078 ± 0.238	0.867 ± 0.318	0.050	1.684	0.041	0.599	0.519	0.072
Ursidae	8	-0.114 ± 0.257	0.952 ± 0.197	0.470	1.434	0.003	0.796	0.761	0.032
Felidae	18	-0.158 ± 0.028	1.041 ± 0.029	0.980	1.102	<0.001	0.988	0.987	0.028
Mustelidae	18	-0.206 ± 0.026	1.049 ± 0.033	0.979	1.119	<0.001	0.984	0.983	0.032
Carnivora	109	-0.254 ± 0.018	1.081 ± 0.022	1.037	1.125	<0.001	0.958	0.958	0.055
Canidae	32	-0.229 ± 0.035	1.099 ± 0.044	1.009	1.189	<0.001	0.954	0.953	0.041
Hyaenidae	34	-0.261 ± 0.059	1.100 ± 0.055	0.988	1.212	<0.001	0.927	0.925	0.050
Eupleridae	6	-0.265 ± 0.055	1.124 ± 0.082	0.896	1.352	<0.001	0.979	0.974	0.038
Viverridae	7	-0.361 ± 0.255	1.146 ± 0.337	0.280	2.012	0.019	0.698	0.638	0.062
Herpestidae	11	-0.318 ± 0.129	1.170 ± 0.200	0.718	1.622	<0.001	0.791	0.768	0.064

Tabla.4.1.1. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el canino superior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. Las regresiones no significativas están en itálica y en color gris. Aquellas distintas a la isometría están en negrita. Los interceptos y las pendientes están acompañados de sus errores estándar. 95% L.C.I y U.C.I se refieren a los límites inferiores y superiores del intervalo de confianza al 95% de la pendiente, respectivamente. R2 y R2 Corr. son los coeficientes de determinación y de determinación corregida para la regresión. SEE es el error estándar de la estimación.

Table.4.1.1. Regressions of upper canine log width on log length for the analyzed families of the order Carnivora. "Carnivora" includes the living species of the order excepting hyenids while "Hyaenidae" include extant and extinct species. Non-significant regression are displayed in grey italics. Regression statistically different from isometry are displayed in bold type. Intercepts and slopes are shown with their standard errors. 95% L.C.I. is the slope lower confidence limit at 95% and 95% U.C.I. is the slope upper confidence limit at 95%. R2 and R2 Corr. are the coefficient of determination and the adjusted R-squared respectively. SEE: standard error of the estimate.

Log(WP1) on Log(LP1)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Felidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ursidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Procyonidae</i>	6	<i>0.298 ± 0.330</i>	<i>0.037 ± 0.638</i>	<i>-1.734</i>	<i>1.808</i>	<i>0.956</i>	<i>0.001</i>	<i>-0.249</i>	<i>0.111</i>
<i>Viverridae</i>	6	<i>-0.056 ± 0.211</i>	<i>0.614 ± 0.416</i>	<i>-0.541</i>	<i>1.769</i>	<i>0.215</i>	<i>0.352</i>	<i>0.190</i>	<i>0.061</i>
Herpestidae	6	-0.055 ± 0.077	0.811 ± 0.209	0.231	1.391	0.018	0.790	0.737	0.052
Carnivora	57	-0.134 ± 0.035	0.919 ± 0.063	0.793	1.045	<0.001	0.795	0.791	0.069
Eupleridae	2	-0.210	1.048	-	-	-	-	-	-
Hyaenidae	35	-0.117 ± 0.052	1.070 ± 0.068	0.932	1.208	<0.001	0.883	0.880	0.056
Canidae	30	-0.242 ± 0.033	1.084 ± 0.053	0.975	1.193	<0.001	0.938	0.936	0.036
Mustelidae	6	-0.194 ± 0.079	1.194 ± 0.167	0.730	1.658	0.002	0.927	0.909	0.050

Tabla.4.1.2. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el primer premolar superior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.2. Regressions of upper first premolar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(WP2) on Log(LP2)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
<i>Ursidae</i>	5	0.009 ± 0.165	0.717 ± 0.232	-0.021	1.455	0.054	0.761	0.681	0.119
<i>Viverridae</i>	7	0.138 ± 0.472	0.334 ± 0.649	-1.334	2.002	0.628	0.050	-0.139	0.077
Carnivora	99	-0.094 ± 0.029	0.757 ± 0.041	0.676	0.838	<0.001	0.776	0.774	0.103
Herpestidae	6	-0.209 ± 0.164	0.925 ± 0.266	0.186	1.664	0.008	0.602	0.552	0.078
Canidae	31	-0.382 ± 0.065	1.000 ± 0.075	0.847	1.153	<0.001	0.860	0.855	0.053
Mustelidae	17	-0.180 ± 0.058	1.019 ± 0.098	0.810	1.228	<0.001	0.879	0.871	0.077
Felidae	14	-0.123 ± 0.021	1.021 ± 0.037	0.940	1.102	<0.001	0.984	0.938	0.055
Eupleridae	6	-0.230 ± 0.098	1.028 ± 0.162	0.578	1.478	0.003	0.910	0.887	0.057
Hyaenidae	48	-0.568 ± 0.074	1.277 ± 0.063	1.150	1.404	<0.001	0.898	0.896	0.053
Procyonidae	7	-0.466 ± 0.199	1.415 ± 0.304	0.634	2.196	0.006	0.812	0.775	0.043

Tabla.4.1.3. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el segundo premolar superior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.3. Regressions of upper second premolar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(WP3) on Log(LP3)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
<i>Viverridae</i>	7	-0.365 ± 0.945	0.213 ± 1.218	-2.918	3.344	0.868	0.006	-0.193	0.099
Herpestidae	11	0.066 ± 0.137	0.681 ± 0.208	0.210	1.152	0.010	0.544	0.493	0.064
Carnivora	110	-0.108 ± 0.058	0.800 ± 0.058	0.685	0.915	<0.001	0.640	0.636	0.121
<i>Ursidae</i>	8	-0.106 ± 0.115	0.957 ± 0.142	0.610	1.304	0.001	0.883	0.863	0.097
Felidae	18	-0.317 ± 0.035	1.012 ± 0.033	0.942	1.082	<0.001	0.984	0.982	0.026
Canidae	35	-0.451 ± 0.094	1.050 ± 0.103	0.840	1.260	<0.001	0.760	0.753	0.081
Eupleridae	6	-0.308 ± 0.116	1.104 ± 0.159	0.663	1.545	0.002	0.924	0.905	0.062
Mustelidae	17	-0.395 ± 0.052	1.213 ± 0.069	1.066	1.360	<0.001	0.954	0.951	0.055
Hyaenidae	58	-0.507 ± 0.044	1.224 ± 0.035	1.154	1.294	<0.001	0.957	0.956	0.039
Procyonidae	7	-0.338 ± 0.221	1.330 ± 0.309	0.536	2.124	0.008	0.787	0.745	0.065

Tabla.4.1.4. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el tercer premolar superior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.4. Regressions of upper third premolar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(WP4) on Log(LP4)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
<i>Viverridae</i>	7	0.434 ± 0.387	0.358 ± 0.428	-0.742	1.458	0.441	0.123	-0.053	0.079
Herpestidae	12	0.282 ± 0.148	0.550 ± 0.187	0.133	0.967	0.015	0.465	0.412	0.062
Carnivora	109	0.127 ± 0.056	0.670 ± 0.054	0.563	0.777	<0.001	0.591	0.587	0.115
<i>Eupleridae</i>	8	0.048 ± 0.126	0.745 ± 0.139	0.405	1.085	0.002	0.826	0.798	0.059
<i>Procyonidae</i>	7	0.132 ± 0.188	0.833 ± 0.225	0.255	1.411	0.014	0.733	0.680	0.064
Hyaenidae	61	-0.128 ± 0.043	0.907 ± 0.030	0.847	0.967	<0.001	0.938	0.937	0.041
<i>Canidae</i>	32	-0.332 ± 0.084	1.005 ± 0.075	0.852	1.158	<0.001	0.858	0.854	0.056
<i>Ursidae</i>	7	-0.167 ± 0.174	1.028 ± 0.152	0.637	1.419	0.001	0.902	0.882	0.046
<i>Felidae</i>	18	-0.356 ± 0.053	1.032 ± 0.042	0.943	1.121	<0.001	0.974	0.972	0.032
<i>Mustelidae</i>	17	-0.416 ± 0.163	1.280 ± 0.169	0.920	1.640	<0.001	0.793	0.780	0.122

Tabla.4.1.5. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el cuarto premolar superior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.5. Regressions of upper fourth premolar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(WM1) on Log(LM1)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
<i>Eupleridae</i>	8	0.913 ± 0.486	-0.252 ± 0.715	-2.002	1.498	0.736	0.020	-0.143	0.172
Viverridae	7	0.568 ± 0.211	0.446 ± 0.161	0.032	0.860	0.043	0.593	0.512	0.051
Herpestidae	10	0.381 ± 0.107	0.589 ± 0.178	0.179	0.999	0.011	0.578	0.525	0.040
Mustelidae	17	-0.349 ± 0.055	0.767 ± 0.072	0.614	0.920	<0.001	0.883	0.876	0.077
Carnivora	107	0.289 ± 0.031	0.783 ± 0.031	0.722	0.844	<0.001	0.859	0.857	0.094
<i>Procyonidae</i>	7	0.189 ± 0.140	0.801 ± 0.163	0.382	1.220	0.004	0.829	0.795	0.049
<i>Hyaenidae</i>	48	-0.371 ± 0.104	0.865 ± 0.121	0.621	1.109	<0.001	0.526	0.516	0.088
<i>Canidae</i>	35	0.176 ± 0.113	0.952 ± 0.116	0.716	1.188	<0.001	0.672	0.662	0.082
<i>Felidae</i>	14	0.223 ± 0.040	1.022 ± 0.083	0.841	1.203	<0.001	0.927	0.921	0.095
<i>Ursidae</i>	8	-0.646 ± 0.506	1.430 ± 0.345	0.586	2.274	0.006	0.741	0.698	0.064

Tabla.4.1.6. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el primer molar superior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.6. Regressions of upper first molar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(WM2) on Log(LM2)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Felidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mustelidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eupleridae	7	0.335 ± 0.101	0.628 ± 0.229	0.039	1.217	0.041	0.601	0.521	0.094
Carnivora	76	0.379 ± 0.027	0.652 ± 0.034	0.584	0.720	<0.001	0.832	0.830	0.091
Herpestidae	11	-0.366 ± 0.021	0.668 ± 0.045	0.566	0.770	<0.001	0.960	0.956	0.028
Procyonidae	7	0.243 ± 0.115	0.756 ± 0.151	0.368	1.144	0.004	0.833	0.800	0.055
Viverridae	7	0.230 ± 0.069	0.824 ± 0.128	0.495	1.153	0.001	0.893	0.872	0.059
Hyaenidae	23	0.203 ± 0.072	0.965 ± 0.103	0.751	1.179	<0.001	0.806	0.797	0.055
Canidae	35	0.097 ± 0.068	1.105 ± 0.089	0.924	1.286	<0.001	0.824	0.818	0.060
Ursidae	7	-0.491 ± 0.367	1.193 ± 0.260	0.525	1.861	0.006	0.809	0.770	0.057

Tabla.4.1.7. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el segundo molar superior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.7. Regressions of upper second molar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(Wc) on Log(Lc)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
<i>Viverridae</i>	6	-0.269 ± 0.494	0.936 ± 0.672	-0.930	2.802	0.236	0.326	0.158	0.086
Hyaenidae	39	-0.078 ± 0.037	0.954 ± 0.034	0.885	1.023	<0.001	0.956	0.955	0.032
Procyonidae	7	-0.181 ± 0.160	0.979 ± 0.215	0.426	1.532	0.006	0.806	0.767	0.064
Felidae	18	-0.127 ± 0.028	0.984 ± 0.030	0.920	1.048	<0.001	0.986	0.985	0.029
Herpestidae	12	-0.231 ± 0.080	0.994 ± 0.123	0.720	1.268	<0.001	0.866	0.853	0.047
Mustelidae	19	-0.172 ± 0.048	0.995 ± 0.062	0.864	1.126	<0.001	0.938	0.934	0.059
Eupleridae	5	-0.161 ± 0.043	1.032 ± 0.068	0.816	1.248	0.001	0.987	0.983	0.045
Carnivora	108	-0.227 ± 0.020	1.037 ± 0.024	0.989	1.085	<0.001	0.946	0.946	0.061
Canidae	32	-0.310 ± 0.032	1.124 ± 0.040	1.042	1.206	<0.001	0.963	0.962	0.037
Ursidae	8	-0.512 ± 0.290	1.238 ± 0.222	0.695	1.781	0.001	0.838	0.811	0.038

Tabla.4.1.8. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el canino inferior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.8. Regressions of lower canine log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(Wp1) on Log(Lp1)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Felidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Herpestidae	5	-0.083 ± 0.093	0.957 ± 0.281	0.063	1.851	0.042	0.795	0.726	0.084
Viverridae	5	-0.253 ± 0.203	0.966 ± 0.380	-0.243	2.175	0.085	0.683	0.577	0.062
Procyonidae	7	-0.172 ± 0.153	0.967 ± 0.300	0.196	1.738	0.023	0.675	0.610	0.069
Carnivora	65	-0.153 ± 0.030	0.969 ± 0.053	0.863	1.075	<0.001	0.842	0.840	0.074
Mustelidae	6	-0.187 ± 0.155	1.179 ± 0.354	0.196	2.162	0.029	0.735	0.668	0.089
Ursidae	7	-0.406 ± 0.129	1.275 ± 0.150	0.889	1.661	<0.001	0.935	0.922	0.027
Canidae	31	-0.334 ± 0.035	1.278 ± 0.061	1.153	1.403	<0.001	0.938	0.936	0.036
Hyaenidae	18	-0.245 ± 0.055	1.309 ± 0.097	1.103	1.515	<0.001	0.920	0.915	0.042
Eupleridae	3	-0.407 ± 0.673	2.112 ± 2.530	-	-	-	-	-	-

Tabla.4.1.9. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el primer premolar inferior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.9. Regressions of lower first premolar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(Wp2) on Log(Lp2)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Felidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Viverridae	6	0.269 ± 0.485	0.150 ± 0.676	-1.727	2.027	0.835	0.012	-0.235	0.091
Ursidae	7	0.263 ± 0.176	0.436 ± 0.228	-0.150	1.022	0.114	0.423	0.308	0.081
Carnivora	86	-0.108 ± 0.039	0.765 ± 0.054	0.658	0.872	<0.001	0.704	0.701	0.090
Mustelidae	17	-0.151 ± 0.042	0.917 ± 0.071	0.766	1.068	<0.001	0.918	0.913	0.057
Canidae	31	-0.420 ± 0.068	1.074 ± 0.079	0.912	1.236	<0.001	0.863	0.858	0.052
Herpestidae	12	-0.288 ± 0.107	1.099 ± 0.183	0.691	1.507	<0.001	0.783	0.761	0.059
Hyaenidae	58	-0.570 ± 0.055	1.283 ± 0.049	1.185	1.381	<0.001	0.926	0.924	0.049
Procyonidae	7	-0.507 ± 0.272	1.419 ± 0.415	0.352	2.486	0.019	0.700	0.640	0.054
Eupleridae	5	-0.603 ± 0.201	1.560 ± 0.327	0.519	2.601	0.017	0.884	0.845	0.102

Tabla.4.1.10. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el segundo premolar inferior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.10. Regressions of lower second premolar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(Wp3) on Log(Lp3)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
<i>Viverridae</i>	6	0.051 ± 0.545	0.500 ± 0.713	-1.480	2.480	0.521	0.110	-0.113	0.103
Herpestidae	11	-0.008 ± 0.126	0.579 ± 0.198	0.131	1.027	0.017	0.488	0.431	0.053
Ursidae	7	0.115 ± 0.100	0.682 ± 0.123	0.366	0.998	0.003	0.860	0.831	0.061
Carnivora	115	-0.185 ± 0.041	0.857 ± 0.051	0.756	0.958	<0.001	0.716	0.713	0.097
Mustelidae	18	-0.252 ± 0.065	1.016 ± 0.094	0.817	1.215	<0.001	0.879	0.872	0.071
Felidae	25	-0.340 ± 0.038	1.051 ± 0.042	0.964	1.138	<0.001	0.965	0.963	0.037
Canidae	35	-0.521 ± 0.090	1.144 ± 0.100	0.941	1.347	<0.001	0.798	0.791	0.073
Eupleridae	5	-0.437 ± 0.113	1.294 ± 0.162	0.778	1.810	0.004	0.955	0.940	0.061
Procyonidae	7	-0.436 ± 0.257	1.330 ± 0.364	0.394	2.266	0.015	0.728	0.673	0.062
Hyaenidae	61	-0.729 ± 0.050	1.388 ± 0.041	1.306	1.470	<0.001	0.951	0.950	0.044

Tabla.4.1.11. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el tercer premolar inferior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.11. Regressions of lower third premolar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(Wp4) on Log(Lp4)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Herpestidae	11	-0.145 ± 0.101	0.817 ± 0.140	0.500	1.134	<0.001	0.791	0.768	0.043
Ursidae	8	-0.049 ± 0.147	0.837 ± 0.138	0.499	1.175	0.001	0.860	0.837	0.053
Carnivora	116	-0.298 ± 0.036	0.993 ± 0.040	0.914	1.072	<0.001	0.846	0.845	0.077
Felidae	25	-0.407 ± 0.034	1.068 ± 0.033	1.000	1.136	<0.001	0.978	0.977	0.031
Mustelidae	18	-0.323 ± 0.065	1.091 ± 0.081	0.919	1.263	<0.001	0.918	0.913	0.065
Hyaenidae	61	-0.469 ± 0.040	1.145 ± 0.032	1.081	1.209	<0.001	0.956	0.955	0.035
Canidae	35	-0.523 ± 0.077	1.179 ± 0.081	1.014	1.344	<0.001	0.864	0.860	0.057
Procyonidae	7	-0.417 ± 0.273	1.249 ± 0.327	0.408	2.090	0.012	0.745	0.694	0.080
Eupleridae	5	-0.695 ± 0.198	1.503 ± 0.252	0.701	2.305	0.009	0.922	0.896	0.093
Viverridae	5	-0.710 ± 0.440	1.513 ± 0.522	-0.148	3.174	0.044	0.678	0.597	0.071

Tabla.4.1.12. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el cuarto premolar inferior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.12. Regressions of lower fourth premolar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(Wm1) on Log(Lm1)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Herpestidae	10	0.040 ± 0.101	0.630 ± 0.136	0.316	0.944	0.002	0.730	0.696	0.034
Procyonidae	7	0.004 ± 0.236	0.798 ± 0.259	0.132	1.464	0.028	0.655	0.585	0.086
Canidae	35	-0.261 ± 0.057	0.887 ± 0.049	0.787	0.987	<0.001	0.909	0.906	0.040
Carnivora	116	-0.217 ± 0.038	0.889 ± 0.036	0.818	0.960	<0.001	0.841	0.840	0.079
Hyaenidae	65	-0.309 ± 0.031	0.976 ± 0.024	0.928	1.024	<0.001	0.965	0.964	0.030
Eupleridae	7	-0.352 ± 0.155	1.069 ± 0.182	0.601	1.537	0.002	0.874	0.848	0.076
Felidae	25	-0.470 ± 0.025	1.112 ± 0.024	1.062	1.162	<0.001	0.990	0.989	0.021
<i>Viverridae</i>	5	<i>-0.415 ± 0.614</i>	<i>1.146 ± 0.655</i>	<i>-0.939</i>	<i>3.231</i>	<i>0.178</i>	<i>0.505</i>	<i>0.340</i>	<i>0.076</i>
Mustelidae	18	-0.680 ± 0.101	1.321 ± 0.099	1.111	1.531	<0.001	0.918	0.913	0.070
Ursidae	8	-0.948 ± 0.289	1.489 ± 0.219	0.953	2.025	<0.001	0.885	0.866	0.047

Tabla.4.1.13. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el primer molar inferior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.13. Regressions of lower first molar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(Wm2) on Log(Lm2)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Felidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eupleridae</i>	6	<i>0.064 ± 0.250</i>	<i>0.580 ± 0.378</i>	<i>-0.469</i>	<i>1.629</i>	<i>0.200</i>	<i>0.370</i>	<i>0.213</i>	<i>0.107</i>
Herpestidae	10	-0.015 ± 0.071	0.718 ± 0.114	0.455	0.981	<0.001	0.833	0.812	0.039
Procyonidae	7	-0.044 ± 0.128	0.737 ± 0.145	0.364	1.110	0.004	0.838	0.805	0.057
Hyaenidae	26	0.127 ± 0.065	0.744 ± 0.087	0.564	0.924	<0.001	0.755	0.722	0.048
Carnivora	88	-0.0312 ± 0.0290	0.868 ± 0.035	0.798	0.938	<0.001	0.876	0.875	0.084
Canidae	35	-0.077 ± 0.063	0.927 ± 0.073	0.778	1.076	<0.001	0.829	0.824	0.049
<i>Viverridae</i>	4	<i>-0.142 ± 0.178</i>	<i>1.124 ± 0.296</i>	<i>-0.150</i>	<i>2.398</i>	<i>0.063</i>	<i>0.878</i>	<i>0.817</i>	<i>0.045</i>
Mustelidae	15	-0.109 ± 0.045	1.180 ± 0.078	1.011	1.349	<0.001	0.946	0.942	0.070
Ursidae	8	-0.549 ± 0.405	1.266 ± 0.310	0.507	2.025	0.006	0.735	0.691	0.057

Tabla.4.1.14. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el segundo molar inferior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.14. Regressions of lower second molar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

Log(Wm3) on Log(Lm3)									
Family	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	p(slope=0)	R2	R2 Corr.	SEE
Felidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mustelidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Viverridae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Herpestidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eupleridae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Procyonidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hyaenidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Canidae	27	0.029 ± 0.053	0.835 ± 0.086	0.658	1.012	<0.001	0.785	0.777	0.052
Carnivora	36	-0.041 ± 0.025	0.955 ± 0.033	0.888	1.022	<0.001	0.962	0.960	0.052
Ursidae	8	-0.175 ± 0.215	1.076 ± 0.181	0.633	1.519	0.001	0.854	0.830	0.047

Tabla.4.1.15. Regresión del logaritmo de la anchura sobre el de la longitud para el tercer molar inferior de las distintas familias analizadas y de todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a los hiénidos. La explicación de la tabla está en la leyenda de la tabla 4.1.1.

Table.4.1.15. Regressions of lower third molar log width on log length. Abbreviations as in table 4.1.1.

4.1.2 Aspectos generales de las alometrías dentales

Salvo algunas familias que han sido insuficientemente muestreadas como son los vivérridos, la inmensa mayoría de familias de representantes actuales y la familia Hyaenidae (formas actuales y extintas) presentan correlaciones significativas entre las longitudes y anchuras de sus elementos dentales.

Quizás el aspecto más sorprendente es que, a nivel de familia, la mayoría de las pendientes para los representantes actuales no son significativamente distintas de la unidad, con lo que no puede descartarse la isometría de tales piezas dentales. Los cánidos son la familia actual que más alometrías presenta, implicando cinco piezas: los caninos superiores e inferiores con alometrías positivas y tres piezas de la dentición inferior con alometrías tanto positivas como negativas.

El conjunto de los representantes actuales del orden Carnivora (excluyendo a los hiénidos) son el único grupo que puede compararse con la familia Hyaenidae, dado que el primero comprende ocho familias y el segundo los seis ecomorfos que han ido apareciendo a lo largo del tiempo. Un aspecto que sorprende es que la mayoría de las alometrías detectadas en Carnivora son negativas (P2, P3, P4, M1, M2, p2, p3, m1 y m2) mientras que las alometrías en los hiénidos son principalmente positivas (P2, P3, p1, p2, p3, y p4) o relaciones en las que no se puede descartar la isometría (C, P1, M1, M2, c y m1). Dado que una alometría negativa implica un estrechamiento progresivo de la pieza mientras que una positiva lo que conlleva es a un engrosamiento del mismo, no es de extrañar que las alometrías positivas detectadas en hiénidos sean todas en piezas premolares, dado que éstas están involucradas en la fracturación de hueso. Las alometrías negativas observadas en Carnivora pueden estar implicadas en una función más secante a medida que las formas se hacen mayores, pues con ello aumenta el número de especies con hábitos hipercarnívoros, aunque no es el caso de los úrsidos.

Los únicos casos en el que los signos de las alometrias detectadas en Carnivora y Hyaenidae coinciden, son el de la carnífera superior y el segundo molar inferior, siendo en ambos casos de signo negativo. En el caso de la carnífera superior, en ambos casos se muestra un aumento de la capacidad cortante con el tamaño de la pieza al hacerse proporcionalmente más estilizadas, lo que puede estar reflejando una adaptación mayor para cortar carne. En el caso del segundo molar no está muy claro su significado funcional, pues en varias familias actuales esta pieza está involucrada en una función trituradora, pero en hiénidos tiende a desaparecer al aumentar de tamaño.

4.1.3 Alometrías respecto a la masa corporal.

Este breve capítulo no estaría completo si no se contemplaran, al menos con carácter introductorio, las relaciones entre las variables métricas de las piezas dentales respecto a la masa corporal.

Como se expresó en la introducción de este capítulo, la importancia de la masa corporal hace que ésta se haya intentado estimar para las especies fósiles. El libro publicado por Damuth y MacFadden (1990) probablemente sea el compendio más completo sobre la masa corporal en mamíferos extintos. Distintas contribuciones a esta obra (p.e., Fortelius, 1990; Damuth, 1990) advierten del riesgo de usar las dimensiones dentales para la estima de la masa corporal, al estar muy influida por la adaptación a la ecología trófica del grupo, entre otros problemas. A pesar de estos inconvenientes, algunos autores han basado importantes estudios sobre la evolución de la misma, estimándola exclusivamente a partir del esqueleto dental (p.e., Alroy, 1998).

Legendre y Roth (1988) analizaron la relación entre el área de la carnífera inferior y la masa corporal en carnívoros actuales y estimaron la masa para algunos fósiles (entre ellos la de *A. eximia*, arrojando un peso de 48 kg). Van Valkenburgh (1990) también realizó un estudio análogo usando entre otras medidas la longitud de la carnífera inferior, aunque advierte en él de los pobres resultados que se obtienen al usar este predictor en comparación con la longitud del cuerpo o del cráneo (el porcentaje del error de predicción en el caso del m1 fue del 138%, frente a un 66% de la longitud del cráneo).

A pesar de los pobres resultados obtenidos por Van Valkenburgh (1990) con el dental, se ha procedido a realizar las regresiones del logaritmo de la masa corporal sobre el logaritmo de las variables métricas analizadas en esta tesis para el conjunto de los carnívoros. Este proceso se ha llevado a cabo también excluyendo a los úrsidos y a *Eupleres goudoti*, al ser un claro "outlier". Los resultados para ambos grupos de análisis se recogen en la tablas 4.1.16 y 4.1.17.

Tomando como referencia los intervalos de confianza mínimo cuadráticos para las pendientes, así como los valores obtenidos para la pendiente según los ejes mayores reducidos, se puede comprobar que la mayoría de las piezas de la mandíbula superior crecen con alometrías negativas frente a la masa (pendiente < 3), mientras que no puede descartarse la isometría para mayoría de las piezas de la mandíbula inferior.

Los errores estándar de la estimación (SEE) son relativamente altos y aunque se reducen al efectuar los análisis sin la familia Ursidae y el "outlier", quedan en general lejos de los obtenidos por Van Valkenburgh (1990) para las regresiones no basadas en el esqueleto dental. No obstante, se presentan de manera sólo ilustrativa las estimas de masa corporal para un conjunto representativo de especies de hiénidos usando la longitud del canino superior y la

anchura de la carnecera inferior, dado que en el caso de excluir a los úrsidos, sus SEE se acercan incluso a los obtenidos por la anterior autora usando la longitud del cuerpo o del cráneo.

Estas estimas, de cualquier manera, han de tomarse con suma precaución y se necesita de un estudio mucho más amplio para proveer de estimas mejor fundadas, lo cual no se ha podido llevar a cabo dada las limitaciones en tiempo impuestas a la presente tesis.

Variable	N	Intercept	Slope	Slope (RMA)	95% L.C.I	95% U.C.I	R2	R2 Corr.	SEE	%SEE
LogLC	101	-1.439±0.092	2.654±0.106	2.857	2.444	2.864	0.863	0.862	0.265	83.9
LogWC	101	-0.789±0.075	2.399±0.106	2.622	2.189	2.609	0.837	0.835	0.289	94.4
LogLP2	95	-0.082±0.168	1.202±0.233	2.551	0.739	1.665	0.222	0.214	0.607	304.9
LogWP2	95	-0.009±0.111	1.733±0.229	2.806	1.278	2.188	0.381	0.375	0.542	248.0
LogLP3*	101	-1.127±0.204	2.238±0.234	3.229	1.774	2.702	0.480	0.475	0.515	227.7
LogWP3*	101	-0.578±0.143	2.287±0.228	3.222	1.835	2.739	0.504	0.499	0.503	218.7
LogLP4*	101	-1.889±0.204	2.537±0.191	3.169	2.158	2.916	0.641	0.638	0.428	168.0
LogWP4*★	101	-1.781±0.166	3.039±0.192	3.591	2.658	3.420	0.716	0.713	0.381	140.3
LogLM1	100	-0.029±0.163	1.029±0.194	2.182	0.644	1.414	0.222	0.214	0.633	329.8
LogWM1	100	-0.241±0.210	1.131±0.225	2.498	0.684	1.578	0.205	0.197	0.640	336.8
LogLM2	64	-0.659±0.083	1.867±0.104	2.038	1.659	2.075	0.839	0.836	0.270	86.4
LogWM2	64	-1.284±0.185	2.338±0.210	2.863	1.918	2.758	0.667	0.662	0.388	144.5
LogLc	100	-1.342±0.107	2.543±0.124	2.823	2.297	2.789	0.811	0.810	0.311	104.9
LogWc	100	-0.728±0.082	2.352±0.119	2.632	2.116	2.588	0.799	0.797	0.322	109.8
LogLp2*★	83	-1.070±0.216	2.464±0.293	3.608	1.881	3.047	0.466	0.460	0.516	228.4
LogWp2*★	82	-0.572±0.126	2.778±0.258	3.609	2.265	3.291	0.593	0.587	0.451	182.3
LogLp3*★	99	-1.332±0.191	2.575±0.229	3.420	2.120	3.030	0.567	0.562	0.461	188.7
LogWp3*★	99	-0.703±0.109	2.749±0.191	3.334	2.370	3.128	0.680	0.677	0.396	148.8
LogLp4*★	100	-2.033±0.157	3.079±0.168	3.499	2.746	3.412	0.774	0.772	0.341	119.1
LogWp4*★	100	-1.017±0.111	2.873±0.168	3.322	2.540	3.206	0.748	0.746	0.360	129.1
LogLm1*★	100	-2.264±0.178	2.866±0.164	3.296	2.541	3.191	0.756	0.754	0.354	126.0
LogWm1*★	100	-1.481±0.119	3.056±0.155	3.420	2.748	3.364	0.798	0.796	0.322	109.9
LogLm2	78	-1.184±0.114	2.309±0.137	2.600	2.036	2.582	0.789	0.786	0.322	109.8
LogWm2	78	-1.077±0.087	2.609±0.124	2.824	2.362	2.856	0.854	0.852	0.268	85.3
LogLm3	33	-0.498±0.130	2.150±0.164	2.336	1.816	2.484	0.847	0.842	0.253	79.0
LogWm3	33	-0.384±0.116	2.215±0.161	2.390	1.887	2.543	0.859	0.854	0.243	74.9

Tabla.4.1.16. Regresiones del logaritmo de la masa corporal sobre el de las variables métricas analizadas para todos los representantes del orden Carnivora. Tanto el intercepto como la pendiente van acompañados de sus errores estándar. Se incluye la pendiente según los ejes menores reducidos (RMA), los límites inferiores y superiores del intervalo de confianza al 95% de la media, el coeficiente de determinación (R2) y el de determinación corregido, el error estándar de la estimación (SEE) y el mismo expresado en porcentaje ($10^{SEE+2} - 100$). ★: el intervalo de confianza para la pendiente mínimo cuadrática incluye el valor de 3 (isometría). *: la pendiente RMA supera el valor de 3. Todas las regresiones son significativas al 99.9%.

Table.4.1.16. Regressions of Body mass on dental variables for the analyzed species of the order Carnivora. Intercepts and slopes are shown with standard errors. 95% L.C.I. is the slope lower confidence limit at 95%. 95% U.C.I. is the slope upper confidence limit at 95%. R2 and R2 Corr. are the coefficient of determination and the adjusted R-squared respectively. SEE: standard error of the estimate. %SEE: percentage of standard error of the estimate ($SEE=10^{SEE+2} - 100$). ★: the 95% confidence interval for the slope contains the value 3 (isometry). *: RMA slope is higher than 3. All of the regressions are significant at 99.9% confidence level.

Variable	N	Intercept	Slope	95% L.C.I	95% U.C.I	R2	R2 Corr.	SEE	%SEE
LogLC★	91	-1.570±0.102	2.796±0.123	2.552	3.040	0.852	0.85	0.243	74.9
LogWC	91	-0.860±0.079	2.468±0.120	2.230	2.706	0.827	0.825	0.263	83.0
LogLP2	88	-0.186±0.153	1.257±0.212	0.836	1.678	0.291	0.283	0.536	243.9
LogWP2	88	-0.072±0.101	1.726±0.206	1.316	2.136	0.449	0.443	0.473	197.1
LogLP3	91	-1.694±0.087	2.750±0.099	2.553	2.947	0.897	0.895	0.203	59.6
LogWP3	91	-0.823±0.099	2.516±0.158	2.202	2.830	0.74	0.737	0.322	110.0
LogLP4	91	-1.901±0.137	2.457±0.128	2.203	2.711	0.805	0.803	0.279	89.9
LogWP4★	91	-1.752±0.129	2.907±0.151	2.607	3.207	0.806	0.804	0.278	89.8
LogLM1	90	0.202±0.164	0.630±0.208	0.217	1.043	0.094	0.084	0.603	301.2
LogWM1	90	-0.056±0.200	0.828±0.219	0.393	1.263	0.139	0.13	0.588	287.4
LogLM2	54	-0.544±0.114	1.671±0.168	1.334	2.008	0.654	0.648	0.271	86.8
LogWM2	54	-0.877±0.164	1.734±0.196	1.341	2.127	0.601	0.593	0.292	95.7
LogLc★	90	-1.625±0.109	2.859±0.132	2.597	3.121	0.843	0.841	0.251	78.3
LogWc	90	-0.866±0.082	2.516±0.127	2.264	2.768	0.817	0.815	0.271	86.6
LogLp2	73	-1.242±0.121	2.507±0.163	2.182	2.832	0.768	0.765	0.276	88.9
LogWp2	72	-0.635±0.083	2.641±0.172	2.298	2.984	0.771	0.768	0.271	86.8
LogLp3★	90	-1.670±0.110	2.862±0.130	2.604	3.120	0.845	0.844	0.249	77.5
LogWp3★	90	-0.771±0.083	2.729±0.146	2.439	3.019	0.798	0.796	0.285	92.7
LogLp4★	90	-2.028±0.092	2.984±0.100	2.785	3.183	0.91	0.909	0.190	54.8
LogWp4★	90	-1.086±0.084	2.863±0.130	2.605	3.121	0.846	0.845	0.249	77.2
LogLm1	90	-2.136±0.163	2.690±0.154	2.384	2.996	0.776	0.774	0.300	99.4
LogWm1★	90	-1.548±0.099	3.076±0.133	2.812	3.340	0.86	0.858	0.238	72.8
LogLm2	68	-0.973±0.137	1.992±0.180	1.633	2.351	0.65	0.645	0.317	107.7
LogWm2	68	-0.994±0.085	2.414±0.132	2.150	2.678	0.836	0.833	0.217	65.0
LogLm3★	24	-0.422±0.313	2.038±0.503	0.995	3.081	0.428	0.402	0.258	81.2
LogWm3★	24	-0.523±0.231	2.492±0.417	1.627	3.357	0.618	0.601	0.211	62.5

Tabla.4.1.17. Regresiones del logaritmo de la masa corporal sobre el de las variables métricas analizadas para todos los representantes del orden Carnivora excluyendo a la familia Ursidae y a *Eupleres goudoti*. El resto igual que en la tabla 4.1.16. Todas las regresiones son significativas al 99.9%.

Table.4.1.17. Regressions body mass on dental variables for the order Carnivora excluding ursids and *Eupleres goudoti*. All of the regressions are significant at 99.9% confidence level. Abbreviations as in table 4.1.16.

Specie	BM on LC	BM on LC *	BM on Wm1	BM on Wm1*
<i>Protictitherium aegaeum</i>	n.a.	n.a.	11.0	9.8
<i>Protictitherium cingulatum</i>	n.a.	n.a.	3.4	3.0
<i>Protictitherium crassum</i>	8.2	8.1	9.0	8.0
<i>Protictitherium gaillardi</i>	4.2	4.0	5.3	4.7
<i>Protictitherium intermedium</i>	n.a.	n.a.	4.0	3.5
<i>Protictitherium thessalonikensis</i>	4.0	3.8	4.5	4.0
<i>Tungurictis spocki</i>	7.1	7.0	4.0	3.5
<i>Plioviverrops faventinus</i>	5.2	5.0	5.1	4.5
<i>Plioviverrops gaudryi</i>	n.a.	n.a.	2.0	1.7
<i>Plioviverrops gervaisi</i>	n.a.	n.a.	2.3	2.0
<i>Plioviverrops guerini</i>	n.a.	n.a.	5.1	4.5
<i>Plioviverrops orbigny</i>	2.1	1.9	2.8	2.4
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	29.1	30.8	34.6	31.1
<i>Hyaenictitherium minimum</i>	11.9	12.0	11.4	10.2
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>	n.a.	n.a.	48.4	43.6
<i>Hyaenictitherium parvum</i>	30.0	31.8	38.3	34.4
<i>Hyaenotherium wongii</i>	23.5	24.5	23.8	21.3
<i>Ictitherium aguirrei</i>	n.a.	n.a.	2.0	1.8
<i>Ictitherium ebu</i>	19.7	20.3	15.9	14.2
<i>Ictitherium ibericum</i>	23.8	24.9	15.0	13.4
<i>Ictitherium intuberculatum</i>	n.a.	n.a.	27.2	24.4
<i>Ictitherium pannonicum</i>	37.1	39.7	29.2	26.2
<i>Ictitherium viverrinum</i>	19.9	20.6	17.8	15.9
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	34.3	36.6	33.1	29.8
<i>Thalassictis certa</i>	n.a.	n.a.	26.3	23.6
<i>Thalassictis chinjiensis</i>	n.a.	n.a.	17.6	15.7
<i>Thalassictis montadai</i>	42.4	45.7	38.9	35.0
<i>Thalassictis robusta</i>	11.3	11.4	18.6	16.7
<i>Thalassictis spelaea</i>	13.4	13.5	22.9	20.5
<i>Chasmaporthetes australis</i>	n.a.	n.a.	79.5	71.8
<i>Chasmaporthetes bonisi</i>	48.2	52.3	76.1	68.7
<i>Chasmaporthetes borissaki</i>	44.0	47.5	35.3	31.7
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>	n.a.	n.a.	53.1	47.8
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	72.1	79.9	53.6	48.3
<i>Chasmaporthetes melei</i>	72.8	80.7	n.a.	n.a.
<i>Chasmaporthetes nitidula</i>	n.a.	n.a.	62.3	56.1
<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>	n.a.	n.a.	43.6	39.2
<i>Chasmaporthetes sp. from Florida</i>	n.a.	n.a.	67.9	61.2
<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	87.7	98.3	86.1	77.8
<i>Hyaenictis almerai</i>	n.a.	n.a.	50.2	45.2
<i>Hyaenictis hendeyi</i>	n.a.	n.a.	66.0	59.6
<i>Hyaenictis sp. B</i>	n.a.	n.a.	50.2	45.2
<i>Hyaenictis wehائي</i>	41.7	44.8	49.2	44.3
<i>Lycyaena chaeretis</i>	n.a.	n.a.	42.8	38.5
<i>Lycyaena dubia</i>	n.a.	n.a.	31.6	28.3
<i>Lycyaena macrostoma</i>	n.a.	n.a.	48.9	44.0
<i>Lycyaenops rhomboideae</i>	n.a.	n.a.	102.7	92.9
<i>Werdelinus africanus</i>	57.2	62.6	50.2	45.2
<i>Belbus djurabensis</i>	n.a.	n.a.	35.3	31.7
<i>Ikelohyaena abronia</i>	25.9	27.2	32.0	28.7
<i>Metahyaena confector</i>	n.a.	n.a.	20.5	18.3
<i>Palinhyaena reperta</i>	27.4	28.8	30.7	27.6
<i>Tongxinictis primordialis</i>	24.9	26.1	n.a.	n.a.
<i>Adcrocuta eximia</i>	68.8	76.1	78.7	71.0
<i>Allohyaena kadici</i>	n.a.	n.a.	97.1	87.8
<i>Crocata cf. eturono</i>	n.a.	n.a.	115.2	104.2
<i>Crocata crocata</i> (fossil)	64.6	71.2	94.8	85.7
<i>Crocata dietrichi</i>	n.a.	n.a.	52.5	47.3
<i>Crocata eturono</i>	n.a.	n.a.	98.9	89.4
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	35.3	37.7	40.7	36.5
<i>Pachycrocata brevirostris</i>	114.3	129.9	127.1	115.1
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)	n.a.	n.a.	67.1	60.5
<i>Parahyaena howelli</i>	n.a.	n.a.	48.0	43.2
<i>Pliocrocata perrieri</i>	76.8	85.4	72.7	65.6
<i>Crocata crocata</i> (living)	56.8	62.2	55.0	49.5
<i>Hyaena hyaena</i> (living)	41.1	44.2	40.0	35.9
<i>Parahyaena brunnea</i> (living)	58.3	63.9	63.7	57.4

Tabla.4.1.18. Estimaciones para la masa corporal (kg) usando la longitud del canino superior y la anchura de la carnífera inferior según la ecuación correspondiente de la tabla 4.1.16 y (*) de la 4.1.17, respectivamente.

Table.4.1.18. Body mass estimations (in kg.) for several species of hyenids based on the upper canine length and the lower carnassial width, using the corresponding equation in Table 4.1.16. and (*) in Table 4.1.17.

4.2 Análisis bivariantes de la dentición de la familia Hyaenidae dentro de su propio contexto

Es práctica común en trabajos de índole taxonómica, aunque también ecomorfológica, analizar las anchuras de las piezas dentales en función de su longitud o viceversa, tanto de valores medios como de elementos individuales (p.e., Kurten & Werdelin, 1988; Werdelin, 1988a, 1988b; Werdelin y Lewis, 2008; Vinuesa et al., 2017; Tseng et al. 2019). Sin embargo, hasta la fecha no se conocen estudios de esta índole para la familia Hyaenidae en su conjunto.

En consecuencia, a partir de las medias obtenidas para cada una de las especies (extintas y actuales) de la familia Hyaenidae se ha procedido a realizar una serie de comparativas representando la anchura frente a la longitud para cada uno de los elementos dentales de las mismas, tanto superiores (caninos, primeros, segundos, terceros y cuartos premolares, y primer y segundo molar) como inferiores (caninos, primeros, segundos, terceros y cuartos premolares y primer y segundo molar). También se han representado del mismo modo (para aquellas especies en las que se han conseguido datos) la longitud del trigónido frente a la del talónido del primer molar inferior. En todas ellas se ha incluido el ecomorfo correspondiente para cada especie (Mongoose-like, Civet-like, Jackal-Wolf-like, Cursorial, Transitional y Fully-developed bone-cracker).

Aunque para los estudios alométricos es aconsejable emplear las medidas transformadas logarítmicamente (pe., Peters, 1983; Damuth y MacFadden, 1990) en este apartado se ha usado la escala lineal (en milímetros para todos los casos), los cuales añaden claridad a la lectura al ser una medida directa y permite una fácil comparación entre las especies de esta familia.

Cada especie ha sido representada por su media en ambas variables. Este estudio, no obstante, se podría haber llevado a cabo utilizando los valores individuales para cada pieza, con lo cual se tendría una idea de la dispersión dentro de las especies. Sin embargo, esto no resulta muy adecuado para un estudio inclusivo a este nivel taxonómico dado que la representación de todas las observaciones (en algunos casos cercanos al millar) resta claridad a las gráficas. Además, el registro de las especies es muy dispar, en algunas especies supera la centena (pe., *Hyaenotherium wongii*) y en varios casos sólo se conoce una sola pieza por especie.

La cantidad de especies analizadas para cada uno de los análisis bivariantes, varía en cada análisis dependiendo de la cantidad de material preservado al que se ha tenido acceso. Así, en algunos casos se desconocen todos los elementos dentales de alguna de las mandíbulas como es el caso de la serie superior de *Lycyaenops rhomboideae* o bien se desconocen prácticamente todas las piezas como es el caso de la serie inferior de *Tungurictis spocki* del cual sólo se conoce el m1 y el m2. Además, en muchos casos las especies han perdido ciertas piezas dentales a lo largo su evolución (como por ejemplo son los segundos molares superiores e inferiores en los Fully-developed bone-crackers).

Especies	Abrev	Tipo	Especies	Abrev	Tipo
<i>Adcrocuta eximia</i>	Aexi	fully-developed bone cracker	<i>Ictitherium viverrinum</i>	Iviv	jackal/wolf-like
<i>Allohyaena kadici</i>	Akad	fully-developed bone cracker	<i>Ikelohyaena abronia</i>	Iabr	transitional bone-cracker
<i>Belbus beaumonti</i>	Bbea	transitional bone-cracker	<i>Lycyaena chaeretis</i>	Lcha	cursorial bone-meat eater
<i>Belbus djurabensis</i>	Bdju	transitional bone-cracker	<i>Lycyaena chaeretis macrostoma</i>	Lchm	cursorial bone-meat eater
<i>Chasmaporthetes australis</i>	Caus	cursorial bone-meat eater	<i>Lycyaena dubia</i>	Ldub	cursorial bone-meat eater
<i>Chasmaporthetes banisi</i>	Cbon	cursorial bone-meat eater	<i>Lycyaena macrostoma</i>	Lmac	cursorial bone-meat eater
<i>Chasmaporthetes borissiaki</i>	Cbor	cursorial bone-meat eater	<i>Lycyaenops rhomboideae</i>	Lrho	cursorial bone-meat eater
<i>Chasmaporthetes exitelus</i>	Cexi	cursorial bone-meat eater	<i>Lycyaenops silberbergi</i>	Lsil	cursorial bone-meat eater
<i>Chasmaporthetes gansgrisiensis</i>	Cgan	cursorial bone-meat eater	<i>Metahyaena confector</i>	Mcon	transitional bone-cracker
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	Clun	cursorial bone-meat eater	<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	Mbes	jackal/wolf-like
<i>Chasmaporthetes meleis</i>	Cmel	cursorial bone-meat eater	<i>Pachycrocuta brevirostris</i>	Pbre	fully-developed bone cracker
<i>Chasmaporthetes nitidula</i>	Cnit	cursorial bone-meat eater	<i>Palinhyena reperta</i>	Prep	transitional bone-cracker
<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>	Coss	cursorial bone-meat eater	<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)	Pbruf	fully-developed bone cracker
<i>Chasmaporthetes</i> sp. Florida	Cflo	cursorial bone-meat eater	<i>Parahyaena howelli</i>	Phol	fully-developed bone cracker
<i>Crocata crocata</i> (fossil)	Ccrof	fully-developed bone cracker	<i>Pliocrocuta perrieri</i>	Pper	fully-developed bone cracker
<i>Crocata dietrichi</i>	Cdie	fully-developed bone cracker	<i>Plioviverrops faventinus</i>	Pfsa	mongoose-like
<i>Crocata cf. eturono</i>	Ccfetu	fully-developed bone cracker	<i>Plioviverrops gaudryi</i>	Pgau	mongoose-like
<i>Crocata eturono</i>	Cetu	fully-developed bone cracker	<i>Plioviverrops gervaisi</i>	Pger	mongoose-like
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	Hhyaf	fully-developed bone cracker	<i>Plioviverrops guerini</i>	Pgue	mongoose-like
<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	Hafalm	cursorial bone-meat eater	<i>Plioviverrops orbigny</i>	Porb	mongoose-like
<i>Hyaenictis almerai</i>	Halm	cursorial bone-meat eater	<i>Protictitherium aegaeum</i>	Paeg	civet-like
<i>Hyaenictis graeca</i>	Hgra	cursorial bone-meat eater	<i>Protictitherium cingulatum</i>	Pcin	civet-like
<i>Hyaenictis hendeyi</i>	Hhen	cursorial bone-meat eater	<i>Protictitherium crassum</i>	Pcra	civet-like
<i>Hyaenictis</i> sp. A	HspA	cursorial bone-meat eater	<i>Protictitherium gaillardi</i>	Pgal	civet-like
<i>Hyaenictis</i> sp. B	HspB	cursorial bone-meat eater	<i>Protictitherium intermedium</i>	Pint	civet-like
<i>Hyaenictis wehietu</i>	Hweh	cursorial bone-meat eater	<i>Protictitherium thessalonikensis</i>	Pthe	civet-like
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	Hhya	jackal/wolf-like	<i>Thalassictis certa</i>	Tcer	jackal/wolf-like
<i>Hyaenictitherium minimum</i>	Hmin	jackal/wolf-like	<i>Thalassictis chinjiensis</i>	Tchi	jackal/wolf-like
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>	Hnam	jackal/wolf-like	<i>Thalassictis montadai</i>	Tmon	jackal/wolf-like
<i>Hyaenictitherium parvum</i>	Hpar	jackal/wolf-like	<i>Thalassictis robusta</i>	Trob	jackal/wolf-like
<i>Hyaenotherium wongii</i>	Hwon	jackal/wolf-like	<i>Thalassictis spelaea</i>	Tspe	jackal/wolf-like
<i>Ictitherium aguirrei</i>	Iagu	jackal/wolf-like	<i>Tongxinictis primordialis</i>	Tpri	transitional bone-cracker
<i>Ictitherium ebu</i>	Iebu	jackal/wolf-like	<i>Tungurictis spocki</i>	Tspo	civet-like
<i>Ictitherium ibericum</i>	Iibe	jackal/wolf-like	<i>Werdelinus africanus</i>	W afr	cursorial bone-meat eater
<i>Ictitherium intuberculatum</i>	Iint	jackal/wolf-like	<i>Crocata crocata</i> (living)	Ccroi	fully-developed bone cracker
<i>Ictitherium kurteni</i>	Ikur	jackal/wolf-like	<i>Hyena hyena</i> (living)	Hhyal	fully-developed bone cracker
<i>Ictitherium pannonicum</i>	Ipan	jackal/wolf-like	<i>Parahyaena brunnea</i> (living)	Pbrul	fully-developed bone cracker

Tabla.4.2.1. Nombre de las especies analizadas de la familia Hyaenidae, con su abreviatura y su ecomorfo asociados.

Table.4.2.1. Abbreviations used for species and inferred ecomorph.

4.2.1 Canino superior.

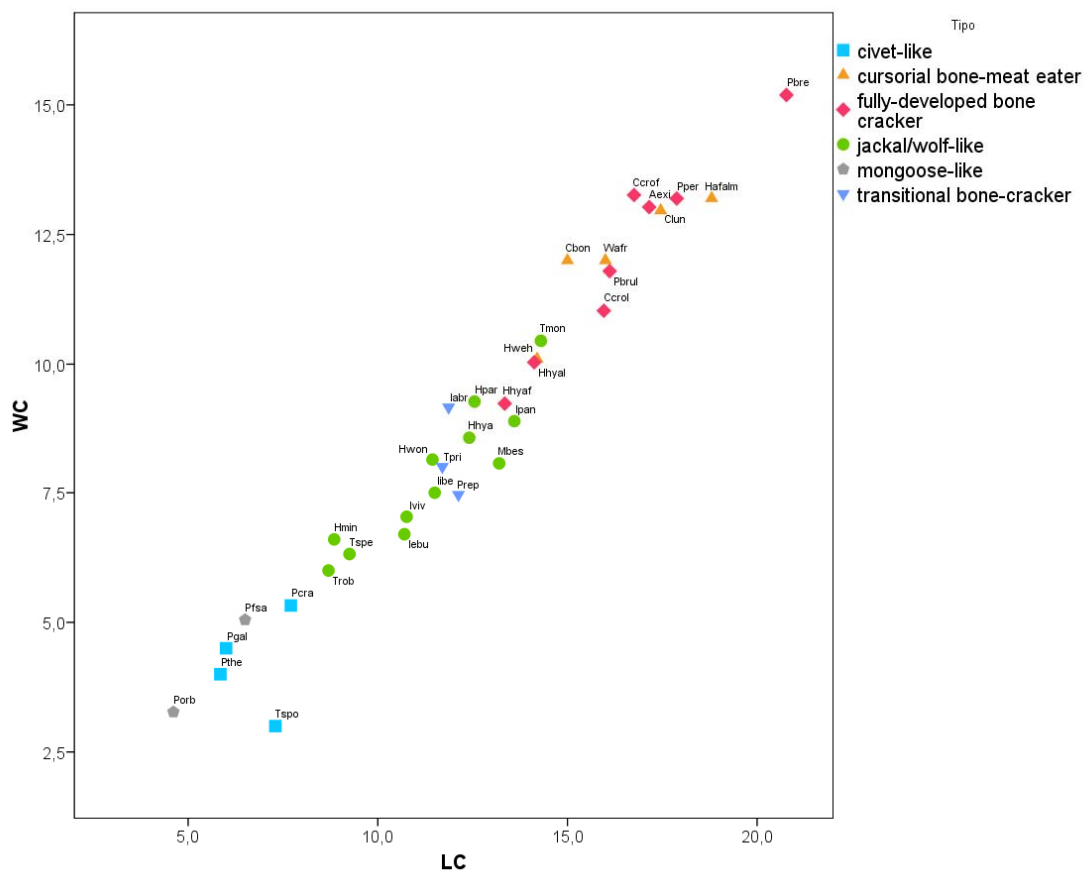


Fig.4.2.1. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del canino superior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.1. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the upper canine in the family Hyaenidae.

Para el análisis bivalente de los Caninos superiores de la familia Hyaenidae se han obtenido un total de 691 medidas (349 longitudes y 342 anchuras), para un total de 34 especies. Para *Chasmaporthetes melei* y *Chasmaporthetes borissiaki* se dispone de las longitudes, pero no de las anchuras. El análisis bivalente se ha realizado con 2 Mongoose-like, 4 Civet-like, 12 Jackal-Wolf-like, 5 Cursorial y 8 Fully-developed bone-crackers.

Se observa una tendencia lineal clara a un aumento de tamaño en los dos ejes en el conjunto de la familia Hyaenidae. Los ecomorfos se disponen desde los Mongoose-like y los Civet-like, presentando tamaños similares en la zona más baja de la recta, aumentando progresivamente de tamaño con los Jackal-Wolf-like y los Transitional y por último y con tamaños mayores los Cursorial y los Fully-developed bone-crackers, con la hyena gigante *Pachycrocuta brevirostris* coronando las especies con los caninos de mayor tamaño.

En el caso de *Tungurictis spocki*, el cual queda un poco aislado, sólo se poseen medidas para un canino superior derecho que además son estimadas por no encontrarse completo (Hunt y Solounias, 1991), y quizás la anchura puede ser incorrecta y estar infravalorada. En tal caso, probablemente ésta sea la razón por la que en el gráfico tiende a desplazarse hacia una

posición inferior en el eje de ordenadas, saliéndose de la tendencia general que se observa para el resto de especies de hiénidos.

El ecomorfo Transicional, constituido en este análisis por *Tongxinictis primordialis*, *Palinhyana reperta* y *Ikelohyaena abronia*, presentan unos caninos superiores que los llevan a disponerse en un tamaño intermedio entre los valores observados para el ecomorfo Jackal-Wolf-like.

Los Fully-developed bone-crackers que presentan un tamaño de caninos menor, son los representantes fósiles y actuales de *Hyaena hyaena*, respectivamente. Prácticamente con las mismas medidas para los caninos superiores que muestra esta última aparece el primer Cursorial, *Hyaenictis wehaietu* y justo por encima, el último de los representantes del ecomorfo Jackal-Wolf-like, *Thalassictis montadai*.

En el caso de *Hyaenictis affinis almerai* sólo se posee de un único canino superior (Vinuesa *et al.* 2016), cuya anchura, además, había sido publicada con una medida incorrecta, cosa que fue subsanada gracias a la medición mediante TpsDig2 a partir de una fotografía publicada en el artículo y corregida posteriormente, como se puede observar en el apartado de material y métodos de la presente tesis doctoral.

4.2.2 Primer premolar superior.

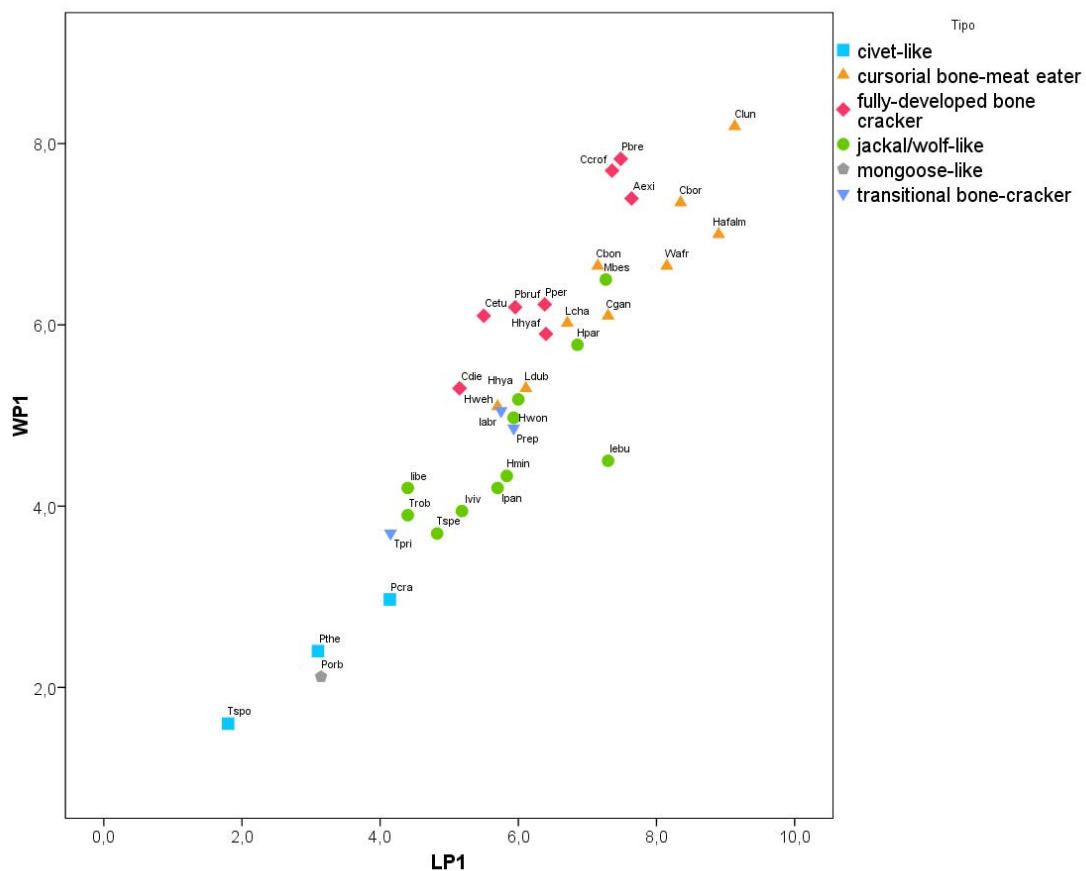


Fig.4.2.2. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del primer premolar superior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.2. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the first upper premolar in the family Hyaenidae.

En el caso del primer premolar superior el gráfico está confeccionado con un total de 414 medidas (208 longitudes y 206 anchuras) de un total de 35 especies (para *Lycyaenops silberbergi* no se conoce la anchura), correspondiendo a 1 Mongoose-like, 3 Civet-like, 11 Jackal-Wolf-like, 3 Transitional, 9 Cursorial y 8 Fully-developed bone-crackers.

En la gráfica se observa una dispersión mayor que en el caso del canino superior, pero sigue habiendo una semejanza razonable a una recta.

Curiosamente, este es uno de los pocos dientes en los que hay especies que presentan mayor anchura que longitud de la pieza, puesto que incluso en los premolares de las formas durófagas, son más largos que anchos. Las especies en las que ocurre esto son los representantes fósiles de *Parahyaena brunnea* y *Crocota crocuta* y las especies extintas *Crocota dietrichi*, *Crocota eturono* y *Pachycrocota brevirostris*.

En la zona más baja, vuelven a concentrarse los ecomorfos de Mongoose-like y de Civet-like. Como caso curioso, aparece justo a continuación un Transitional (*Tongxinictis primordialis*), con un tamaño del primer premolar superior inferior al del resto de Jackal-Wolf-like. Los otros dos Transitional (*Ikelohyaena abronia* y *Palinhyaena reperta*) se sitúan aproximadamente con un tamaño medio al rango total observado para el ecomorfo Jackal-Wolf-like. Con un tamaño similar al de estos dos, aparecen los primeros ejemplares de los dos ecomorfos restantes (Cursorial y Fully-Developed bone-crackers). La especie que presenta un primer premolar superior de mayor tamaño es *Chasmaporthetes lunensis*.

Miohyaenotherium bessarabicum presenta un primer premolar especialmente grande, situándose sobre la mitad de la nube de puntos de los Cursorial y los Fully-developed bone-crackers. Estos dos ecomorfos se distribuyen a lo largo del gráfico bivariante con dos tendencias diferenciadas: mientras los Cursorial mantienen unas proporciones similares a la de los otros cuatro ecomorfotipos siguiendo la misma tendencia en cuanto a la longitud y anchura del primer premolar superior, se observa un incremento en la anchura en las especies que engloban el ecomorfo Fully-developed bone-cracker.

Por último, *Ictitherium ebu* presenta un primer premolar superior anormalmente más largo para su anchura. Sólo se conoce un único premolar superior derecho del único cráneo conservado que corresponde con el holotipo (KNM-LT 23145) que, aunque no se mencione en el texto de su descripción (Leakey y Harris, 2003), podría estar fragmentado. En la publicación los autores no presentan fotografías del espécimen, sino ilustraciones del mismo, en el cual aparece también ilustrado el cuarto premolar inferior completo. Sin embargo, en la Tabla 7.12 de tal publicación aparece con su longitud aproximada, lo que avala que realmente estaría incompleto. Por todo esto, podemos pensar que su anchura esté infravalorada y se aleje del resto de especies de la familia Hyaenidae por este motivo en concreto.

4.2.3 Segundo premolar superior.

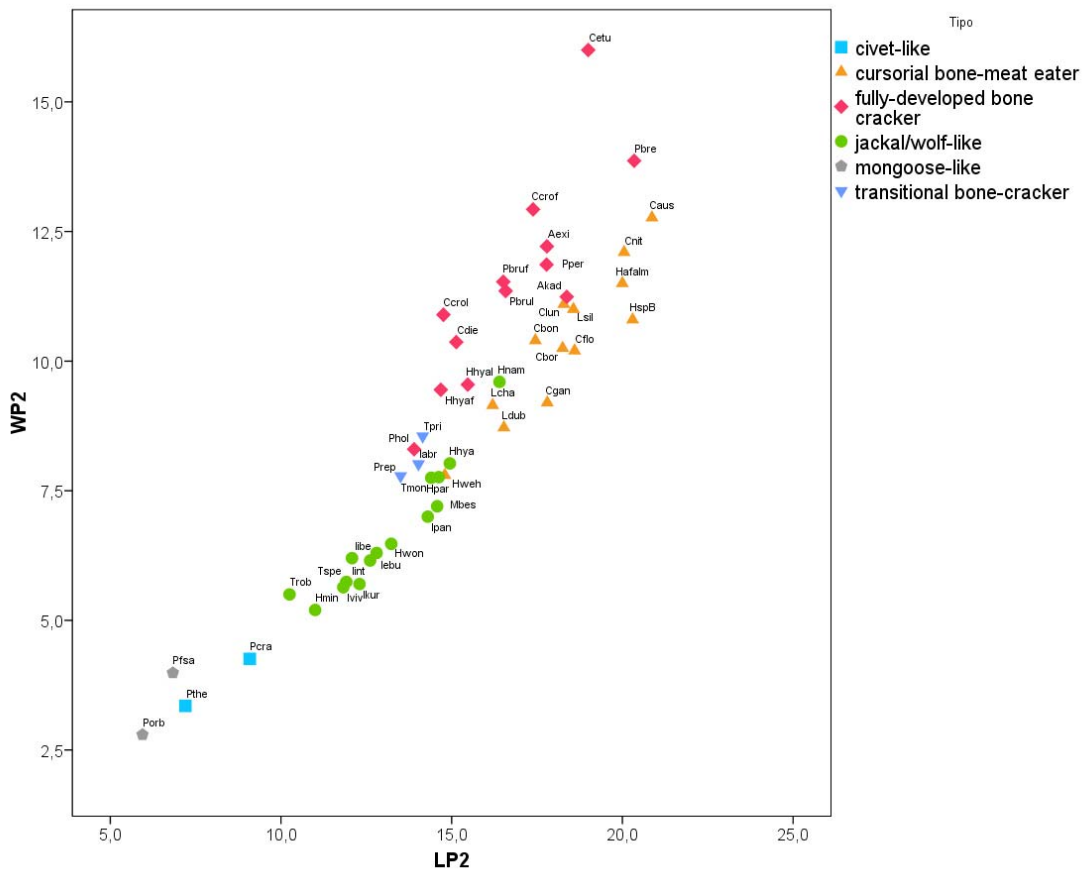


Fig.4.2.3. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del segundo premolar superior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.3. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the second upper premolar in the family Hyaenidae.

Se han obtenido las medidas de anchura y longitud del segundo premolar superior para un total de 48 especies de hiénidos, entre extintos y actuales. En el caso de *Chasmaporthetes melei*, *Protictitherium gaillardi*, *Tungurictis spocki* y *Werdelinus africanus*, no se ha podido obtener sus respectivas anchuras y sólo se poseen sus longitudes, por lo que han sido excluidos. La figura ha sido obtenida a partir de 1.443 medidas individuales (749 longitudes y 694 anchuras) correspondiendo a 2 Mongoose-like, 2 Civet-like, 15 Jackal-Wolf-like, 3 Transitional, 13 Cursorial y 13 Fully-developed bone-crackers.

Se vuelve a observar una tendencia en las especies de hiénidos a colocarse rectilíneamente, pero en este caso, las especies de mayor tamaño presentan un mayor rango de dispersión que las de tamaño medio y pequeño. Este es el primero de los casos que veremos donde la nube de puntos se ensancha porque los ecomorfos Fully-developed bone-cracker y Cursorial tienden a separarse, como consecuencia de la adaptación a una dieta más durófaga. El segundo premolar superior es empleado junto al tercer premolar superior y los terceros y cuartos premolares inferiores como los elementos fracturadores en los casos de una dieta típica durófaga. Para poder alcanzar tal tipo de dieta, se tiende a un aumento en la anchura de estas piezas dentales, haciéndolas más masivas y óptimas para la fracturación de los huesos en el caso de los Fully-developed bone-crackers.

En la zona baja del gráfico bivalente vuelven a presentar tamaños similares las especies que componen los ecomorfos de Mongoose-like y de Civet-like, siendo la de menor tamaño *Plioviverrops orbigny*. A continuación, aparecen distribuidas en una región bien definida las

especies representantes del ecomorfo Jackal-Wolf-like, con una excepción en cuanto al tamaño, que sería *Hyaenictitherium namaquensis*. Éste se halla inmerso en el mismo espacio ocupado entre los ecomorfos Cursorial y Fully-developed bone-crackers, siendo el representante de mayor tamaño de los Jackal-Wolf-like.

A mitad del gráfico se concentran las tres especies del ecomorfo Transitional para las cuales se han obtenido datos. En medio de las tres especies aparece *Parahyaena howelli* como primer representante del ecomorfo Fully-developed bone-cracker, y cerca de las cuatro, *Hyaenictis wehaietu*, como el primero de los Cursorial. Estos últimos continúan la misma tendencia que la observada desde los Mongoose-like, Civet-like y Jackal-Wolf-like, mientras que se observa un cambio en la pendiente partiendo justo en los ejemplares pertenecientes al ecomorfo Transitional y englobando a estos y al resto de las especies del ecomorfo Fully-developed bone-cracker. Éstos presentan unas anchuras mayores para el segundo premolar superior con respecto a su longitud que el resto de hiénidos estudiados.

Como un caso especial tenemos a *Crocota eturono*. Ésta presenta el segundo premolar más masivo de todas las especies (actuales y fósiles) de hiénidos conocidos. En total se conoce únicamente un P2 superior para la especie, siendo parte de una maxila superior (DIK-73-1) que ha sido atribuida a la misma por Geraards *et. al.* (2014) (el holotipo de *Crocota eturono* es la hemimandíbula inferior KNM-WT 40181 descrita por Werdelin y Lewis en 2008).

4.2.4 Tercer premolar superior.

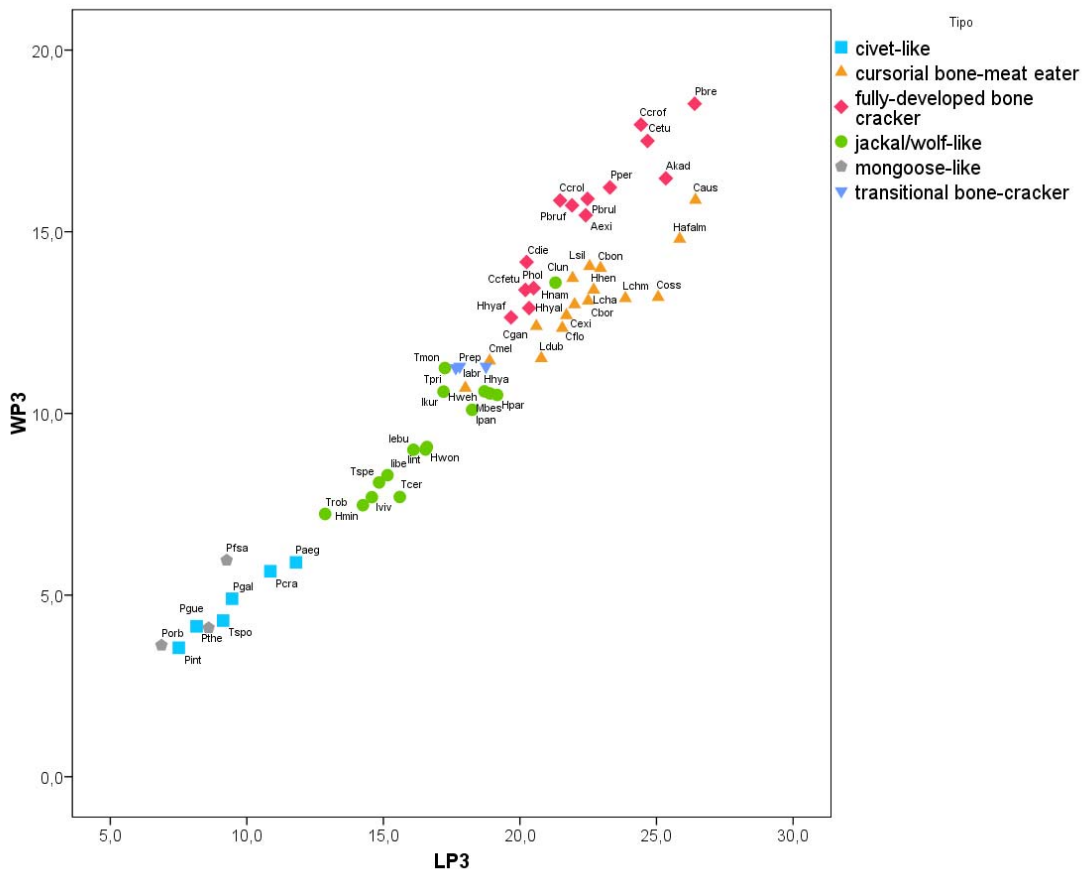


Fig.4.2.4. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del tercer premolar superior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.4. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the third upper premolar in the family Hyaenidae.

Para el análisis bivariante del tercer premolar superior se han obtenido un total de 1.879 medidas (972 longitudes y 907 anchuras) para 58 especies diferentes de hiénidos, actuales y fósiles. *Chasmaporthetes nitidula* y *Werdelinus africanus* a pesar de presentar esta pieza, no está preservada como para obtener su anchura. De estas 58, 3 pertenecen al ecomorfo Mongoose-like, 6 Civet-like, 16 Jackal-Wolf-like, 3 transicional, 16 Cursorial y 14 Fully-developed bone-crackers.

Al igual que en el caso anterior, se observan a los diferentes ecomorfos alineados a lo largo de una recta imaginaria, encontrándose en la zona inferior superpuestos los Mongoose-like y los Civet-like, siendo *Plioviverrops faventinus* el único que presenta un P3 proporcionalmente un poco más ancho que el resto.

A continuación, siguen la misma pendiente las especies del ecomorfo Jackal-Wolf-like. De todas las especies de este ecomorfo, vuelve a llamar la atención *Hyaenictitherium namaquensis*, puesto que presenta un tercer premolar superior de un tamaño muy superior al del resto de especies atribuidas a este ecomorfo, llevándole, como en el caso del segundo premolar superior, a tamaños medios observados tanto para el ecomorfo Cursorial como para el ecomorfo Fully-developed bone-crackers.

Justo hacia la mitad del conjunto de especies estudiadas, y hacia el final del ecomorfo Jackal-Wolf-like (con la excepción de *Hyaenictitherium namaquensis*), están los tres representantes del ecomorfo Transicional, y a continuación, siguiendo la misma pendiente, se sitúan los Cursorial (siendo el más pequeño el tercer premolar superior que presenta *Hyaenictis whehaietu*), y avanzando en tamaño hasta *Chasmaporthetes australis*.

A partir del ecomorfo Transicional, se alinean con una nueva pendiente las especies pertenecientes a los Fully-developed bone-crackers. En ellas se observa un aumento proporcional mayor para la anchura del tercer premolar superior que en el resto de especies de la familia Hyaenidae. Puesto que, junto con el segundo premolar superior, el tercer premolar superior es la siguiente pieza dental del maxilar utilizada en los hiénidos para fracturar huesos, observamos un gráfico bivariante muy similar en los dos dientes, con la excepción de que los valores para *Crocota eturono*, aun siendo muy elevados, no presenta un cambio en anchura tan drástico como en el anterior premolar. Se observa también que las especies fósiles de *Hyaena hyaena* y *Parahyaena brunnea* presentan valores similares a las de sus contemporáneos actuales, mientras que en el caso de *Crocota crocuta*, la especie fósil (realmente un compendio de varias subespecies como se ha tratado en el capítulo de material y métodos), presenta unos valores mucho más elevados que sus representantes actuales, siendo los hiénidos que presentan un tercer premolar de mayor tamaño a excepción de la hiena gigante *Pachycrocota brevirostris*.

4.2.5 Cuarto premolar superior.

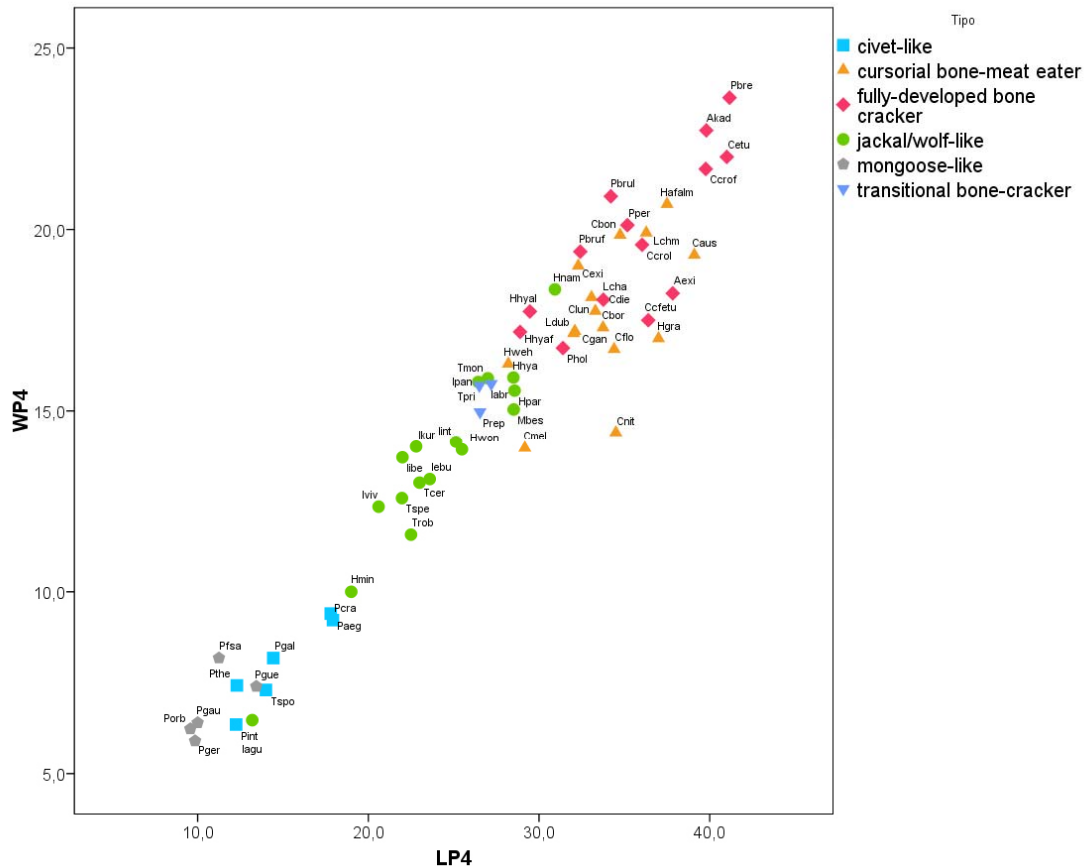


Fig.4.2.5. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the fourth upper premolar in the family Hyaenidae.

Para el análisis bivalente de la carnícera superior de las especies de la familia Hyaenidae se han recopilado un total de 1.808 medidas individuales (944 longitudes y 864 anchuras), para un total de 61 especies de hiénidos (de *Hyaenictis hendeyi* sólo tenemos la anchura y de *Thalassictis chinjiensis* sólo la longitud), los 3 actuales y las 58 especies extintas. Estas se reparten en los ecomorfotipos de la siguiente forma: 5 Mongoose-like, 6 Civet-like, 17 Jackal-Wolf-like, 3 Transitional, 16 Cursorial y 14 Fully-developed bone-crackers.

En el caso de la carnícera superior se observa que todas las especies se distribuyen en torno a una recta imaginaria y, aunque existe cierta tendencia a que los Cursorial tengan esta pieza algo menos masiva, el efecto no es tan llamativo como en los otros premolares, puesto que el cuarto premolar superior es la carnícera y consecuentemente pasa a tener una función diferente a la fracturación de hueso en los hiénidos.

En la parte inferior de la gráfica vuelven a solaparse los dientes de los ecomorfos Mongoose-like y Civet-like, pero en este caso observamos una excepción, que es la presencia de *Ictitherium aguirrei*, un representante del ecomorfo Jackal-Wolf-like, pero de un tamaño mucho menor al del resto de especies del mismo género y ecomorfo. *Ictitherium aguirrei* se conoce sólo por unas pocas piezas sueltas, siendo su holotipo un primer molar inferior (ES-4) y un P4 superior (ES-10, analizado en este caso particular) y un primer molar superior (ES-15), del yacimiento de Escobosa del Calatañazor en España y posiblemente algunos ejemplares de Pasalar y Çandır en Turquía y, con ciertas reservas, en Vieux-Collonges en Francia (Sesé, C. 1980). Curiosamente, es una especie que no aparece contemplada por Werdelin & Solounias 1991. Sesé, C. 1980 indica que sería la primera separación del género *Ictitherium* de *Plioviverrops*, manteniendo aún algunas características del género *Protictitherium*. Puesto que no he encontrado información posterior que indique lo contrario, se mantiene la especie en los análisis, pero con reservas.

A continuación, se colocan las especies pertenecientes al ecomorfo Jackal-Wolf-like, empezando por *Hyaenictitherium minimum* y prolongándose aumentando el tamaño hasta *Hyaenictitherium hyaenoides*. Como un caso extremo embebido en mitad de los ecomorfos Cursorial y Fully-developed bone-crackers está *Hyaenictitherium namaquensis*. De esta especie tenemos medidas, en cuanto a la dentición superior, del segundo, tercero y cuarto premolares (además de la longitud del primer molar superior) y en todos los casos se nos muestra como un representante del género *Hyaenictitherium* de un tamaño enorme.

Cercanas en anchura a las especies del ecomorfo Jackal-Wolf Like, aparecen las tres especies adscritas al ecomorfo Cursorial pero con unas longitudes mucho mayores para la carnícora: *Chasmaporthetes melej*, *Chasmaporthetes nitidula* y *Chasmaporthetes ossifragus*. Esto nos indica que, poseyendo longitudes más o menos como el resto de las especies que componen a su ecomorfo, sus carnícoras son mucho más estrechas, quizás siendo este hecho relacionado con una mayor capacidad cortante de este diente.

El caso particular de *Chasmaporthetes nitidula* se trata de ejemplares procedentes de dos yacimientos distintos (Sterkfontein y Drimolen). En el yacimiento de Sterkfontein, se poseen la longitud de un único diente (S94-13225, con 37.8mm) y la anchura de otro diente diferente (SF 363, con 15.4mm), mientras que en el de Drimolen se posee un único ejemplar de carnícora superior (DN 404), cuya medida en longitud es aproximativa (31.2mm) y la anchura es de tan sólo 13.4mm. De por sí se aprecia una gran diferencia entre las longitudes y anchuras de los dos yacimientos, por lo que, con reservas, se ha calculado su media para la especie en conjunto y se ha ploteado en el gráfico bivalente, resultando en un valor atípico para la especie.

Es bien conocido que los dientes vestigiales, como es el caso de esta pieza en los ecomorfos más avanzados, presentan una mayor variabilidad (Dayan *et al.*, 2002). Sin embargo, la naturaleza de la dispersión en este caso proviene de aunar especies en las que la pieza es plenamente funcional con otras en las que tiene un papel residual.

Las especies del ecomorfo Jackal-Wolf-like son las que presentan un primer molar superior de longitud mayor con respecto a la anchura, siendo la que lo muestra de mayor tamaño *Ictitherium pannonicum*. Los Cursorial aparecen distribuidos en dos grupos, siendo los que poseen un primer molar superior de menor tamaño *Werdelinus africanus*, *Lycyaena chaeretis macrostoma* y *Hyaenictis affinis almerai*, mientras que el resto de especies de *Lycyaena* y de *Chasmaporthetes*, junto con *Hyaenictis graeca* se engloban en la zona alta del gráfico bivalente, con unos molares más anchos y sólo un poco más largos que las anteriores.

La mayoría de los Fully-developed bone-crackers (con la excepción de *Crocota crocuta* actual y *Crocota crocuta* fósil), muestran unos primeros molares de longitudes similares a los ecomorfos Mongoose-like y Civet-like, pero con unas anchuras ligeramente superiores a las de las especies de estos ecomorfos.

4.2.7 Segundo molar superior.

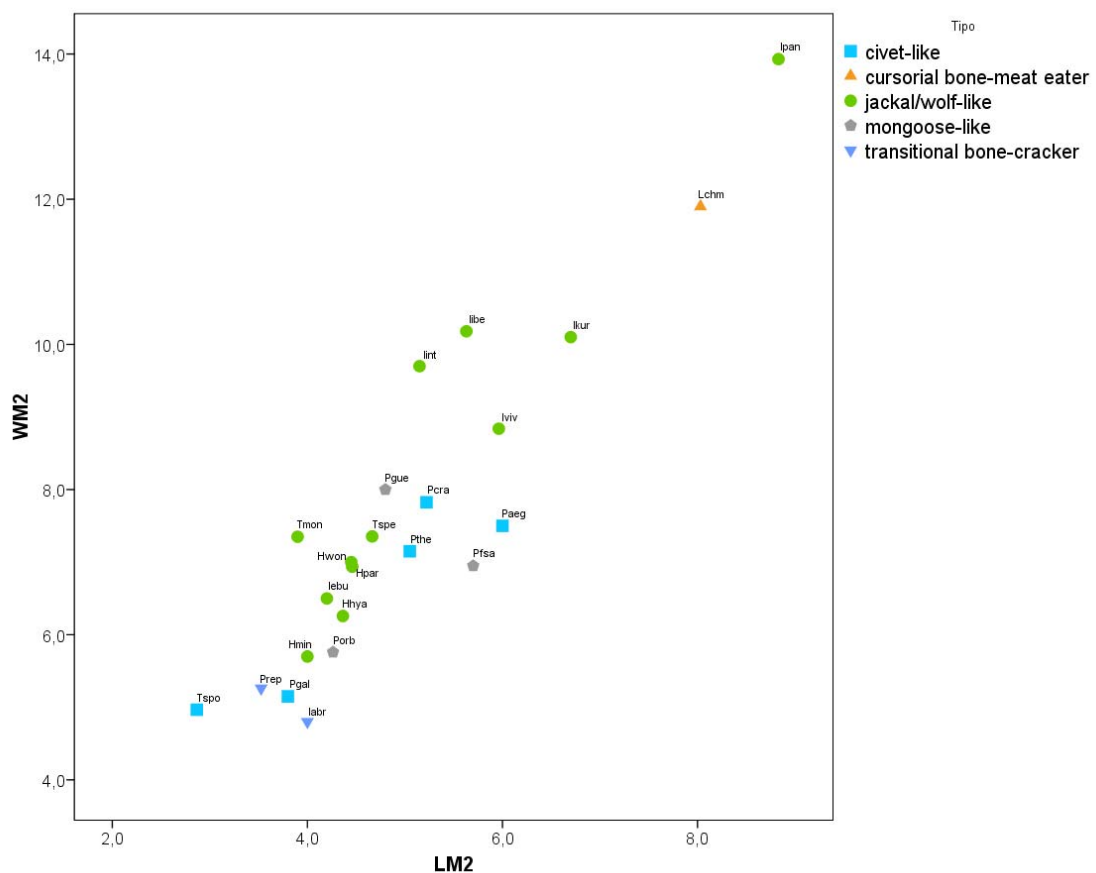


Fig.4.2.7. Gráficos bivalentes para la longitud y la anchura del segundo molar superior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.7. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the second upper molar in the family Hyaenidae.

En este caso, los ecomorfos más abajo en la gráfica son parte de los Civet-like y los dos Transitional. A continuación, se van situando las especies del ecomorfo Jackal-Wolf-like, situándose a mitad de la gráfica el resto de Civet-like y Mongoose-like. El segundo molar superior desaparece en prácticamente todas las especies de los ecomorfos Fully-developed bone-crackers y Cursorial (a excepción del único ejemplar de *Lycyaena chaeretis* o *L. macrostoma*, localizado en el Museo de Paleontología de Florencia, pero que no pudo atribuirse a ninguna de estas dos especies).

Se observa, pues, una tendencia más marcada que en el caso anterior a la desaparición de esta pieza dental en las especies más derivadas de la familia Hyaenidae, mientras que en los ecomorfos más basales sigue siendo una pieza importante en la masticación.

4.2.8 Canino inferior.

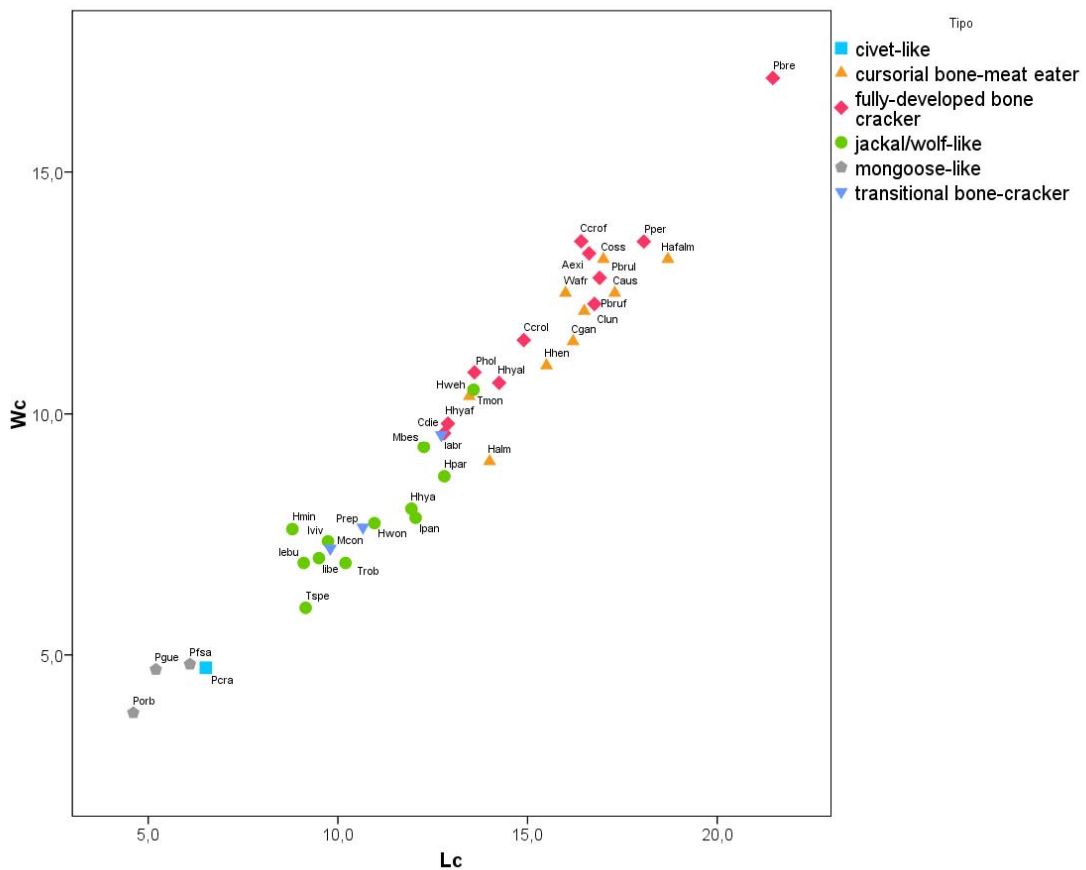


Fig.4.2.8. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del canino inferior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.8. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the lower canine in the family Hyaenidae.

En el gráfico para el canino inferior se observa de nuevo una nube de puntos bien alineada sin grandes cambios en la longitud frente a la anchura del mismo para las especies estudiadas. En total se han recopilado 881 medidas para su análisis, siendo 461 longitudes y 420 anchuras, con 41 y 39 especies respectivamente. Las dos especies para las cuales no se ha podido obtener la anchura del canino inferior y, por lo tanto, no se ha procedido a su análisis son *Chasmaporthetes bonisi* y *Lycyaena chaeretis* (ambos del ecomorfo Cursorial).

La distribución a lo largo de esta recta imaginaria que describen los ecomorfos vuelve a ser similar a lo visto para el canino superior, con las especies que presentan un tamaño de canino más pequeño representadas por los ecomorfos de Mongoose-like y de Civet-like, los cuales están separados del resto por una discontinuidad. A continuación, aparecen los representantes del ecomorfo Jackal-Wolf-like, con 12 especies. De ellos, *Thalassictis montadai* es la que presenta un tamaño mayor de canino inferior, cayendo ya en la región de los ecomorfos de tipo Cursorial y Fully-developed bone-crackers. El ecomorfo Transitional está representado por 3 especies, presentando *Metahyaena confector* y *Palinhyena reperta* un canino inferior de tamaño similar al observado en los Jackal-Wolf-like de tamaño medio, mientras que *Ikelohyaena abronia* se sitúa ya en el cambio hacia los ecomorfos tipo Cursorial y Fully-developed bone-crackers.

El ecomorfo Cursorial presenta unos tamaños similares o algo más pequeños que los Fully-developed bone-crackers, excluyendo a *Pachycrocuta brevirostris*, que presenta unas piezas enormes en comparación con el resto de especies de hiénidos estudiadas, de las cuales se separa por una gran discontinuidad.

Tanto en *Hyaena hyaena* como en *Parahyaena brunnea* se aprecia un ligero aumento en el tamaño de esta pieza dental con respecto a sus parientes fósiles, mientras que en el caso de *Crocota crocuta* la tendencia es a la inversa (presenta actualmente caninos más pequeños que en sus equivalentes fósiles).

4.2.9 Primer premolar inferior.

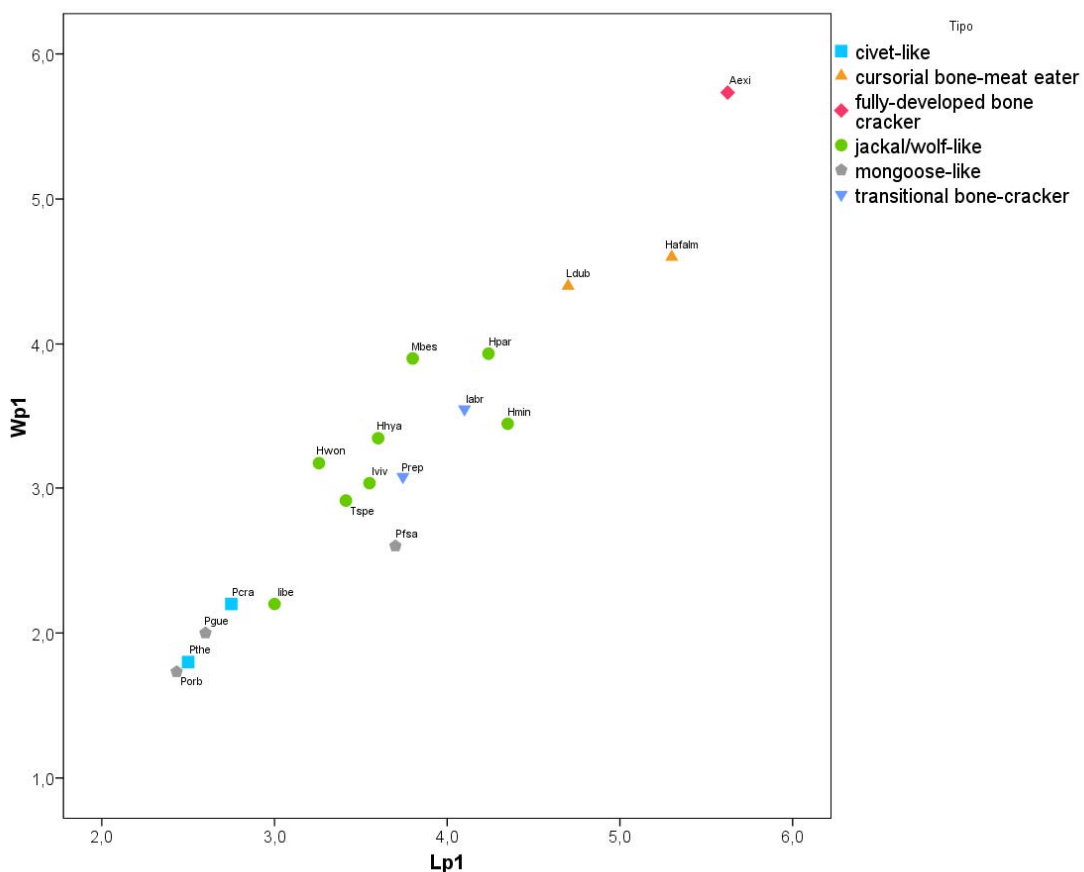


Fig.4.2.9. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del primer premolar inferior de las especies fósiles de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.9. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the first lower premolar in the family Hyaenidae.

En cuanto al primer premolar inferior, se han podido registrar un total de 148 medidas lineales (79 longitudes y 69 anchuras), para un total de 18 especies las cuales se reparten entre los ecomorfos de la siguiente manera: 3 Mongoose-like, 2 Civet-like, 8 Jackal-Wolf-like, 2 Transitional, 2 Cursorial y 1 Fully-developed bone-cracker.

Se ha obtenido una muestra significativamente menor a la del resto de piezas dentales. Esta es una pieza muy poco discutida en la bibliografía quizás porque se pierde evolutivamente en casi todas las especies de los ecomorfos Cursorial y Fully-developed bone-cracker. A este hecho seguramente se suma tanto su dificultad de preservación como de su adscripción a una especie en concreto (sobre todo si se encuentran aislados y no incluidos en una rama mandibular) al tratarse en todos los casos de un diente de tamaño pequeño.

Para *Miohyaenotherium bessarabicum* y *Adcrocuta eximia* este premolar es más ancho que largo y aunque es de difícil interpretación funcional en el primero, quizás este hecho pueda estar relacionado con la fracturación de hueso en la *Adcrocuta*, (es la única especie del ecomorfo Fully-developed bone-cracker en la que aparece).

Aún con el poco material existente publicado (comparado con el resto de piezas dentales), se observa claramente la misma tendencia lineal que las otras piezas, manteniendo las proporciones según aumenta el tamaño de las especies fósiles.

En el análisis bivariante se vuelve a observar una mezcla en el tamaño en la parte inferior de la gráfica de los ecomorfos Mongoose-like y Civet-like, con la excepción de *Plioviverrops faventinus*, que presenta un primer premolar inferior más largo que el que cabría esperar. Sólo se tienen datos para un único p1 derecho aislado, publicado en la tesis doctoral de Luis Alcalá, identificado como GL-s/s, del yacimiento de La Gloria en España.

Seguidamente aparecen los representantes del ecomorfo Jackal-Wolf-like, las dos especies de Cursorial (*Lycyaena dubia* y *Hyaenictthis affinis almerai*) y para terminar *Adcrocuta eximia* como la única especie perteneciente al ecomorfo Fully-developed bone-cracker que presenta p1. Los dos representantes del ecomorfo Transitional están dentro del ecomorfo tipo cánido. De los Jackal-Wolf-like cabe destacar el tamaño tan pequeño que presenta el primer premolar inferior de *Ictitherium ibericum*, que lo lleva a agruparse junto con los representantes de los ecomorfos Mongoose-like y Civet-like. De esta especie únicamente se han recuperado medidas para un único premolar inferior del yacimiento de Bazaleti en Georgia, recogido en el libro *Ictitheres and morphologically related hyaenas from the Neogene of the USSR* en Semenov (1989).

4.2.10 Segundo premolar inferior.

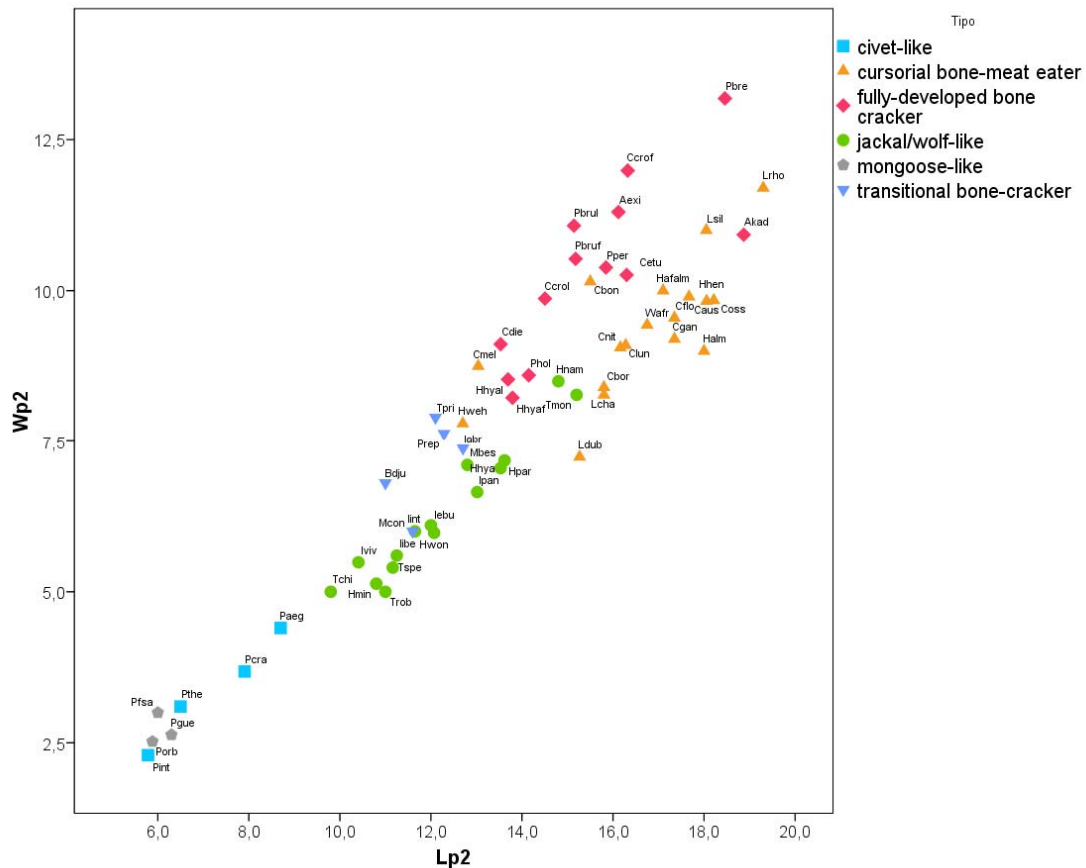


Fig.4.2.10. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del segundo premolar inferior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.10. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the second lower premolar in the family Hyaenidae.

Para el análisis bivariante del segundo premolar inferior se han utilizado un total de 1978 medidas individuales (1037 anteroposteriores y 941 transversales), para un total de 62 especies. Puesto que 4 de ellas (*Hyaenictis graeca*, *Hyaenictis* sp. B, *Lycyaena macrostoma* y *Protictitherium gaillardi*) sólo se poseen longitudes y no anchuras, en total han sido representadas 58 especies, entre fósiles y extintas. Estas 58 especies se reparten en los diferentes ecomorfotipos de la siguiente manera: 3 Mongoose-like, 4 Civet-like, 15 Jackal-Wolf-like, 5 Transitional, 18 Cursorial y 13 Fully-developed bone-crackers.

Dado que este premolar ya participa en la función fracturadora, se engrosa para los ecomorfos Transitional y la mayoría de los Fully-developed bone-crackers. Parece que el resto de morfologías se alinean siguiendo una sola secuencia.

Allohyaena kadici, pese a ser perteneciente al ecomorfo Fully-developed bone-cracker, viene claramente a tener las mismas proporciones que presentan los ecomorfos de tipo Cursorial. En este análisis, por otra parte, el segundo premolar inferior de *Hyaenictis almerai* y de *Hyaenictis affinis almerai* no se diferencian tanto como ocurría en el caso del canino inferior. Tanto *Hyaenictis wehietu* como *Chasmaporthetes melei* y *Chasmaporthetes bonisi* presentan unos segundos premolares inferiores muy macizos si los comparamos con el resto de su ecomorfo.

4.2.11 Tercer premolar inferior.

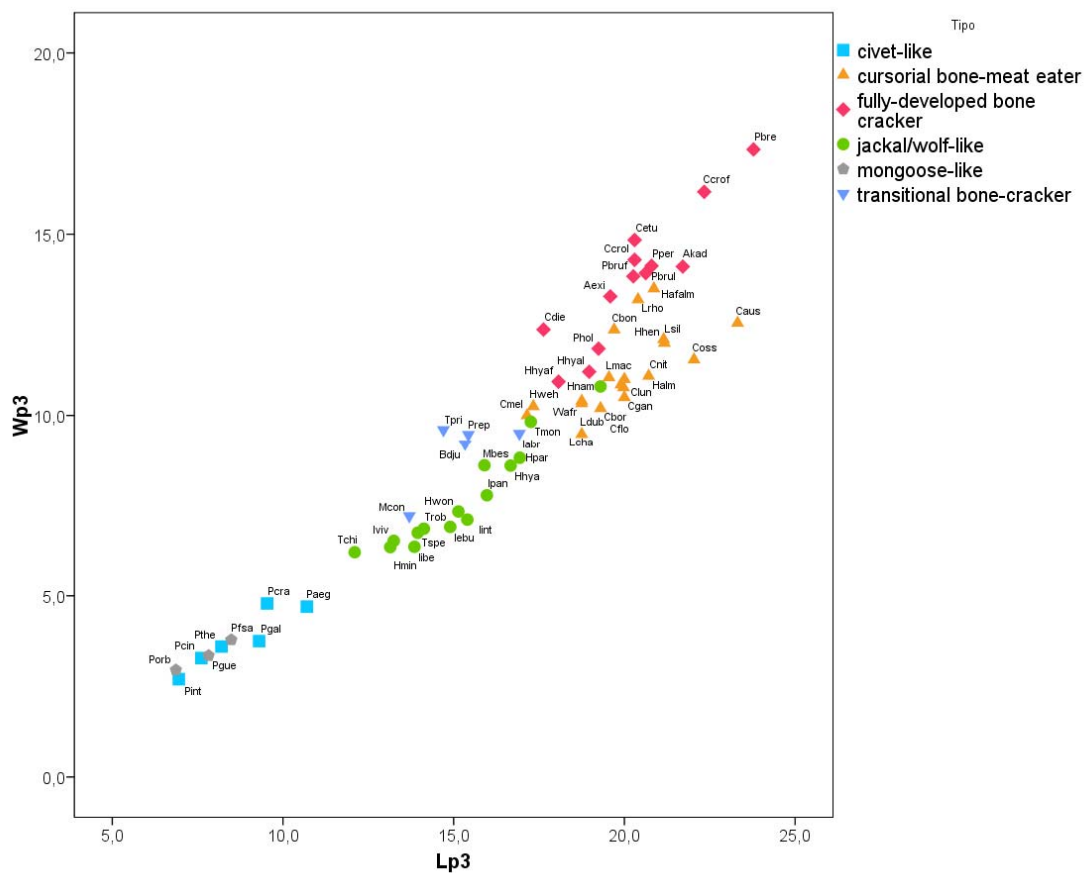


Fig.4.2.11. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del tercer premolar inferior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.11. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the third lower premolar in the family Hyaenidae.

Para el análisis bivalente del tercer premolar inferior han sido recopiladas un total de 4.417 medidas individuales (2.260 longitudes y 2.157 anchuras), para un total de 61 especies de hiénidos, entre extintos y actuales. Para *Hyaencitis graeca* no se ha podido obtener su medida en anchura a pesar de disponerse de la longitud de esta pieza. Éstas 61 se reparten en los 6 ecomorfotipos de la siguiente manera: 3 Mongoose-like, 6 Civet-like, 15 Jackal-Wolf-like, 5 Transitional, 19 Cursorial y 13 Fully-developed bone-crackers.

Como hemos nombrado con anterioridad, el tercer premolar inferior, junto con el cuarto y los segundos y terceros premolares superiores, son los elementos dentales que utilizan las hienas para la fractura de huesos y, por tanto, presentan adaptaciones a la durofagia.

En este caso, como en todos los premolares involucrados en la función fracturadora, se vuelve a observar las dos tendencias diferenciadas, una con las especies pertenecientes a los ecomorfos Mongoose-like, Civet-like, Jackal-Wolf-like y Cursorial, y, por otra parte, las pertenecientes a Transitional y a Fully-developed bone-crackers.

Se vuelve a observar que *Hyaenictitherium namaquensis*, pese a formar parte del ecomorfo de Jackal-Wolf-like, presenta un tercer premolar inferior de un tamaño comparable al observado en los ecomorfos tipo Cursorial. Por otra parte, *Chasmaporthetes bonisi*, *Lycyaenops rhomboideae* y *Hyaenictis affinis almerai* caen en la misma pendiente de la que forman parte los Fully-developed bone-crackers. El caso de *Hyaenictis affinis almerai* vuelve a ser notable por el hecho de separarse claramente de *Hyaenictis almerai*, que estaría a su vez en la región de la que forman parte las especies pertenecientes al ecomorfo Cursorial.

4.2.12 Cuarto premolar inferior.

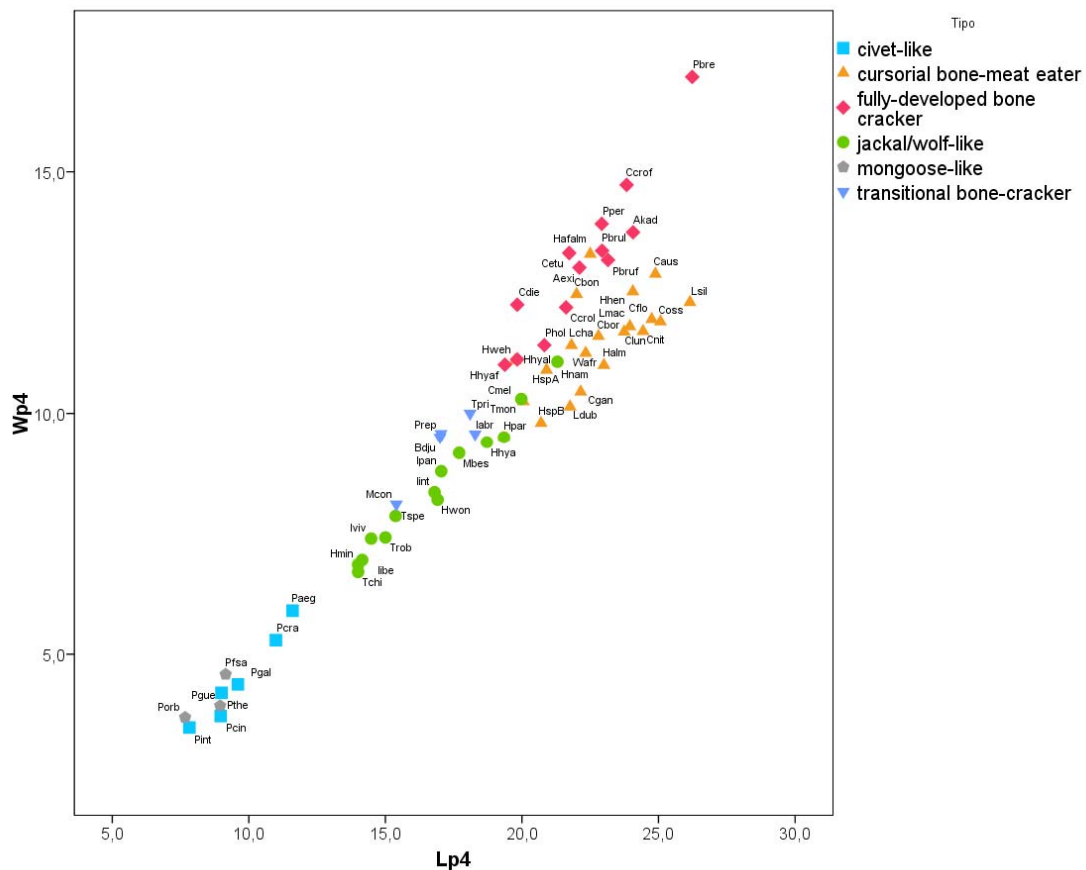


Fig.4.2.12. Gráficos bivalentes para la longitud y la anchura del cuarto premolar inferior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.12. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the fourth lower premolar in the family Hyaenidae.

Para la realización del análisis bivalente del cuarto premolar inferior han sido obtenidas un total de 2.499 medidas individuales, siendo 1.296 longitudes y 1.203 anchuras, para 64 especies de hienas entre actuales y fósiles. De éstas, en *Hyaenictis graeca* sólo se ha obtenido la longitud, mientras que de *Ictitherium ebu* sólo se conoce la anchura, dado que el cuarto premolar inferior se encuentra fragmentado (Werdelin, 2003). De *Lycyaenops rhomboideae* sólo se conoce la anchura del holotipo (Werdelin, 1999), por lo que en total se han analizado 60 especies.

Estas 60 especies se reparten en los diferentes ecomorfos de la siguiente manera: 3 Mongoose-like, 6 Civet-like, 14 Jackal-Wolf-like, 19 Cursorial 5 Transitional y 13 Fully-developed bone-crackers.

Dada la implicación en la función fracturadora de esta pieza dental, se vuelven a ver dos tendencias bien claras. Una primera conteniendo a las especies de los ecomorfos Mongoose-like,

Civet-like, Jackal-Wolf-like y Cursorial y una segunda partiendo desde los Jackal-wolf-like formada por las especies pertenecientes a los ecomorfos Transitional y Fully-developed-bone crackers.

A la región ocupada por los Transitional y los Fully-developed bone-crackers vuelve a unirse *Hyaenictis afinis almerai*, presentando un cuarto premolar inferior de un tamaño muy superior al observado en el holotipo de *Hyaenictis almerai*, que se sitúa en la zona baja junto al resto de especies del ecomorfo Cursorial. También se une a la tendencia de las hienas rompedoras de huesos *Chasmaporthetes bonisi*, al igual que ocurría con su tercer premolar inferior, lo que podría mostrar una adaptación a fracturación de huesos más desarrollada por parte de esta especie, o bien por tratarse de un sinónimo de la especie *Adcrocuta eximia* (Werdelin y Solounias, 1991).

Mientras que los representantes actuales y fósiles de *Hyaena hyaena* y *Parahyaena brunnea* presentan una morfología muy similar para el cuarto premolar inferior, los ejemplares de *Crocuta crocuta* actuales presentan un tamaño en longitud y anchura para el cuarto premolar inferior mucho menores que sus correspondientes fósiles. Por último, volvemos a observar que *Hyaenictitherium namaquensis* presenta de nuevo un tamaño para el cuarto premolar inferior que le lleva a situarse en la zona del ecomorfo Cursorial, a pesar de pertenecer al Jackal-Wolf-like, tal como se ha visto en el segundo y tercer premolares inferiores y en los segundos, terceros y cuartos premolares superiores.

4.2.13 Primer molar inferior.

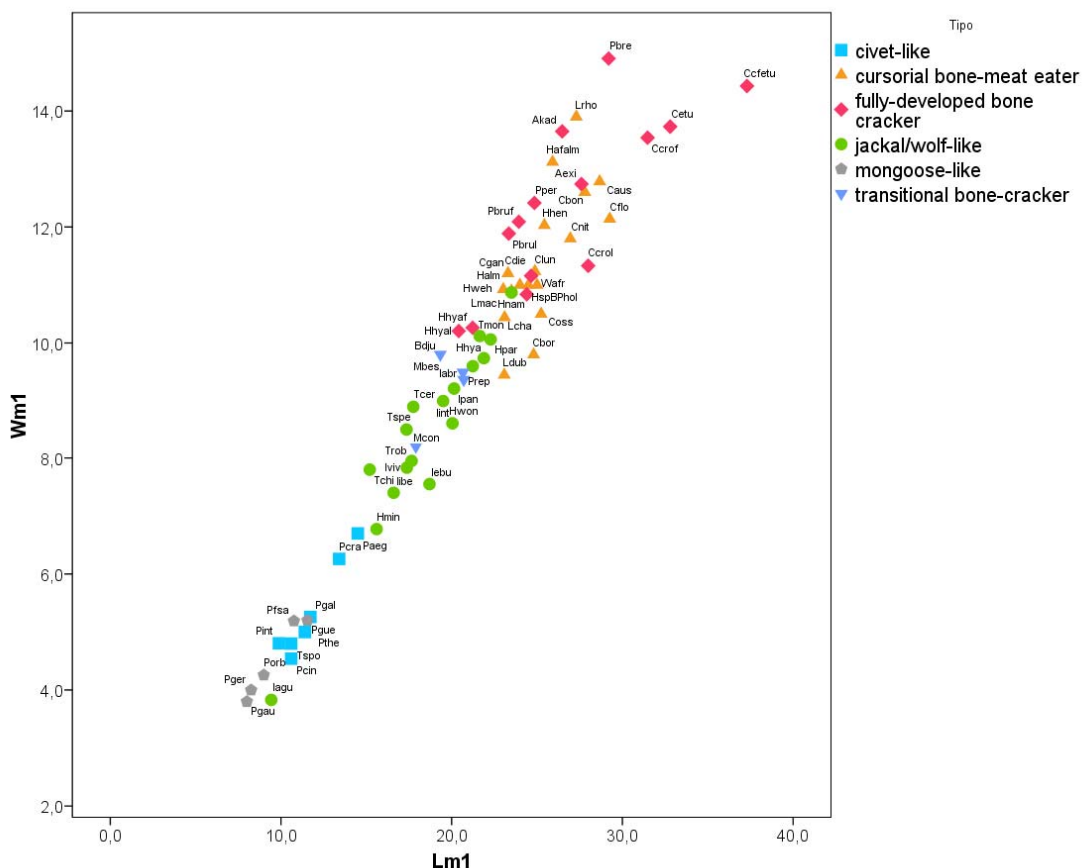


Fig.4.2.13. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del primer molar inferior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.13. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the first lower molar in the family Hyaenidae.

Para el primer molar inferior se han obtenido un total de 2.348 medidas individuales, siendo 1.203 longitudes y 1.145 anchuras para un total de 67 especies de hiénidos entre actuales y extintas. De éstas 67, en *Hyaenictis graeca* y *Lycyaenops silberbergi* no se han podido obtener las medidas de la anchura, por lo que al final el análisis bivariante ha incluido un total de 65 especies de hienas.

Éstas se reparten en los 6 ecomorfos de la siguiente manera: 5 Mongoose-like, 7 Civet-like, 17 Jackal-Wolf-like, 18 Cursorial, 4 Transitional y 14 Fully-developed bone-crackers.

En este caso se observa una tendencia general al aumento del tamaño de la carnífera inferior, sin diferenciarse de manera muy destacada los ecomorfotipos Fully-developed bone-crackers y Cursorial como en los casos anteriores, aunque estos últimos parecen alargar algo la carnífera. Lo que sí se aprecia es una segregación de los durófagos carroñeros de los cazadores, tema que será abordado en el último capítulo de esta tesis. Destaca sin embargo un aparente incremento en la longitud del primer molar inferior en algunos representantes del ecomorfo Fully-developed bone-crackers, del género *Crocota*: *Crocota crocuta* (tanto recientes como fósiles), *Crocota eturono* y *Crocota confer eturono* (siendo esta última el caso más extremo en cuanto a la longitud de esta pieza con respecto a su anchura).

En la parte baja de la gráfica del análisis bivariante vuelve a llamar la atención la presencia de *Ictitherium aguirrei*, el cual se ha comentado con anterioridad en los análisis del cuarto premolar y primer molar superiores, volviendo a caer de nuevo en la región donde se encuentran las especies de los ecomorfos Mongoose-like y Civet-like.

Por otra parte, *Hyaenictitherium namaquensis* vuelve a caer en la zona de tamaños propia de los ecomorfos Cursorial y Fully-developed bone-crackers. *Hyaenictis affinis almerai* presenta de nuevo una diferencia muy notable en cuanto al tamaño con *Hyaenictis almerai*.

Hyaena hyaena (recientes y fósiles) vuelven a quedar muy juntas en el gráfico, siendo la representante del ecomorfo Fully-developed bone-crackers que presentan un tamaño más pequeño en cuanto a la carnífera inferior. Los miembros de *Crocota crocuta* recientes vuelven a presentar un tamaño inferior al observado en las *Crocota crocuta* extintas, además de presentar un primer molar inferior mucho más estrecho que los observados en las otras dos especies de hienas actuales sometidas al estudio, dando así lugar a una carnífera mucho más fina y cortante que nos indica una alimentación más carnívora y menos carroñera que la presente en *Hyaena hyaena* y *Parahyaena brunnea*, siendo un predador activo (Kruuk, 1972; Mills, 1990).

4.2.14 Segundo molar inferior.

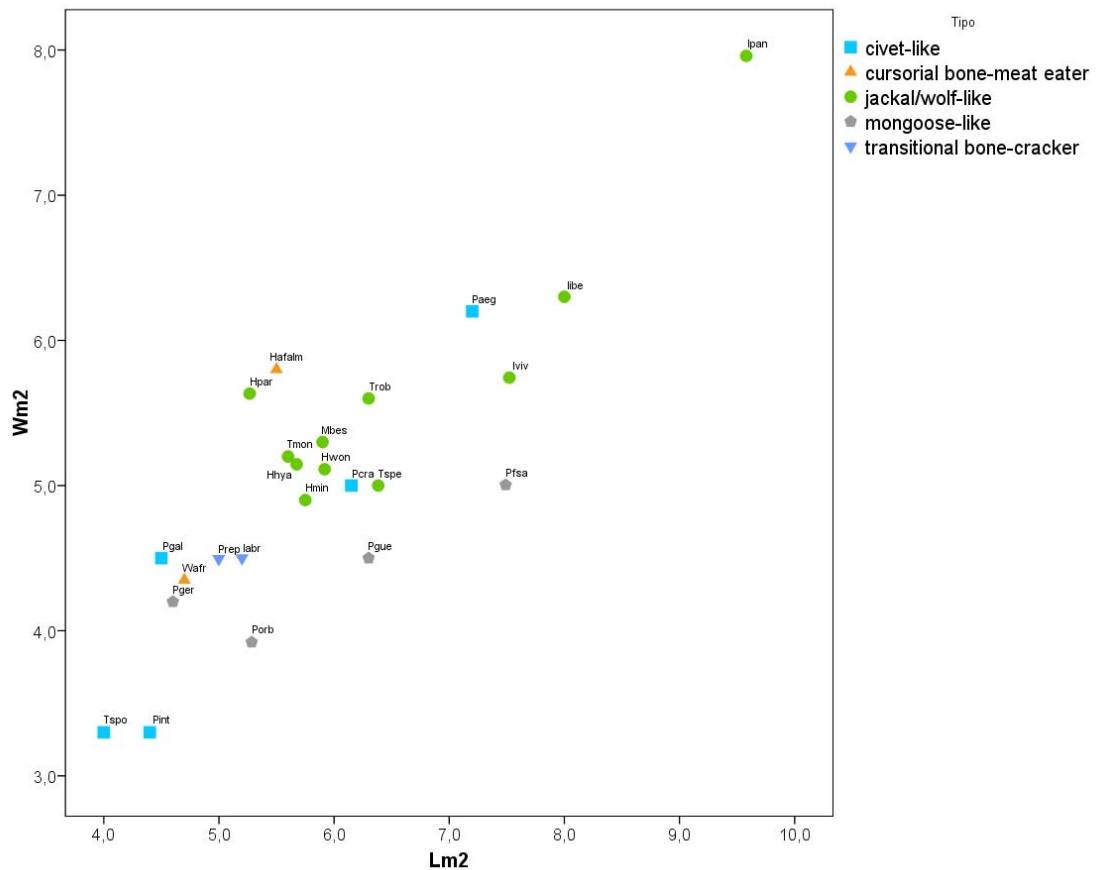


Fig.4.2.14. Gráficos bivariantes para la longitud y la anchura del segundo molar inferior de las especies fósiles de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.14. Bivariate plot of widths on lengths (in mm) for the second lower molar in the family Hyaenidae.

En el análisis del segundo molar inferior han sido empleadas un total de 590 medidas individuales, siendo éstas 302 de longitud y 288 de anchura, pertenecientes a un total de 23 especies de hiénidos, en este caso todas fósiles, dado que no se encuentra ningún ecomorfo Fully-developed bone-crackers (los durófagos actuales no son una excepción).

Las 23 especies se reparten en el resto de ecomorfotipos de la siguiente manera: 4 Mongoose-like, 5 Civet-like, 11 Jackal-Wolf like, 2 Transitional y 2 Cursorial.

En el caso del segundo molar inferior se observa una distribución bastante homogénea de los cinco ecomorfos extintos que lo presentan, siendo en cada uno de ellos muy variable. No obstante, se aprecia una reducción significativa en su tamaño por parte de los dos representantes del ecomorfo Transitional, presentando valores similares al tamaño observado para las especies de los ecomorfos Mongoose-like y Civet-like de menor tamaño, lo cual indica una tendencia cara a su reducción en las especies de hiénidos cada vez más adaptadas a la fracturación de huesos.

4.2.15 Longitud del trigónido frente al talónido del m1.

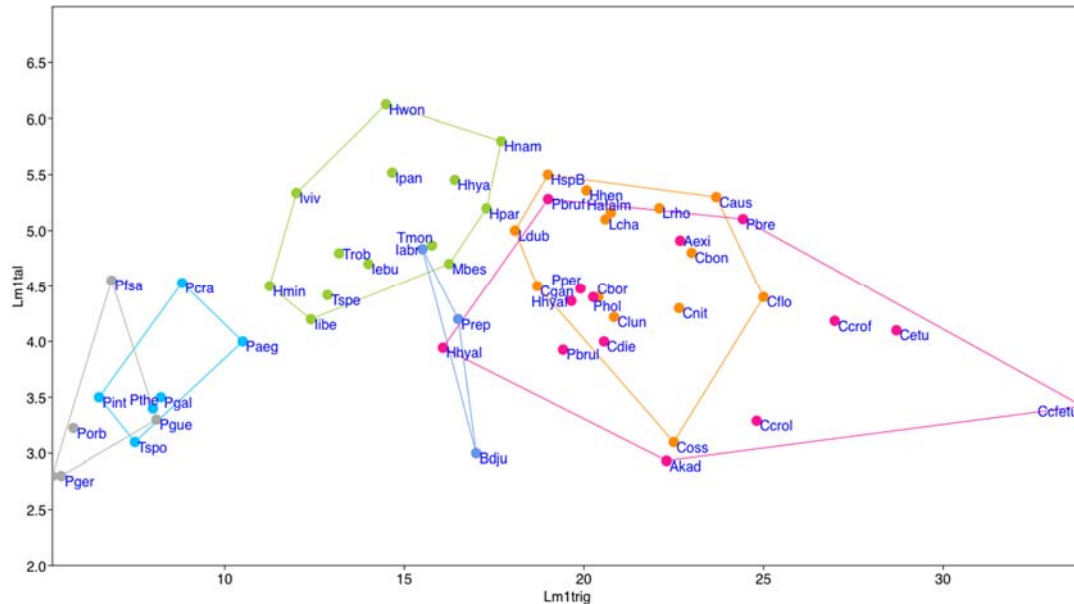


Fig.4.2.15. Gráficos bivalentes para la longitud del talónido frente la longitud del trigónido del primer molar inferior de las especies fósiles y actuales de la familia Hyaenidae.

Fig.4.2.15. Bivariate plot of the talonid length on trigonid length (in mm) for the first lower molar in the family Hyaenidae.

Para las 55 especies para las que se disponen datos de la longitud del talónido frente a la del trigónido del primer molar inferior se puede observar una distribución en forma de arco. Por un lado, se aprecia un aumento del talónido acorde con el trigónido para los ecomorfos Mongoose-like, Civet-like y Jackal-Wolf like; a partir de aquí se observa lo opuesto para el resto de ecomorfos. El caso extremo es *Allohyaena kadici* con un talónido mínimo en relación al trigónido. En general, las especies del género *Crocota* son las que más reducidas tienen esta estructura.

El talónido, por analogía con los cánidos, estaría involucrado en la función trituradora, con lo cual es lógico que aumente con la longitud del m1 en los tres primeros ecomorfos y a medida que dicha función se va relegando, reemplazándose por la fracturación de hueso, éste se va reduciendo. Esta reducción va pareja a la pérdida del segundo molar inferior y la reducción y la pérdida del primer y segundo molares superiores, respectivamente.

4.2.16 Relación entre longitud y anchura en las distintas piezas dentales.

Esta sección no estaría completa si no se presentaran las ecuaciones que relacionan la anchura frente a la longitud en los distintos elementos dentales. Aunque en el apartado 4.1 de esta tesis se ha abordado el estudio alométrico de estas variables, las regresiones están en escala logarítmica y no resulta fácil la comparación de sus pendientes, en especial cuando no son estadísticamente distintas a la unidad.

En todos los casos, la correlación lineal entre la longitud y anchura de las distintas piezas es significativa con p valores menores de 0.0001 (estimados por permutación). En la siguiente tabla se presentan los valores correspondientes al ajuste lineal por ejes menores reducidos de las anchuras en función de las longitudes de las piezas para el conjunto de la familia Hyaenidae.

RMA Regression	Intercept	Slope	Slope 95% bootstr.	r
WC on LC	-1.4099	0.8267	(0.7377, 0.89752)	0.97495
WP1 on LP1	-0.7371	0.9982	(0.8608, 1.1022)	0.91359
WP2 on LP2	-3.4511	0.8145	(0.66302, 0.91592)	0.91294
WP3 on LP3	-2.6852	0.7526	(0.68701, 0.80782)	0.95847
WP4 on LP4	0.5839	0.5252	(0.49559, 0.55646)	0.95464
WM1 on LM1	0.0705	1.8042	(1.2843, 2.2223)	0.71149
WM2 on LM2	-0.5882	1.6323	(1.3197, 1.8316)	0.91751
Wc on Lc	-0.3162	0.7700	(-0.96208, 0.50016)	0.97813
Wp1 on Lp1	-1.1062	1.1635	(1.0347, 1.3169)	0.95613
Wp2 on Lp2	-2.1754	0.7342	(0.66033, 0.79528)	0.92939
Wp3 on Lp3	-3.8442	0.8004	(0.72124, 0.87008)	0.94514
Wp4 on Lp4	-1.5225	0.6066	(0.55577, 0.65488)	0.9528
Wm1 on Lm1	0.1833	0.4482	(0.41226, 0.48126)	0.96698
Wm2 on Lm2	0.6402	0.7447	(0.61122, 0.87095)	0.87438

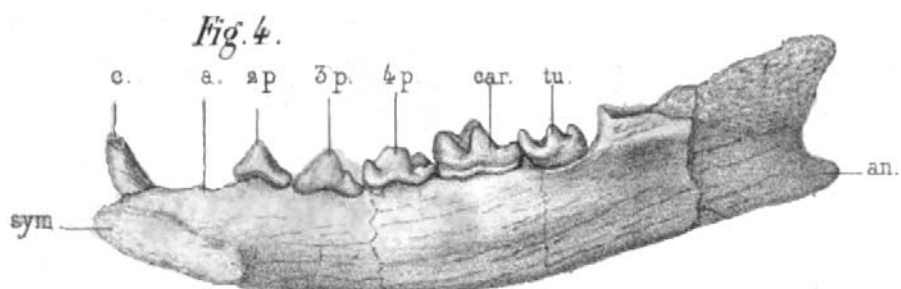
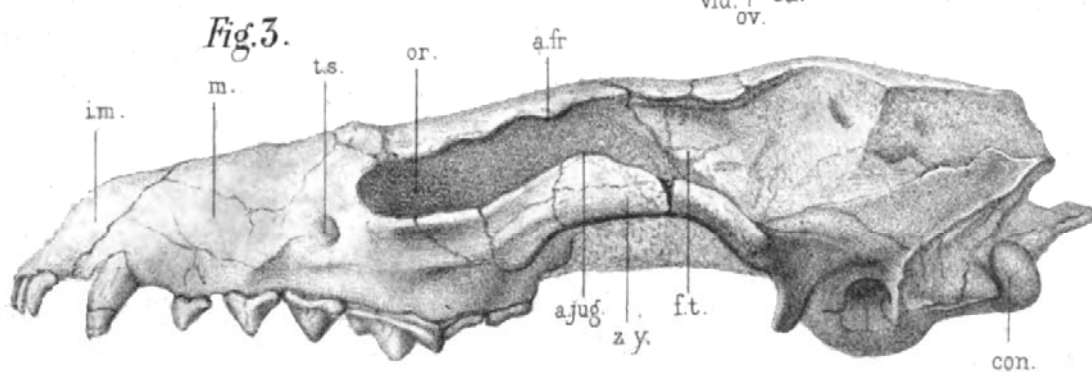
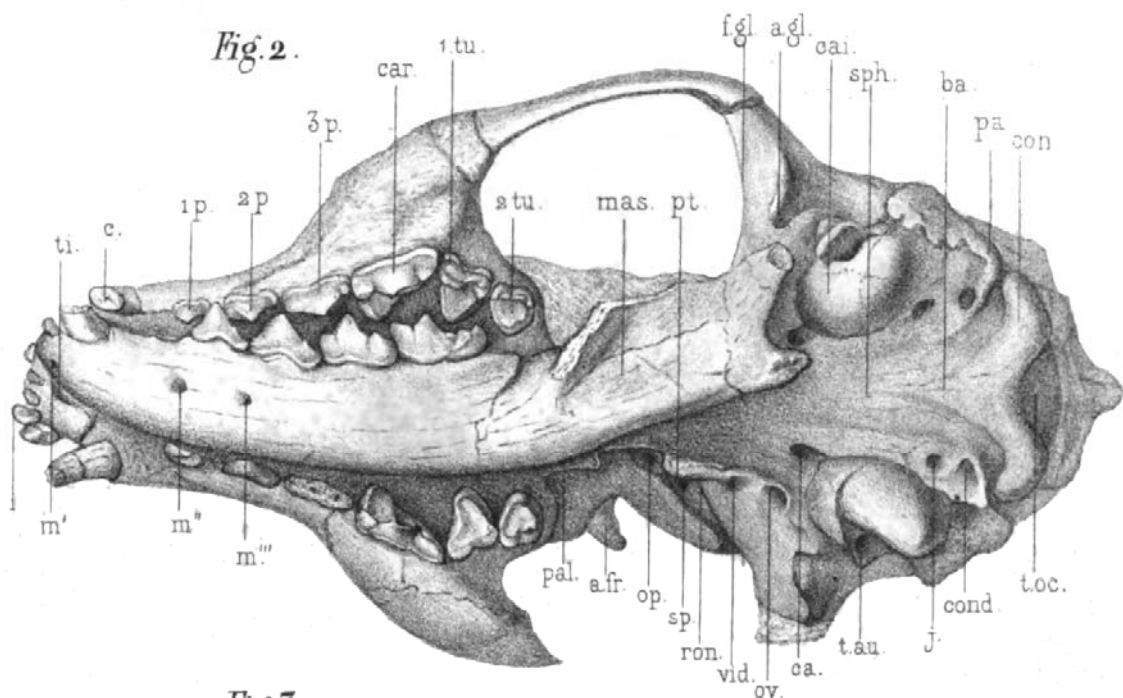
Tabla.4.2.2. Estadísticos asociados a las regresiones por ejes menores reducidos de las anchuras sobre las longitudes para las distintas piezas estudiadas en esta sección. Slope 95% bootstr. se corresponde con el intervalo de confianza para la pendiente al 95% estimado por bootstrapping. El coeficiente lineal de Pearson se simboliza con r . Todas las regresiones son significativas para valores de $p < 0.0001$. Se han marcado en negrita aquellos valores de la pendiente cuyo intervalo de confianza incluyen valores mayores de 1.

Table.4.2.2. Dental lengths RMA regressions. Slope 95% bootstr. corresponds to the slope confidence interval at 95% estimated by bootstrapping. "r" is Pearson's correlation coefficient. All of the linear regressions have significance levels lower than $p < 0.0001$. Slopes whose confidence interval include the value 1 are marked in bold.

Como se puede observar, prácticamente en todos los casos, los valores de las pendientes son menores de 1, lo cual indica que las piezas en promedio son más largas que anchas, aunque como hemos visto, los distintos ecomorfos se desvían en uno u otro sentido como consecuencia de sus diferentes adaptaciones.

Curiosamente los únicos dientes que son más anchos que largos (o al menos iguales en ambas magnitudes) son los dos molares superiores y los dos primeros premolares de ambas mandíbulas. Todas estas piezas están reducidas o ausentes en los ecomorfos más avanzados (Cursorial y Fully-developed bone-crackers) teniendo una importancia funcional muy pequeña en estas formas. Por el contrario, el segundo molar inferior, que se pierde en los anteriores ecomorfos (salvo en algunas especies de *Hyaenictis* y en *Werdelinus africanus* donde se mantiene como un diente minúsculo) es alargado.

Capítulo 5: ANÁLISIS MULTIVARIANTE





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

5. Análisis Multivariante.

5.1. Análisis Multivariantes de la dentición de la familia Hyaenidae dentro del contexto del orden Carnivora.

Una cuestión que surge de manera natural al hecho de asimilar ecomorfos actuales representados por las familias vivientes a los distintos grupos de hiénidos a lo largo de su historia evolutiva es si esto se refleja en la dentición desde una perspectiva multivariante. Existen numerosos antecedentes de trabajos con aproximaciones ecomorfológicas que han analizado regiones funcionales del aparato dental de los carnívoros (p.e., Van Valkenburgh 1988, 1989; Popowics, 2003; Friscia *et al.* 2007). Incluso trabajos más inclusivos buscando indicadores comunes entre carnívoros y otros grupos (p.e., Evans *et al.* 2007).

La aproximación adoptada aquí es relativamente simple y consiste en la realización de un morfoespacio empírico para el orden Carnivora con las variables métricas (longitudes y anchuras) de su dentición. Así, por ejemplo, dado que encuadramos al género *Ictitherium* dentro el ecomorfo Jackal/Wolf, sería interesante comprobar si éste cae próximo a los cánidos dentro del morfoespacio definido por las variables métricas de la dentición para el conjunto de carnívoros.

A fin de responder a este interrogante, se podría recurrir a la batería de los análisis multivariantes al uso, pero incluyendo además de los hiénidos, a todo el resto de carnívoros y es aquí donde surge un inconveniente. La dentición de las familias que componen el orden Carnivora ha experimentado enormes transformaciones desde el antepasado común que originó dicho orden, dado que es un grupo monofilético (Murphy *et al.*, 2001; Agnarsson *et al.*, 2010). Estos cambios no sólo han afectado a la morfología de las cúspides y las dimensiones absolutas y relativas de los dientes, si no que ha conducido a la reducción extrema o la desaparición de unas u otras piezas según la familia. Así, por ejemplo, los félicos han reducido de manera extrema la serie molar mientras que los úrsidos la han incrementado a expensas de reducir los premolares. Esto genera el inconveniente de que, si un diente ha desaparecido, se carece obviamente de los valores de las variables para el mismo. Esto es especialmente evidente en la dentición inferior, que con la excepción segura del P4 y m1, puede decirse que no hay familia en la que al menos alguna de sus especies no haya perdido evolutivamente alguna pieza. La tendencia a reducir o perder piezas atañe normalmente a las piezas postcaninas más mesial o distalmente situadas dependiendo del grupo. Al igual que en los estudios de Pere Alberch con los dígitos en anfibios (Alberch y Gale, 1985; Alberch, 1989), dicha pérdida normalmente ocurre en orden inverso a su aparición (Peyer, 1968; Line, 2003).

Sin embargo, la monofilia del orden garantiza que el antecesor sí poseía todas las piezas que unas u otras familias han perdido. Este hecho se puede concebir como que el valor de las dimensiones de dichos dientes ha disminuido hasta hacerse nulo. Por ello para poder incluir a todas las familias aquí analizadas se ha optado por reemplazar por ceros los valores de las piezas perdidas a lo largo de la evolución. En realidad, este enfoque es bastante similar al empleado por Crusafont-Pairó y Truyols-Santoja (1958), los cuales analizaron para un conjunto de carnívoros actuales y extintos la variación en el tiempo del porcentaje que en longitud supone la suma de los premolares, la región cortante de la carnívoros y la suma de los molares más la del talónido del m1, representándolos en un morfoespacio de tres dimensiones. En su estudio alguno de los valores han de ser cero por su inexistencia, como es el caso de la región postcarnívoros en el caso de los félicos. En realidad, dichos autores analizaron el porcentaje que supone las distintas regiones funcionales de la dentición en cada especie, aunque, que duda hay de que existe una correspondencia bastante estrecha con el tipo de pieza dental, (a saber, premolar, m1 y molar post-m1) que es el enfoque adoptado aquí.

Es importante hacer notar que los índices de similitud o los coeficientes de correlación son sensibles a este hecho en particular; puede hacer que dos ítems dados arrojen valores de

similitud altos no tanto porque las piezas comunes se parezcan, si no por poseer muchas pérdidas compartidas. Sin embargo, en el contexto de la dentición en el que se desarrolla esta sección, este hecho no parece comprometer las matrices de similitud ni correlación dado que no hay casos donde se compartan más piezas perdidas que las que están presentes.

También hay que tener presente que los análisis que aquí se presentan sólo hacen referencia a las longitudes y anchuras. Estas variables, por lo tanto, no registran la morfología de las cúspides y sus tamaños relativos. Así, por ejemplo, la longitud del m1 no nos informa de cómo se reparte entre el trigónido y el talónido, o en el caso de P4, el tamaño y orientación del protocono tampoco está recogido. La configuración dental queda reflejada por la representación rectangular de cada uno de los dientes donde la base de dicho rectángulo sería la longitud de la pieza y la altura la anchura de la misma. Teniendo por lo tanto en cuenta que estos análisis no contemplan regiones funcionales dentro de la dentición, tienen un alcance ecomorfológico limitado.

Por otro lado, hay que volver a insistir en que la muestra de carnívoros que aquí se ha analizado no refleja toda la posible diversidad de morfologías que existen dentro de ciertas familias relativamente poco muestreadas como son los vivérridos o los mustélidos (en estos últimos hay que añadir la enorme diversidad morfológica consecuencia de la adaptación a diferentes géneros de vida). No obstante, los representantes analizados en cada una de las familias nos pueden dar una idea aproximada de la posición relativa de cada familia dentro de los respectivos morfoespacios. Además, la inclusión de un desigual número de especies por familia necesariamente compromete los análisis, en el sentido que aquellas con mayor diversidad específica condicionarían las matrices de similitud o correlación respecto a las menos diversas. En estos casos es aconsejable explorar la opción de análisis de componentes entre grupos, a fin de minimizar este efecto. Dicha opción consiste en la realización del morfoespacio con las medias de cada grupo de especies y se calcula las proyecciones de las observaciones individuales en el mismo. En nuestro caso, sin embargo, los resultados eran muy parecidos y no se ha recurrido a esa opción en esta sección.

Uno de los tipos de análisis aquí llevados a cabo ha consistido en análisis de componentes principales de las matrices de varianza y covarianza de las longitudes y anchuras de la dentición para las medias de las especies estudiadas. Se ha optado por las covarianzas en lugar de las correlaciones dado que las variables están en las mismas unidades de medida, lo cual da más peso a aquellas que presentan más variabilidad. Puede ser de utilidad al lector hacer notar aquí que los análisis han sido realizados con el programa Past 3.24 (Hammer *et al.* 2001). En éste, los componentes principales no son multiplicados por la raíz cuadrada de sus valores propios para transformarlos en factores (como por ejemplo en el programa SPSS). Además, las puntuaciones sobre los componentes principales se obtienen por regresión usando los coeficientes de carga sobre los valores de las variables a las que sólo se les ha sustraído la media para el conjunto, lo cual hace simple el cálculo de la proyección de observaciones que no han participado en el análisis. Para ello se disponen en anteriores capítulos de las medias de las variables para el conjunto de la muestra de carnívoros aquí analizados.

Otro tipo de análisis que ha sido empleado aquí es el análisis de coordenadas principales, el cual es una técnica en modo Q que ha sido ampliamente discutida en Reyment *et al.* (1984) y su realización detallada puede seguirse en Davis (1986). Este análisis consiste en la extracción de autovectores y autovalores de la matriz $n \times n$ de similitud o distancia entre n observaciones. Una métrica comúnmente usada para ello es el cuadrado de la distancia euclidiana entre las observaciones. En el caso general de dos observaciones (i y j) en las que hayamos obtenido m variables para cada una de ellas se calcularía como:

$$d_{ij} = \sum_{k=1}^m (x_{ik} - x_{jk})^2$$

Sin embargo, al usar esta métrica se obtiene exactamente los mismos resultados que con el análisis de componentes principales de varianzas covarianzas.

Otro índice comúnmente usado es el coseno del ángulo que forman las observaciones en el espacio multidimensional. Para introducirlo resulta fácil recurrir al producto escalar entre dos vectores.

El producto escalar entre dos vectores libres en \mathbb{R}^2 : $\vec{a} = (a_1, a_2)$ y $\vec{b} = (b_1, b_2)$ se define como:

$$\vec{a} \cdot \vec{b} = (a_1 b_1 + b_2 a_2) = |\vec{a}| |\vec{b}| \cos(\widehat{\vec{a} \vec{b}});$$

dado que:

$$|\vec{a}| = \sqrt{a_1^2 + a_2^2} \text{ y } |\vec{b}| = \sqrt{b_1^2 + b_2^2}$$

despejando, el coseno del ángulo que guarda ambos vectores es:

$$\cos(\widehat{\vec{a} \vec{b}}) = \frac{(a_1 b_1 + b_2 a_2)}{\sqrt{a_1^2 + a_2^2} \sqrt{b_1^2 + b_2^2}} = \frac{\sum_{i=1}^2 a_i b_i}{\sqrt{\sum_{i=1}^2 a_i^2 \sum_{i=1}^2 b_i^2}}$$

En el caso general de dos observaciones en las que hayamos obtenido m variables para cada una de ellas:

$$\begin{aligned} \vec{x}_i &= (x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{im}) \in \mathbb{R}^m \\ \vec{x}_j &= (x_{j1}, x_{j2}, \dots, x_{jm}) \in \mathbb{R}^m \end{aligned}$$

$$\cos(\theta_{ij}) = \frac{\sum_{k=1}^m x_{ik} \cdot x_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^m x_{ik}^2} \sqrt{\sum_{k=1}^m x_{jk}^2}}$$

En el caso de que a los vectores \vec{x}_i que contienen las observaciones se les reste la media de las coordenadas de las mismas, esta métrica es idéntica al coeficiente de correlación entre las observaciones a través de las variables (Rius *et al.* 1995). Los valores del índice oscilan entre 1 (en el caso de que las observaciones sean estrictamente proporcionales: $\theta = 0^\circ$) y 0 (en el caso de que las observaciones sean independientes $\theta = 90^\circ$). Una ventaja de esta métrica como coeficiente de similitud entre observaciones es que, al depender sólo del ángulo que forman las observaciones, es independiente de las magnitudes absolutas de las variables y refleja sólo las proporciones relativas de las mismas. Lo que es igual, dos objetos de tamaño muy distinto pero con medidas proporcionales, presentarían un valor máximo de este índice. Esta métrica es, por lo tanto, especialmente útil para comparar las denticiones sin tener en cuenta el tamaño absoluto de las mismas, si no las proporciones relativas de las piezas dentro de las mismas.

Las denticiones superiores e inferiores han sido analizadas tanto independientemente como conjuntamente. A fin de poder incluir un mayor número de especies de hiénidos fósiles, los análisis han sido llevados a cabo con y sin los caninos, dado que estas piezas a menudo no se preservan debido a sus raíces simples. Los incisivos y el primer premolar tampoco han sido tenidos en cuenta dado que rara vez se preservan; además el primer premolar está muy reducido o se ha perdido en muchas de las familias indicando una funcionalidad relativamente baja. Tampoco se ha incluido los cuartos molares que los presenta sólo *Otocyon megalotis*.

Vivérridos, herpéstidos y eupléridos han sido agrupados en esta sección dado que forman un grupo relativamente homogéneo en lo que respecta a estos análisis, lo que facilita la interpretación de los resultados, en especial en las representaciones gráficas de los morfoespacios. Los hemos denominado informalmente como viverriformes, término adoptado del inglés “viverriform”, el cual alude a animales con forma de vivérrido según el diccionario Merriam-Webster.

5.1.1. Serie postcanina inferior.

Este apartado es quizás el más importante de los que se exponen en esta sección y marcará la pauta de interpretación de los subsiguientes análisis. Ello se debe a que, por un lado, la serie postcanina inferior es para la que más observaciones se dispone para los hiénidos fósiles y por otro, que la mandíbula de los carnívoros (Figueirido *et al.* 2011) y en de los hiénidos en particular (Coca-Ortega & Pérez-Claros, 2019) muestra una mayor plasticidad evolutiva y es, por lo tanto, más propensa a reflejar los cambios evolutivos.

Los resultados del análisis de componentes principales de la serie postcanina inferior se recogen en la tabla 5.1.1 y las figuras de la 5.1.1 a la 5.1.4. Como se aprecia en la tabla 5.1.1, ambos ejes acumulan algo más del 90% de la varianza. El primero de ellos, con un 70%, se relaciona con el tamaño de la serie premolar y el primer molar inferior, especialmente con las longitudes de las piezas (Tabla 5.1.1, Fig. 5.1.1). El segundo, que aglutina en torno a un 20% de la variación total, se relaciona con el tamaño de la serie molar, especialmente de los segundos y terceros molares inferiores (Tabla 5.1.1, Fig. 5.1.2). Aunque resulta obvio, no está de más indicar que ambos ejes de variación son perpendiculares y no están, por ende, correlacionados. Lo que es igual, una serie premolar de un tamaño dado puede combinarse tanto con piezas molares grandes o pequeñas y viceversa. Otro aspecto curioso es que ambos ejes pueden ser considerados como ejes de tamaño, bien de la serie premolar, bien de la molar, puesto que ambos combinan valores positivos para unas variables y próximos a cero para las otras, en lugar de todos positivos (para un eje de tamaño estándar) y de positivos y negativos (para un eje de forma típico).

Variable	PC 1	PC 2
p2Length	0.33367	0.029104
p2Width	0.20491	0.012913
p3Length	0.42722	-0.11791
p3Width	0.26898	-0.071318
p4Length	0.46889	-0.027476
p4Width	0.25891	-0.000350
m1Length	0.497	0.23233
m1Width	0.22382	0.12575
m2Length	-0.076111	0.61482
m2Width	-0.041806	0.40426
m3Length	-0.014238	0.46378
m3Width	-0.008032	0.39105
Eigenvalue	196.442	61.1501
% variance	70.203	21.854

Tabla 5.1.1. Valores propios, porcentaje de varianza explicada y coeficientes de carga de las variables de la serie postcanina inferior sobre los dos primeros componentes principales para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Table 5.1.1. Plots of the loadings, eigenvalues and percentage of variance explained for the two first principal components of the lower post-canine dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

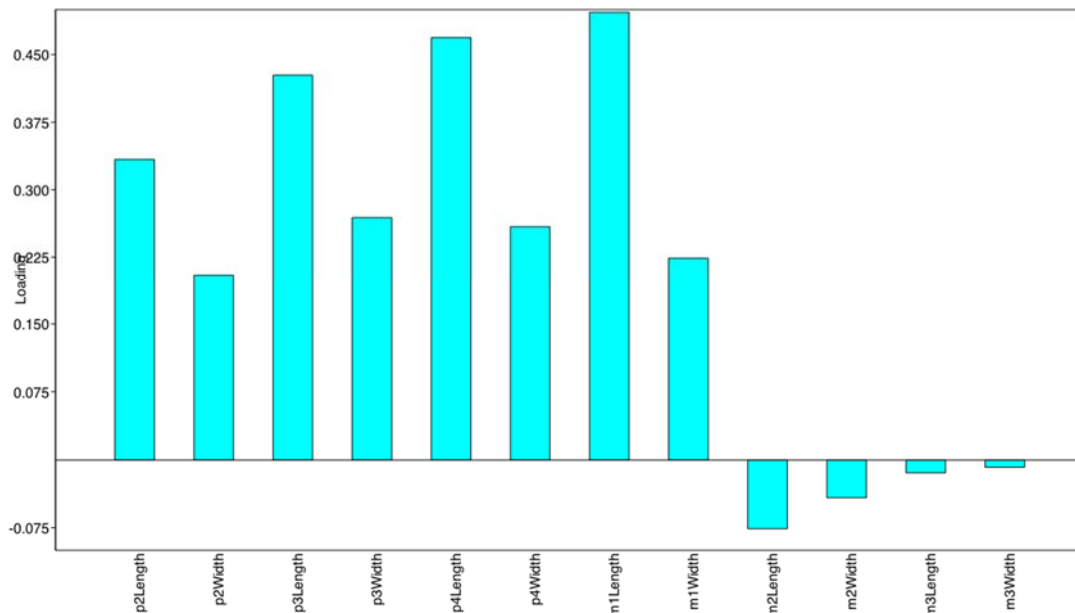


Fig.5.1.1. Coeficientes de carga de las variables de la serie postcanina inferior sobre el primer componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.1. Loading plot of the lower post-canine dental variables on the first principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

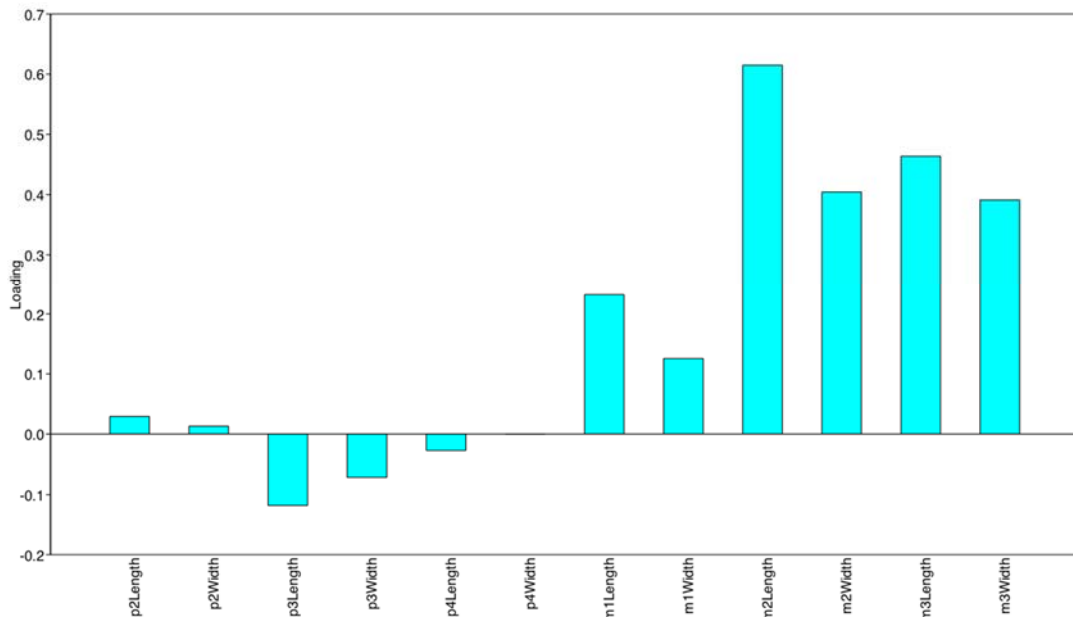


Fig.5.1.2. Coeficientes de carga de las variables de la serie postcanina inferior sobre el segundo componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.2. Loading plot of the lower post-canine dental variables on the second principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

Al representar las puntuaciones sobre estos ejes (Fig. 5.1.3. y 5.1.4.) se observa claramente que la mayoría de las familias ocupan posiciones razonablemente individualizadas, aunque en el tercer cuadrante hay cierto solapamiento entre el grupo de vivérridos, herpéstidos y eupléridos (viverriformes, en adelante) con el de mustélidos, el de los prociónidos e incluso con los cánidos más pequeños.

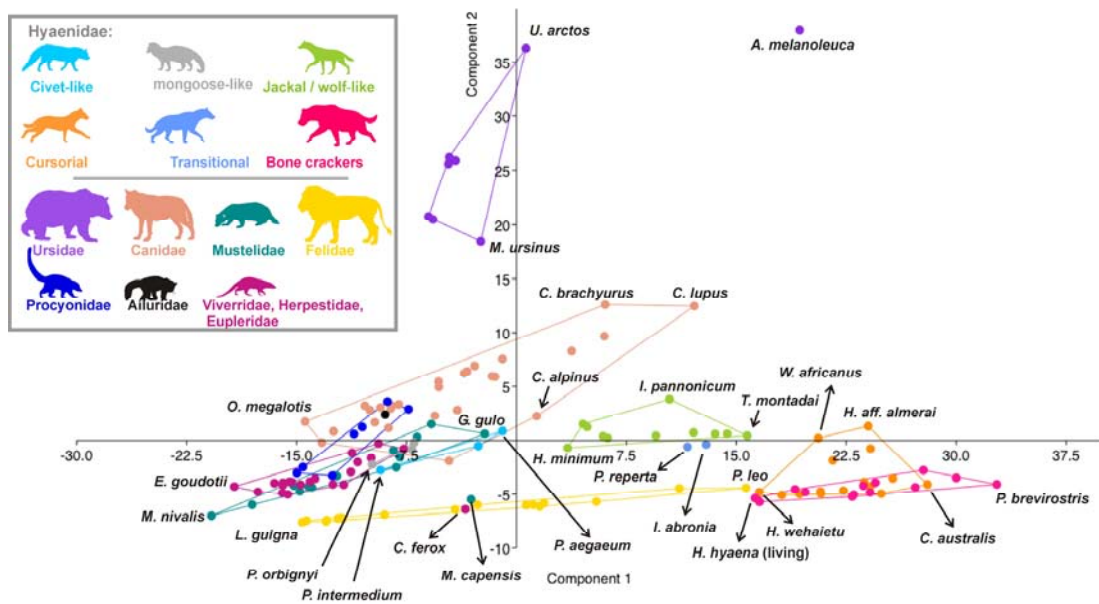


Fig.5.1.3. Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la matriz de varianzas/covarianzas entre las variables de la serie postcanina inferior para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas en donde se han señalado la posición de algunas de las especies más destacadas.

Fig.5.1.3. Scores on the first and second principal components of the lower post-canine dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

Estas formas están caracterizadas por poseer tanto series molares como premolares de muy pequeño tamaño. En particular todas ellas carecen de m3 salvo los cánidos. Existen félicos en el tercer cuadrante (aquellos más pequeños), pero dado que también carecen de m2 se desplazan verticalmente hacia abajo y no solapan con los anteriores. En este cuadrante se inscriben perfectamente dentro de la nube de los viverriformes el tipo 2 de los ecomorfos de los hiénidos o “mongoose-like”, lo cual es un análogo morfológico actual bastante exacto. También aquí se inserta razonablemente bien el tipo 1 o “civet-like”, aunque también hay formas con una dentición algo mayor (por ejemplo, *Protictitherium aegaeum*) cercana a los mustélidos como *Gulo gulo* y otros cánidos pequeños. Desde este cuadrante se pueden describir ciertas tendencias morfológicas que describen las distintas familias. Los hiénidos parecen seguir una tendencia bastante clara horizontal desde los civet-like hasta los Jackal/Wolf-like incluso hasta los transicionales y cursoriales que retienen el p2 (*Werdelinus africanus* y las especies del género *Hyaenictis* excluyendo a *H. wehaietu*) (línea c en la Fig. 5.1.4). Esto nos indica que, manteniendo aproximadamente el mismo tamaño que un cánido pequeño, han ido aumentando la serie premolar y la carnífera inferior, especialmente en longitud. A partir de aquí se continúa la tendencia con el ecomorfo cursorial y el durófago plenamente desarrollado, reduciendo aún más la serie molar y perdiendo el m2 (línea d en la Fig. 5.1.4). Tal y como se puede observar, el análisis de componentes principales a este nivel taxonómico no permite diferenciar los ecomorfos cursorial y fully-developed bone cracker salvo los que retienen el m2 de los que no. Esto también es informativo en la medida que los cursoriales están muy próximos morfológicamente a los durófagos en el contexto del orden. Por otro lado, es muy interesante observar que los félicos se mantienen prácticamente constantes en el segundo eje y tan sólo aumentan el tamaño de la serie premolar y del m1. La tendencia morfológica que describen (culminando con *P. leo*) parece continuarse con la de los hiénidos cursoriales y durófagos más avanzados alcanzando a las *H. hyaena* y a *H. wehaietu* (línea b en la Fig. 5.1.4). Esto parece contraintuitivo, pero si comparamos a la misma escala *P. leo* con *H. hyaena* y *P. brunnea*, a pesar de la gran diferencia en masa corporal que los separa (160 kg para el león frente a los 36 kg de *H. hyaena* y los 40 kg de *P. brunnea*), la suma de las longitudes del m1 y los premolares son prácticamente idénticos (Fig. 5.1.5).

Otro aspecto interesante a destacar, es que el morfotipo Jackal/Wolf like no solapa con ningún cánido actual, aunque algunas formas se acercan a *C. alpinus* (Fig. 5.1.3. y 5.1.4.). De hecho, la dentición postcanina de estas formas está a medio camino entre cánidos y félicos, incluso más próximas a estos últimos para las formas con una dentición de mayores dimensiones como *T. montadai*.

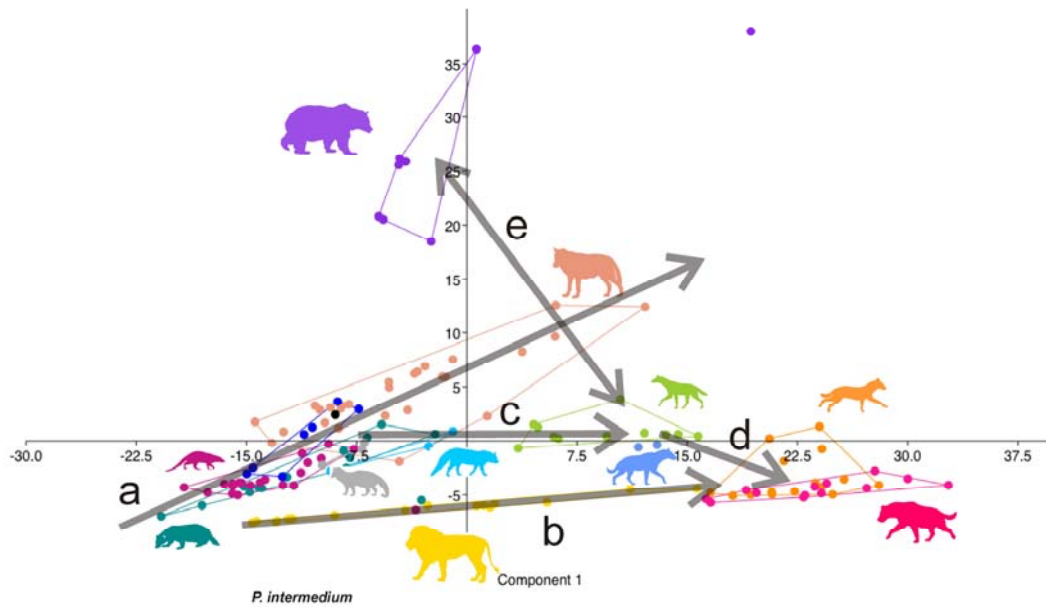


Fig.5.1.4. Representación esquemática de algunas tendencias morfológicas que pueden conceptualizarse a partir de las puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas (ver el texto).

Fig.5.1.4. Same as Fig. 5.1.3, but some directions within the morphospace have been indicated to be discussed in the text.

No obstante, es muy interesante observar la dirección del morfoespacio marcada con la letra e en la Fig. 5.1.4. Los Jackal/Wolf like podrían considerarse un extremo opuesto a los úrsidos tomando como referencia a los cánidos: mientras que los osos aumentan la serie molar reduciendo la premolar frente a los cánidos, los Jackal/Wolf like aumentan la premolar a expensas de reducir la molar.

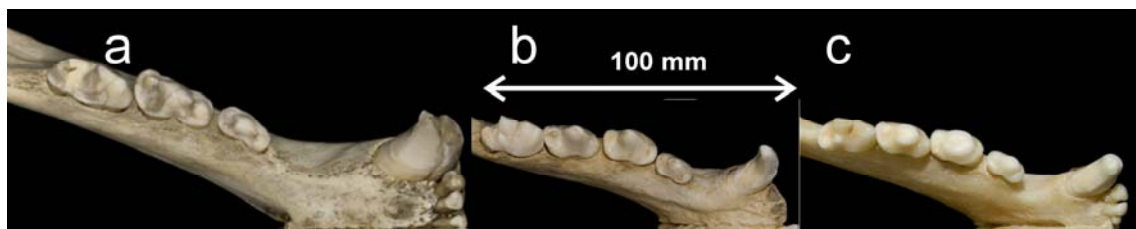


Fig.5.1.5. Mandíbulas de a) *Panthera leo*, b) *Parahyaena brunnea* y c) *Hyaena hyaena* a la misma escala. Obsérvese que las longitudes de las mismas son muy parecidas a pesar de la notable diferencia en masa corporal de estos hiénidos respecto al león. No obstante, es muy importante señalar que esto sólo atañe a las dimensiones de la fila dentaria, no a la morfología de las piezas individuales (fuente: Animal Diversity Web).

Fig.5.1.5. Jaws of a) *Panthera leo*, b) *Parahyaena brunnea* and c) *Hyaena hyaena* at same scale. Note that the post-canine dental lengths are relatively similar, in spite of the difference in body mass between the two hyaenids and the lion. Note that this only concerns the size of the dental row, not to the morphology of the individual species. (Pictures are from Animal Diversity Web).

Casi perpendicular a la dirección marcada por la línea e, se encuentra la línea a, en la cual se disponen todas las familias actuales a excepción de úrsidos y félidos (Fig. 5.1.4). Además, estas familias no sólo se sitúan sobre ellas, si no que la forma de las nubes de puntos que describen los mustélidos, prociónidos, viverriformes y cánidos se alargan en sentido de la dirección del morfoespacio marcada por la línea a de la Fig. 5.1.4. O lo que es igual, al

augmentar las dimensiones de serie premolar y la carnecera inferior también lo hace la de la serie molar.

Hay tres especies que merecen una especial atención debido a que puntúan muy lejos de sus respectivas familias. Una de ellas es el oso panda (*A. melanoleuca*), el cual tiene muy incrementadas las dimensiones de los premolares debido a las adaptaciones específicas a la dieta herbívora (Fig. 5.1.3). Las otras son la fosa (*Cryptoprocta ferox*) y el ratel (*Mellivora capensis*). Ambas puntúan muy cercanas a félidos de tamaño pequeño o mediano (*Lynx lynx* o *Neofelis nebulosa*) aun perteneciendo a la familia Eupleridae y Mustelidae, respectivamente. La cuestión es que ambas especies tienen dimensiones parecidas de la serie premolar junto a la carnecera inferior próximas a las de tales felinos, debido a que suman el segundo premolar que está ausente en félidos. Además, ambas especies carecen de m2, lo que las diferencia de las otras especies de sus respectivas familias y las acerca a félidos e hiénidos. Por otro lado, si bien es cierto que la morfología de estas dos especies pueden recordar ligeramente a la de los félidos, su aspecto general parece intermedio entre un hiénido y un cánido (Figura 5.1.6).



Fig.5.1.6. Mandíbulas de a) *Lynx lynx*, b) *Cryptoprocta ferox* c) *Mellivora capensis* y d) *Parahyaena brunnea* a la misma escala salvo *P. brunnea* (60%). Obsérvese que las longitudes de las tres primeras son muy parecidas. A pesar del parecido en dimensiones, nótese que el félido carece de p3. La morfología de *C. ferox* y *M. Capensis* parece intermedia entre la del félido y el hiénido (fuente: Animal Diversity Web).

Fig.5.1.6. Jaws of a) *Lynx lynx*, b) *Cryptoprocta ferox*, c) *Mellivora capensis* and d) *Parahyaena brunnea*, all them at the same scale excepting *P. brunnea* (60%). Note that the length of the dental row for a, b and c are very similar (note also that the felid lacks p3). The morphology of *C. ferox* and *M. capensis* seems to be intermediate between the felid and the hyaenid. (Pictures are from Animal Diversity Web).

Los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales explican el 60% y el 19.8% de la información contenida en la matriz de similitud, respectivamente. El primero ordena a las formas en función del tamaño relativo de los segundos y terceros molares, mientras que el segundo lo hace con el tamaño de la serie premolar junto al m1. Como hemos comentado, el análisis con esta métrica tiene en cuenta las proporciones relativas de las piezas, lo cual complementa la información obtenida con los componentes principales. Las puntuaciones sobre ambos ejes se recogen en la gráfica 5.1.7 y 5.1.8.

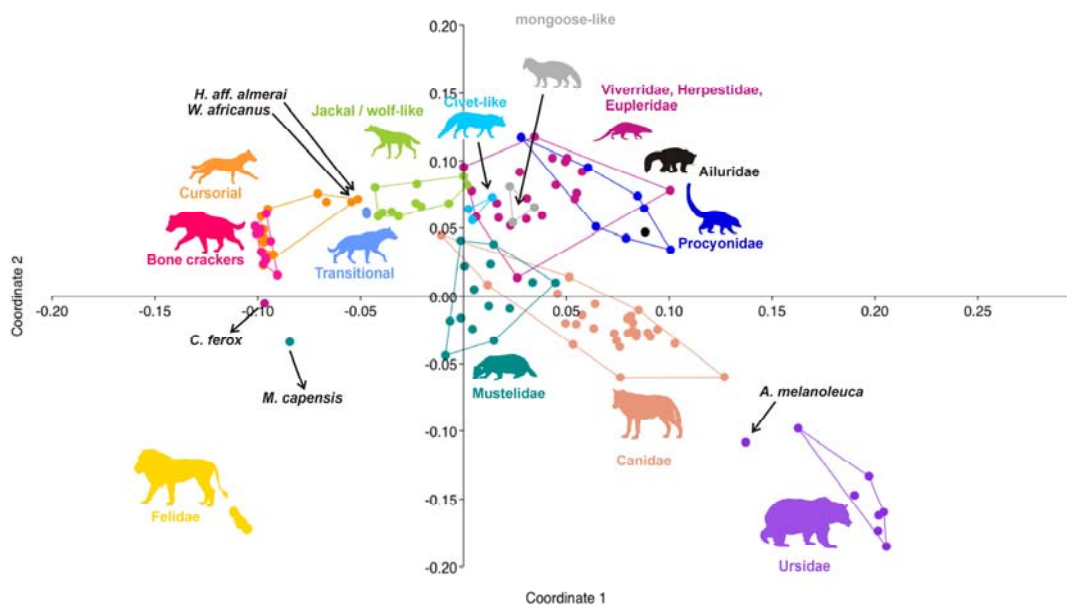


Fig.5.1.7. Puntuaciones de las especies analizadas sobre las dos primeras coordenadas principales (dentición postcanina inferior) de la matriz de cosenos del ángulo que forman las observaciones para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas en donde se han señalado la posición de algunas de las especies más destacadas.

Fig.5.1.7. Scores on the first and second principal coordinates (lower post-canine dental variables) using the cosine of the angle between observations for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

Como puede observarse, las familias se disponen en forma de arco cuyos extremos lo ocupan los félidos y los úrsidos, existiendo una discontinuidad morfológica entre los félidos y el resto de los carnívoros. Los félidos, además de estar individualizados, forman un grupo muy homogéneo, lo que nos indica que sus denticiones postcaninas son reproducciones a escala unos de otros. En este nuevo morfoespacio las familias están más individualizadas, aunque existe cierto solapamiento entre los viverriformes y los prociónidos, así como entre los cánidos pequeños y los mustélidos. El tipo 1 y 2 de los ecomorfos de los hiénidos se sitúan dentro de la nube de puntos de los viverriformes. Esto confirma que su parecido no sólo debe al pequeño tamaño de sus denticiones, si no que las proporciones relativas de las series también son parecidas. De igual manera que en el análisis de componentes principales, hay una secuencia bien definida en tanto a la morfología, sucediéndose la secuencia: mongooselike, civet-like, jackal/Wolf-like, transicionales, cursoriales que retienen el m2 y un grupo compacto formado por el resto de cursoriales y los durófagos (líneas a y b en Fig. 5.1.8). De nuevo, los ecomorfos del tipo cursorial sin m2 y los del tipo durófago se mezclan y se orientan en dirección a los félidos, aunque a bastante distancia morfológica.

De igual manera, existe una tendencia morfológica bien definida: úrsidos, cánidos, jackal/Wolf-like, atravesando parte de los mustélidos (líneas c en Fig. 5.1.8). Sin embargo, a diferencia de los componentes principales, se observa que el ecomorfo 3 (jackal/Wolf-like) queda muy próximo a los cánidos, aunque en dirección opuesta a los úrsidos. Por lo tanto, en este análisis, a diferencia de lo que ocurría con los componentes principales, el ecomorfo Jackal/Wolf-like no queda intermedio entre félidos y cánidos, lo que en cierto sentido puede interpretarse como que este ecomorfo es una extensión de la morfología de un cánido en dirección opuesta a la de los osos, reduciendo la serie molar y aumentando la premolar.

Otro aspecto a destacar es la diversidad de morfologías que se disponen en cierta manera perpendicular a esta última tendencia (líneas *d* en Fig. 5.1.8). En este eje del morfoespacio se sitúan los mustélidos, cánidos, viverriformes, prociónidos y ailúridos. Este eje en el morfoespacio del orden Carnívora acumula no sólo la mayor diversidad específica, si no también posiblemente la mayor diversidad de adaptaciones y géneros de vida distintos. Sin embargo, la disparidad morfológica no es tan grande como la desplegada por el resto de familias, al menos en la medida que la longitud del arco que se recorre desde los úrsidos a los félidos es mayor que la longitud de la línea *d* de la Fig. 5.1.8. ocupada por las familias actuales. *Ailuripoda melanoleuca* de nuevo se separa de los miembros de su familia en dirección a los cánidos, mientras que *M. capensis* y *C. ferox* se sitúan entre los félidos y los durófagos, aunque más próximos a estos últimos, lo que se debe a que comparten el p2, lo que aumenta la similitud de ambas especies con los hiénidos durófagos, como se puede comprobar en la Fig. 5.1.6.

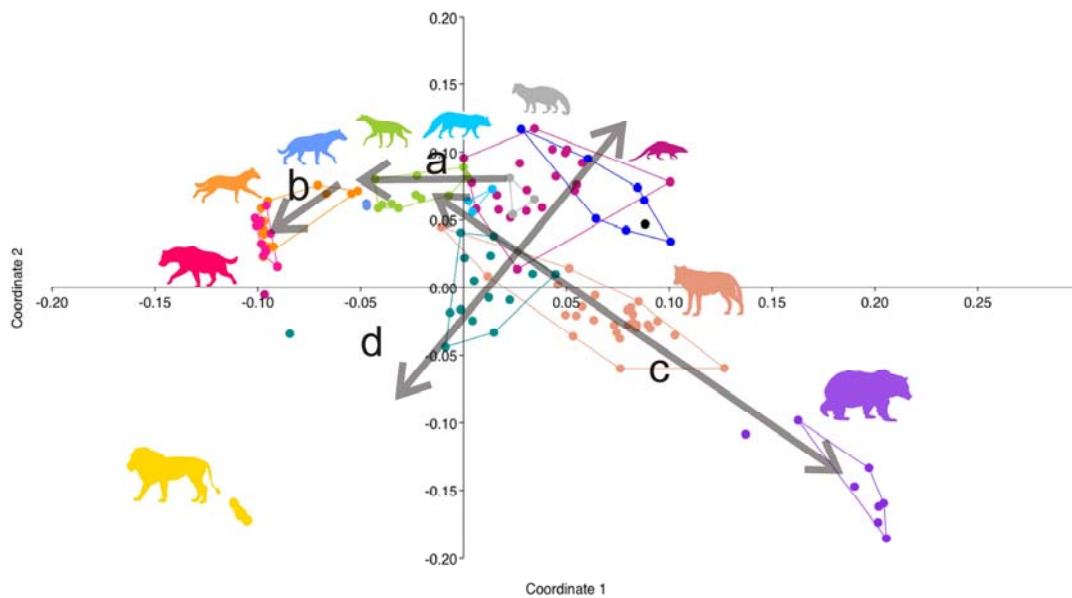


Fig.5.1.8. Representación esquemática de algunas tendencias morfológicas que pueden conceptualizarse a partir de las puntuaciones de las especies analizadas sobre las dos primeras coordenadas principales de la matriz de cosenos del ángulo que forman las observaciones para el conjunto de especies del orden Carnívora analizadas (ver el texto).

Fig.5.1.8. Same as Fig. 5.1.7, but some directions the morphospace have been indicated to be discussed in the text.

Un aspecto que merece ser brevísimamente comentado en este apartado es la similitud en la posición relativa de las familias en el análisis de coordenadas principales y la que obtuvieron Crusafont-Pairó y Truyols-Santoja (1956) empleando el ángulo α (Figura 5.1.9). En la Figura 5.1.10 se presentan simultáneamente. Aunque no hay una correspondencia completamente ajustada, es suficientemente alta para no deberse al azar. Además, el estudio llevado a cabo por Crusafont-Pairó y Truyols-Santoja en 1958, que es más parecido al que se ha hecho aquí, también obtiene el mismo paralelismo con el ángulo α , como los propios autores destacaron.

Aunque no se ha indagado en este aspecto debido a que se escapa del alcance de la presente tesis es interesante de destacar.

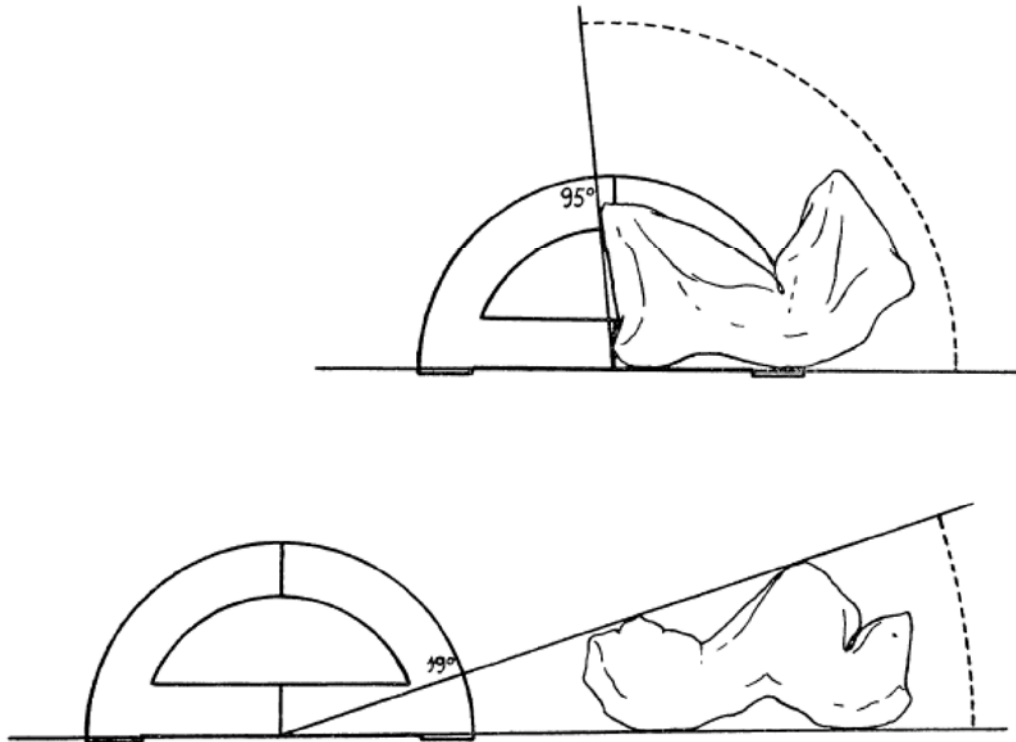


Fig.5.1.9. Medida del ángulo α según Crusafont-Pairó y Truyols-Santoja (1956) como medida de la altura del protocónido respecto a la longitud del talónido.

Fig.5.1.9. Angle α according to Crusafont-Pairó and Truyols-Santoja (1956) as a measurement of the relationship between the height of the protoconid and the length of the talonid of m1.

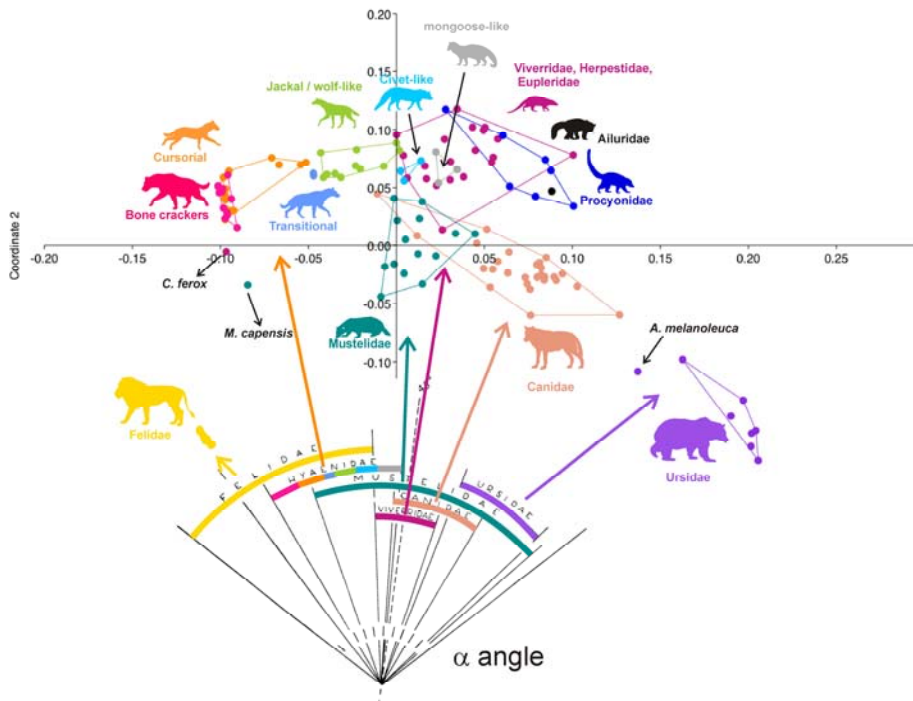


Fig.5.1.10. Obsérvese que la posición relativa de las familias respecto al ángulo α de Crusafont-Pairó y Truyols-Santoja (1956) es muy parecida a la que se obtiene en el análisis de coordenadas principales de la dentición postcanina de la mandíbula inferior.

Fig.5.1.10. Superposition of Fig. 5.1.7 and Fig. 2 of Crusafont-Pairó and Truyols-Santoja (1956). Note that the relative positions for the families respect to the α angle according to Crusafont-Pairó and Truyols-Santoja (1956) approximately coincide with the principal coordinate analysis in fig. 5.1.7.

5.1.2. Serie inferior

La inclusión de los caninos en el análisis aumenta la cantidad de información morfológica, aunque disminuye el número de formas extintas de la familia Hyaenidae que pueden analizarse, dado que la preservación de estas piezas es menor que la de otras piezas de la dentición postcanina.

Los resultados del análisis de componentes principales de la serie inferior se recogen en la tabla 5.1.2 y las figuras de la 5.1.11 a la 5.1.13. Como se aprecia en la tabla 5.1.2, ambos ejes de nuevo acumulan algo más del 90% de la varianza. El primero de ellos, explicando un porcentaje cercano al 70%, también se relaciona con el tamaño de la serie premolar y el primer molar inferior (especialmente con las longitudes de las piezas), pero además recoge un notable porcentaje de la variación en la longitud y anchura de los caninos (Tabla 5.1.2, Fig. 5.1.11). El segundo, que aglutina algo más de un 20% de la variación total, de nuevo se relaciona con el tamaño de los segundos y terceros molares inferiores y, aunque aglutina cierta variación en las dimensiones de los caninos, ésta es algo mayor para la longitud que para la anchura de los mismos (Tabla 5.1.1, Fig. 5.1.12).

	PC 1	PC 2
cLength	0.32292	0.20323
cWidth	0.25028	0.090114
p2Length	0.28599	-0.049877
p2Width	0.18062	-0.033119
p3Length	0.38084	-0.20552
p3Width	0.24148	-0.12306
p4Length	0.43132	-0.11129
p4Width	0.24094	-0.047714
m1Length	0.47092	0.13238
m1Width	0.21848	0.078378
m2Length	-0.0090213	0.59296
m2Width	0.0034804	0.38028
m3Length	0.02934	0.45707
m3Width	0.027988	0.38229
Eigenvalue	208.037	67.9713
% variance	67.646	22.102

Tabla 5.1.2. Valores propios, porcentaje de varianza explicada y coeficientes de carga de las variables de la serie inferior sobre los dos primeros componentes principales para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Table 5.1.2. Plots of the loadings, eigenvalues and percentage of variance explained for the two first principal components of the lower dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

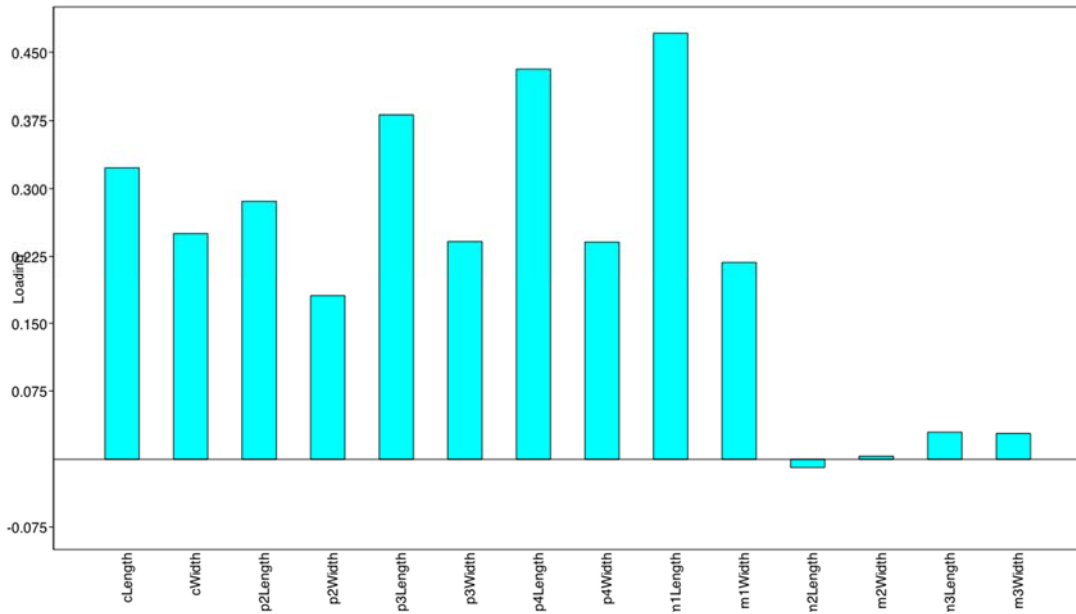


Fig.5.1.11. Coeficientes de carga de las variables de la serie inferior sobre el primer componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.11. Loading plot of the lower dental variables on the first principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

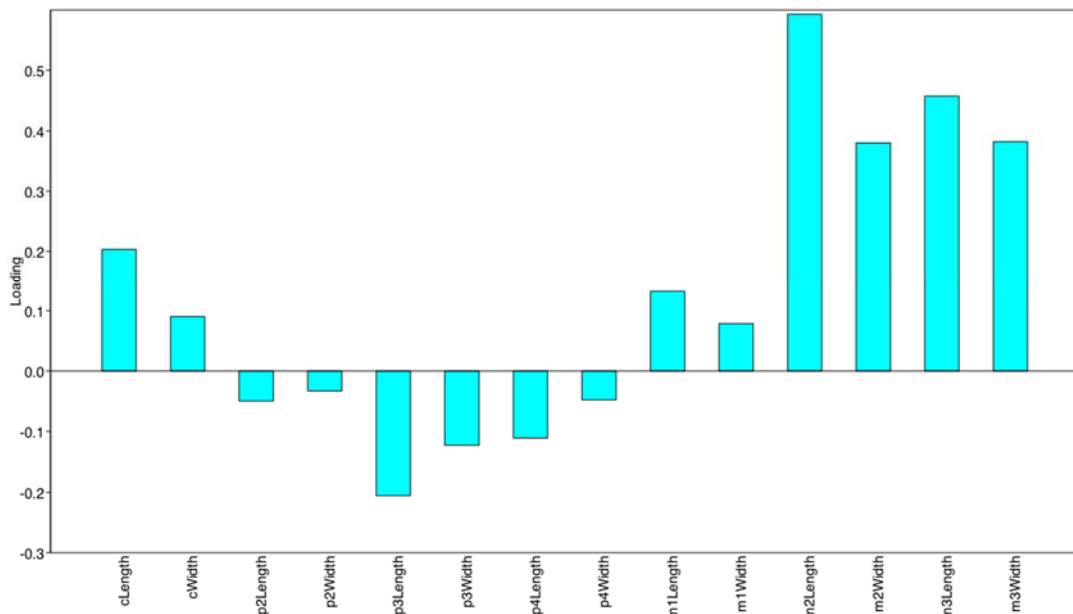


Fig.5.1.12. Coeficientes de carga de las variables de la serie inferior sobre el segundo componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.12. Loading plot of the lower dental variables on the second principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

Las puntuaciones sobre estos nuevos componentes prácticamente no cambian con la inclusión de los caninos, lo que en parte puede considerarse cierta garantía que la preservación o no de los mismos no añade un sustancial cambio a la información morfológica que contiene el resto de la dentición.

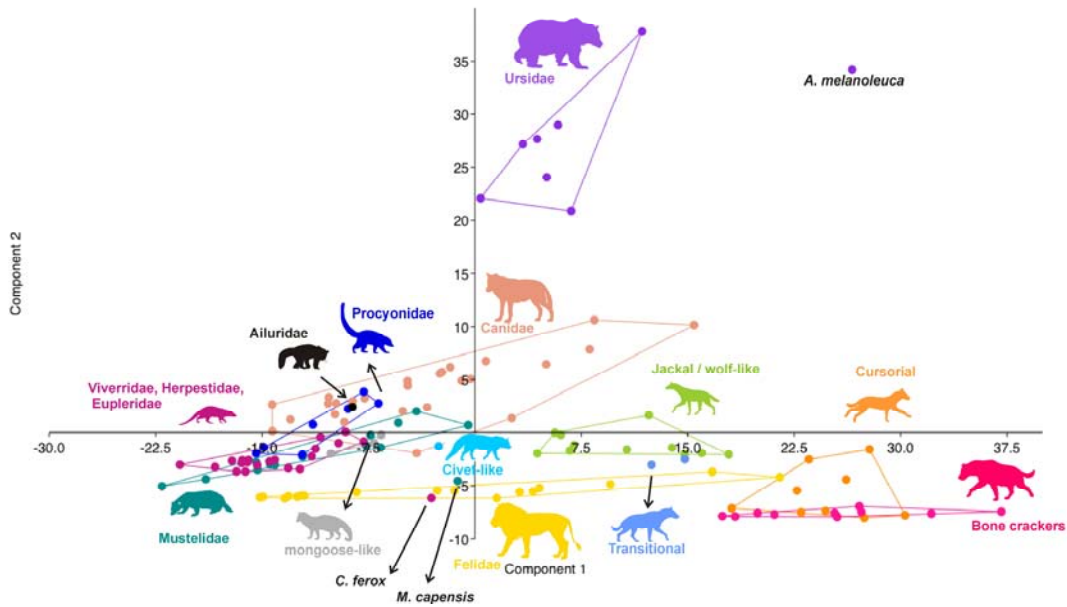


Fig.5.1.13. Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la matriz de varianzas/covarianzas entre las variables de la serie inferior para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas en donde se han señalado la posición de algunas de las especies más destacadas. Nótese que la semejanza es notable con la Fig.5.1.3.

Fig.5.1.13. Scores on the first and second principal components of the lower dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study. Note the remarkable similarity with Fig.5.1.3.

Con respecto al análisis de coordenadas principales (Fig. 5.1.14) tampoco se observan grandes cambios al incluir los caninos, aunque el segundo eje está invertido respecto al de la Fig. 5.1.7. Los ligeros cambios que se aprecian prácticamente no atañen a los hiénidos. En este caso se aprecia un menor solapamiento entre cánidos y mustélidos y un relativo ensanchamiento de las nubes de puntos.

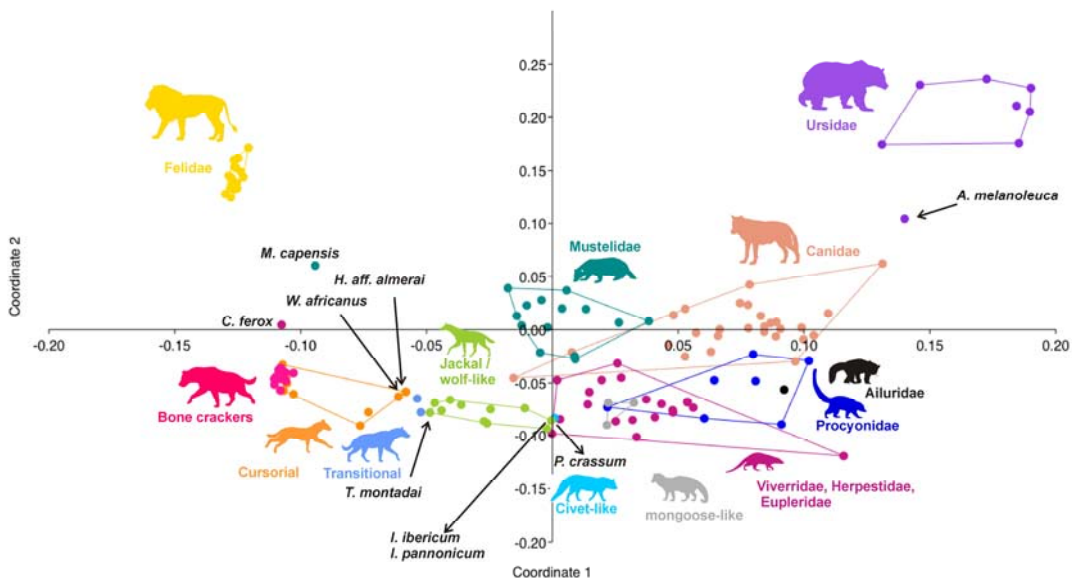


Fig.5.1.14. Puntuaciones de las especies analizadas sobre las dos primeras coordenadas principales de la matriz de cosenos del ángulo que forman las observaciones para el conjunto de especies del orden Carnivora usando las variables de la serie dental inferior. Los porcentajes de similitud explicados por el primer y el segundo eje son del 53.8% y el 21.5%, respectivamente.

Fig.5.1.14. Scores on the first and second principal coordinates (lower dental variables) using the cosine of the angle between observations for all the species of the order Carnivora analyzed in this study. Percentages of similarity explained by the first and second axes are 53.8% and 21.5%, respectively.

5.1.3. Serie postcanina superior

Los resultados del análisis de componentes principales de la serie postcanina superior se recogen en la tabla 5.1.3 y las figuras de la 5.1.15 a la 5.1.17. Como se aprecia en la tabla 2 ambos ejes de nuevo acumulan algo más del 90% de la varianza. Estos resultados son un calco de los obtenidos en la serie postcanina inferior, pero con las piezas superiores correspondientes. El primero de ellos, explicando un porcentaje cercano al 70%, también se relaciona con el tamaño de la serie premolar, especialmente con las longitudes de las piezas, destacando la de la carnífera superior. En este componente también participa la anchura del M1, pieza que está presente, aunque casi vestigial, en félidos e hiénidos. El segundo, que aglutina algo más de un 25% de la variación total, se relaciona con el tamaño de los primeros y segundos molares superiores (Tabla 5.1.3). Las proyecciones son un fiel reflejo de las obtenidas para la serie inferior, aunque obviamente con las piezas análogas en la dentición superior, aunque cabe destacar que existe un menor grado de solapamiento tanto entre las familias de carnívoros actuales como entre los ecomorfos de los hiénidos extintos. Esta correspondencia se debe al necesario grado de integración morfológica entre ambas denticiones, aunque siempre existan particularidades en ambos módulos.

	PC 1	PC 2
P2Length	0.32036	0.027103
P2Width	0.20786	-0.028753
P3Length	0.4355	-0.042125
P3Width	0.27634	-0.034003
P4Length	0.65403	-0.01511
P4Width	0.33704	0.043178
M1Length	0.041961	0.43782
M1Width	0.19533	0.35821
M2Length	-0.062887	0.63758
M2Width	-0.053968	0.51663
Eigenvalue	225.968	84.4467
% variance	67.356	25.172

Tabla 5.1.3. Valores propios, porcentaje de varianza explicada y coeficientes de carga de las variables de la serie postcanina superior sobre los dos primeros componentes principales para el conjunto de especies del orden Carnívora analizadas.

Table 5.1.3. Plots of the loadings, eigenvalues and percentage of variance explained for the two first principal components of the upper post-canine dental variables for all the species of the order Carnívora analyzed in this study.

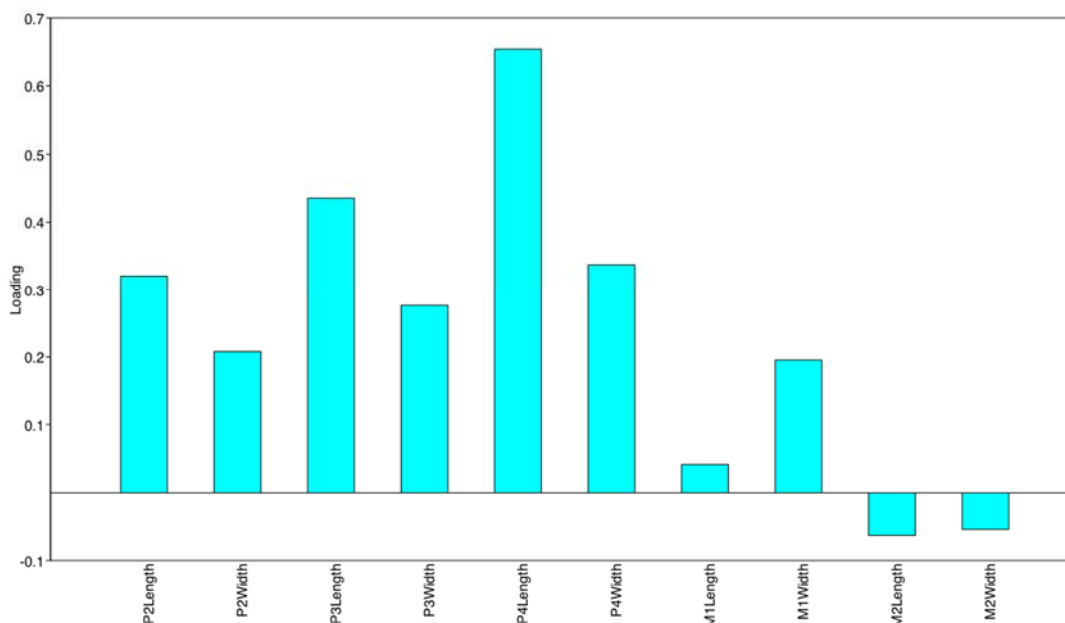


Fig.5.1.15. Coeficientes de carga de las variables de la serie postcanina superior sobre el primer componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.15. Loading plot of the upper post-canine dental variables on the first principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

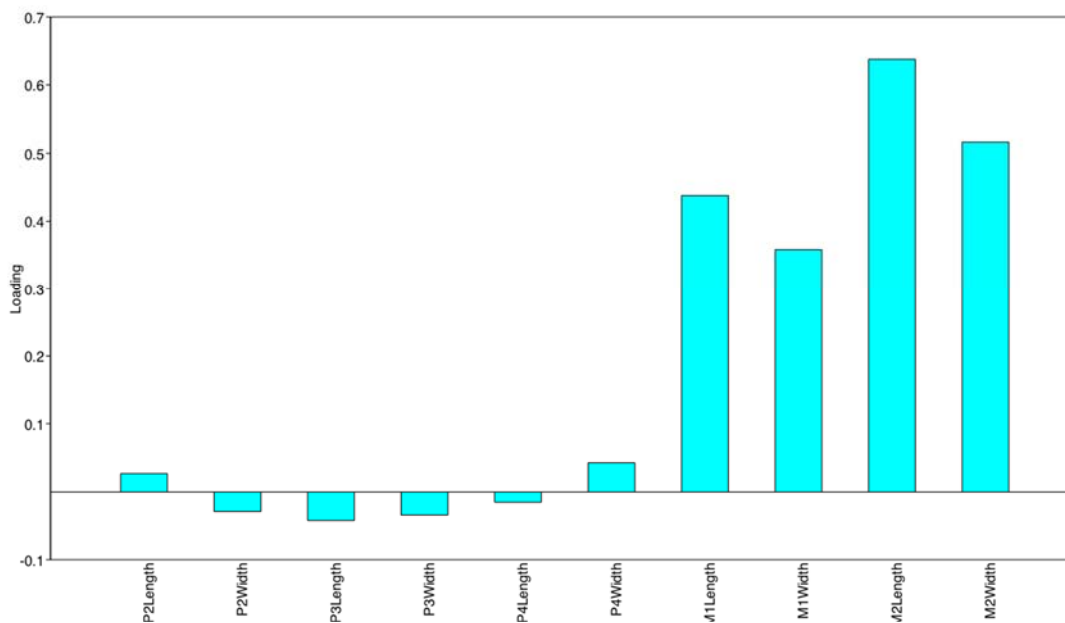


Fig.5.1.16. Coeficientes de carga de las variables de la serie postcanina superior sobre el segundo componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.16. Loading plot of the upper post-canine dental variables on the second principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

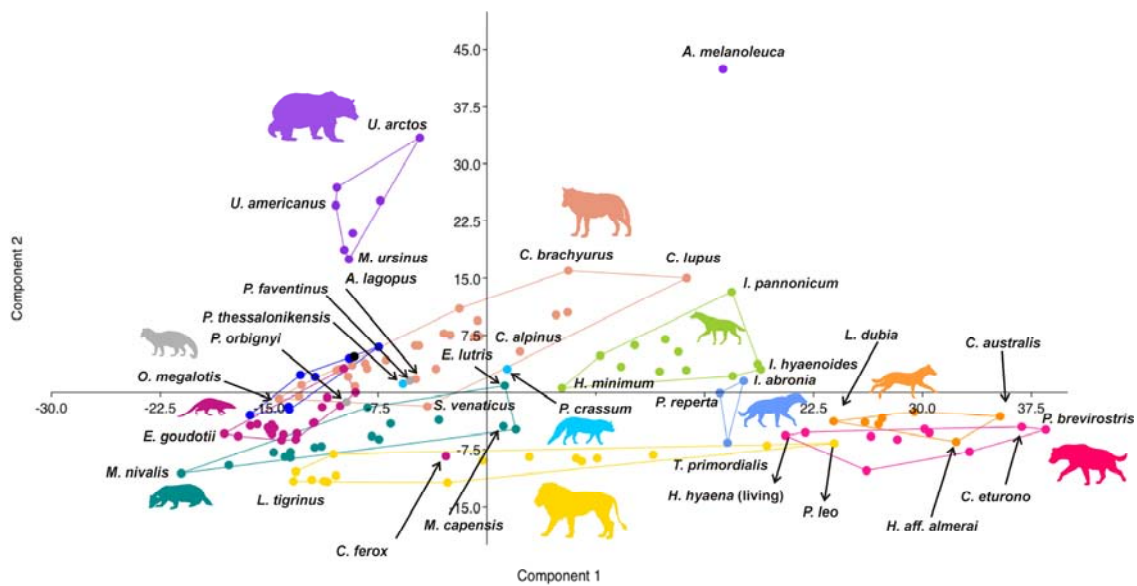


Figura 5.1.17. Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la matriz de varianzas/covarianzas entre las variables de la serie postcanina superior para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas en donde se han señalado la posición de algunas de las especies más destacadas. Nótese que la semejanza es notable con la Fig.5.1.3.

Fig.5.1.17. Scores on the first and second principal components of the upper post-canine dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study. Note the remarkable similarity with Fig.5.1.3.

Respecto al análisis de coordenadas principales se obtiene un patrón algo similar, aunque con ciertas diferencias respecto a la dentición inferior. Un aspecto a destacar es el alargamiento de las nubes de puntos que definen las familias con la excepción de cánidos, prociónidos y úrsidos que se mantienen igual (o incluso se compacta en los osos). Esto nos indica una mayor diversidad morfológica en la dentición superior en el seno de algunas familias. En el caso de los félicos este hecho es notable, lo cual está relacionado con la reducción de alguna de sus piezas (o incluso pérdida en el caso del P2 en *Lynx lynx*). Otro fenómeno es que las posiciones relativas de algunas familias cambian. Así, la ausencia de M2 en mustélidos hace que éstos se diferencien claramente de otros grupos. Paradójicamente, *Mellivora capensis* se encuentra dentro de su familia en este análisis al compartir la ausencia del M2 con el resto de mustélidos. Hay una extensa región del morfoespacio donde solapan viverriformes y cánidos. Además, los prociónidos solapan con los cánidos en aquella región orientada hacia los osos. Respecto a la familia Hyaenidae no hay un cambio substancial de las relaciones con otras familias salvo que no queda clara una secuencia Ursidae, Canidae, jackal/Wolf-like como en el caso de la dentición inferior. En cualquier caso, este ecomorfo sigue estando próximo tanto a los cánidos como a los viverriformes, como en el primer análisis de coordenadas principales. Por otro lado, este análisis permite incluir a *T. Primordialis*, el cual es conocido sólo por su dentición superior. Como puede observarse, su morfología se asemeja a la de los cursoriales y durófagos.

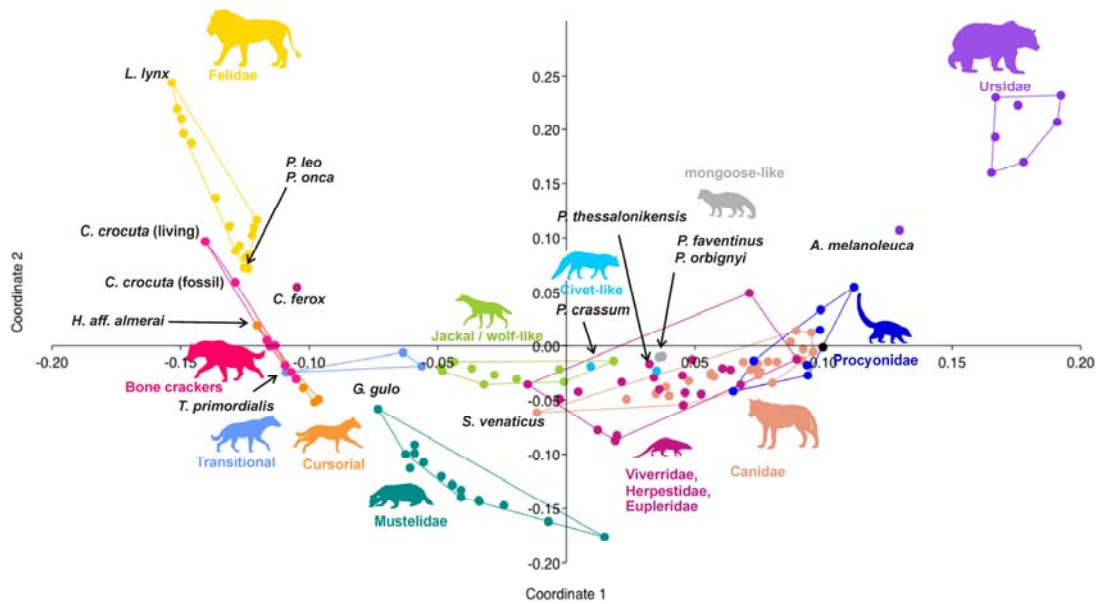


Fig.5.1.18. Puntuaciones de las especies analizadas sobre las dos primeras coordenadas principales de la matriz de cosenos del ángulo que forman las observaciones para el conjunto de especies del orden Carnivora usando las variables de la serie dental postcanina superior. Los porcentajes de similitud explicados por el primer y el segundo eje son del 68.7% y el 13.4%, respectivamente.

Fig.5.1.18. Scores on the first and second principal coordinates (upper post-canine dental variables) using the cosine of the angle between observations for all the species of the order Carnivora analyzed in this study. Percentages of similarity explained by the first and second axes are 68.7% and 13.4%, respectively.

5.1.4. Serie superior

En lo que respecta a la serie superior incluyendo los caninos, los resultados vuelven a reproducir lo que se ha comentado en el apartado correspondiente de la serie postcanina inferior cuando se incorporan los caninos. Por lo tanto, no hay grandes diferencias respecto al caso anterior, salvo en lo que respecta al análisis de coordenadas principales, en la que la inclusión de los caninos desplaza a los mustélidos verticalmente y los hace solapar principalmente con el ecomorfo Jackal/wolf-like de los hiénidos.

	PC 1	PC 2
CLength	0.29057	0.18911
CWidth	0.22117	0.099994
P2Length	0.28303	-0.042942
P2Width	0.18156	-0.062341
P3Length	0.40302	-0.11789
P3Width	0.25386	-0.075786
P4Length	0.6135	-0.12152
P4Width	0.3227	-0.011044
M1Length	0.076423	0.41841
M1Width	0.20061	0.29921
M2Length	0.0054284	0.6399
M2Width	-0.008576	0.48981
Eigenvalue	224.834	92.1483
% variance	63.129	25.873

Tabla 5.1.4. Valores propios, porcentaje de varianza explicada y coeficientes de carga de las variables de la serie superior sobre los dos primeros componentes principales para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Table 5.1.4. Plots of the loadings, eigenvalues and percentage of variance explained for the two first principal components of the upper dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

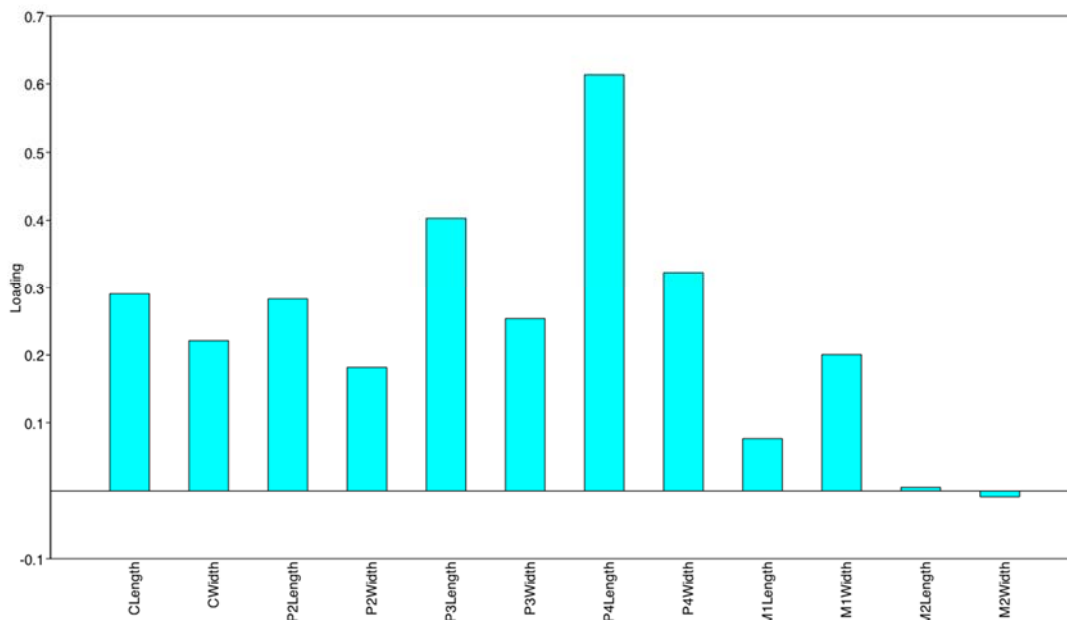


Fig.5.1.19. Coeficientes de carga de las variables de la serie superior sobre el primer componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.19. Loading plot of the upper dental variables on the first principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

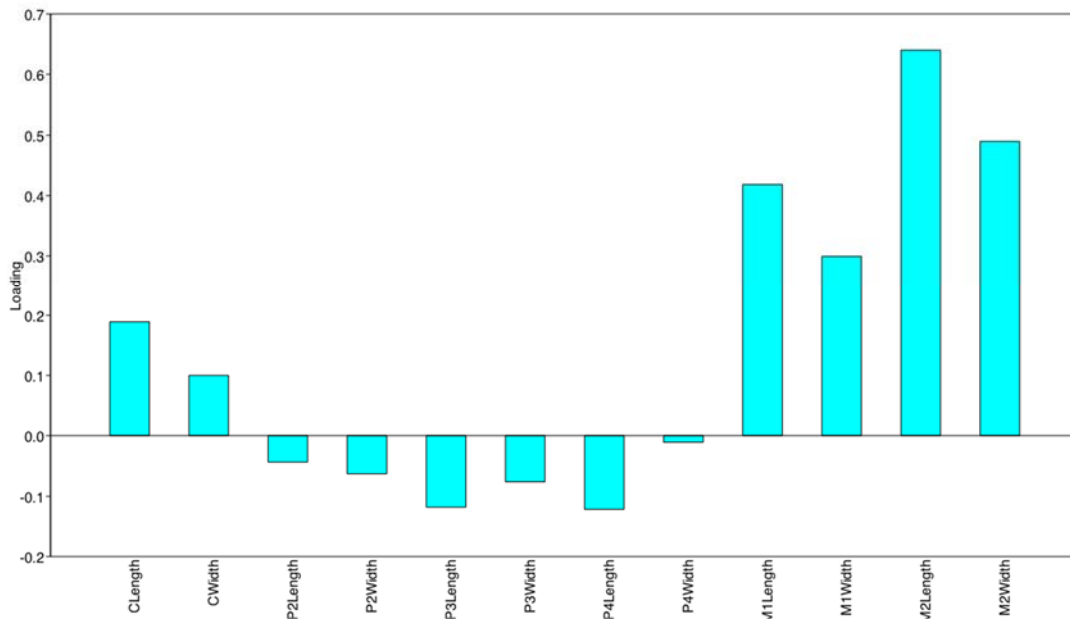


Fig.5.1.20. Coeficientes de carga de las variables de la serie superior sobre el segundo componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.20. Loading plot of the second dental variables on the first principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

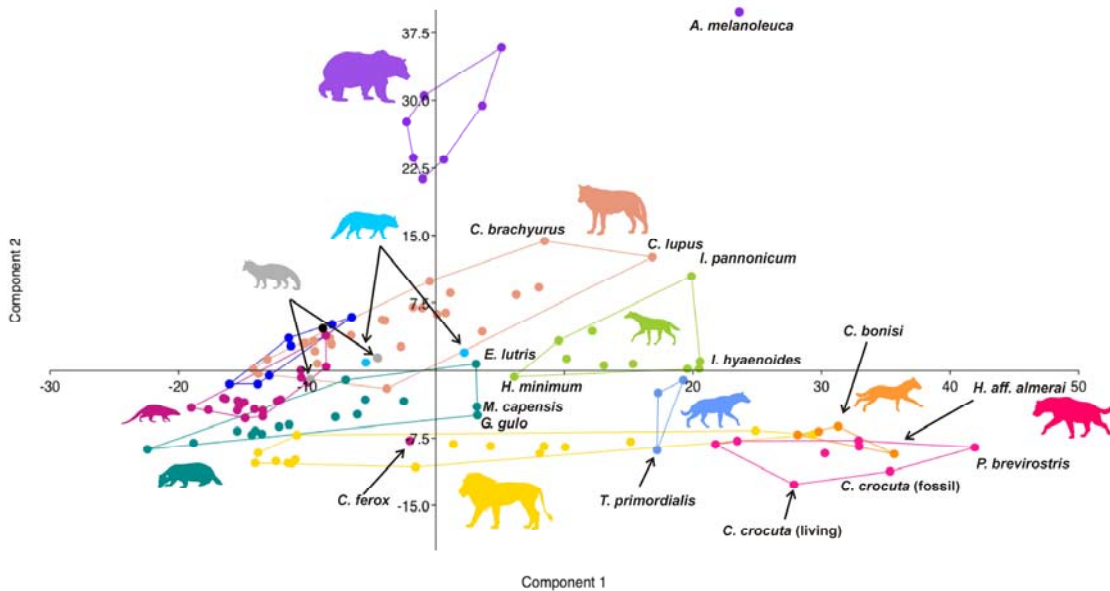


Fig.5.1.21. Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la matriz de varianzas/covarianzas entre las variables de la serie dental superior para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas en donde se han señalado la posición de algunas de las especies más destacadas. Nótese que la semejanza es notable con la Fig.5.1.17.

Fig.5.1.21. Scores on the first and second principal components of the upper dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study. Note the remarkable similarity with Fig.5.1.17.

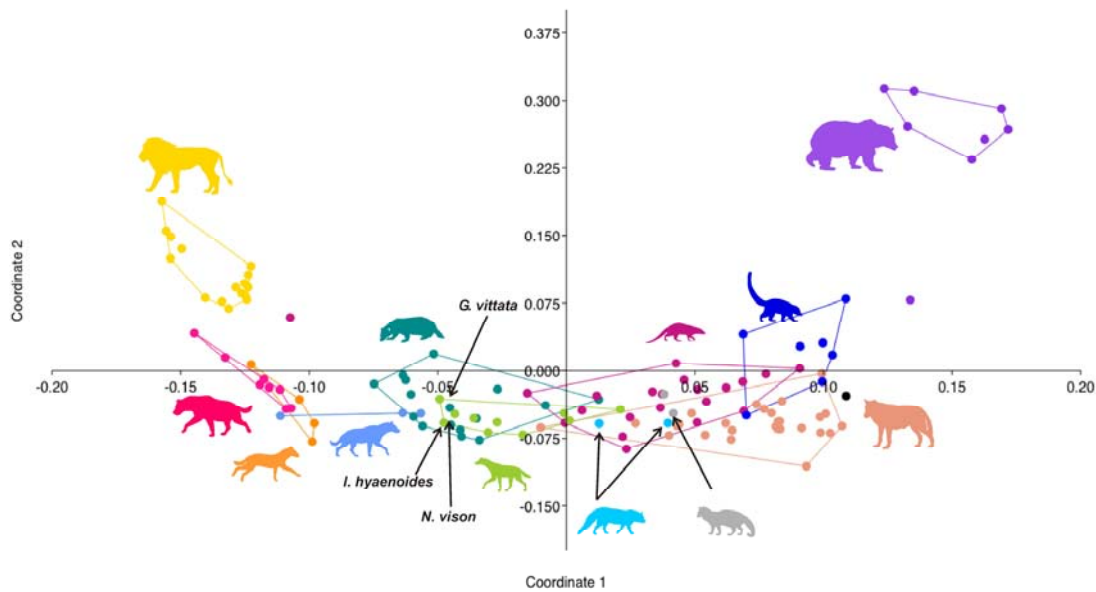


Fig.5.1.22. Puntuaciones de las especies analizadas sobre las dos primeras coordenadas principales de la matriz de cosenos del ángulo que forman las observaciones para el conjunto de especies del orden Carnivora usando las variables de la serie dental superior. Los porcentajes de similitud explicados por el primer y el segundo eje son del 62.1% y el 16.8%, respectivamente.

Fig.5.1.22. Scores on the first and second principal coordinates (upper dental variables) using the cosine of the angle between observations for all the species of the order Carnivora analyzed in this study. Percentages of similarity explained by the first and second axes are 62.1% and 16.8%, respectively.

5.1.5. Series postcaninas superiores e inferiores, con y sin caninos

El análisis conjunto de ambas denticiones es interesante en la medida que se tiene en cuenta toda la información morfológica. Sin embargo, hace reducir la muestra de especies extintas, dado que aumenta el número de ellas que no pueden ser analizadas debido a que alguna de las variables es desconocida. No obstante, los resultados de los análisis son completamente coherentes con los anteriores, tanto incluyendo como excluyendo los caninos. A continuación, se presentan las tablas y gráficos correspondientes.

	PC 1	PC 2
P2Length	0.24366	-0.011841
P2Width	0.15832	-0.035321
P3Length	0.32758	-0.060516
P3Width	0.20852	-0.039929
P4Length	0.49651	-0.046608
P4Width	0.25517	0.015982
M1Length	0.036317	0.33183
M1Width	0.14069	0.25257
M2Length	-0.033153	0.49257
M2Width	-0.034708	0.37907
p2Length	0.20352	0.056498
p2Width	0.12762	0.025821
p3Length	0.28135	-0.045195
p3Width	0.17828	-0.031968
p4Length	0.3084	0.0095319
p4Width	0.17238	0.013035
m1Length	0.33186	0.17274
m1Width	0.14901	0.092421
m2Length	-0.053145	0.40278
m2Width	-0.029365	0.26539
m3Length	-0.013097	0.29823
m3Width	-0.0077941	0.25208
Eigenvalue	408.984	154.494
% variance	66.391	25.079

Tabla 5.1.5. Valores propios, porcentaje de varianza explicada y coeficientes de carga de las variables de la serie postcanina superior e inferior sobre los dos primeros componentes principales para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Table 5.1.5. Plots of the loadings, eigenvalues and percentage of variance explained for the two first principal components of the upper and lower post-canine dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

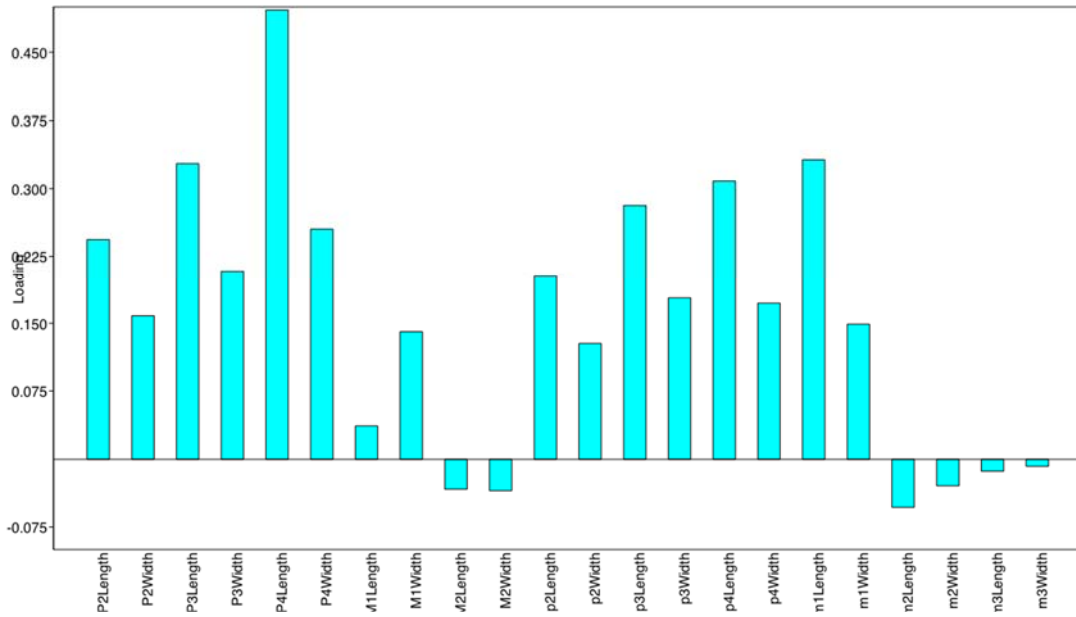


Fig.5.1.23. Coeficientes de carga de las variables de las series postcaninas superior e inferior sobre el primer componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.23. Loading plot of the upper and lower post-canine dental variables on the first principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

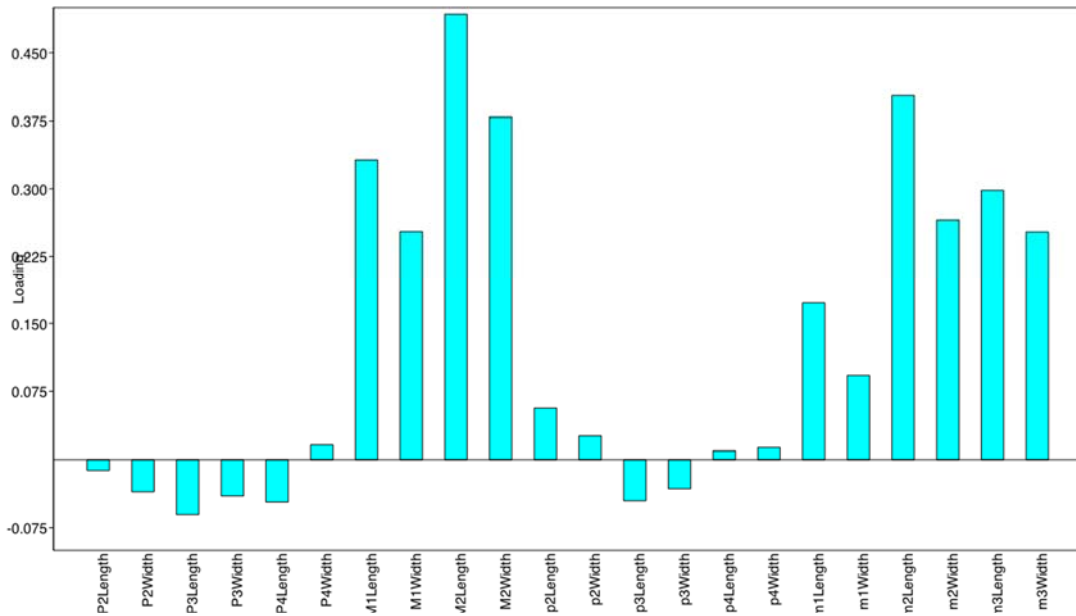


Fig.5.1.24. Coeficientes de carga de las variables de las series poscaninas superior e inferior sobre el segundo componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.24. Loading plot of the upper and lower post-canine dental variables on the second principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

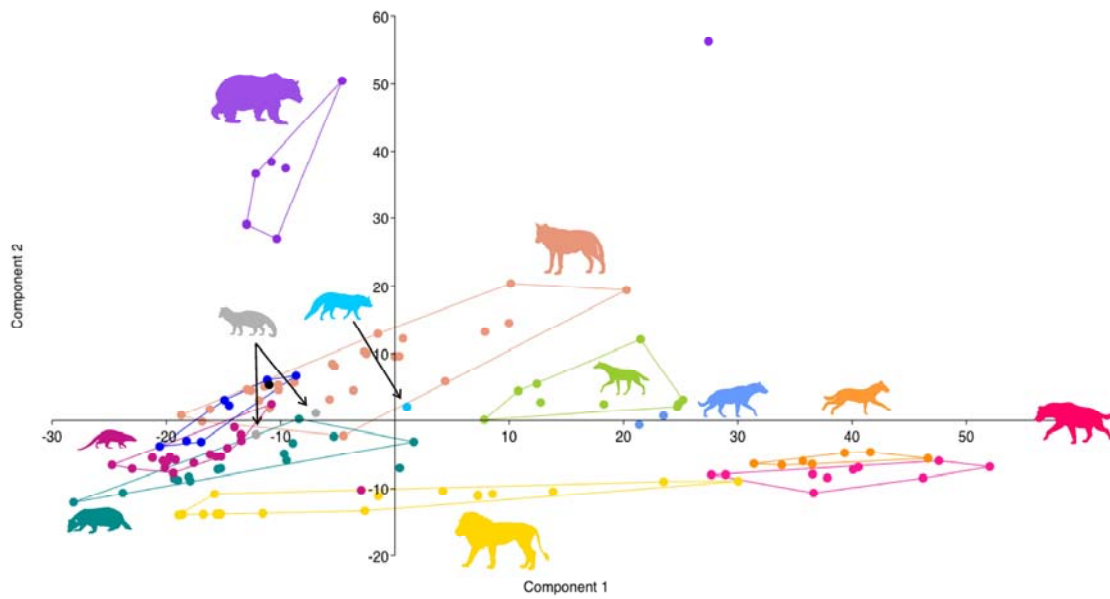


Fig.5.1.25. Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la matriz de varianzas/covarianzas entre las variables de la serie postcanina superior e inferior para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas en donde se han señalado la posición de algunas de las especies más destacadas.

Fig.5.1.25. Scores on the first and second principal components of the upper and lower post-canine dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

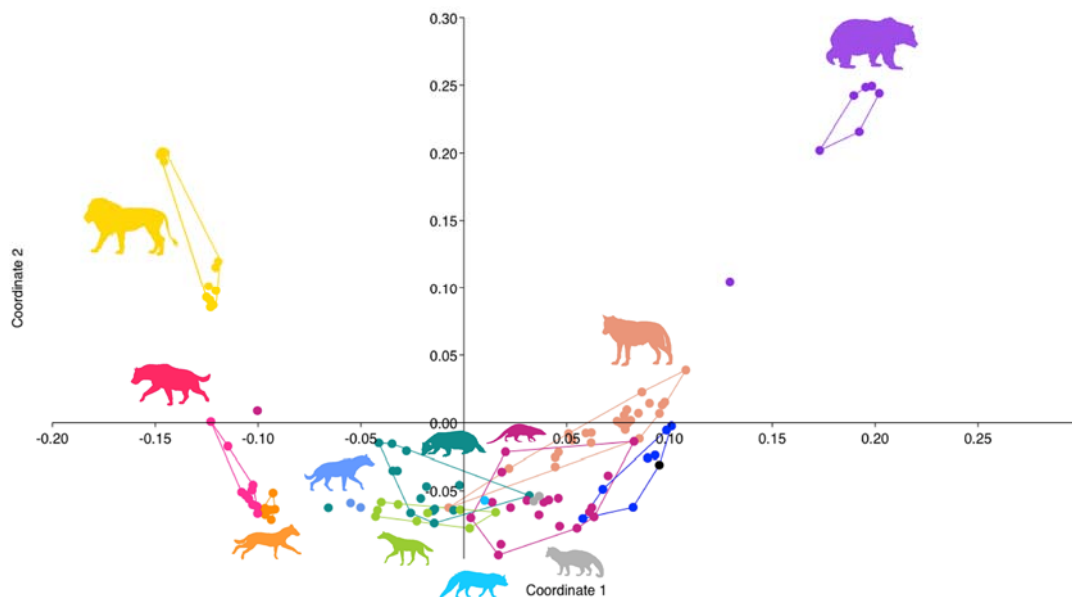


Fig.5.1.26. Puntuaciones de las especies analizadas sobre las dos primeras coordenadas principales de la matriz de cosenos del ángulo que forman las observaciones para el conjunto de especies del orden Carnivora usando las variables de la serie postcanina superior e inferior. Los porcentajes de similitud explicados por el primer y el segundo eje son del 56.7% y el 17.1%, respectivamente.

Fig.5.1.26. Scores on the first and second principal coordinates (upper and lower post-canine dental variables) using the cosine of the angle between observations for all the species of the order Carnivora analyzed in this study. Percentages of similarity explained by the first and second axes are 56.7% and 17.1%, respectively.

	PC 1	PC 2
CLength	0.23472	0.11581
CWidth	0.17724	0.053945
P2Length	0.1996	-0.075212
P2Width	0.12886	-0.071527
P3Length	0.2891	-0.1431
P3Width	0.18346	-0.088978
P4Length	0.44605	-0.16858
P4Width	0.23743	-0.048021
M1Length	0.083809	0.30412
M1Width	0.15571	0.19476
M2Length	0.051036	0.48509
M2Width	0.027977	0.35483
cLength	0.22891	0.12299
cWidth	0.17584	0.050956
p2Length	0.16785	0.0051697
p2Width	0.10961	-0.0054068
p3Length	0.24582	-0.11882
p3Width	0.15777	-0.076156
p4Length	0.28538	-0.064092
p4Width	0.16235	-0.029011
m1Length	0.32646	0.087885
m1Width	0.15329	0.051551
m2Length	0.019609	0.39379
m2Width	0.019821	0.25225
m3Length	0.035654	0.29747
m3Width	0.032904	0.24887
Eigenvalue	393.513	165.818
% variance	62.07	26.155

Tabla 5.1.6. Valores propios, porcentaje de varianza explicada y coeficientes de carga de las variables de las serie superior e inferior sobre los dos primeros componentes principales para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Table 5.1.6. Plots of the loadings, eigenvalues and percentage of variance explained for the two first principal components of the upper and lower dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

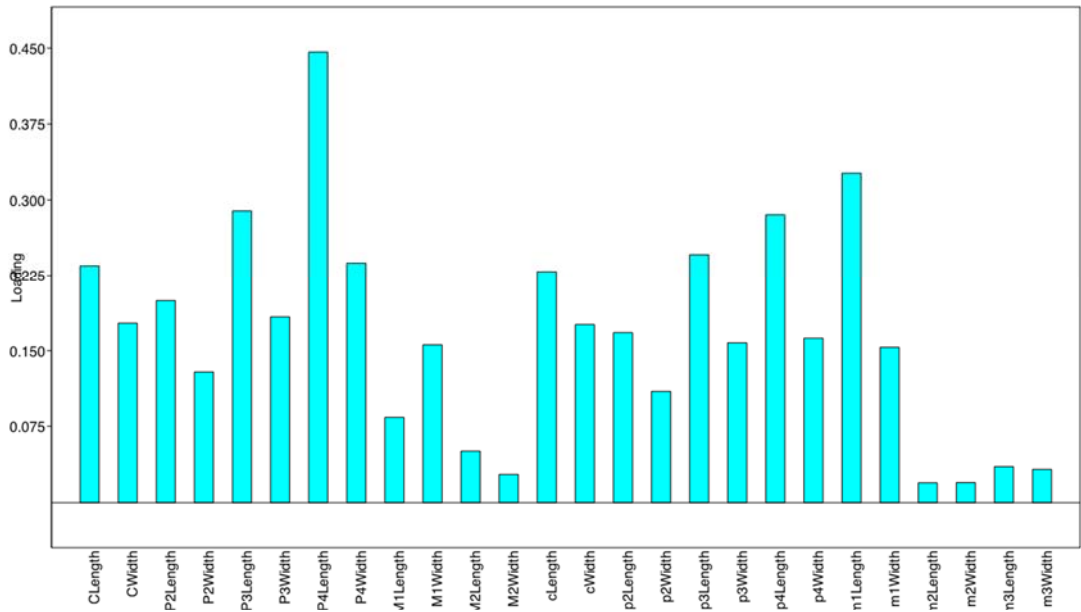


Fig.5.1.27. Coeficientes de carga de las variables de las series superior e inferior sobre el primer componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.27. Loading plot of the upper and lower dental variables on the first principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

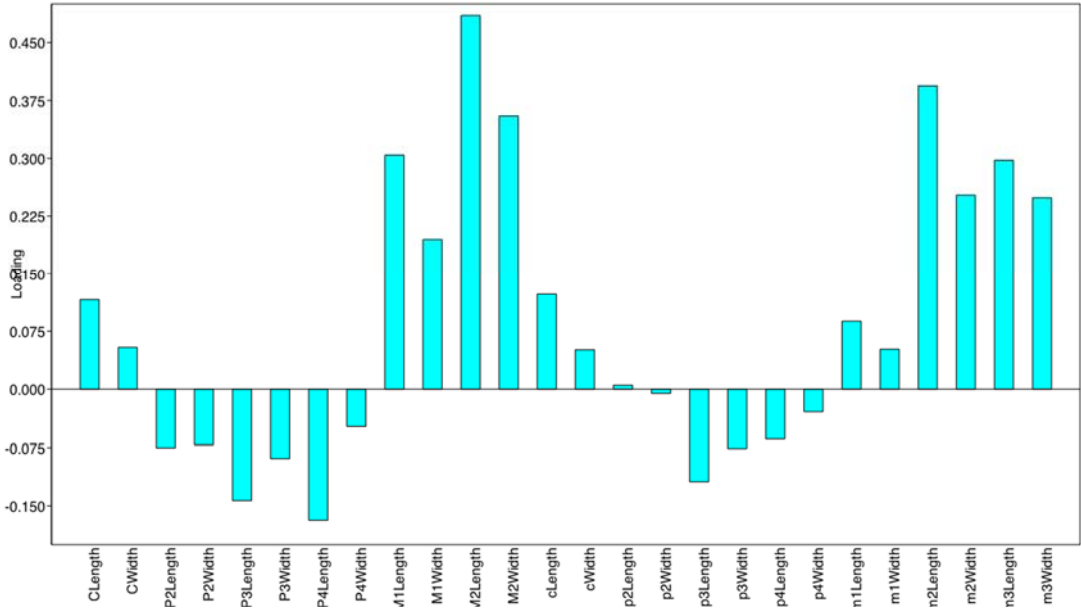


Fig.5.1.28. Coeficientes de carga de las variables de las series superior e inferior sobre el segundo componente principal de la matriz de varianzas/covarianzas para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.28. Loading plot of the upper and lower dental variables on the second principal component for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

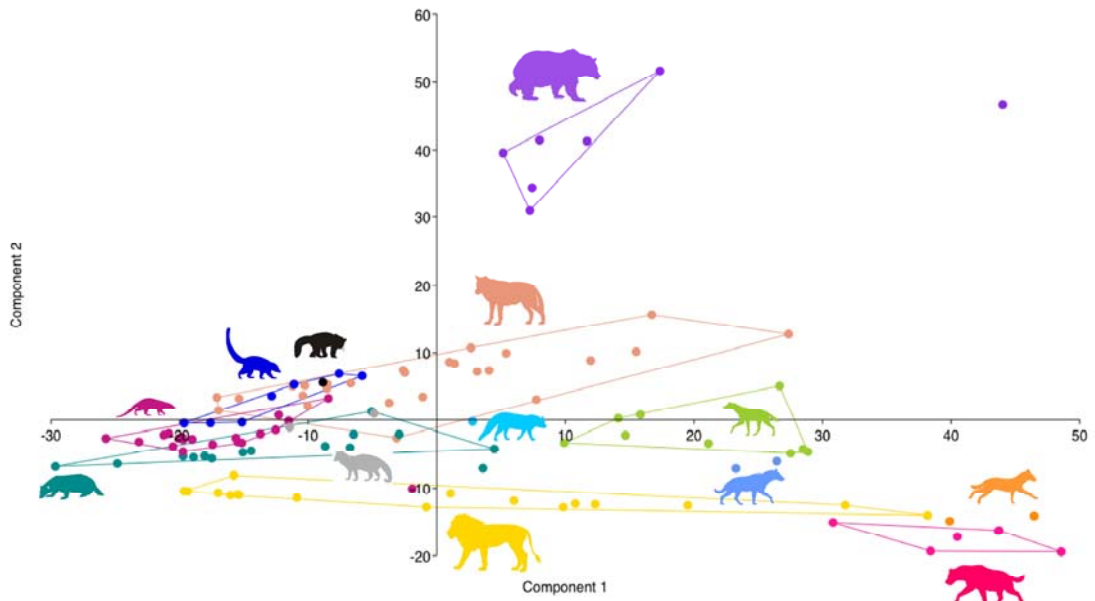


Fig.5.1.29. Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la matriz de varianzas/covarianzas entre las variables de la serie superior e inferior para el conjunto de especies del orden Carnivora analizadas.

Fig.5.1.29. Scores on the first and second principal components of the lower and upper dental variables for all the species of the order Carnivora analyzed in this study.

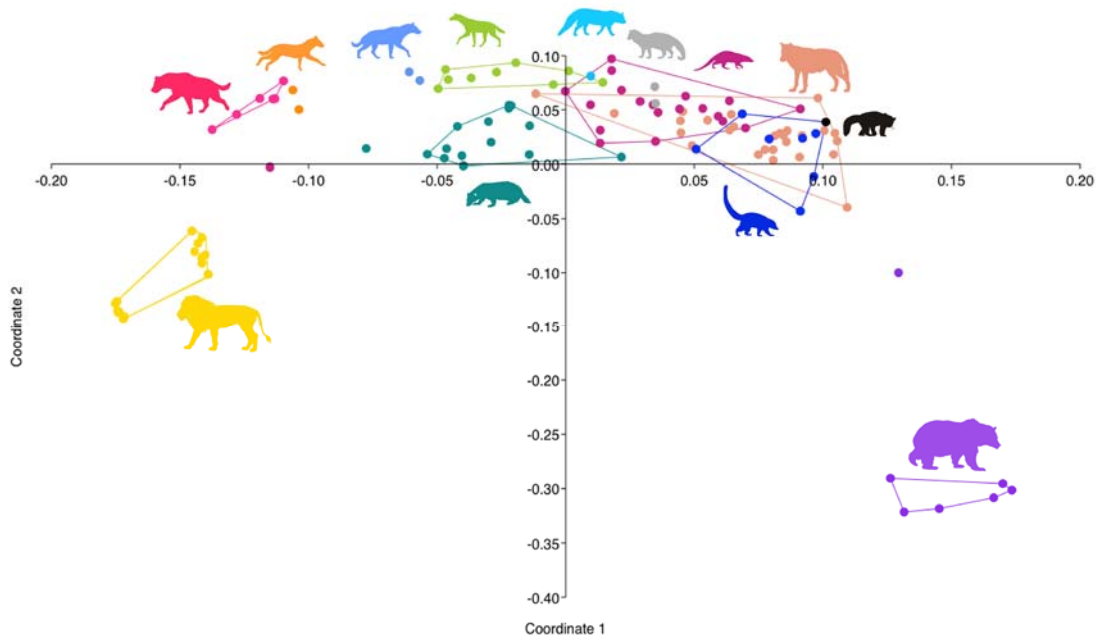


Fig.5.1.30. Puntuaciones de las especies analizadas sobre las dos primeras coordenadas principales de la matriz de cosenos del ángulo que forman las observaciones para el conjunto de especies del orden Carnivora usando las variables de la serie superior e inferior. Los porcentajes de similitud explicados por el primer y el segundo eje son del 57.0 % y el 17.7%, respectivamente.

Fig.5.1.30. Scores on the first and second principal coordinates (upper and lower dental variables) using the cosine of the angle between observations for all the species of the order Carnivora analyzed in this study. Percentages of similarity explained by the first and second axes are 57.0% and 17.7%, respectively.

5.2 Análisis Multivariantes de la dentición de la familia Hyaenidae dentro de su propio contexto

En la anterior sección se ha abordado la dentición de la familia Hyaenidae en relación con las otras familias de carnívoros actuales. Como se ha comprobado, algunos ecomorfos solapan con algunas de éstas, mientras que otros ocupan áreas del morfoespacio donde no existen especies actuales. No obstante, dicho estudio resulta insuficiente para la caracterización multivariante de la dentición de los hiénidos.

Un hecho obvio es que las distintas familias han desarrollado unas piezas dentales frente a otras, llegando en casos extremos a la hipertrofia de algunas y la pérdida de otras, como consecuencia de sus adaptaciones diferenciales. Esto conduce a que los ejes de variación morfológica dentro de todo el orden Carnivora no tienen por qué coincidir con los que existen en el seno de la familia objeto de la presente tesis.

Dentro de los hiénidos también se han perdido evolutivamente algunas piezas y se han hipertrofiado otras. Sin embargo, salvo en *Proteles*, en la serie postcanina se han mantenido la mayoría de los premolares además de los molares inferiores. Sin embargo, a pesar de conservar dichos elementos, éstos han sufrido notables transformaciones en distintos ecomorfos y merecen un estudio independiente.

En este capítulo se analizará por lo tanto la distribución de las distintas especies que conforman los tipos adaptativos en el morfoespacio definido por los ejes de variación de las variables métricas de la dentición.

Es adecuado indicar aquí de forma previa que gran parte de los contenidos de la presente sección han sido publicados en una revista del primer tercil con el objeto de cumplir con los trámites del programa de doctorado y se pueden encontrar en:

Coca-Ortega C y Pérez-Claros JA., 2019. Characterizing ecomorphological patterns in hyenids: a multivariate approach using postcanine dentition. PeerJ 6:e6238 DOI 10.7717/peerj.6238.

Por ello y por el hecho que se aspira a que esta tesis obtenga la mención internacional (lo que fuerza a que tres evaluadores externos y al menos un miembro del tribunal pertenezca a un centro no español) se ha optado por respetar en la medida de lo posible la estructura del artículo, así se espera que este capítulo sea más fácil de seguir para aquellos no hispanohablantes dada su correspondencia con su versión en lengua inglesa.

El presente capítulo se estructurará analizando las series postcanina superior e inferior independiente y conjuntamente, abarcando los contenidos de la publicación anteriormente mencionada. Sin embargo, se han añadido dos secciones adicionales con nuevos contenidos. Por un lado, se ha analizado a la luz de los anteriores estudios las afinidades de unos restos recientemente publicados atribuidos al género *Chasmaporthetes* recuperados en el círculo polar ártico (Tseng *et al.* 2019). Por otro lado, se han incorporado los caninos al estudio multivariante, los cuales añaden profundidad a la caracterización ecomorfológica de la familia.

5.2.1 Aspectos metodológicos

El conjunto de datos analizados en este apartado consiste en las distancias mesiodistales (L) y bucolinguales (W) para los elementos inferiores (p3, p4 y m1) y superiores (P2, P3 y P4) de 60 de las especies de hiénidos de las que disponemos simultáneamente de todos los valores para al menos una de sus series.

Este conjunto de especies cubre todo el espectro de tipos adaptativos descritos por Werdelin y Solouinas (1996). Tal y como se ha comentado en el capítulo de material y métodos de esta tesis, los taxones se han considerado válidos de acuerdo con Werdelin y Solounias (1991) y Turner *et al.* (2008). A éstos se les ha incorporado las nuevas especies de géneros previamente aceptados y una de un género nuevo (*Werdelinus africanus*) que fueron descritos con posterioridad a los mencionados trabajos. Los representantes fósiles de las especies vivas se analizaron por separado, ya que muestran algunas diferencias con respecto a sus equivalentes actuales como se detalla en el capítulo anteriormente mencionado. Por razones obvias, el lobo de tierra (*Proteles cristatus*) no se incluye aquí dada su dentición altamente autapomórfica (e intraespecíficamente variable) como consecuencia de su adaptación ecológica a comer termitas. Las especies estudiadas aquí fueron inicialmente asignadas al grupo ecomorfológico (tipos adaptativos) de sus respectivos géneros según Turner, Antón y Werdelin (2008). Sin embargo, los hiénidos basales *Tungurictis spocki* y *Tongxinictis primordialis*, así como *Werdelinus africanus* (que como se ha dicho, fue descrito con posterioridad), no se asignaron inicialmente a los ecomorfos.

No obstante, hay algunos casos en los que los valores atípicos eran observaciones que de alguna manera eran diferentes o inconsistentes con el resto de los datos (Jolliffe, 2002, p. 233) pero no eran ajenos a la muestra a la que pertenecían. En consecuencia, no son observaciones erróneas (valores atípicos *sensu* Reyment (1990), p. 128). Los valores atípicos, aunque desde el punto de vista biológico son perfectamente aceptables, pueden comprometer negativamente los procedimientos estadísticos (Reyment, 1990, p. 128). Ese es el caso de *Crocota eturono*, cuyos dientes de forma aislada no muestran proporciones atípicas en comparación con otras especies de *Crocota*. Sin embargo, las longitudes relativas de sus elementos postcaninos son bastante diferentes de cualquier otra *Crocota* conocida (Werdelin y Lewis, 2008). Esta especie no ha sido incluida para la estimación de los componentes principales o las funciones de análisis discriminantes, aunque se ha proyectado en los morfoespacios obtenidos utilizando el resto de las observaciones.

Para los análisis efectuados en esta sección se han usado un total de 11,698 mediciones individuales (ver capítulo dos de material y métodos). El número de observaciones por variable ha variado entre 674 para la anchura del segundo premolar superior hasta 1221 para la longitud del cuarto premolar inferior. Los tamaños muestrales por variable y especie están recogidos en el capítulo de material y métodos. Como se pudo apreciar, el número de observaciones por especie y variable es muy dispar, desde varios cientos hasta sólo una observación para la dentición superior o inferior en aquellos taxones menos conocidos. En cualquier caso, la muestra analizada comprende prácticamente todas las especies descritas de la familia Hyaenidae (Tabla 5.2.1).

Id	Species	Ecomorph	Age	From	To
1	<i>Protictitherium aegaeum</i>	civet-like	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
2	<i>Protictitherium cingulatum</i>	civet-like	Serravallian-Tortonian	13.82	7.246
3	<i>Protictitherium crassum</i>	civet-like	Burdigalian-Tortonian	20.44	7.246
4	<i>Protictitherium gaillardi</i>	civet-like	Burdigalian-Tortonian	20.44	7.246
5	<i>Protictitherium intermedium</i>	civet-like	Langhian-Serravallian	15.97	11.63
6	<i>Protictitherium thessalonikensis</i>	civet-like	Tortonian	11.63	7.246
7	<i>Tungurictis spocki</i>	-	Serravallian-Tortonian	13.82	7.246
8	<i>Plioviverrops faventinus</i>	mongoose-like	Messinian-Zanclean	7.246	3.6
9	<i>Plioviverrops guerini</i>	mongoose-like	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
10	<i>Plioviverrops orbigny</i>	mongoose-like	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
11	<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	jackal/wolf-like	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
12	<i>Hyaenictitherium minimum</i>	jackal/wolf-like	Messinian	7.246	5.333
13	<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>	jackal/wolf-like	Zanclean	5.333	3.6
14	<i>Hyaenictitherium parvum</i>	jackal/wolf-like	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
15	<i>Hyaenotherium wongii</i>	jackal/wolf-like	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
16	<i>Ictitherium ebu</i>	jackal/wolf-like	Messinian	7.246	5.333
17	<i>Ictitherium ibericum</i>	jackal/wolf-like	Messinian-Zanclean	7.246	3.6
18	<i>Ictitherium intuberculatum</i>	jackal/wolf-like	Tortonian	11.63	7.246
19	<i>Ictitherium kurteni</i>	jackal/wolf-like	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
20	<i>Ictitherium pannonicum</i>	jackal/wolf-like	Tortonian-Zanclean	11.63	3.6
21	<i>Ictitherium viverrinum</i>	jackal/wolf-like	Tortonian-Zanclean	11.63	3.6
22	<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	jackal/wolf-like	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
23	<i>Thalassictis chinjiensis</i>	jackal/wolf-like	Serravallian-Tortonian	13.82	7.246
24	<i>Thalassictis montadai</i>	jackal/wolf-like	Serravallian-Tortonian	13.82	7.246
25	<i>Thalassictis robusta</i>	jackal/wolf-like	Tortonian	11.63	7.246
26	<i>Thalassictis spelaea</i>	jackal/wolf-like	Tortonian	11.63	7.246
27	<i>Chasmaporthetes australis</i>	cursorial bone-meat eater	Zanclean	5.333	3.6
28	<i>Chasmaporthetes bonisi</i>	cursorial bone-meat eater	Tortonian-Zanclean	11.63	3.6
29	<i>Chasmaporthetes borissiaki</i>	cursorial bone-meat eater	Zanclean	5.333	3.6
30	<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>	cursorial bone-meat eater	Zanclean	5.333	3.6
31	<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	cursorial bone-meat eater	Zanclean-Gelasian	5.333	1.8
32	<i>Chasmaporthetes nitidula</i>	cursorial bone-meat eater	Zanclean-Calabrian	5.333	0.773
33	<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>	cursorial bone-meat eater	Gelasian-Calabrian	2.58	0.773
34	<i>Chasmaporthetes sp. Florida</i>	cursorial bone-meat eater	Gelasian--Calabrian	2.58	0.773
35	<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	cursorial bone-meat eater	Tortonian	11.63	7.246
36	<i>Hyaenictis almerai</i>	cursorial bone-meat eater	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
37	<i>Hyaenictis hendeyi</i>	cursorial bone-meat eater	Zanclean	5.333	3.6
38	<i>Hyaenictis wehائيetu</i>	cursorial bone-meat eater	Zanclean	5.333	3.6
39	<i>Lycyaena chaereticis</i>	cursorial bone-meat eater	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
40	<i>Lycyaena dubia</i>	cursorial bone-meat eater	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
41	<i>Lycyaena macrostoma</i>	cursorial bone-meat eater	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
42	<i>Werdelinus africanus</i>	-	Messinian-Zanclean	7.246	3.6
43	<i>Belbus djurabensis</i>	transitional bone-cracker	Messinian	7.246	5.333
44	<i>Ikelohyaena abronia</i>	transitional bone-cracker	Zanclean	5.333	3.6
45	<i>Metahyaena confector</i>	transitional bone-cracker	Tortonian	11.63	7.246
46	<i>Palinhyaena reperta</i>	transitional bone-cracker	Tortonian-Messinian	11.63	5.333
47	<i>Tongxinictis primordialis</i>	-	Langhian-Serravallian	15.97	11.63
48	<i>Adcrocuta eximia</i>	fully-developed bone cracker	Tortonian-Zanclean	11.63	3.6
49	<i>Allohyaena kadici</i>	fully-developed bone cracker	Tortonian	11.63	7.246
50	<i>Crocota crocuta</i> (fossil)	fully-developed bone cracker	Gelasian-Holocene	2.58	Present
51	<i>Crocota crocuta</i> (living)	fully-developed bone cracker	Recent	-	-
52	<i>Crocota dietrichi</i>	fully-developed bone cracker	Zanclean-Gelasian	5.333	1.8
53	<i>Crocota eturono</i>	fully-developed bone cracker	Piacenzian	3.6	2.58
54	<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	fully-developed bone cracker	Gelasian-Holocene	2.58	Present
55	<i>Hyena hyena</i> (living)	fully-developed bone cracker	Recent	-	-
56	<i>Pachycrocota brevisrostris</i>	fully-developed bone cracker	Piacenzian-Calabrian	3.6	0.781
57	<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)	fully-developed bone cracker	Gelasian-Holocene	2.58	Present
58	<i>Parahyaena howelli</i>	fully-developed bone cracker	Zanclean	5.333	3.6
59	<i>Parahyaena brunnea</i> (living)	fully-developed bone cracker	Recent	-	-
60	<i>Pliocrocota perrieri</i>	fully-developed bone cracker	Zanclean-Upper Pleistocene	5.333	0.0117

Tabla.5.2.1. Especies analizadas y ecomorfos de la familia Hyaenidae de acuerdo con Werdelin y Solounias (1991) y Werdelin y Solounias (1996), respectivamente. Los rangos estratigráficos están en unidades cronoestratigráficas estándar.

Table.5.2.1. Hyenid species according to Werdelin and Solounias (1991), and ecomorphs according to Werdelin and Solounias (1996). Stratigraphic ranges are shown in standard chronostratigraphic units.

Los análisis de componentes principales se realizaron utilizando las medias para las longitudes y anchuras de (i) sólo la dentición superior, (ii) sólo la dentición inferior y (iii) la dentición inferior y superior. En este último caso, aunque la muestra se reduce, es interesante para analizar la covarianza entre los dos conjuntos de variables. Dado que algunas especies tienen valores conocidos solo para la dentición superior o inferior, el número de observaciones en cada análisis es diferente (41, 44 y 55, respectivamente). Los vectores propios se calcularon a partir de matrices de varianza-covarianza usando PAST v. 2.17 (Hammer, Harper & Ryan, 2001) ya que las variables analizadas se midieron en las mismas unidades y el uso de covarianzas da más peso a aquellos aspectos con más variabilidad.

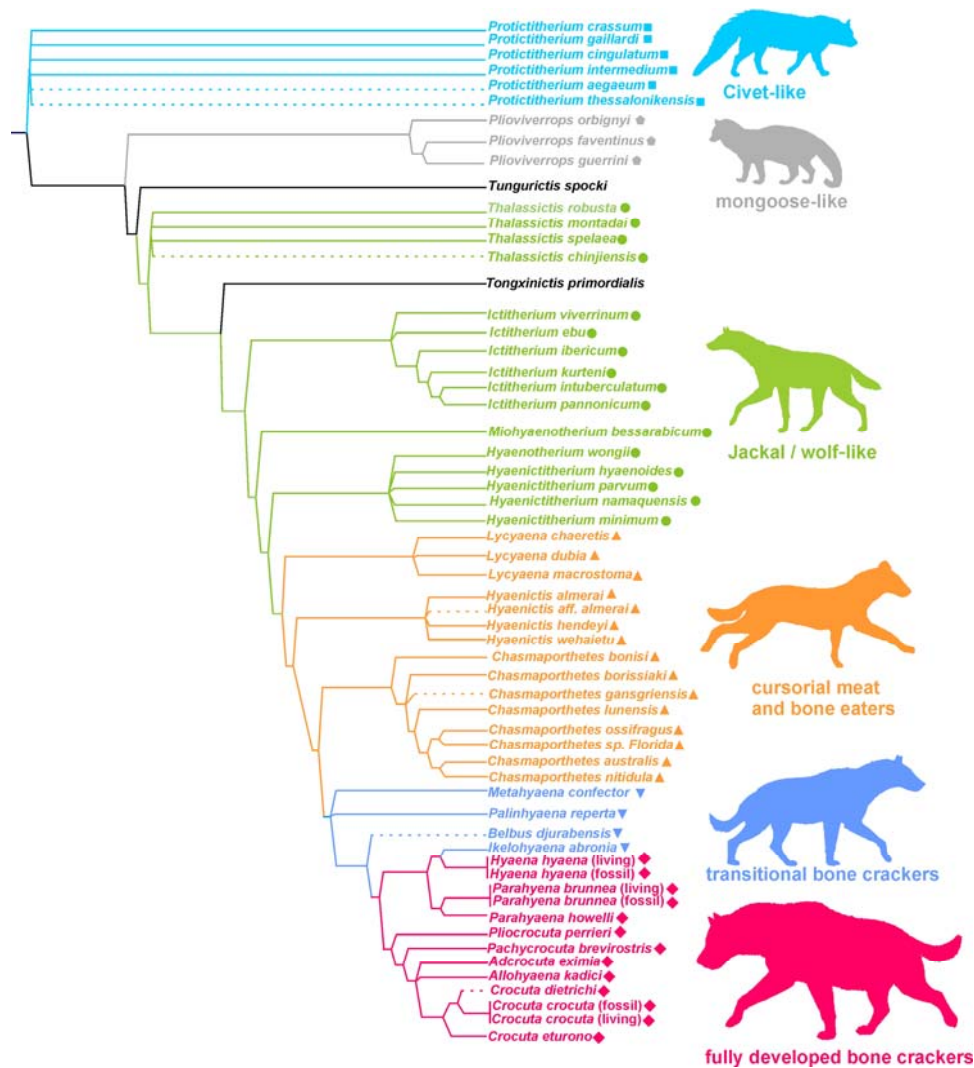


Fig.5.2.1. Filogenia y ecomorfos de la familia Hyaenidae de acuerdo con Turner *et al.* (2008) y Werdelin y Solounias (1996), respectivamente. Cuadrados: Civet-like insectívoros/omnívoros. Pentágonos: Mongoose-like insectívoros/omnívoros. Círculos: Jackal/Wolf-like comedores de carne y fracturadores de hueso. Triángulos: Cursorial comedores de carne y fracturadores de hueso. Rombos: Fully Developed Bone crackers.

Fig.5.2.1. Phylogeny and adaptive types of Hyaenidae according to Turner, Antón & Werdelin (2008). Squares: civet-like insectivores/omnivores. Pentagons: mongoose-like insectivores/omnivores. Circles: jackal- and wolf-like meat and bone eaters. Triangles: cursorial meat and bone eaters. Inverted triangles: transitional bone crackers. Diamonds: fully developed bone crackers.

Por otro lado, se generaron filomorfoespacios para evaluar la señal filogenética en los componentes principales utilizando el paquete PDAP (Midford *et al.*, 2011) en Mesquite (Maddison y Maddison, 2018). Se reconstruyeron los valores ancestrales y se conectaron las ramas del árbol (Sidlauskas, 2008; Klingenberg y Gidaszewski, 2010; Figueirido *et al.*, 2013). Utilizamos la topología de árbol publicada por Turner *et al.* (2008) (Fig. 5.2.1), asumiendo longitudes de ramas igual a la unidad (vg. Grohé *et al.*, 2016). En este marco, una fuerte señal filogenética conlleva que las especies estrechamente relacionadas tiendan a estar cerca unas de otras en el morfoespacio definido por los componentes principales. Para probar la presencia de una señal filogenética en los datos, utilizamos el método de permutación presentado por Klingenberg y Gidaszewski (2010), que evalúa la hipótesis nula de que no hay señal filogenética intercambiando aleatoriamente cada conjunto de descriptores morfométricos entre los nodos terminales de la filogenia (10,000 ejecuciones aleatorias por test) y calculando la longitud total del árbol en unidades de distancia morfométrica. El valor empírico de p en este test es la proporción del conjunto de datos permutados en los que la suma de los cambios al cuadrado es más corta o igual al valor obtenido para los datos originales.

Los análisis discriminantes se realizaron utilizando SPSS v. 15.0.1 utilizando las puntuaciones de los componentes principales como variables, dado que, por definición, no están correlacionadas y, al mismo tiempo, el número de variables respecto al tamaño muestral es menor, lo que es más adecuado ya que las técnicas de clasificación requieren muchos más organismos que variables (Mitteroecker y Bookstein, 2011).

Para facilitar la ubicación de las especies en los diagramas de dispersión, el nombre de cada especie en el texto va seguido de un número entre paréntesis que corresponde a su numeración en la (Tabla 5.2.1).

5.2.2. Resultados del análisis de la dentición postcanina

La prueba de permutación para una señal filogenética en los tres conjuntos de datos fue estadísticamente significativa ($p < 0.001$), lo que indica que existe una estructura filogenética en los datos, lo cual no es sorprendente dado que los ecomorfos se caracterizan por estar filogenéticamente próximos (Werdelin y Solounias 1991, 1996), es decir, morfología y filogenia están en este caso correlacionadas.

El patrón multivariante subyacente que se muestra en los análisis de componentes principales es fácilmente interpretable y similar para las series postcanina superior e inferior, por separado y conjuntamente (Tabla 5.2.2, Fig. 5.2.2, 5.2.3 y 5.2.4).

Para los tres análisis, hay un primer componente que explica el 96–97% de la varianza, donde todas las variables muestran cargas positivas, que se interpretan claramente como un eje de tamaño. Obviamente, el tamaño es la principal fuente de variación, dado que la muestra varía desde animales similares a una mangosta hasta la hiena gigante, *Pachycrocuta brevirostris*, con una masa promedio estimada de ≈ 110 kg (Palmqvist *et al.*, 2011). El segundo y el tercer componente apenas explican el 1.5% y el 1% de la varianza, respectivamente, aunque ambos son muy informativos sobre la función de la dentición postcanina en los hiénidos.

Se obtienen resultados similares utilizando las variables de dentición postcanina inferior, superior e inferior y superior, lo que se evidencia por las correlaciones positivas altas y muy significativas entre cada eje principal de variación y su correspondiente homólogo en la otra serie (Tabla 5.2.3). La correlación más débil (aunque significativa) se obtiene entre los terceros componentes de la dentición superior y la dentición inferior.

	Variable	PC I	PC II	PC III
Upper and Lower Cheek Teeth	LP2	0.232	-0.377	0.393
	WP2	0.185	0.193	0.038
	LP3	0.319	-0.109	0.374
	WP3	0.245	0.436	0.006
	LP4	0.527	-0.155	-0.164
	WP4	0.271	0.303	0.236
	Lp3	0.269	-0.054	0.187
	Wp3	0.224	0.515	-0.154
	Lp4	0.305	-0.267	0.162
	Wp4	0.199	0.257	-0.011
	Lm1	0.342	-0.304	-0.729
	Wm1	0.163	0.079	-0.063
	Eigenvalue	211.8	3.2	2
	% variance	96.3	1.5	0.9
Upper Cheek Teeth	LP2	0.3	-0.587	0.46
	WP2	0.24	0.229	0.089
	LP3	0.411	-0.196	0.417
	WP3	0.314	0.607	0.119
	LP4	0.681	-0.189	-0.702
	WP4	0.349	0.4	0.317
	Eigenvalue	121.7	1.7	0.9
	% variance	97.2	1.3	0.7
Lower Cheek Teeth	Lp3	0.437	-0.162	0.354
	Wp3	0.336	0.7	0.142
	Lp4	0.502	-0.523	0.393
	Wp4	0.307	0.373	0.164
	Lm1	0.537	-0.136	-0.819
	Wm1	0.248	0.231	-0.041
	Eigenvalue	105.3	1.6	1.2
% variance	96.9	1.5	1.1	

Tabla.5.2.2. Coeficientes de carga de las variables sobre los tres primeros componentes principales y porcentaje explicado por cada uno de ellos.

Table.5.2.2. Principal component loadings and variance explained for the three analyses performed.

		Upper and Lower dentition			Upper dentition		
		PC I	PC II	PC III	PC I	PC II	PC III
Upper dentition	PC I	.998(**)	0.004	0.032	-	-	-
	PC II	0.009	.945(**)	-0.178	-	-	-
	PC III	0.015	0.105	.806(**)	-	-	-
Lower dentition	PC I	.996(**)	-0.009	-0.047	.989(**)	0.014	-0.004
	PC II	0.209	.907(**)	-0.151	0.214	.799(**)	-0.022
	PC III	-0.087	.351(*)	.844(**)	-0.071	0.204	.634(**)

Tabla.5.2.3. Correlaciones entre las puntuaciones sobre los tres componentes principales para los tres análisis realizados. (*) significativo al 95%. (**) significativo al 99%.

Table.5.2.3. Correlations between principal component scores for the three performed analyses. (*) Significant at 95%. (**) Significant at 99%.



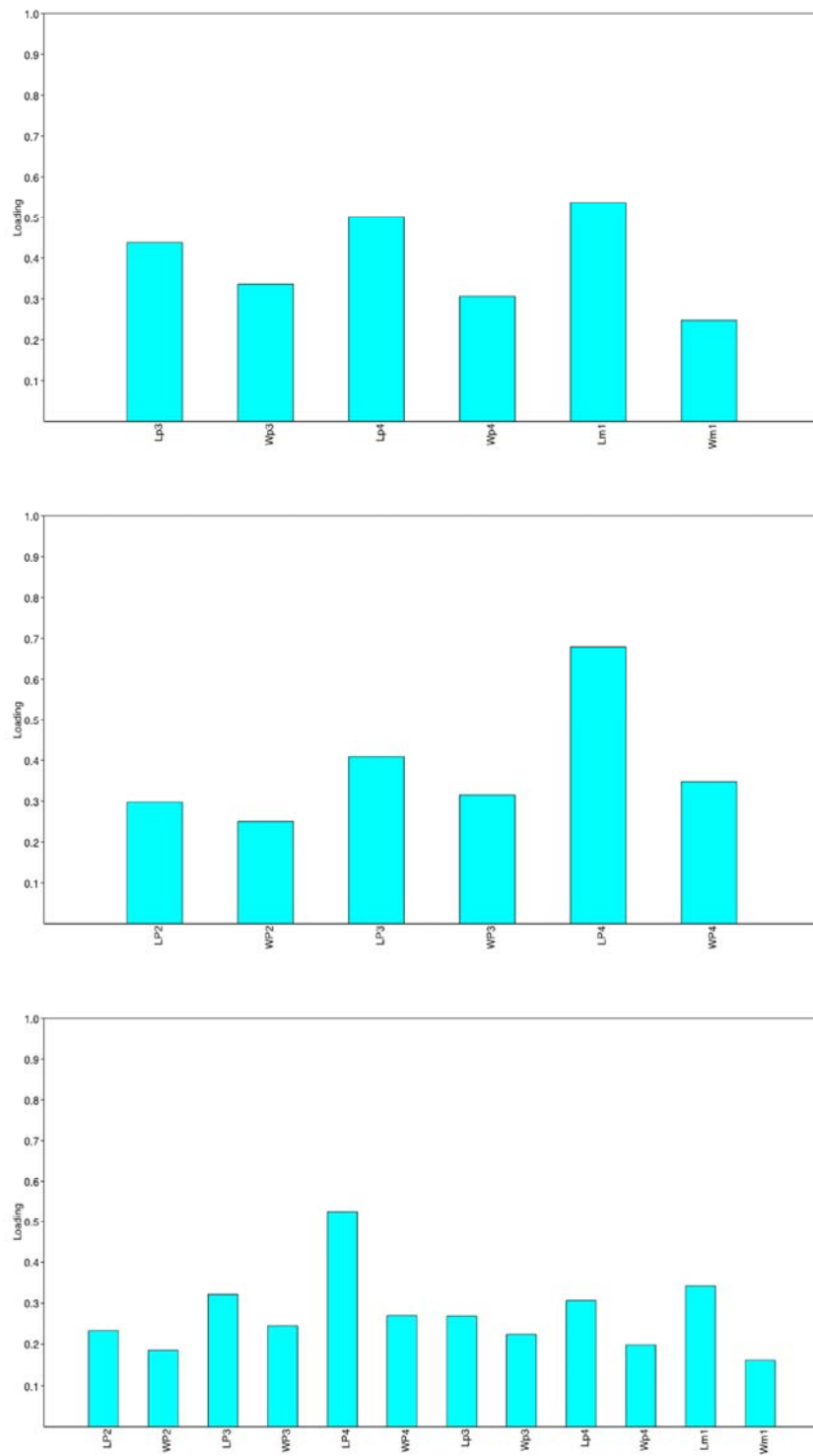


Fig.5.2.2. Factores de carga sobre los primeros componentes de los tres análisis realizados. Arriba: Serie postcanina inferior. En el medio: Serie postcanina superior. Abajo: Ambas series.

Fig.5.2.2. Loading plots on the first principal components of the three analysis performed. Above: Lower postcanine series. In the middle: Superior postcanine series. Below: Both series.

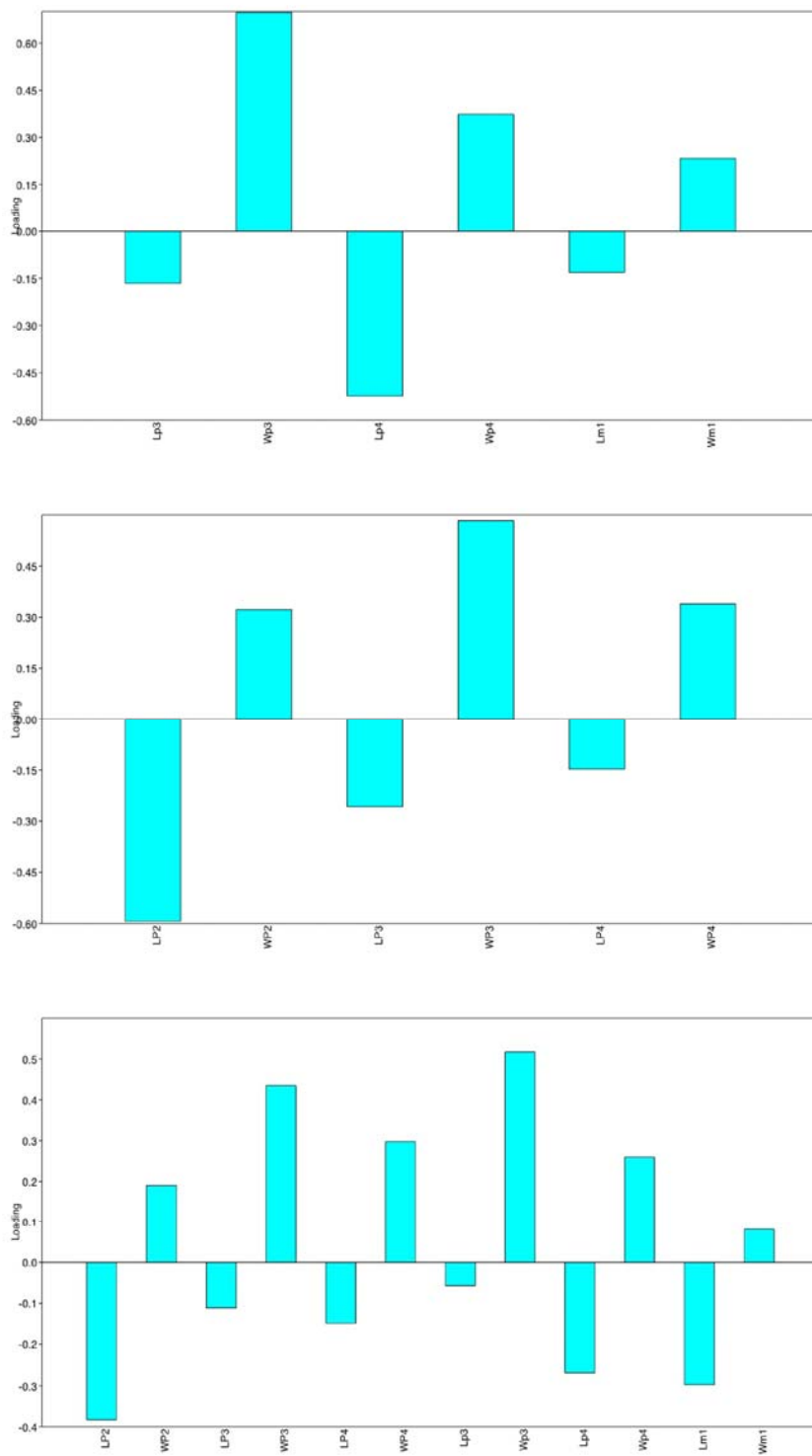


Fig.5.2.3. Factores de carga sobre los segundos componentes de los tres análisis realizados. Arriba: Serie postcanina inferior. En el medio: Serie postcanina superior. Abajo: Ambas series.

Fig.5.2.3. Loading plots on the second principal components of the three analysis performed. Above: Lower postcanine series. In the middle: Superior postcanine series. Below: Both series.

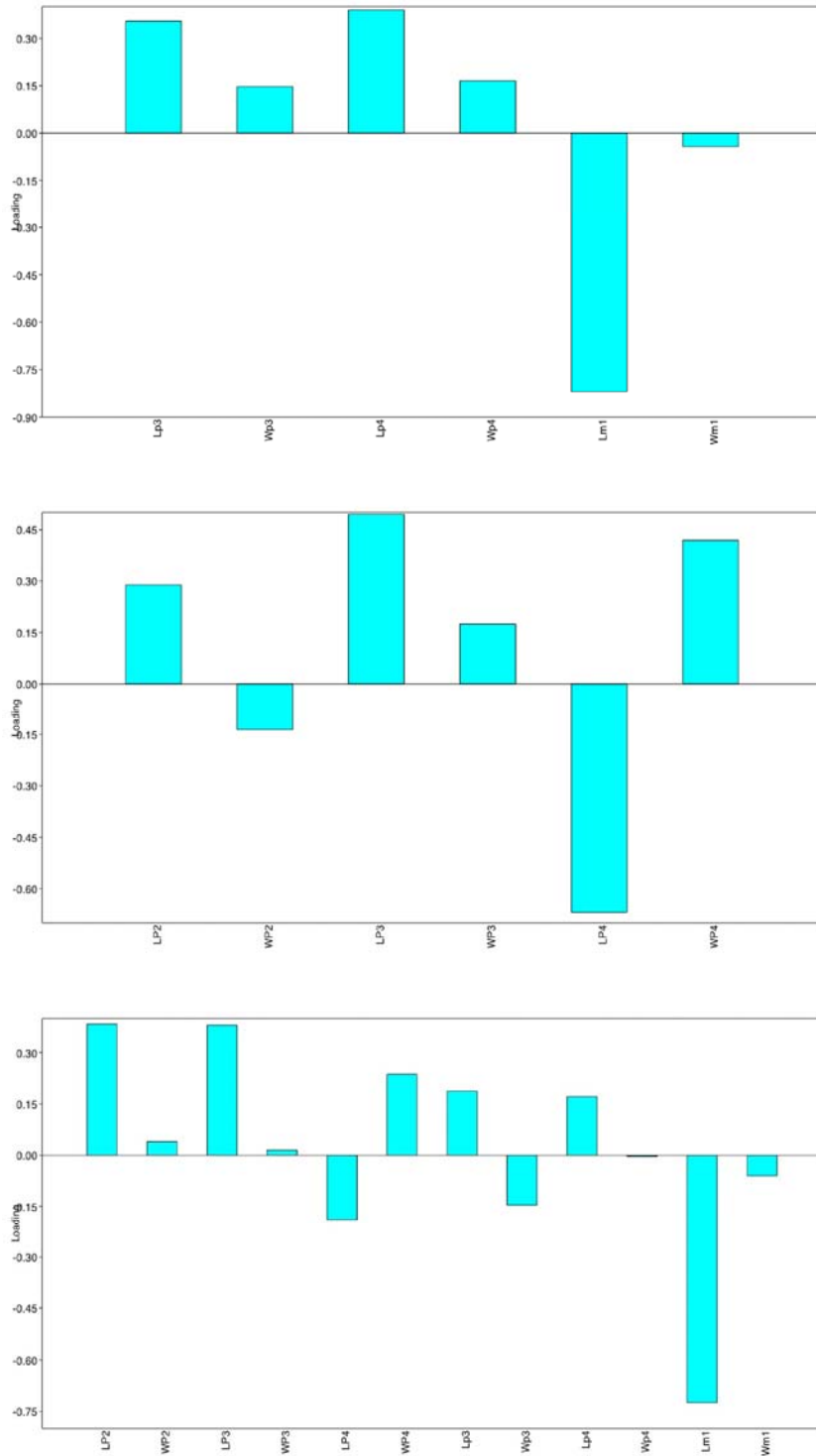


Fig.5.2.4. Factores de carga sobre los terceros componentes de los tres análisis realizados. Arriba: Serie postcanina inferior. En el medio: Serie postcanina superior. Abajo: Ambas series.

Fig.5.2.4. Loading plots on the third principal components of the three analysis performed. Above: Lower postcanine series. In the middle: Superior postcanine series. Below: Both series.

El segundo componente principal en cada análisis muestra cargas negativas para las longitudes y cargas positivas para las anchuras (Tabla 5.2.2). A lo largo de estos ejes de forma, las denticiones están dispuestas desde morfologías alargadas, estrechas y por lo tanto cortantes hasta dientes más masivos y adaptados para la fracturación de hueso. Los coeficientes de cargas más altos sobre estos segundos componentes recaen en la anchura de los terceros premolares superiores e inferiores, lo que tiene sentido, dado que estos dientes son los principales dientes implicados en la fracturación de huesos (Werdelin y Solounias, 1991). LP2, WP4, Lp4 y Wp4 también tienen correlaciones relativamente altas con los segundos componentes. Sin embargo, el resto de las variables también juegan un papel más o menos importante en la definición de la naturaleza de este componente.

Las gráficas para las puntuaciones de las especies en los componentes I y II para la dentición inferior, superior y superior e inferior conjuntamente se encuentran en las Figs. 5.2.5.A, 5.2.6.A y 5.2.7.A, respectivamente. A partir de la inspección visual de las mismas, se puede observar el mismo patrón general, aunque es más claro para la dentición inferior, en parte porque hay más observaciones. La inspección visual de los espacios de filomorfoespacios (Figs. 5.2.5.B, 5.2.6.B y 5.2.7.B) sugiere que hay una señal filogenética clara, aunque hay algunos cruces de ramas. Las especies que pertenecen al mismo tipo adaptativo o grupo ecomorfológico comparten la misma región del morfoespacio definida por los dos primeros componentes y al mismo tiempo se ordenan de acuerdo con dos tendencias morfológicas bien definidas, que implican a los dos clados "post-talasitinos" principales reconocidos por Werdelin y Solounias (1991). La primera tendencia comienza con los hiénidos tipo mangosta y civeta (géneros *Plioviverrops* y *Protictitherium*), respectivamente, que muestran las denticiones más pequeñas pero que son comparativamente más masivas que las de los taxones más derivados que pertenecen a los ecomorfos similares a chacales y lobos. Esta secuencia termina con las morfologías de los ecomorfos Cursorial, típicas del género *Chasmaporthetes*. *Chasmaporthetes* sp. de Florida (#34) muestra la morfología más derivada para esta tendencia morfológica. La segunda tendencia comienza con *Metahyaena confector* (#45), que se coloca en el morfoespacio bastante cerca de algunas especies de ecomorfos Jackal/Wolf like como *Ictitherium viverrium* (#21) y *Thalassictis spelaea* (#26). Turner *et al.* (2008) ubicaron a *M. confector* en el grupo Transicional sólo porque sus premolares muestran una adaptación incipiente a la durofagia. Esta segunda tendencia morfológica involucra al resto de las especies de ecomorfo Transicional y culmina con los Fully-Developed Bone Crackers, cuyo representante más emblemático es *Pachycrocuta brevirostris* (#6). Los Fully-Developed Bone Crackers están básicamente alineados a lo largo de esta tendencia según sus tamaños. Sin embargo, hay especies que pertenecen principalmente a géneros del ecomorfo Cursorial que en estos componentes de la dentición inferior puntúan cerca del límite con los Fully-Developed Bone Crackers (v.g., *Chasmaporthetes bonisi* [#28] e *Hyaenictis wehaietu* [#38]) o incluso claramente dentro de dicha región como es el caso de *Hyaenictis aff. almerai* (#35), que se discute más adelante. Curiosamente, *Hyaenictis aff. almerai* está claramente dentro de la nube de los Transicionales para la dentición superior (Fig. 5.2.6.A). Del mismo modo, *Hyaenictitherium namaquensis* (#13) (perteneciente a los Jackal/Wolf like) está cerca de los Cursorial en los dos primeros componentes principales de la dentición inferior, pero puntúa cerca de los Fully-Developed Bone Crackers para la dentición superior (Fig. 5.2.6.A).

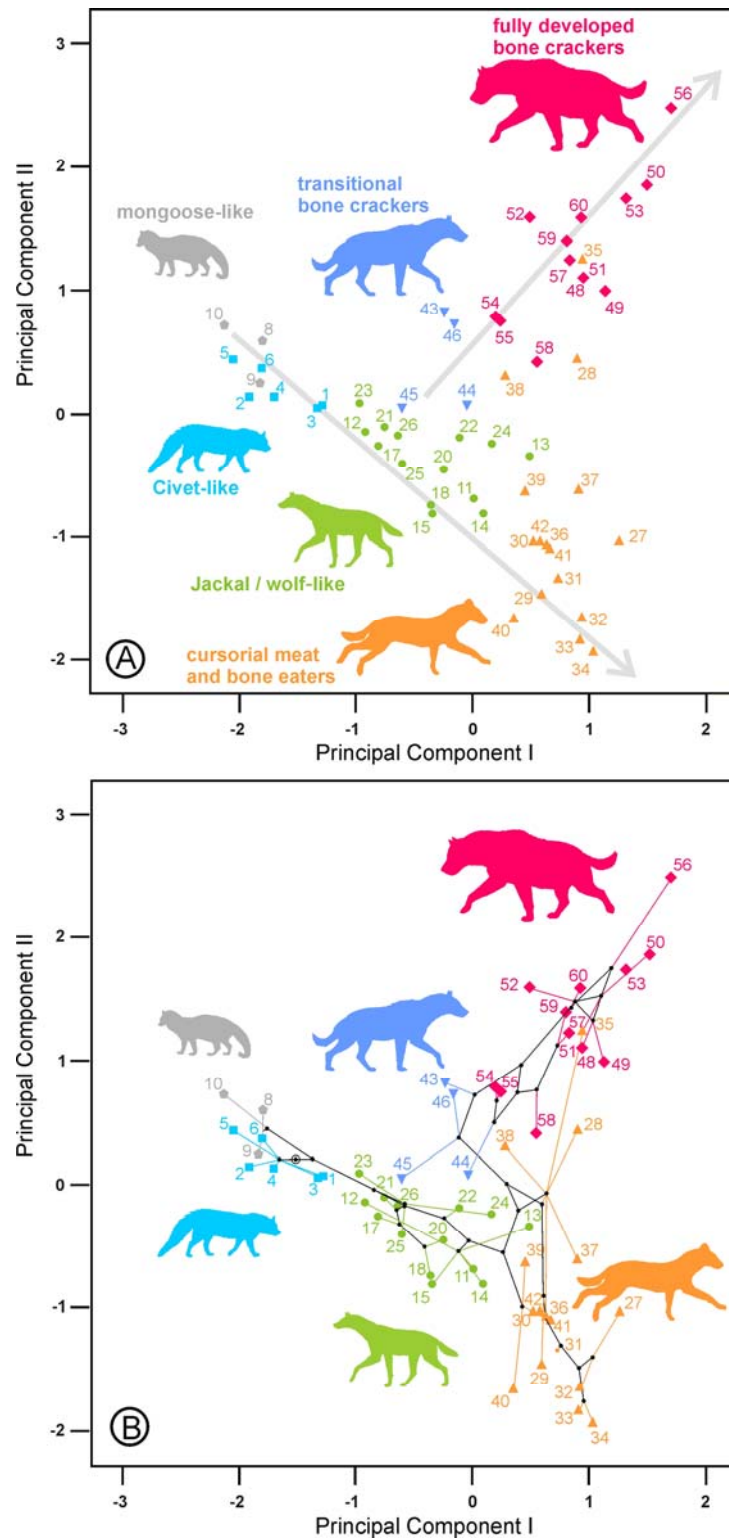


Fig.5.2.5. (A) Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la dentición inferior y (B) su correspondiente filomorfoespacio. La numeración para las observaciones se corresponde con la de las especies en la Tabla 5.2.1. Las líneas grises indican tendencias alométricas. Símbolos como en la figura 5.2.1.

Fig.5.2.5. (A) Bivariate plot for the scores on the lower dentition for the two first principal components and (B) the corresponding phylomorphospace. The numbers correspond to the species in Table 5.2.1. Gray lines indicate allometric trends. Symbols as in Fig. 5.2.1.

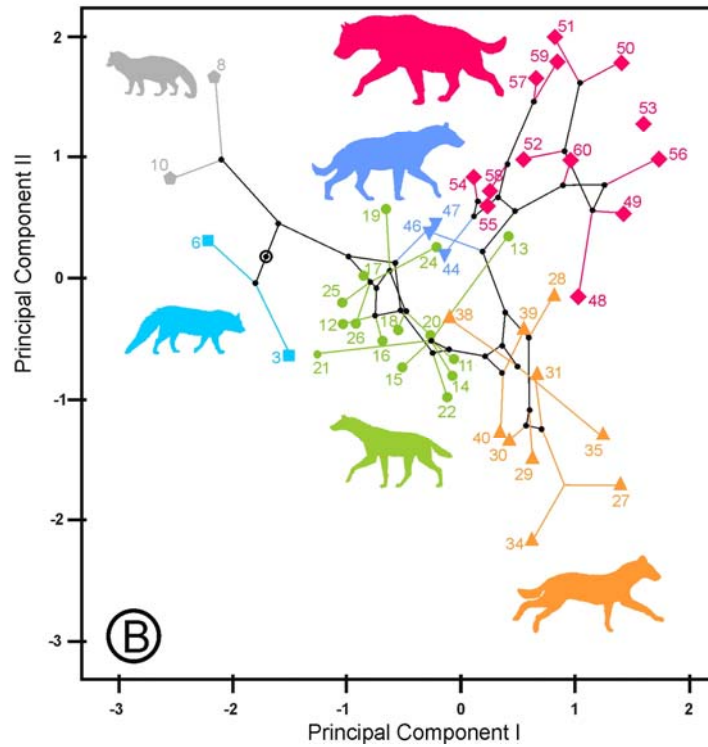
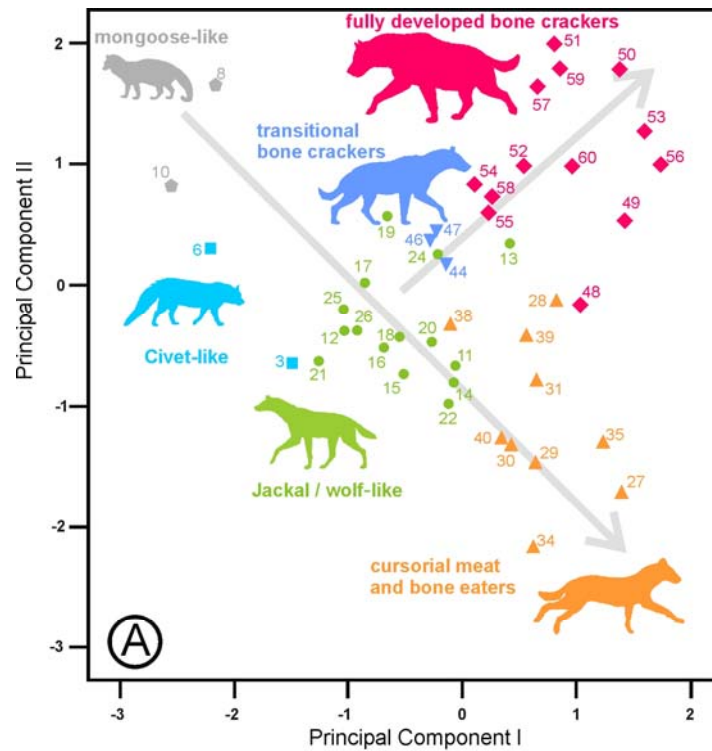


Fig.5.2.6. (A) Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la dentición superior y (B) su correspondiente filomorfoespacio. La numeración para las observaciones se corresponde con la de las especies en la Tabla 5.2.1. Las líneas grises indican tendencias alométricas. Símbolos como en la figura 5.2.1.

Fig.5.2.6. (A) Bivariate plot for the scores on the upper dentition for the two first principal components and (B) the corresponding phylogenetic morphospace. The numbers correspond to the species in Table 5.2.1. Gray lines indicate allometric trends. Symbols as in Fig. 5.2.1.

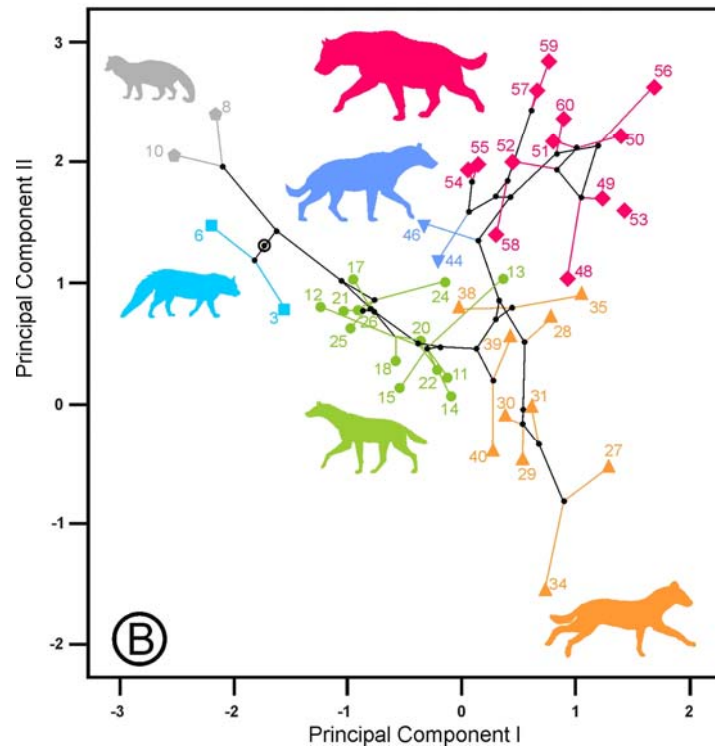
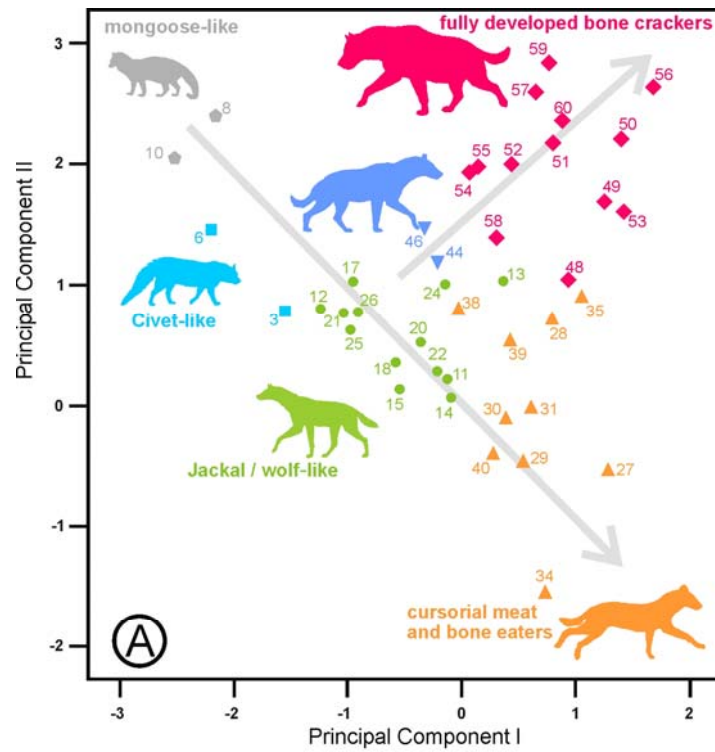


Fig.5.2.7. (A) Puntuaciones de las especies analizadas sobre los dos primeros componentes principales de la dentición superior e inferior, conjuntamente y (B) su correspondiente filomorfoespacio. La numeración para las observaciones se corresponde con la de las especies en la Tabla 5.2.1. Las líneas grises indican tendencias alométricas. Símbolos como en la figura 5.2.1.

Fig.5.2.7. (A) Bivariate plot for the scores on the upper and lower dentition for the two first principal components and (B) the corresponding phylomorphospace. The numbers correspond to the species in Table 5.2.1. Gray lines indicate allometric trends. Symbols as in Fig. 5.2.1.

El tercer componente se caracteriza por su alta correlación negativa con la longitud de la carnífera inferior (Lm1) para el análisis de la dentición inferior (y para el análisis de la serie de la superior e inferior conjuntamente) y con la longitud de la pieza análoga (LP4) para el análisis de la dentición superior. Sin embargo, al mismo tiempo, se correlaciona positivamente con las longitudes de P2 y P3 y sus equivalentes para la dentición inferior, Lp3 y Lp4, que corresponden a la longitud de los dientes empleados para la fracturación de huesos en especies durófagas (Tabla 5.2.2). Curiosamente, las anchuras de las piezas dentales no están claramente relacionadas con estos terceros componentes. Las Figuras 5.2.8, 5.2.9 y 5.2.10, muestran las puntuaciones de las especies sobre el primer y tercer componente para la dentición inferior, la superior y ambas al mismo tiempo, respectivamente. Algunas especies del ecomorfo Fully-Developed Bone Crackers, así como algunos del Cursorial, toman valores opuestos extremos a lo largo del tercer componente, mientras que el resto de los ecomorfos muestran valores intermedios.

La interpretación de los terceros componentes puede realizarse con la ayuda de las especies actuales, que se posicionan en los extremos opuestos de los morfoespacios (Fig. 5.2.8, 5.2.9 y 5.2.10). En primer lugar, las especies actuales (y sus equivalentes fósiles) con adaptaciones carroñeras, a saber, *Hyaena hyaena* (#55) y *Parahyaena brunnea* (#59) se encuentran en la parte superior, mientras que *Crocota crocota* (#51), que es también un depredador activo (Kruuk, 1972; Mills, 1990), se encuentra en la parte inferior (junto con sus representantes fósiles). Tomando como referencia los valores más extremos del ecomorfo Jackal/Wolf like (líneas grises horizontales en las figuras anteriormente mencionadas), *Pliocrocota perrieri* (#60) y *Pachycrocota brevirostris* (#56) se encuentran en la región definida por los carroñeros, mientras que *Crocota dietrichi* (#52) y *Adcrocota eximia* (#48) se proyectan en el lado de los cazadores activos. Estos hechos, además de otros argumentos (como partición de nicho, como se comenta después), muestran que el tercer componente parece discernir entre las adaptaciones para la caza y el carroñeo de los ecomorfos Fully-Developed Bone Crakers.

Crocota eturono (#53) se proyecta como Fully-Developed Bone Craker en los dos primeros componentes, pero muestra la puntuación más negativa en el tercer componente, lo que podría indicar una adaptación de caza muy pronunciada. Como se indicó con anterioridad esta especie no ha participado en la obtención de los componentes y su puntuación ha sido obtenida multiplicando sus valores por los coeficientes de carga a los cuales se les ha sustraído previamente la media para el conjunto. Las especies del ecotipo Cursorial también se proyectan en ambas regiones, tal vez como consecuencia del mismo tipo de adaptación, lo cual se discute en el siguiente apartado.

El tercer componente principal de la dentición superior es algo diferente de su equivalente para los dientes inferiores, como lo demuestra el coeficiente de correlación entre ambos que es comparativamente más bajo, aunque aún significativo (Tabla 5.2.3). Las posiciones relativas son más o menos similares para los Fully-Developed Bone Crackers, pero los otros ecomorfos están mucho más dispersos (compárense las Fig. 5.2.8, 5.2.9 y 5.2.10). Este es un hecho interesante, que indica que este aspecto funcional no se refleja igualmente en las denticiones postcaninas superiores e inferiores y, por lo tanto, puede ser el resultado de una evolución en mosaico. La inspección visual de los filomorfoespacios (Fig. 5.2.8B, 5.2.9B y 5.2.10B) sugiere que no hay una señal filogenética clara, ya que existe un alto grado de entrecruzamiento de las ramas.

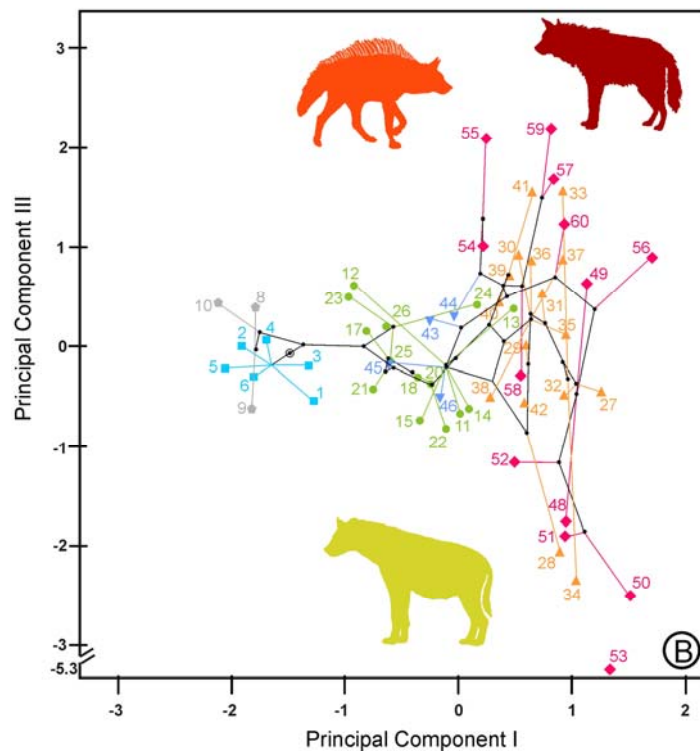
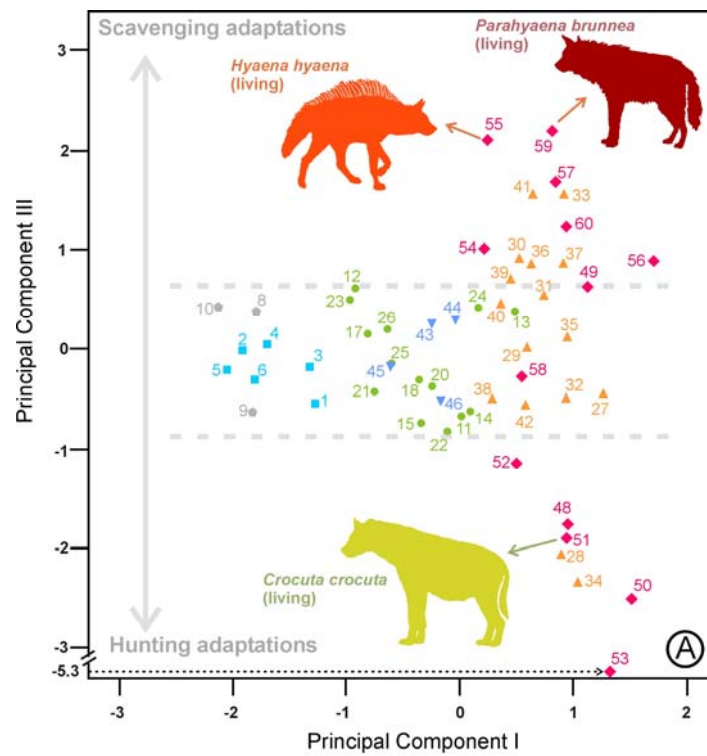


Fig.5.2.8. (A) Puntuaciones de las especies analizadas sobre el componente I y III de la dentición inferior y (B) su correspondiente filomorfoespacio. La numeración para las observaciones se corresponde con la de las especies en la Tabla 5.2.1. Las líneas discontinuas de color gris marcan los límites del ecomorfo Jackal/Wolf like. Símbolos como en la figura 5.2.1.

Fig.5.2.8. (A) Bivariate plot of the scores on the first and third principal components for the lower dentition and (B) the corresponding phylomorphospace. The numbers correspond to the species in Table 5.2.1. Symbols as in Fig.5.2.1.

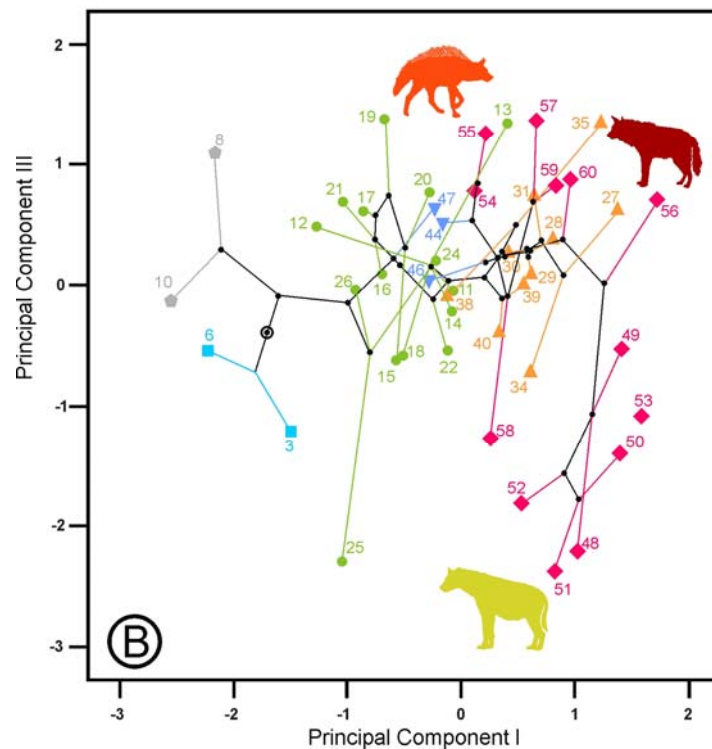
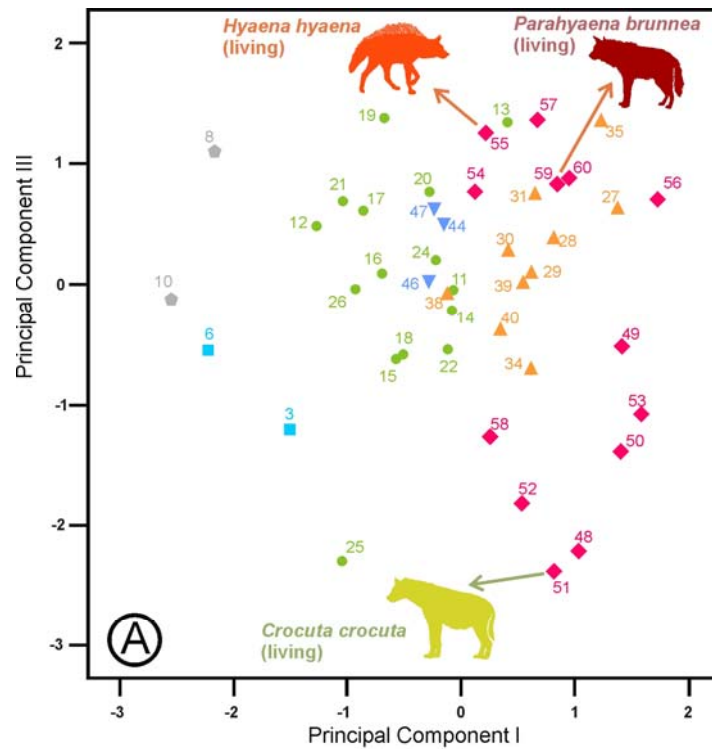


Fig.5.2.9. (A) Puntuaciones de las especies analizadas sobre el componente I y III de la dentición superior y (B) su correspondiente filomorfoespacio. La numeración para las observaciones se corresponde con la de las especies en la Tabla 5.2.1. Símbolos como en la figura 5.2.1.

Fig.5.2.9. (A) Bivariate plots of the scores on the first and third principal components for the upper dentition. (B) the corresponding phylomorfoespacio. The numbers are as in Table 5.2.1. Symbols as in Fig. 5.2.1.

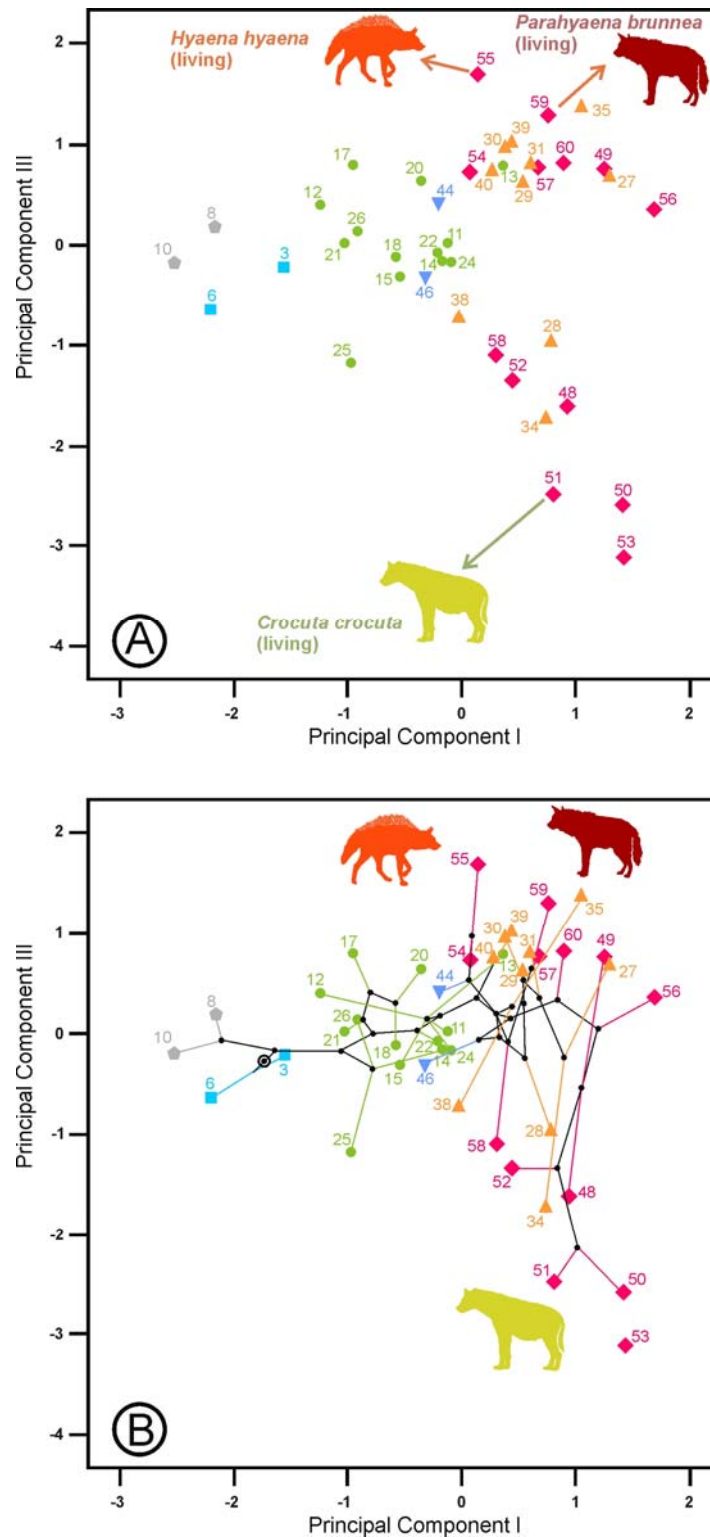


Fig.5.2.10. (A) Puntuaciones de las especies analizadas sobre el componente I y III de la dentición superior e inferior en su conjunto y (B) su correspondiente filomorfoespacio. La numeración para las observaciones se corresponde con la de las especies en la Tabla 5.2.1. Símbolos como en la figura 5.2.1.

Fig.5.2.10. (A) Bivariate plots of the scores on the first and third principal components for the upper and lower dentition. (B) the corresponding phylogenetic morphospace. The numbers are as in Table 5.2.1. Symbols as in Fig. 5.2.1.

Por otro lado, se ha llevado a cabo un conjunto de análisis discriminantes utilizando las puntuaciones de los componentes principales para cuantificar el grado de proximidad de cada especie al centro de su grupo ecomorfológico respectivo, así como para asignar un tipo adaptativo a las especies no asignadas (*Tungurictis spocki*, *Tongxinictis primordialis* y *Werdelinus africanus*). La Tabla 5.2.7 muestra los tipos adaptativos asignados a cada especie de acuerdo con las funciones discriminantes realizadas con las denticiones inferiores y superiores, respectivamente. Estos resultados esencialmente confirman la información gráfica mostrada por los componentes principales. Existe un alto grado de correspondencia entre el tipo adaptativo según el género al que pertenecen y el asignado por las funciones discriminantes (85.2% y 83.7% de las clasificaciones correctas utilizando las puntuaciones para las denticiones inferiores y superiores, respectivamente). La mayoría de las discrepancias son fácilmente explicables, ya que corresponden a observaciones ubicadas en el límite entre ecomorfos y ligeros cambios en sus respectivas posiciones pueden dar lugar a diferencias en la asignación entre los grupos vecinos. Por ejemplo, en el caso de los hiénidos Civet-Like y Mongoose-Like, el desacuerdo proviene esencialmente en la posición de *Plioviverrops guerini* (#9), el cual se encuentra parcialmente dentro de la nube de los Civet-like. Algo similar sucede con aquellas especies que se encuentran justo en el límite entre los Jackal/Wolf-like, los Transitional y los Fully-Developed Bone Crakers (p.ej., *Ictitherium kurteni* [#19], *Thalassictis montadai* [#24], *T. robusta* [#25] o *M. confector* [#5]). Sin embargo, hay otros casos en los que hay diferencias notables en la asignación según los análisis discriminantes de la dentición superior o inferior, como *Hyaenictitherium namaquensis* (# 13) e *Hyaenictis aff. almerai* (#35), que se discuten un poco más adelante.

Otro resultado interesante es la asignación a un ecomorfo para aquellos géneros de los que no se disponía de la misma. Como lo muestra la función discriminante de la dentición superior, *Tongxinictis primordialis* (#47) se asigna al ecomorfo Transitional con una probabilidad superior al 99.6%, y *Werdelinus africanus* (#42) se sitúa en el grupo Cursorial por la función discriminante de la dentición inferior con una probabilidad del 97,2%. *Tungurictis spocki* (#7) es un taxón muy interesante de estatus y adaptaciones funcionales inciertas (Werdelin y Solounias, 1991), aunque según Wang (2004) esta especie está estrechamente relacionada con *Protictitherium gaillardi* (#4). Desafortunadamente, se desconoce la anchura de su segundo premolar superior y en consecuencia no es posible obtener sus puntuaciones en los componentes principales de la dentición superior. Un análisis discriminante realizado con las variables conocidas para esta especie (LP2, LP3, WP3, LP4, WP4, Lm1 y Wm1) indica que se trata de un Civet-like (con una probabilidad del 99.7%), lo que está de acuerdo con la apreciación de Wang (2004).

La Figura 7 muestra la filogenia de la familia Hyaenidae según Turner, Antón y Werdelin (2008), donde se han agregado algunas especies nuevas y los tipos adaptativos asignados por el análisis discriminante de la dentición inferior (obviamente, con la excepción de *Tongxinictis primordialis* [#47] y *Tungurictis spocki* [#7], cuyos ecomorfos se basan en la dentición superior y en la superior e inferior, respectivamente).

El examen de la distribución de los tipos adaptativos en el cladograma muestra un acuerdo general entre la posición filogenética y el tipo evolutivo. Sin embargo, no existe una secuencia lineal, ya que los representantes del ecomorfo Transitional y Fully-Developed Bone Crackers han evolucionado iterativamente a partir de diversos ancestros pertenecientes a otras categorías funcionales.

id	Species	Ecomorph according to genus	Ecomorph according to discriminat analysis (lower dentition)	Ecomorph according to discriminat analysis (upper dentition)
1	<i>Protictitherium aegaeum</i>	civet-like	civet-like	n/a
2	<i>Protictitherium cingulatum</i>	civet-like	civet-like	n/a
3	<i>Protictitherium crassum</i>	civet-like	civet-like	civet-like
4	<i>Protictitherium gaillardi</i>	civet-like	civet-like	n/a
5	<i>Protictitherium intermedium</i>	civet-like	mongoose-like	n/a
6	<i>Protictitherium thessalonikensis</i>	civet-like	mongoose-like	civet-like
7	<i>Tungurictis spocki</i>	-		<i>civet-like*</i>
8	<i>Plioviverrops faventinus</i>	mongoose-like	mongoose-like	mongoose-like
9	<i>Plioviverrops guerini</i>	mongoose-like	civet-like	n/a
10	<i>Plioviverrops orbigny</i>	mongoose-like	mongoose-like	mongoose-like
11	<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
12	<i>Hyaenictitherium minimum</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
13	<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>	jackal/wolf-like	cursorial bone-meat eater	transitional bone-cracker
14	<i>Hyaenictitherium parvum</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
15	<i>Hyaenotherium wongii</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
16	<i>Ictitherium ebu</i>	jackal/wolf-like	n/a	jackal/wolf-like
17	<i>Ictitherium ibericum</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
18	<i>Ictitherium intuberculatum</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
19	<i>Ictitherium kurteni</i>	jackal/wolf-like	n/a	transitional bone-cracker
20	<i>Ictitherium pannonicum</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
21	<i>Ictitherium viverrinum</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
22	<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
23	<i>Thalassictis chinjiensis</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	n/a
24	<i>Thalassictis montadai</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	transitional bone-cracker
25	<i>Thalassictis robusta</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	civet-like
26	<i>Thalassictis spelaea</i>	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like	jackal/wolf-like
27	<i>Chasmaporthetes australis</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater
28	<i>Chasmaporthetes bonisi</i>	cursorial bone-meat eater	fully-developed bone cracker	cursorial bone-meat eater
29	<i>Chasmaporthetes borissiaki</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater
30	<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater
31	<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater
32	<i>Chasmaporthetes nitidula</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	n/a
33	<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	n/a
34	<i>Chasmaporthetes</i> sp. Florida	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater
35	<i>Hyaenictis</i> aff. <i>almerai</i>	cursorial bone-meat eater	fully-developed bone cracker	cursorial bone-meat eater
36	<i>Hyaenictis almeriai</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	n/a
37	<i>Hyaenictis hendeyi</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	n/a
38	<i>Hyaenictis wehaietu</i>	cursorial bone-meat eater	transitional bone-cracker	jackal/wolf-like
39	<i>Lycyaena chaeretis</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater
40	<i>Lycyaena dubia</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater
41	<i>Lycyaena macrostoma</i>	cursorial bone-meat eater	cursorial bone-meat eater	n/a
42	<i>Werdelinus africanus</i>	-	<i>cursorial bone-meat eater</i>	n/a
43	<i>Belbus djurabensis</i>	transitional bone-cracker	transitional bone-cracker	n/a
44	<i>Ikelohyaena abronia</i>	transitional bone-cracker	transitional bone-cracker	transitional bone-cracker
45	<i>Metahyaena confector</i>	transitional bone-cracker	jackal/wolf-like	n/a
46	<i>Palinhyena reperta</i>	transitional bone-cracker	transitional bone-cracker	transitional bone-cracker
47	<i>Tongxinictis primordialis</i>	-	n/a	<i>transitional bone-cracker</i>
48	<i>Adcrocuta eximia</i>	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
49	<i>Allohyaena kadici</i>	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
50	<i>Crocuta crocuta</i> (fossil)	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
51	<i>Crocuta crocuta</i> (living)	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
52	<i>Crocuta dietrichi</i>	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
53	<i>Crocuta eturono</i>	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
54	<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	transitional bone-cracker
55	<i>Hyaena hyaena</i> (living)	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	transitional bone-cracker
56	<i>Pachycrocata brevisstris</i>	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
57	<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
58	<i>Parahyaena howelli</i>	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
59	<i>Parahyaena brunnea</i> (living))	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker
60	<i>Pliocrocata perrieri</i>	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker	fully-developed bone cracker

Tabla.5.2.3. Resultados de las asignaciones de acuerdo con los análisis discriminantes. Las entradas en negrita marcan discrepancias entre la asignación de análisis discriminante y el tipo correspondiente al género. * Ver el texto para más detalles.

Table.5.2.3. Ecomorphs according to the discriminant analysis. Those entries written in bold are disagreements between the discriminant analysis assignment and the type corresponding to the genus. * See the text for details.



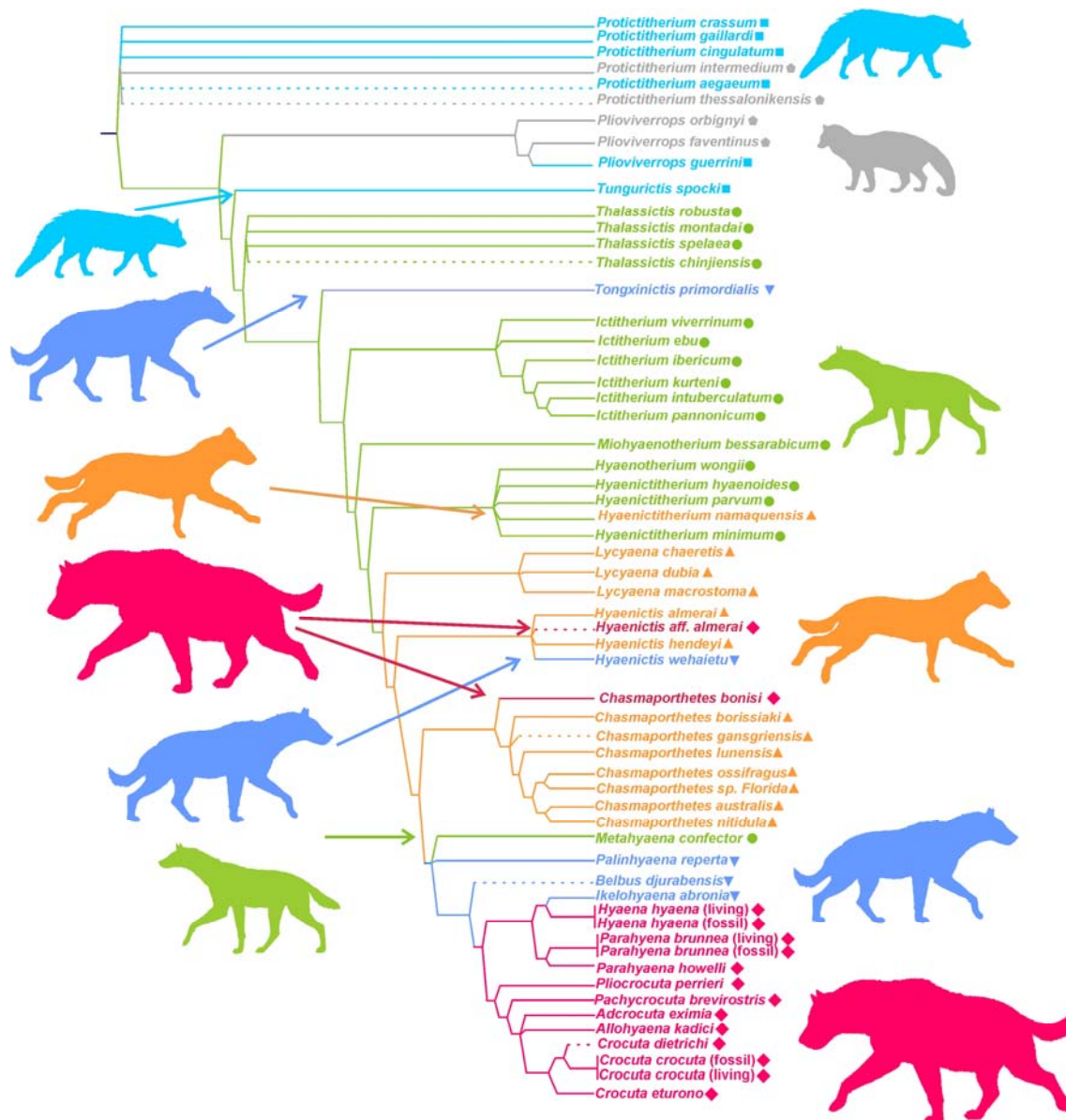


Fig.5.2.11. Filogenia de la familia Hyaenidae según Turner *et al.* (2008). Algunas especies nuevas han sido ubicadas en el cladograma provisionalmente de acuerdo a su género (líneas discontinuas). Los colores corresponden a los tipos adaptativos según el análisis discriminante de dentición inferior. Colores y símbolos como en la figura 5.2.1.

Fig.5.2.11. Phylogeny of Hyaenidae according to Turner *et al.* (2008). Some new species have been tentatively allocated (dashed lines). The colors correspond to the adaptive types according to the lower dentition discriminant analysis. Colors and symbols as in Fig. 5.2.1.

Los representantes del ecomorfo Transicional, *Tongxinictis primordialis* (#47) y tal vez *Palinhyaena reperta* (#46) evolucionaron de ancestros Jackal/Wolf like, mientras que *Hyaenictis wehaietu* (#38) podría provenir del ecomorfo Cursorial (esto se desarrolla en el siguiente apartado). Los Fully-Developed Bone Crackers han aparecido al menos dos veces, desde ecomorfos Cursorial en el caso de *Hyaenictis aff. almerai* (#35) y desde el ecomorfo Transicional para el resto de las especies de durófagos (excluyendo *Chasmaporthetes bonisi* [#28], que puede ser sinónimo de *Adcrocota*, como se trata a continuación).

5.2.3 Discusión de los resultados sobre la dentición postcanina

Los resultados obtenidos aquí indican que el patrón multivariante definido por los dos componentes principales de la dentición postcanina captura claramente los tipos adaptativos para los géneros de hiénidos ideados por Werdelin y Solounias (1996) y resumidos en Turner *et al.* (2008). Turner *et al.* (2008) sugirieron que esta caracterización probablemente requiera alguna revisión de la separación entre ecomorfos Civet-like y Mongoose-like, lo que también se corrobora parcialmente aquí, ya que sólo esos dos grupos muestran un cierto grado de solapamiento. Sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, este marco continúa proporcionando una visión general adecuada de la evolución de la dentición postcanina de esta familia.

Curiosamente, los aspectos funcionales se ven mejor reflejados por las variables de la dentición inferior que por las de la dentición superior. Este hecho puede interpretarse como resultado de una evolución en mosaico, lo cual ha sido observado en la evolución de la microestructura del esmalte dental de los hiénidos (Tseng, 2011). Una plasticidad diferencial de las denticiones superiores e inferiores proporcionaría una explicación a este hecho. Los carnívoros muestran un menor grado de plasticidad morfológica en el cráneo que en la mandíbula. La morfología del cráneo es un compromiso entre diferentes demandas funcionales (p. ej., alimentación, visión, sentido olfativo y procesamiento cerebral), mientras que la mandíbula sólo está involucrada en la adquisición y procesamiento de alimentos (Figueirido *et al.*, 2011). Quizás este hecho también se vea reflejado en la dentición postcanina, ya que los dientes inferiores parecen ser más propensos a poder ser moldeados por la selección natural para adquirir adaptaciones que la dentición maxilar. Esta plasticidad diferencial es el motivo por el que la siguiente discusión se centra principalmente en la dentición inferior.

Como se muestra en la Fig. 5.2.5, los ecomorfos se alinean a lo largo de dos tendencias morfológicas opuestas en el morfoespacio definido por los dos primeros componentes principales. Dado que el primer componente es un vector de tamaño y el segundo es un vector de forma, esas tendencias también son reglas alométricas. Un punto interesante para ambas alometrías es la relación positiva entre el tamaño y la especialización, ya que los morfotipos más derivados (Cursorial y Fully-Developed Bone Cracker) también muestran los dientes de mayores dimensiones. Werdelin y Solounias (1991) también hicieron notar la tendencia hacia el aumento de la longitud de la carnícera superior y la posición en el cladograma (excluyendo *C. lunensis* y *C. borissiakii*), ya que dicha variable está fuertemente correlacionada con el tamaño y muestra una variabilidad mínima según Gingerich (1974).

Las reconstrucciones del estado ancestral también se alinean a lo largo de dicha tendencia alométrica (Fig. 5.2.6B, 5.2.7B y 5.2.8B). Este hecho indica que la evolución de los rasgos descritos por los dos primeros componentes, básicamente sigue las rutas que conectan los principales tipos adaptativos. Las alometrías definidas por los dos componentes principales tienen un origen evolutivo, ya que son el resultado de una interacción entre la dinámica del desarrollo y los factores selectivos. Sin embargo, es importante señalar aquí que la posición a lo largo de una línea alométrica no indica necesariamente una secuencia antecesor-descendiente. Del mismo modo, la ausencia de grandes saltos en el morfoespacio no es una prueba definitiva de una evolución gradual.

La Figura 5.2.11 muestra que existe una correspondencia aproximada entre el tipo adaptativo y la posición en el cladograma, ya que los taxones más derivados también tienen una dentición más especializada. Sin embargo, hay varias excepciones y, por lo tanto, no existe una regla fija para la adquisición de un mayor grado de especialización.

Tongxinictis primordialis (#47) es el primer representante del ecomorfo Transitional, mostrando características dentales avanzadas, aunque en la mayoría de las restantes características es bastante primitivo (Werdelin y Solounias, 1991). La edad de esta especie (Langiense-Serravaliense) es sorprendentemente antigua y sus antepasados deben pertenecer al ecomorfo Jackal/Wolf. En cualquier caso, esto no implica un gran salto morfológico en la dentición postcanina, ya que el tipo Jackal/Wolf y los Transitional están bastante cerca en el morfoespacio.

Hyenictis wehaietu (#38) también muestra una dentición inferior típica del ecomorfo Transitional y podría provenir de ancestros tipo Cursorial de manera independiente. Sin embargo, es probable que esta especie no pertenezca a este género (y consecuentemente su posición filogenética cambie), tal y como lo sugieren Vinuesa *et al.* (2017), los cuales indican que la falta del p1 y m2, así como la presencia de un metacónido del primer molar inferior bien desarrollado cuestionan su asignación a este género. En consecuencia, sería necesario realizar un estudio más profundo en las afinidades taxonómicas de esta especie para aclarar su evolución. El resto de especies del tipo Transitional filogenéticamente próximas (*Palinhyana reperta* [#46], *Belbus djurabensis* [#43] e *Ikelohyaena abronia* [#44]) tienen un origen independiente a los anteriores, que podría ser un ecomorfo de tipo Jackal/Wolf como en el caso de *Tongxinictis primordialis* (#47). El punto crucial es que el representante más basal de este clado, *M. confector* (# 45), muestra una dentición postcanina tipo Jackal/Wolf. De hecho, Turner, Antón y Werdelin (2008) asignaron a *M. confector* al tipo Transitional sólo porque sus premolares muestran de forma incipiente la morfología bulbosa que ya se muestra en *Belbus* y otros Transitional posteriores. En otras características, es muy similar a los taxones tipo Jackal/Wolf. En consecuencia, si *M. confector* compartía un antepasado común con las especies del género *Chasmaporthetes* u otro ancestro Cursorial de acuerdo con el cladograma, esto implicaría una reversión a una dentición menos especializada e incluso un salto morfológico (Fig. 5.2.5). No obstante, no se produciría tal reversión si en lugar de seguir el esquema filogenético de Turner *et al.* (2008) se optara por el de Werdelin y Solounias (1996) como se aprecia en la figura 5.2.12. Los morfotipos tipo Jackal/Wolf son cruciales, por lo tanto, para comprender la evolución de la dentición postcanina de los hiénidos ya que ocupan una posición basal en el morfoespacio (tanto en tamaño como en forma) desde la cual se pudo evolucionar tanto en la dirección del morfotipo Cursorial como en la del Transitional.

Las especies del morfotipo Fully-Developed Bone Cracker también han surgido independientemente dos o tres veces, dependiendo de la aceptación de *Chasmaporthetes bonisi* (#28) como un taxón válido. Werdelin y Solounias (1991) cuestionaron esta especie y la asignaron a *A. eximia* (#48). Este taxón también está cerca de *A. eximia* en el morfoespacio definido por la serie postcanina superior (Fig. 5.2.6). Sin embargo, nuestros resultados no son concluyentes, ya que el análisis discriminante para la dentición superior lo asigna al morfotipo Cursorial.

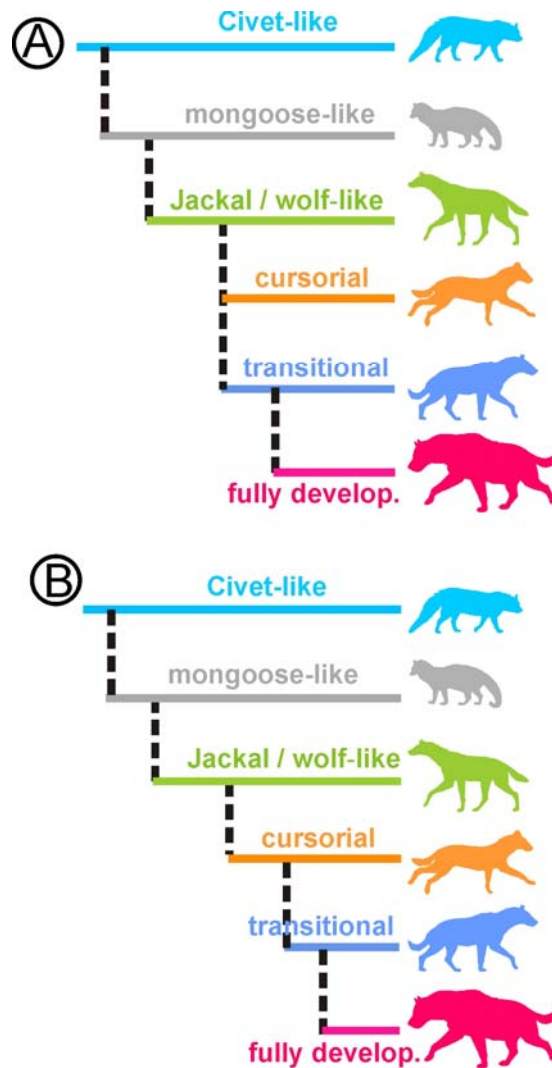


Fig.5.2.12. Filogenia simplificada de la familia Hyaenidae donde se esquematiza las relaciones filogenéticas entre los ecomorfos (A) según Werdelin y Solounias (1996) y (B) según Turner *et al.* (2008).

Fig.5.2.12. Simplified phylogeny of the family Hyaenidae showing schematized relationships between ecomorphs: (A) phylogeny according to Werdelin and Solounias (1996) and (B) according to Turner *et al.* (2008).

Vinuesa *et al.* (2017) asignaron *Hyaenictis aff. almerai* (#35) al ecomorfo Transitional. Sin embargo, nuestros análisis muestran que su dentición inferior es típica de los Fully-Developed Bone Cracker (Fig. 5.2.5). Por otro lado, los dientes superiores de esta especie son los esperados para un Cursorial (Fig. 5.2.6), lo que indica claramente una evolución en mosaico. Además, dado que *Hyaenictis aff. almerai* y el resto de las especies del ecomorfo Fully-Developed Bone Cracker relacionadas filogenéticamente tienen orígenes independientes (Fig. 5.2.11), sus denticiones postcaninas pueden considerarse convergencias evolutivas. Nuestros resultados son compatibles con una evolución gradual para la mayoría de las especies del ecomorfo Fully-Developed Bone Cracker, pero no para *Hyaenictis aff. almerai*, ya que las especies cercanas de este género Cursorial (*Hyaenictis almerai* [#36] y *Hyaenictis hendeyi* [#37]) tienen posiciones muy distantes en el morfoespacio para la dentición inferior. Esto ejemplifica que la continuidad morfológica no es sinónimo de evolución gradual.

El tercer componente para la dentición inferior es un eje inesperado de variación que nos permite discriminar entre las adaptaciones carroñeo y caza dentro del ecomorfo Fully-Developed Bone Cracker. El elemento principal para su interpretación es, obviamente, la asignación opuesta de los especímenes recientes y fósiles de las tres especies de durófagos existentes cuya ecología trófica es conocida. El carroñeo y la caza son simplemente parte de un espectro continuo (Turner, Antón y Werdelin, 2008), pero las especies actuales de hienas durófagas muestran diferencias extremas en el comportamiento de caza. De hecho, las hienas manchadas viven en grandes grupos sociales matriarcales cuyos miembros cazan cooperativamente (Kruuk, 1972; Mills, 1990). En el caso de *Crocota crocuta* la proporción de presas cazadas frente a las que son carroñeadas es variable dependiendo de la localidad, pero puede alcanzar hasta el 95% como, por ejemplo, en el Masai Mara (Cooper et al., 1999). Las especies de tamaño medio (100–200kg) son las mejor representadas en la dieta de esta hiena (Palmqvist et al., 2011). Las hienas pardas y rayadas son principalmente carroñeras solitarias, aunque también pueden cazar de manera oportunista. Hay alguna cita sobre predación por parte de las hienas rayadas sobre ganado incluso más grande que ellas, como burros o caballos, pero esto parece ser sólo cuando están estabulados (Skinner, 2006). La hiena rayada se alimenta principalmente de pequeños animales (roedores, pájaros, reptiles, peces), carroña y vegetales como semillas u hojas (Rieger, 1981; Leakey et al. 1999). La hiena parda es predominantemente un carroñero de todo tipo de restos de vertebrados y complementa su dieta con frutas silvestres, insectos, huevos de pájaros y ocasionalmente pequeños animales que caza (Mills, 1982). Los vertebrados abatidos por *Parahyaena brunnea* suponen sólo el 4,2% de su dieta (Mills, 1982). En el desierto central de Kalahari, los restos de caza dejados por otros depredadores son el alimento individual más importante en la dieta de la hiena parda (Owens y Owens, 1978).

Estas diferencias en el comportamiento alimentario entre las hienas manchadas por un lado y las rayadas y pardas por otro parecen reflejarse en la longitud de sus carníceras respecto a la de los premolares, capturados por los terceros componentes principales. Bajo este escenario, los Fully-Developed Bone Crackers podrían especializarse en dos direcciones opuestas: carroñear o cazar. Es importante señalar aquí que este tipo de adaptación es independiente de los ecomorfos adaptativos ideados por Werdelin y Solounias (1996).

Los representantes fósiles de *Hyaena hyaena* (#54) y *Parahyaena brunnea* (#57) parecen estar menos especializados en la recolección de carcasas que sus análogos actuales, ya que ocupan una región más central (Fig. 5.2.9). En el caso del género *Parahyaena* esto también se cumple al compararla con la especie extinta *Parahyaena howelli* (#58).

Pachycrocota brevirostris (#56), con un comportamiento carroñero estricto (Palmqvist et al. 2011), también se encuentra en la misma región de *Hyaena* y *Parahyaena*. Curiosamente, esta especie no muestra una morfología dental extrema en este eje. Tal vez su gran tamaño pueda considerarse una adaptación para el carroñeo en sí mismo, dado que su enorme tamaño se traduce en una mayor capacidad para demoler huesos comparada con las hienas pardas y rayadas. Esto también se puede deducir del alto porcentaje de fragmentos y restos óseos no identificables en los cubiles de dichas hienas (Palmqvist et al., 2011).

Pliocrocota perrieri (#60) también se coloca en la región de este morfoespacio ocupada por los carroñeros, lo que es coherente con su especialización en fracturar huesos (Antón et al., 2006; Turner et al., 2008). La coocurrencia de *Pliocrocota perrieri* (#60) y *Chasmaporthetes lunensis* (#31) (considerada como un cazador cooperativo de ungulados medianos por Antón et al., 2006) también sugiere un comportamiento carroñero para *Pliocrocota perrieri*, dado que es poco probable que coexistan especies de un tamaño y nicho similar en el mismo espacio y tiempo.

Todas las especies de *Crocota* y *A. eximia* (# 48) se sitúan en la región de los cazadores. La capacidad para romper huesos de *A. eximia* es obvia, sin embargo, Turner et al. (2008) indican que su canicera superior es más bien cortante, con un protocono reducido, lo que podría implicar un contenido de carne bastante alto en su dieta. Werdelin (1996) también indica la posibilidad de que esta especie fuera un cazador activo. Los representantes actuales de *Crocota crocuta* (#51) parecen haber sido cazadores un poco menos activos que sus equivalentes fósiles, como se muestra en la figura (Fig. 5.2.9). Sin embargo, esta afirmación debe tratarse con cierta cautela, ya que *Crocota crocuta* (fósil) consiste en una colección heterogénea de subespecies que merecen un análisis más detallado.

Crocota dietrichi (#52) parece ser uno de los miembros menos especializado de este género tanto para la caza como el carroñeo, lo que está de acuerdo con los puntos de vista de Werdelin y Lewis (2008). En este escenario, *Crocota eturono* (#53) sería la especie más especializada en la caza que jamás ha existido dentro del morfotipo Fully-Developed Bone Cracker. Como indican Werdelin y Lewis (2008), sus dientes, vistos de forma aislada no muestran características distintivas de morfología o proporciones diferentes a las de cualquier otra especie del género *Crocota*. Sin embargo, las longitudes relativas de sus dientes son diferentes de las de cualquier otra *Crocota* conocida. Curiosamente, en varias gráficas mostradas en Werdelin y Lewis (2008), *C. eturono* se desvía en una dirección opuesta a la de *Pachycrocota*, lo que se corresponde con lo que ocurre con el tercer componente principal. La simpatria entre *C. eturono* y su coetánea *C. dietrichi* durante el Plioceno de África oriental podría explicarse por la ausencia de competencia entre ellas dadas sus respectivas posiciones a lo largo de este componente principal de carroñeo/caza. Curiosamente, los filomorfoespacios muestran que la mayoría de los nodos ancestrales tienen puntuaciones intermedias en los terceros componentes principales (Fig. 5.2.8.B, 5.2.9.B y 5.2.10.B) lo que indica que las especializaciones en las dos direcciones opuestas de este eje son condiciones derivadas independientemente (homoplasias).

La mayoría de los comedores de carne y hueso cursoriales están relativamente agrupados en una posición central en el tercer componente principal para la dentición inferior (Fig. 5.2.8). Sin embargo, *Lycyaena macrostoma* (#41) y *Chasmaporthetes ossifragus* (#33) se agrupan con *Hyaena* y *Parahyaena*, mientras que *Chasmaporthetes* sp. de Florida (#34) está cerca de *Crocota crocuta* (#50, # 1). *Chasmaporthetes bonisi* (#28) cae nuevamente cerca de *A. eximia* (#48). El significado funcional de las posiciones de estas tres especies no es tan directo puesto que no existen análogos actuales de este ecomorfo. El caso de *Lycyaena macrostoma* (#41) tal vez pueda explicarse como un efecto colateral de sus grandes carníceras inferiores (Werdelin y Solounias, 1991). Sin embargo, *Chasmaporthetes ossifragus* (#33) y *Chasmaporthetes* sp. de Florida (#34) son especies estrechamente relacionadas que ocupan asignaciones opuestas a lo largo de este eje. Kurtén y Werdelin (1988) propusieron una nueva especie para los especímenes de Florida (previamente asignados a *C. ossifragus* por Berta, 1981), sobre la base de un m1 largo en relación con el p4, lo que explica su alta puntuación negativa en el tercer componente (Tabla 5.2.2). Tseng et al. (2013) indican que, aunque la relación de longitud p4/m1 de *Chasmaporthetes* sp. de Florida es extrema entre los especímenes de América del Norte, serían valores intermedios en los especímenes de *Chasmaporthetes* de China e incluso postulan una dispersión independiente al Nuevo Mundo de *C. ossifragus*. Curiosamente, *C. ossifragus* y *C. sp.* de Florida son los únicos hiénidos registrados en el Nuevo Mundo y sus posiciones extremas con respecto a otras especies de *Chasmaporthetes* a lo largo de los terceros componentes quizás podrían ser el resultado de una evolución local en América del Norte como consecuencia de la presencia de cánidos de la subfamilia Borophaginae,

adaptados a la durofagia. En este contexto, Tseng y Wang (2011) sugieren la exclusión competitiva entre hiénidos y cánidos como un mecanismo ecológico para explicar la falta de dispersión intercontinental durante el Mioceno, a pesar de que muchos otros grandes carnívoros cursoriales lo lograron. Quizás el alargamiento de m1 con respecto al p4 en *Chasmaporthetes* sp. de Florida es el resultado de una evolución anagenética que aumentó el componente sectorial de la dentición a expensas del componente de fractura ósea mediante la selección natural para evitar la competencia con los borofaginos fracturadores de hueso.

5.3 Ocupación del morfoespacio definido por los componentes principales a lo largo del tiempo.

Un aspecto que puede resultar interesante analizar aquí es cómo han ido cambiando las puntuaciones en los componentes principales a lo largo del tiempo. Dado que éstos son ortogonales, la información que nos aportan individualmente no está correlacionada con la de los restantes. Ello se puede estudiar promediando en cada intervalo temporal las puntuaciones de todas las especies existentes en cada periodo para cada uno de los componentes. Tal estudio ha sido llevado a cabo para la mandíbula, dado que es la dentición para la que se dispone de mayor número de especies y, además, refleja mejor los aspectos funcionales y está muy correlacionada (integrada) con la dentición superior. Los resultados se recogen en las figuras de la 5.3.1 a la 5.3.4.

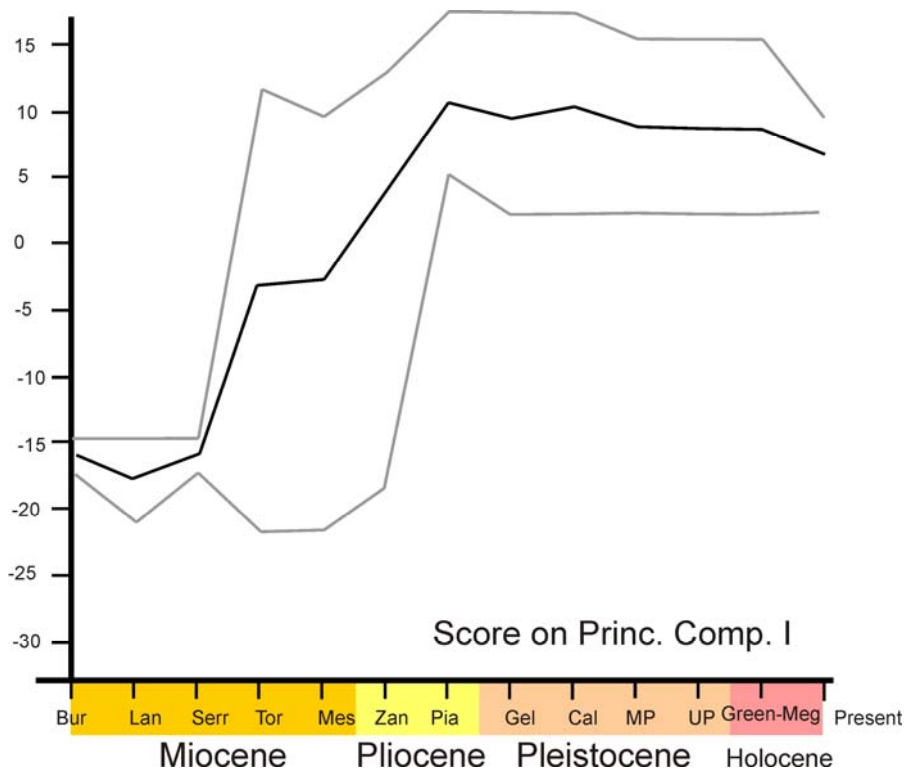


Fig.5.3.1. Cambio en las puntuaciones sobre el primer componente principal de la mandíbula a lo largo del tiempo geológico. La línea de color negro es la media de las puntuaciones entre las especies de cada intervalo. Las líneas grises corresponden al máximo y el mínimo, respectivamente. Bur: Burdigaliense. Lan: Langhiense. Ser: Serravalliense. Tor: Tortoniense. Mes: Messiniense. Zan: Zancliense. Pia: Piacenziense. Gel: Gelasense. Cal: Calabriense. MP: Pleistoceno Medio. UP: Pleistoceno Superior. Geen-Meg: Groenlandiense –Megalayense.

Fig.5.3.1. Changes in the mandibular first principal component score over geological time. The gray lines correspond to the maximum and the minimum value, respectively. Bur: Burdigallian. Lan: Langhian. Ser: Serravallian. Tor: Tortonian. Mes: Messinian. Zan: Zanclian. Pia: Piacenzian. Gel: Gelasian. Cal: Calabrian. MP: Middle Pleistocene. UP: Upper Pleistocene. Geen-Meg: Greenlandic –Meghalayan.

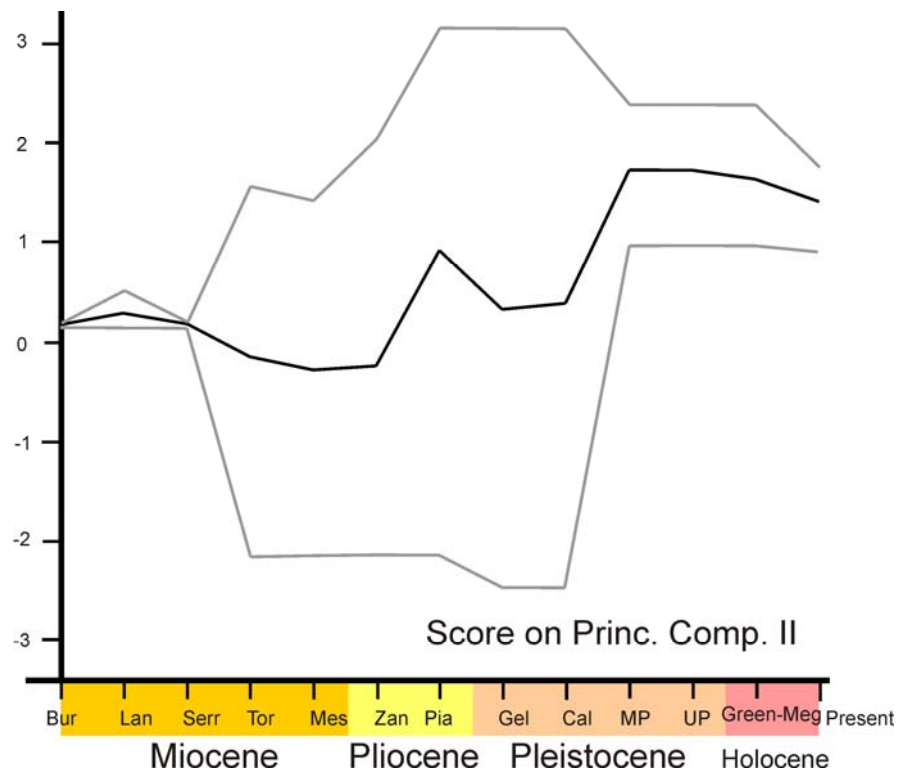


Fig.5.3.2. Cambio en las puntuaciones sobre el segundo componente principal de la mandíbula a lo largo del tiempo geológico. Resto de elementos como en la figura 5.3.1.

Fig.5.3.2. Changes in the mandibular second principal component score over geological time. Other elements as in fig. 5.3.1.

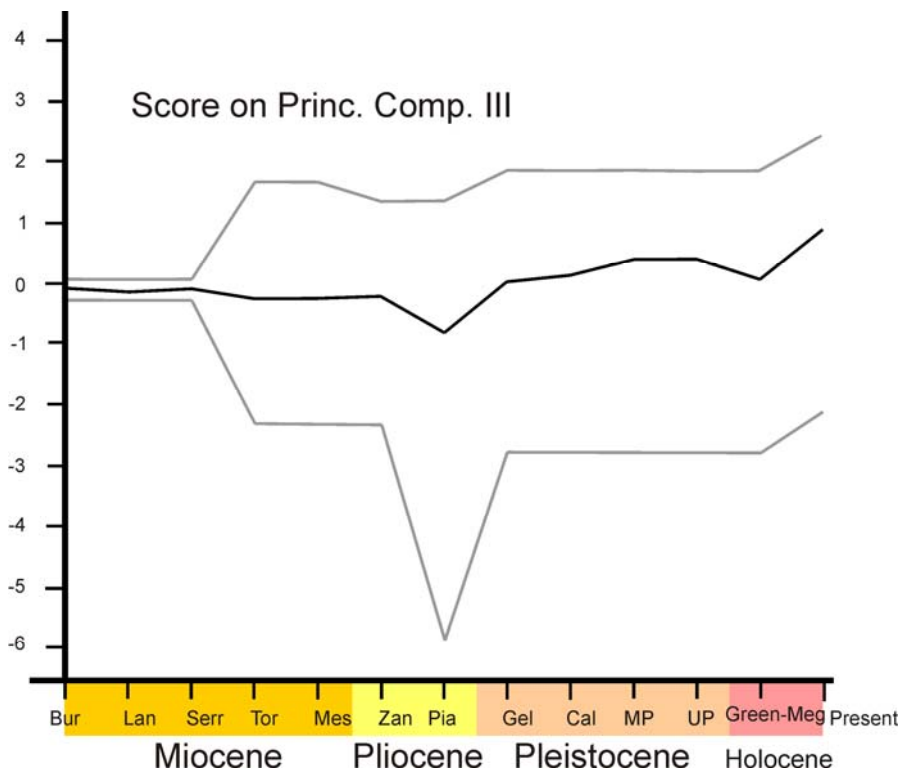


Fig.5.3.3. Cambio en las puntuaciones sobre el tercer componente principal de la mandíbula a lo largo del tiempo geológico. Resto de elementos como en la figura 5.3.1.

Fig.5.3.3. Changes in the mandibular third principal component scores over geological time. Other elements as in fig. 5.3.1.

Para ayudar a la interpretación de las anteriores gráficas se ha incluido en la figura 5.3.4 la curva de diversidad de la familia a lo largo del tiempo geológico.

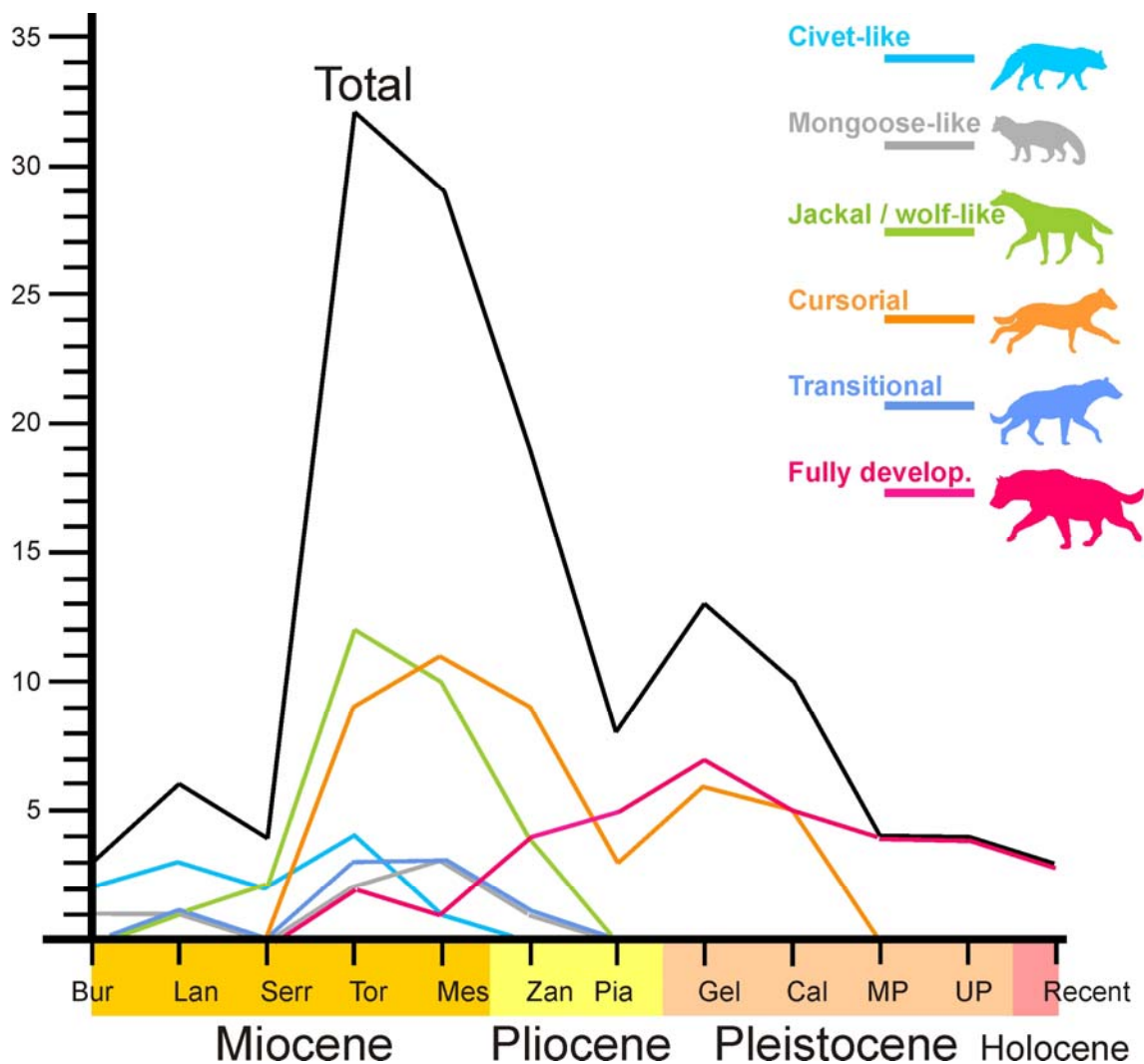


Fig.5.3.4. Evolución del número de especies de cada ecomorfo a lo largo del tiempo. Resto de elementos como en la figura 5.3.1.

Fig.5.3.4. Changes on the number of species of each ecomorph over geological time. Other elements as in Figure 5.3.1.

Como se puede observar en la figura 5.3.1, la familia comienza con valores bajos del primer componente principal que recoge el tamaño de la dentición inferior, pues durante el Burdigaliense y el Langhiense sólo existen los ecomorfos Civet-like y Mongoose-like. Posteriormente las puntuaciones experimentan un incremento exponencial desde el Serravaliense para comenzar a asintotizarse en el Piacenziense. Precisamente en el Serravaliense comienza a aumentar el número de todos los ecomorfos para alcanzar el máximo total en el Tortoniense. A partir de aquí el número de especies de todos los ecotipos disminuyen con la excepción de los Fully-Developed Bone Crackers, los cuales reemplazan a las formas anteriores. Dado que las especies de este ecomorfo presentan las denticiones mayores, resulta en una tendencia evolutiva hacia el aumento global del tamaño de la dentición. No es tampoco casual que el mayor rango de variación en tamaño se produzca entre el Tortoniense y el Messiniense, dado que en este periodo coexisten todos los ecomorfos.

Respecto a las puntuaciones sobre el segundo componente principal, la media también experimenta cierta tendencia a incrementarse de manera global pero la dinámica es algo distinta, lo que nos habla de un aumento general de la robustez de las piezas dentales a lo largo del tiempo. Al igual que en el caso anterior, en un primer momento se mantiene constante en los valores correspondientes a los dos ecomorfos más pequeños para, posteriormente experimentar un aumento enorme en el rango de variación el cual se mantiene hasta una reducción drástica en el Pleistoceno Medio. Durante este periodo que va desde el final de Mioceno hasta la mitad del Pleistoceno la media aumenta ligeramente, aunque experimenta una subida y una posterior bajada centrada en el Piacenziense. En este punto se puede observar que desaparecen todos los ecomorfos salvo los Cursorial y los Fully-Developed Bone Cracker. Sin embargo, dado que los segundos son un poco más diversos que los primeros, en el total las denticiones son un poco más masivas y de ahí el aumento observado. A partir de aquí coexisten las morfologías masivas de los durófagos y las sectoriales de los Cursorial, hasta que estos últimos se extinguen el Pleistoceno Medio, con lo que sólo quedan las especies de dentición robusta y el rango de variación se reduce drásticamente.

El tercer componente que, según se deduce de nuestros resultados, nos habla sobre las adaptaciones carroñeras o cazadoras de los durófagos y algunos Cursorial, prácticamente no experimenta cambios salvo un aumento en su rango con la entrada de los nuevos ecotipos en el Tortonense. El único punto donde se rompe esta dinámica es en Piacenziense con *C. eturono*, que baja el mínimo y arrastra un poco la media debido a su peculiar morfología. Es por lo tanto muy interesante que tanto las formas carroñeras como las cazadoras de los durófagos han estado presentes desde el Tortonense. El nicho cazador fue ocupado de manera inicial por *Adcrocuta eximia* y *Allohyaena kadici* las cuales fueron reemplazadas por distintas especies del género *Crocota* desde el Plioceno hasta la actualidad.

5.4 Aplicación de los análisis de componentes principales al estudio de las afinidades de los especímenes de *Chasmaporthetes* hallados en el Ártico.

Recientemente Tseng *et al.* (2019) han analizado las afinidades de un material atribuido al género *Chasmaporthetes* consistente en un tercer premolar inferior derecho (CMN 24958) y un primer molar inferior izquierdo (CMN 38053) recuperados de unos materiales reelaborados de la cuenca Old Crow en los territorios del norte del Yukón. Tan exiguo material pasaría desapercibido si no fuera por su ubicación tan boreal (67.819° N) en la región de Beringia, bien dentro del Círculo Polar Ártico. Este hecho hace que tales restos sean muy importantes dado que su análisis nos puede dar alguna información sobre la colonización de Norteamérica por parte de los hiénidos.

La edad de estos restos, dada la naturaleza del yacimiento, resulta muy difícil de determinar, pero se cree que está dentro del intervalo Irvingtonian – Rancholabrean (Harrington, 2011). Este periodo va desde los 1.4 a los 0.012 millones de años, lo que abarca desde la mitad del Calabriense hasta prácticamente el inicio del Holoceno. Tseng *et al.* (2019) discute el contexto de estos fósiles y acota el límite superior para la edad de estos fósiles al Irvingtonian I (0.85 Ma aprox.) e indican que podrían tener una edad próxima a la base de dicho piso (1.4 Ma), es decir, lo que equivale a la mitad del Calabriense.

Dada la importancia de estos fósiles se ha decidido analizarlos aquí desde un punto de vista multivariante dentro del contexto de su propio género. Los datos se recogen la tabla 5.4.1.

Species	Locality	Specimen	lp3	wp3	lm1	wm1
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	SAMPQ_L20988	23.4	12.1	28.5	12.9
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	SAM PQ-L13033A			29.3	12.7
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	SAM PQ-L14199	23.1	12.6		
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	SAM PQ-L21789	23.6	13.0		
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	SAM PQ-L22204	22.5	12.1	28.4	13.2
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	SAM PQ-L50009			24.9	11.5
<i>C. australis</i>	Toros Menalla	TM 289-02-02 sin	23.5	12.8	30.9	13.6
<i>C. australis</i>	Toros Menalla	TM 289-02-02 dex	23.8	12.7	30.0	13.1
<i>C. borissiaki</i>	Dermedzhi	IPM-Moldavia	19.3	10.2	24.8	9.8
<i>C. lunensis</i>	"Ma Tzu Kou"	F:AM 99781	19.3	9.8	23.6	9.2
<i>C. lunensis</i>	"Ma Tzu Kou"	F:AM 99790			23.7	9.7
<i>C. lunensis</i>	Beregovaya 1	IGM 2976-19 sin.	19.5	10.4	24.7	10.7
<i>C. lunensis</i>	Beregovaya 1	IGM 2976-19 dex.	19.8	10.3	24.7	10.8
<i>C. lunensis</i>	Dafnero (DFN)	DFN-75	19.4	10.5		
<i>C. lunensis</i>	Dafnero (DFN)	DFN-109			24.7	11
<i>C. lunensis</i>	Dafnero (DFN)	DFN-194			24.5	11.5
<i>C. lunensis</i>	Kuruksaj	IGM 3120-249	18.6	10.0	25.1	10.9
<i>C. lunensis</i>	Kuruksaj	IGM 3120-26			24.6	11.3
<i>C. lunensis</i>	Kuruksaj	IGM 3120-352	18.7	10.0	24.9	10.9
<i>C. lunensis</i>	Layna	Layna	19.7			
<i>C. lunensis</i>	Layna	Layna	19	10.5		
<i>C. lunensis</i>	Layna	Layna			25.4	11.2
<i>C. lunensis</i>	Layna	Layna			24.6	11
<i>C. lunensis</i>	Layna	Layna			25	11.6
<i>C. lunensis</i>	Odessa	OGU-3246-18	20.8	10.0	25.2	10.5
<i>C. lunensis</i>	Odessa	OGU-6	19.7	10.0	24.8	10.8
<i>C. lunensis</i>	Saint Vallier	QSV 52 St-Vallier	21.3	11.4		
<i>C. lunensis</i>	Saint Vallier	QSV 50 St-Vallier			25.3	10.8
<i>C. lunensis</i>	Shamar	IGM 3381-2	19.7	10.0	24.7	10.9
<i>C. lunensis</i>	Shamar	IGM 3381-203	19.1	10.2	24.5	10.9
<i>C. lunensis</i>	Shamar	IGM 3381-325	19.4	9.2	24.1	10.9
<i>C. lunensis</i>	Shouyang	F:AM 99785	18.2	10.2	24.7	11.5
<i>C. lunensis</i>	Shouyang	F:AM 99786	19.5	11.4	26.5	12.7
<i>C. lunensis</i>	Shouyang	F:AM 99787	18.5	10.2		11.4
<i>C. lunensis</i>	Villaroya	Mandíbula izquierda	21.9	13.7	24	11
<i>C. lunensis</i>	Villaroya	Mandíbula derecha			24.7	13
<i>C. lunensis</i>	Xiliexi	IVPP V15162	21.4	11.7	26.2	11.9
<i>C. lunensis</i>	Yushe	IVPP V7275	20.6	11.9	25.3	11.3
<i>C. lunensis</i>	Yushe	IVPP V7276	19.9	10.0	24.4	10.9
<i>C. lunensis</i>	Yushe	IVPP V7277	21.1	11.4		
<i>C. lunensis</i>	Yushe	IVPP V7278	20.7	11.0		
<i>C. lunensis</i>	Rocaneyra	UCB211221	20.6	11.0	24.5	11.5
<i>C. lunensis</i> (cf. <i>ossifragus</i>)	Mianchi Loc D	PIU M1976	20.6	11.1	28.2	11.7
<i>C. lunensis</i>	Shouyang	F:AM 99788	20.5	11.8	26.4	11.7
<i>C. nitidula</i>	Olduvai	NMT Old 69	17.9	10.2	26.1	9.5
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	SF 435	21.9	11.4		
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	SF 431	21.2	11.4		
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	SF 358			10.7	
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	SF 360			11.2	
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	S94-4/3/45	20.8	11.2		
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	S94-7205	21.2	11.3	26.6	12.2
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	S94-13224 (Left)			27.3	11.4
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	S94-13225 (Rigth)	21.8	11.7		
<i>C. cf. ossifragus</i>	Mazegou	IVPP V7280	21.0	11.2	27.2	11.6
<i>C. ossifragus</i>	Cita Canyon	PPM 2348 Cita Canyon	22.4	12.3	26.1	11.8
<i>C. ossifragus</i>	El Golfo de Santa Clara	IGM(m) 10001	21.0	10.7	22.4	9.3
<i>C. gangsriensis</i>	Zanda	IVPP V18566.3	20	10.3	23.2	11.2
<i>C. gangsriensis</i>	Zanda	IVPP V18566.4	20.0	10.7	23.4	
<i>C.sp. from Florida</i>	Inglis IA	UF 18088 Inglis IA	20	10.8	29.5	12.1
<i>C.sp. from Florida</i>	Inglis IA	UF 18089 Inglis IA			28.7	12.1
<i>C. cf. ossifragus</i>	Old Crow 11 A	CMN 24958	19.1	11.6		
<i>C. cf. ossifragus</i>	Old Crow 11 A	CMN 38053			29.1	13.1

Tabla.5.4.1. Datos empleados para el análisis de componentes principales para el estudio de las especies del género *Chasmaporthetes*. Los especímenes pertenecientes a localidades distintas están separados entre sí por bandas de color gris alternas.

Table.5.4.1. Data used for the principal components analysis to study the relationships between the species of the genus *Chasmaporthetes*. Specimens belonging to different localities are separated from each other by alternate gray bands.

A partir de dicha tabla se calcularon las medias por localidad para poder ser comparadas con los valores obtenidos para Old Crow 11A dado que no hay ninguna evidencia de que los restos de tal localidad pertenezcan al mismo individuo (Tabla 5.4.2). Con los valores medios por localidad se realizó un análisis de componentes principales cuyos resultados se recogen en la Tabla 5.4.3 y en las figuras de la 5.4.1 a la 5.4.3.

Species	Locality	Country	lp3	wp3	lm1	wm1	Age
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	South Africa	23.1	12.5	27.8	12.6	5
<i>C. australis</i>	Toros Menalla	Chad	23.6	12.8	30.4	13.3	7
<i>C. borissiaki</i>	Dermedzhi	Moldova	19.3	10.2	24.8	9.8	4.2-3.4
<i>C. gangsriensis</i>	Zanda	China	20	10.5	23.3	11.2	4.89-4.08
<i>C. lunensis</i>	Ma Tzu Kou	China	19.3	9.8	23.6	9.4	¿2.6-1.5?
<i>C. lunensis</i>	Beregovaya 1	Russia	19.6	10.4	24.7	10.8	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Dafnero (DFN)	Greece	19.4	10.5	24.6	11.3	2.6-2
<i>C. lunensis</i>	Kuruksaj	Tajikistan	18.6	10	24.9	11	2.6-2
<i>C. lunensis</i>	Layna	Spain	19.4	10.5	25	11.3	4.2-3.4
<i>C. lunensis</i>	Odessa	Ukraine	20.3	10	25	10.7	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Saint Vallier	France	21.3	11.4	25.3	10.8	2.6-2
<i>C. lunensis</i>	Shamar	Mongolia	19.4	9.8	24.4	10.9	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Shouyang	China	20.5	11.8	26.4	11.7	2.6-1.5
<i>C. lunensis</i>	Villarroya	Spain	21.9	13.7	24.4	12	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Xiliexi	China	21.4	11.7	26.2	11.9	1.8-0.8
<i>C. lunensis</i>	Yushe	China	20.6	11.1	24.9	11.1	3.4-2.9
<i>C. lunensis</i>	Roccaneyra	France	20.6	11	24.5	11.5	2.6-2
<i>C. lunensis</i> (cf. <i>ossifragus</i>)	Mianchi Loc D	China	20.6	11.1	28.2	11.7	2.6-1.5
<i>C. nitidula</i>	Olduvai	Kenya	17.9	10.2	26.1	9.5	2-1.7
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	South Africa	21.4	11.3	27	11.8	3-2
<i>C. cf. ossifragus</i>	Mazegou	China	21	11.2	27.2	11.6	3.4-2.9
<i>C. ossifragus</i>	Cita Canyon	U.S.A.	22.4	12.3	26.1	11.8	3-2.5
<i>C. ossifragus</i>	El Golfo de Santa Clara	Mexico	21	10.7	22.4	9.3	1.7-0.2
<i>C. sp. from Florida</i>	Inglis IA	U.S.A.	20	10.8	29.1	12.1	1.9-1.7
<i>C. cf. ossifragus</i>	Old Crow 11 A	Canada	19.1	11.6	29.1	13.1	1.4-0.85

Tabla.5.4.2. Medias por yacimiento empleadas para el análisis de componentes principales para el estudio de las especies del género *Chasmaporthetes*. Los especímenes pertenecientes a localidades distintas están separados entre sí por bandas de color gris alternas.

Table.5.4.2. Species dental means for those paleontological sites used in the principal components analysis to study the genus *Chasmaporthetes*. Specimens belonging to different localities are separated from each other by alternate gray bands.

	PC 1	PC 2	PC 3
lp3	0.389	0.728	-0.476
wp3	0.311	0.408	0.391
lm1	0.775	-0.549	-0.287
wm1	0.390	0.040	0.733
Eigenvalue	5.414	1.806	0.349
% variance	69.9	23.3	4.5

Tabla.5.4.3. Coeficientes de carga y porcentaje de la varianza explicada por los tres primeros componentes principales analizados en este apartado.

Table.5.4.3. Principal components loadings and percentage of variance explained by the three first principal components analyzed in this section.

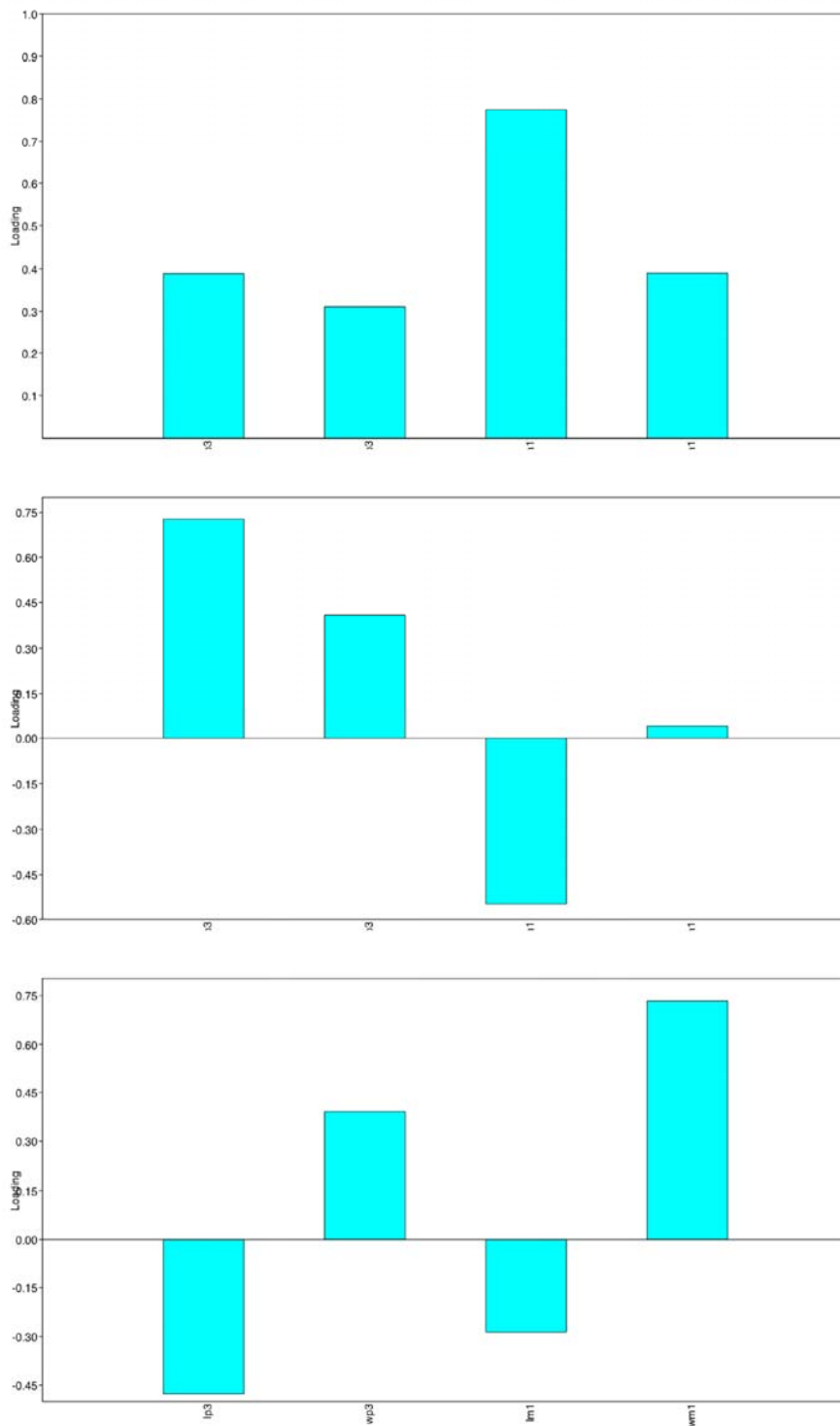


Fig.5.4.1. Factores de carga sobre los tres primeros componentes usando las variables disponibles para las piezas preservadas de *Chasmaporthetes* del Yukón. Los componentes están ordenados de arriba abajo del primero al tercero.

Fig.5.4.1. Loading plots on the first, second and third principal components analyzed in this section (from top to bottom).

Tal y como puede observarse los resultados son análogos a los obtenidos para el conjunto de todos los hiénidos, salvo que los componentes dos y tres se encuentran intercambiados.

Cuando se analiza las puntuaciones de las observaciones en los dos primeros componentes (Fig. 5.4.2) se puede comprobar que los individuos del Ártico puntúan al lado de *C. species* from Florida. De hecho, la otra especie norteamericana, *C. ossifragus*, ocupa una posición opuesta en el segundo componente respecto a *C. lunensis*, cercana a las del yacimiento de Villarroya, la cual fue denominada como *Hyaena marini* por Villalta (1952) y sinonimizada posteriormente por Kurtén y Werdelin (1988). *C. lunensis* de Villarroya está separada del resto de las *C. lunensis*, las cuales están agrupadas en una posición central, incluyendo dos de las formas atribuidas provisionalmente a *C. confer ossifragus* por Tseng *et al.* (2019). De hecho, los representantes de *C. confer ossifragus* están más cercanos a la especie de Florida que a los dos *C. ossifragus* americanos. Dejando a un lado la *C. lunensis* de Villarroya, en el morfoespacio definido por los dos primeros componentes principales todas las especies ocupan zonas bien definidas salvo *C. nitidula* que está a ambos lados de la nube definida por *C. lunensis* y *C. borissiaki* que se encuentra dentro.

En el tercer componente (Fig. 5.4.3), prácticamente todas las especies se agrupan en una gran nube, quedando fuera, *C. australis* (la que presenta la dentición mayor), *C. species* de Florida y la *Chasmaporthetes* del Yukón, que junto con el espécimen de Villarroya son las más robustas (aunque no las más grandes) dada sus puntuaciones en este componente que mide el grado de robustez.

Estos resultados indican que la especie del Ártico tiene una mayor afinidad con la *C. species* de Florida que con ninguna otra, en especial con *C. ossifragus*.

Estos resultados se siguen manteniendo si utilizamos sólo aquellos individuos para los que tenemos las cuatro variables (Tabla 5.4.4, Fig. 5.4.4 y 5.4.5) suponiendo hipotéticamente que los dos restos del Ártico pertenecieran al mismo individuo.

Species	Locality	Specimen	lp3	wp3	lm1	wm1	Country	Age
<i>C. australis</i>	Toros Menalla	TM 289-02-02 sin	23.5	12.8	30.9	13.6	Chad	7
<i>C. australis</i>	Toros Menalla	TM 289-02-02 dex	23.8	12.7	30	13.1	Chad	7
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	SAMPQ_L20988	23.4	12.1	28.5	12.9	South Africa	5
<i>C. australis</i>	Langebaanweg	SAM PQ-L22204	22.5	12.1	28.4	13.2	South Africa	5
<i>C. borissiaki</i>	Dermedzhi	IPM-Moldavia	19.3	10.2	24.8	9.8	Moldova	4.2-3.4
<i>C. cf. ossifragus</i>	Mazegou	IVPP V7280	21	11.2	27.2	11.6	China	3.4-2.9
<i>C. lunensis</i>	Ma Tzu Kou	F:AM 99781	19.3	9.8	23.6	9.2	China	¿2.6-1.5?
<i>C. lunensis</i>	Xilixi	IVPP V15162	21.4	11.7	26.2	11.9	China	1.8-0.8
<i>C. lunensis</i>	Shouyang	F:AM 99785	18.2	10.2	24.7	11.5	China	2.6-1.5
<i>C. lunensis</i>	Shouyang	F:AM 99786	19.5	11.4	26.5	12.7	China	2.6-1.5
<i>C. lunensis</i>	Shouyang	F:AM 99788	20.5	11.8	26.4	11.7	China	2.6-1.5
<i>C. lunensis</i>	Yushe	IVPP V7275	20.6	11.9	25.3	11.3	China	3.4-2.9
<i>C. lunensis</i>	Yushe	IVPP V7276	19.9	10	24.4	10.9	China	3.4-2.9
<i>C. lunensis</i>	Roccaneyra	UCB211221	20.6	11	24.5	11.5	France	2.6-2
<i>C. lunensis</i>	Shamar	IGM 3381-2	19.7	10	24.7	10.9	Mongolia	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Shamar	IGM 3381-203	19.1	10.2	24.5	10.9	Mongolia	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Shamar	IGM 3381-325	19.4	9.2	24.1	10.9	Mongolia	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Beregovaya 1	IGM 2976-19 sin.	19.5	10.4	24.7	10.7	Russia	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Beregovaya 1	IGM 2976-19 dex.	19.8	10.3	24.7	10.8	Russia	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Villaroya	Mandibula izquierda	21.9	13.7	24	11	Spain	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Kuruksaj	IGM 3120-249	18.6	10	25.1	10.9	Tajikistan	2.6-2
<i>C. lunensis</i>	Kuruksaj	IGM 3120-352	18.7	10	24.9	10.9	Tajikistan	2.6-2
<i>C. lunensis</i>	Odessa	OGU-3246-18	20.8	10	25.2	10.5	Ukraine	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i>	Odessa	OGU-6	19.7	10	24.8	10.8	Ukraine	3.4-2.6
<i>C. lunensis</i> (cf. <i>ossifragus</i>)	Mianchi Loc D	PIU M1976	20.6	11.1	28.2	11.7	China	2.6-1.5
<i>C. nitidula</i>	Olduvai	NMT Old 69	17.9	10.2	26.1	9.5	Kenya	2-1.7
<i>C. nitidula</i>	Sterkfontein	S94-7205	21.2	11.3	26.6	12.2	South Africa	3-2
<i>C. ossifragus</i>	El Golfo de Santa Clara	IGM(m) 10001	21	10.7	22.4	9.3	Mexico	1.7-0.2
<i>C. ossifragus</i>	Cita Canyon	PPM 2348 Cita Canyon	22.4	12.3	26.1	11.8	U.S.A.	3-2.5
<i>C. gangsriensis</i>	Zanda	IVPP V18566.3	20	10.3	23.2	11.2	China	4.89-4.08
<i>C. sp. from Florida</i>	Inglis IA	UF 18088 Inglis IA	20	10.8	29.5	12.1	U.S.A.	1.9-1.7
<i>C. cf. ossifragus</i>	Old Crow 11 A	CMN 24958 & CMN 38053	19.1	11.6	29.1	13.1	Canada	1.4-0.85

Tabla.5.4.4. Individuos empleados para el análisis de componentes principales en el estudio de las especies del género *Chasmaporthetes*. Los especímenes pertenecientes a localidades distintas están separados entre sí por bandas de color gris alternas. La observación correspondiente al yacimiento del Yukón sería el caso hipotético de que las dos piezas recuperadas pertenecieran al mismo individuo.

Table.5.4.4. Specimens belonging to the genus *Chasmaporthetes* used for the principal component analysis for individuals with both teeth. Specimens belonging to different localities are separated from each other by alternate gray bands. The two Yukon teeth are hypothetically assigned to the same individual.

Chasmaporthetes sp. From Florida fue reivindicada como una especie independiente de *C. ossifragus* por Kurten y Werdelin (1988) y Werdelin y Solounias (1991) en base al alargamiento del p4 y m1. Por el contrario, Berta (1981) y Tseng et al. (2013) agrupan todos los restos norteamericanos dentro de *C. ossifragus*. Los resultados obtenidos indican que desde el punto de vista ecomorfológico parecen muy distintas en el componente II, el cual está relacionado en caso de los Fully-Developed Bone Crackers con las adaptaciones a la caza o el carroñeo (el componente III del análisis global). Además, si se agrupara la especie de Florida con *C. ossifragus*, la nube de puntos en los componentes I y II englobaría a todas las poblaciones de todas las especies de *Chasmaporthetes* salvo *C. australis*, lo cual es excesivo.

C. lunensis de Villarrolla es un caso muy interesante que merece ser analizado, si bien en el componente I (tamaño) tiene características comunes al resto de *C. lunensis*, tanto en el segundo como en el tercero se escapa del rango definido por ellos, tanto usando la media de los yacimientos, como usando los individuos por separado. De hecho, es mayor la distancia en

el morfoespacio entre la población de Villarroya y el resto de *C. lunensis* que la distancia que separa estas últimas de *C. gangsriensis*, *C. nitidula*, *C. borissiaki* y *C. ossifragus*. Sería interesante analizar de nuevo el material para reevaluar la acomodación de esta *Chamasporhetes* a *C. lunensis*, pero tal estudio se escapa del alcance de la presente tesis.

Admitiendo la validez de la especie de Florida, la especie recuperada en el Ártico pertenecería a la misma. Los especímenes catalogados por Tseng et al. 2019, como *C. cf. ossifragus* y *C. lunensis* cf. *ossifragus* quizás merecerían ser revisados para ser englobados bien en *C. lunensis* o en *C.* especie de Florida.

Es interesante observar que la enorme distancia que separarían las poblaciones de las *C.* especie de Florida del Yukón y las de Florida a pesar de ser enormes, no parece que sean insalvables. De hecho, otros predadores como por ejemplo *Arctodus simus*, también presentan una distribución que incluye registro en Florida y el Yukón, habiéndose adaptado a las condiciones locales en cada región (Figueirido et al. 2017). La separación entre las dos poblaciones en el caso de *Arctodus* se mantuvo por la presencia de un enorme casquete glacial, quizás algo similar ocurrió en el Gelasiense en Norteamérica.

Un aspecto de especial relevancia es si *C.* especie de Florida es el resultado de la evolución anagenética de *C. ossifragus* en Norteamérica o proviene de la evolución a partir de otro contingente distinto de *C. lunensis* desde Asia. Los resultados obtenidos aquí (y menos con tan poco material, aunque sea todo el que se encuentra publicado) no pueden ser concluyentes, pero permiten ciertas reflexiones y conjeturas.

El principal argumento para apostar por qué la especie de Florida es el fruto de una inmigración independiente desde Asia es la discontinuidad morfológica entre *C. ossifragus* y *C.* especie de Florida. *C. ossifragus* está en el extremo opuesto del morfoespacio respecto a *C. lunensis* que es presumiblemente el ancestro de las especies norteamericanas. Si *C. ossifragus* (la más antigua de las dos) es el ancestro de *C.* especie de Florida sería lógico encontrar formas de transición en Norteamérica. Este hecho hace inclinar la balanza hacia que *C.* especie de Florida proviene de inmigrantes distintos de los de *C. ossifragus* que se especializaron en sentido opuesto. Además, el registro para la especie de Florida es de edad Gelasiense (Blanquiense tardío - Irvintoniense temprano) mientras que el espécimen del Yukón probablemente es Calabriense (Tseng, 2019), los que los sitúa próximos en el tiempo y solapan muy poco con el registro de *C. ossifragus*, el cual es mayoritariamente Plioceno (Blanquiense temprano). De cualquier modo, la coexistencia en Norteamérica de *C. ossifragus* y *C.* especie de Florida no entrañaría problemas dado que probablemente estuviesen adaptadas a nichos distintos, dada la distancia morfológica entre ellas.

Si nos ceñimos a los yacimientos de edad anterior al de la especie de Florida, quizás ésta proviniera de *C. lunensis* relacionadas morfológicamente con las de Manchi en China con edad Gelasiense (MN17). En el caso de *C. ossifragus*, dado que se conoce desde la base del Blanquiense que se corresponde con la base de Plioceno (Goleta, Miñaca Mesa, Comosi) es mucho más difícil atribuirle un ancestro entre las poblaciones analizadas. Por un lado, los yacimientos europeos, los que en general están morfológicamente próximos a *C. ossifragus*, son posteriores a los primeros registros de esta especie en Norteamérica, aunque esto puede ser sólo un problema tafonómico. Por otro lado, las *C. lunensis* del yacimiento chino de Xiliexi, (morfológicamente próximas a *C. ossifragus* de Cita Canyon) también son más modernas. El yacimiento de Zanda donde se describe *C. gangsriensis* cumple con los dos criterios: es más antiguo y relativamente parecido a las *C. ossifragus* del Golfo de Santa Clara. Quizás el origen

de *C. ossifragus* se encuentra en *C. gangsiensis*, pero esto hay que tomarlo cuanto menos como una arriesgada hipótesis provisional.

Por otro lado, hay un elemento que hace pensar que quizás *C. ossifragus* es la especie antecesora de *C. especie de Florida*: el registro de esta especie es exclusivamente norteamericano y morfológicamente es distinta de cualquier otra especie de *Chasmaporthetes*. Si sus orígenes estuviesen fuera de América sería esperable encontrar formas parecidas a la especie de Florida fuera del continente americano, su ausencia apunta más bien a una evolución autóctona pero que, por falta de registro, no se han encontrado las formas intermedias con *C. ossifragus*. De cualquier forma, hasta la aparición de nuevos elementos que aporten más información no es posible concretar nada a este respecto.

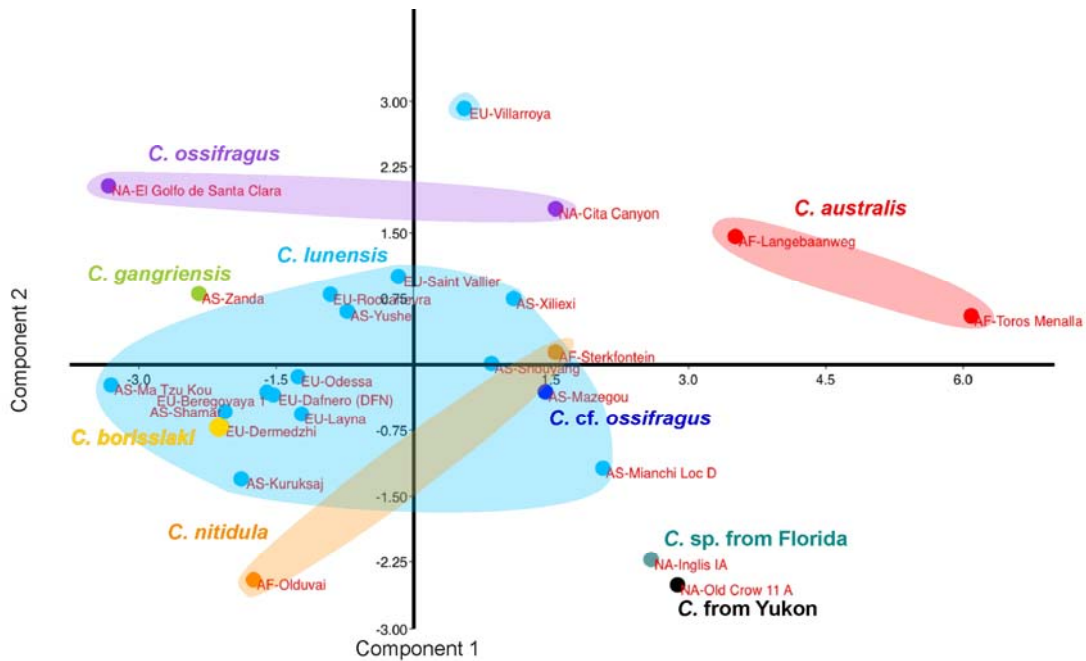


Fig. 5.4.2. Puntuaciones sobre los dos primeros componentes del análisis presentado en la Tabla 5.4.2 y la figura 5.4.1.

Fig. 5.4.2. Plot of the scores on the first and the second principal components corresponding to Table 5.4.2. and the Fig. 5.4.1.

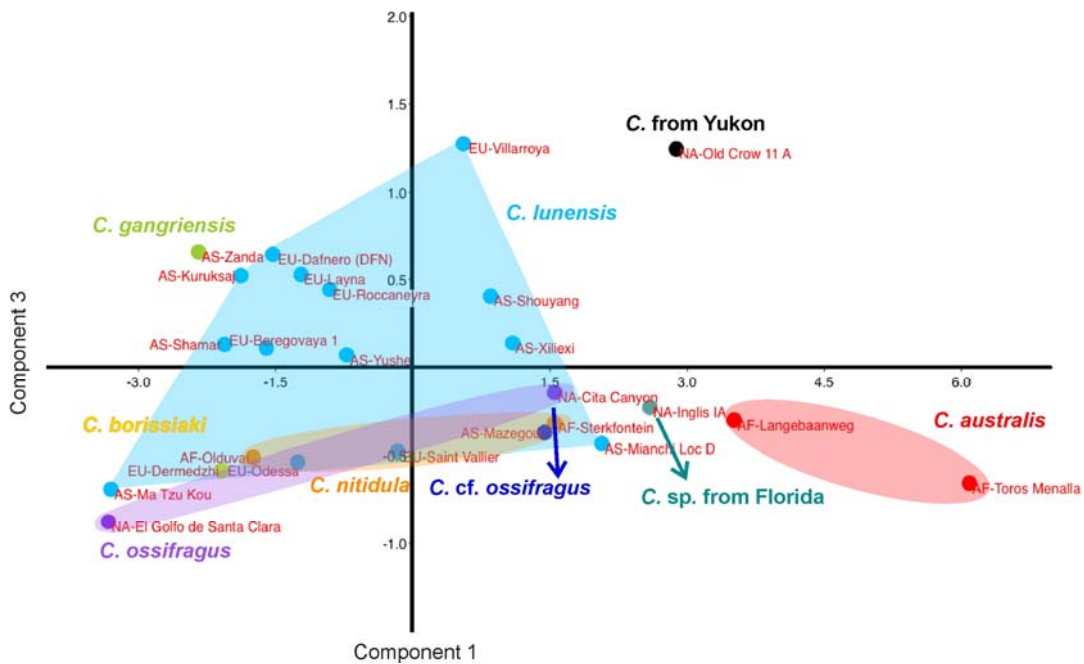


Fig. 5.4.3. Puntuaciones sobre los componentes uno y tres del análisis presentado en la Tabla 5.4.3 y la figura 5.4.1.

Fig. 5.4.3. Plot of the scores on the first and the third principal components corresponding to the Table 5.4.3. and the Fig. 5.4.1.

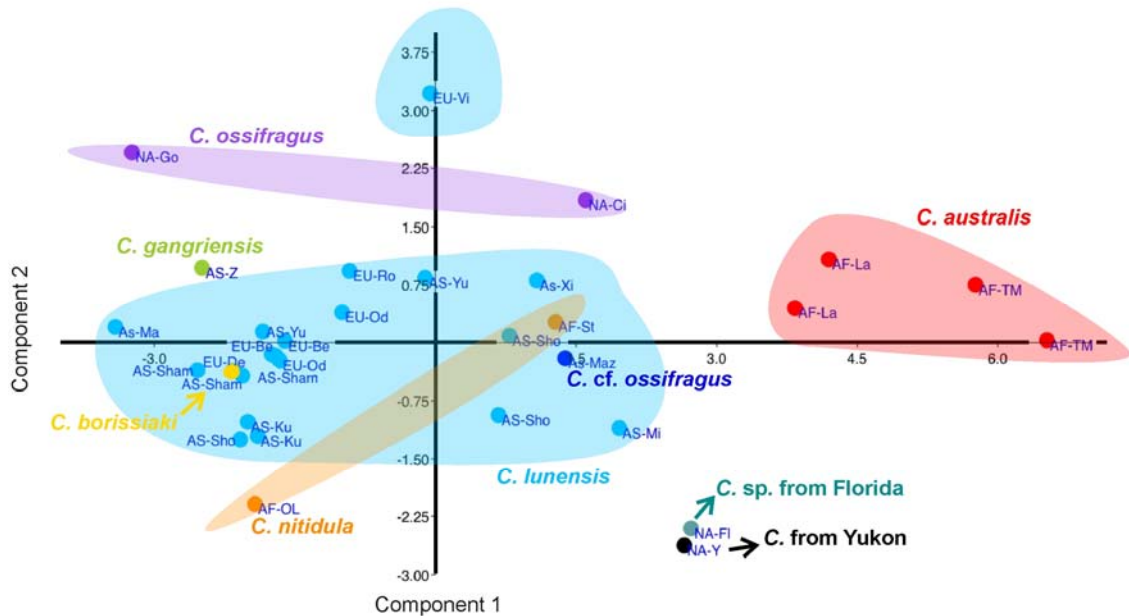


Fig. 5.4.4. Puntuaciones sobre los dos primeros componentes del análisis analizando sólo aquellos individuos que poseen las cuatro variables simultáneamente y asumiendo hipotéticamente que las dos piezas de Yukon pertenecieran al mismo individuo.

Fig. 5.4.4. Plot of the scores on the first and the second principal components using only those specimens that present all four variables simultaneously, and assuming that the two recovered teeth from Yukon belonged to the same individual.

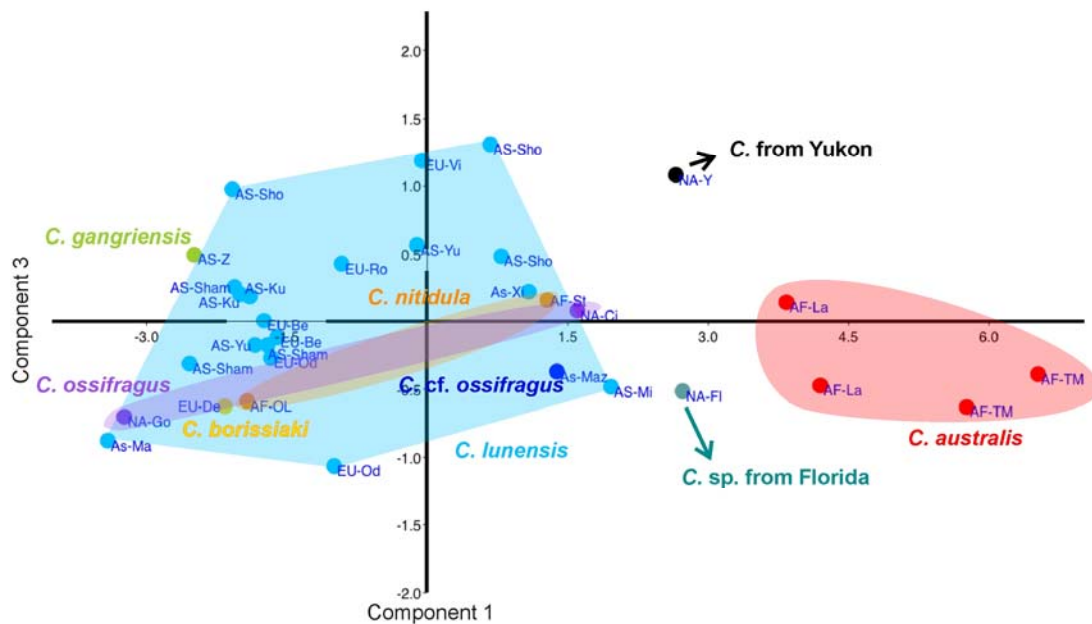


Fig. 5.4.5. Puntuaciones sobre los componentes uno y tres del análisis analizando sólo aquellos individuos que poseen las cuatro variables simultáneamente y asumiendo hipotéticamente que las dos piezas de Yukon pertenecieran al mismo individuo.

Fig. 5.4.5. Plot of the scores on the first and the third principal components using only those specimens that present all four variables simultaneously, and assuming that the two recovered teeth from Yukon belonged to the same individual.

5.5 Análisis de la dentición incluyendo los caninos.

Como se recordará del capítulo donde se analizaron los ecomorfos dentro del contexto del orden Carnivora, la inclusión de las longitudes y anchuras de los caninos no suponía un reparto muy diferente de la varianza de las variables entre los dos primeros componentes realizados sin ellos, dado que la carga de los caninos se repartía más o menos ponderadamente entre ambos.

Sin embargo, dado que en la dentición postcanina la varianza dentro de la familia Hyaenidae se reparte de manera distinta que en el conjunto del orden Carnivora, se considera obligado el estudio de la dentición postcanina junto con los caninos en la familia Hyaenidae.

El hecho de incluir una pieza más en los análisis normalmente disminuye el número de individuos fósiles que pueden ser analizados, pero en el caso de los caninos este efecto es más dramático debido a la naturaleza de la pieza. Dada la estructura simple de la raíz de los caninos es más fácil que se desprenda de la mandíbula y por lo tanto se reduce su potencial recuperación. En la medida que se puede evaluar este problema de índole tafonómica con la base de datos aquí recopilada, parece que ha tenido una incidencia ligeramente mayor en la maxila que en la mandíbula, dado que se conocen los caninos superiores en 34 especies frente a las 62 en las que se conocen sus cuartos premolares superiores (55% aprox.), en cambio en el caso de la mandíbula se conocen los caninos inferiores para 39 especies frente a las 67 en las que se conocen los m1 (58% aprox.). En cualquier caso, se reduce el tamaño muestral hasta

dichos porcentajes, lo que supone una limitación considerable. Esta reducción compromete adicionalmente el estudio que aquí se aborda por hacer disminuir notablemente el tamaño muestral de los ecomorfos con menor número de especies. Por ello, se ha optado por analizar los componentes principales con la opción “between groups”. Este análisis simplemente lleva a cabo la extracción de los autovalores y autovectores usando como observaciones las medias de los grupos y posteriormente proyecta cada una de las observaciones originales en tal espacio. No obstante, se han realizado los análisis de componentes principales sin hacer grupos y los resultados son completamente equivalentes, salvo que se intercambian el segundo y el tercer componente entre sí.

Los resultados del análisis de componentes principales para la dentición inferior (incluyendo los caninos) se recogen en la tabla 5.5.1. y en las figuras de la 5.5.1 a la 5.5.3.

	PC 1	PC 2	PC 3
Lc	0.354	-0.076	0.501
Wc	0.259	0.265	0.629
Lp3	0.404	-0.248	-0.148
Wp3	0.302	0.718	-0.154
Lp4	0.453	-0.440	0.156
Wp4	0.274	0.359	-0.135
Lm1	0.474	-0.146	-0.489
Wm1	0.220	0.053	-0.161
Eigenvalue	161.868	0.925	0.310
% variance	99.23	0.57	0.19

Tabla.5.5.1. Coeficientes de carga y porcentaje de la varianza explicada por los tres primeros componentes principales analizados de la dentición inferior incluyendo los caninos.

Table.5.5.1. Principal components loadings and percentage of variance explained by the first three principal components of the lower dentition including the canines.

Como se puede apreciar los resultados son completamente análogos a los obtenidos con la serie postcanina, salvo que la varianza en los caninos no atribuible al tamaño se agrupa sorprendentemente con el eje tercero, que es el que separa a las especies durófagas carroñeras de las cazadoras.

Los componentes I y II no necesitan de más aclaraciones de las que se han dado para el caso de la dentición postcanina. Las puntuaciones en el tercer componente, en donde puntúan los caninos, pueden ser comentadas tomando como referencia los valores extremos del ecomorfo Jackal/Wolf like, pero prácticamente siguen siendo idénticas a las obtenidas para la serie postcanina. Este eje separa dentro de las durófagas a las *H. hyaena* (#55) actuales, a las *P. brunnea* actuales y fósiles (#57 y #59) así como a *Pliocrocuta* (#60) y *Pachycrocuta* (#56). En el otro extremo se encuentran *C. crocuta* fósiles y actuales (#50 y #51) así como *C. diretichi* (#52). La interpretación, por lo tanto, se mantiene prácticamente igual que el caso de la dentición postcanina salvo que *Adcrocuta* no acompaña al grupo de las *Crocuta*, lo cual puede deberse a que la varianza se reparte de manera ligeramente distinta entre los grupos, dado que se observa una discontinuidad entre el grupo de las cazadoras y las carroñeras estando *Adcrocuta* del lado de las cazadoras. La posición del ecomorfo Cursorial en el tercer componente principal se explica básicamente como en el caso de la serie postcanina inferior. Desgraciadamente no se puede comentar la especie de Florida de *Chasmaporthetes*, dado que no se conocen sus caninos.

Los resultados empleando la serie superior (Tabla 5.5.2 y Fig. 5.5.1 a 5.5.3) parecen análogos a los obtenidos con la serie inferior, aunque el número de observaciones es tan escaso que las posiciones de las especies Fully-Developed Bone Cracker y Cursorial en el tercer componente están más mezcladas. Ésto, unido a que la dentición superior no refleja tan bien como la inferior el aspecto funcional al formar parte del cráneo (el cual mantiene un compromiso entre muchas funciones diferentes), hace que los resultados no se muestran tan claros.

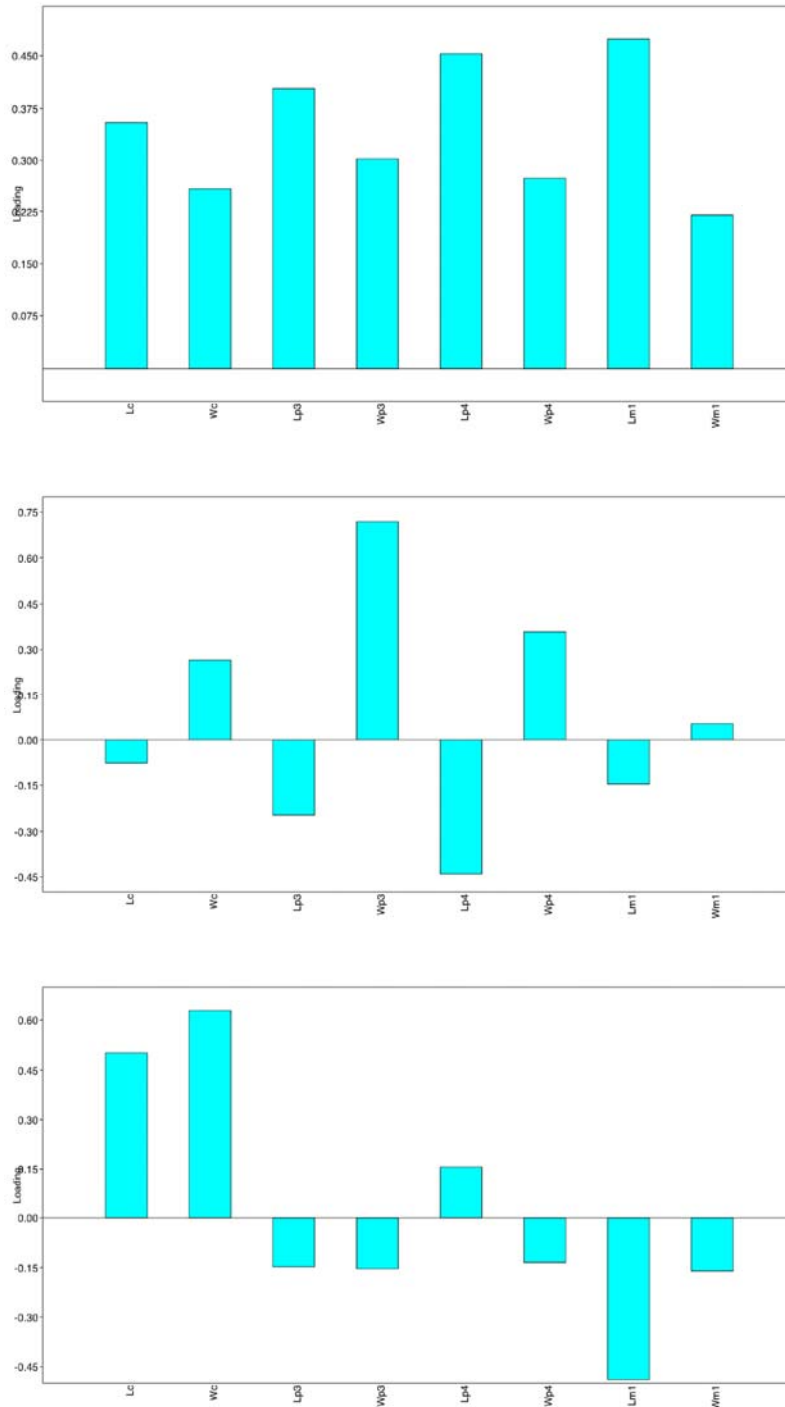


Fig.5.5.1. Factores de carga sobre los tres primeros componentes de la dentición inferior, incluyendo los caninos. Los componentes están ordenados de arriba abajo del primero al tercero.

Fig.5.5.1. Loading plots on the first three principal components of the lower dentition (including canines) ordered from top (I) to bottom (III).

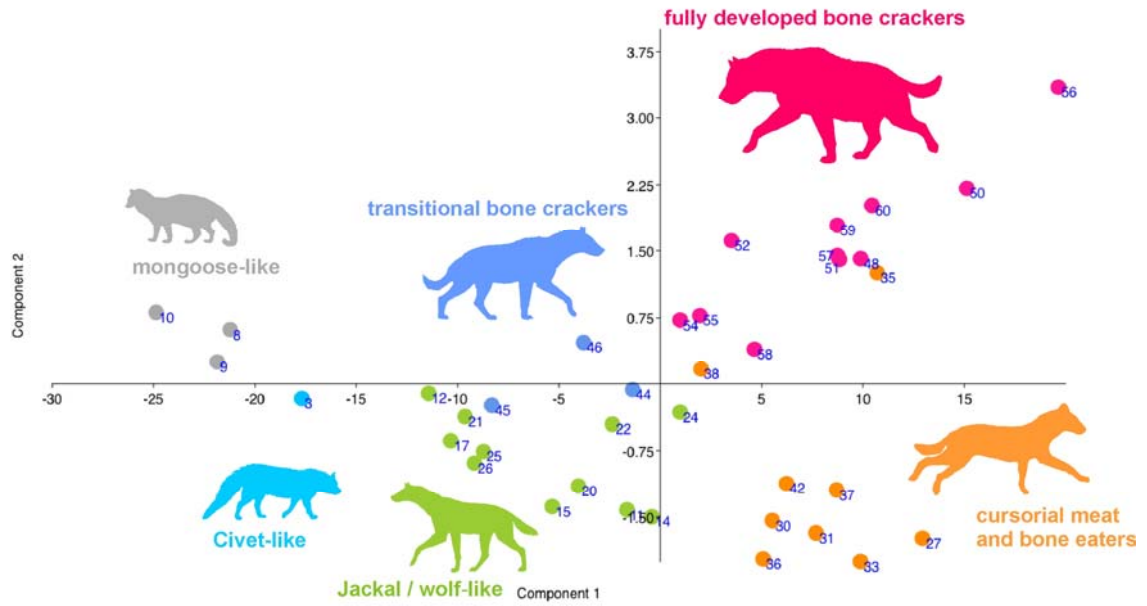


Fig. 5.5.2. Puntuaciones sobre los dos primeros componentes del análisis de la serie dental inferior incluyendo los caninos. Numeración como en la Tabla 5.2.1.

Fig. 5.5.2. Plot of the scores on the first and the second principal components for the lower dentition (including canines). Species numbers as in Table. 5.2.1.

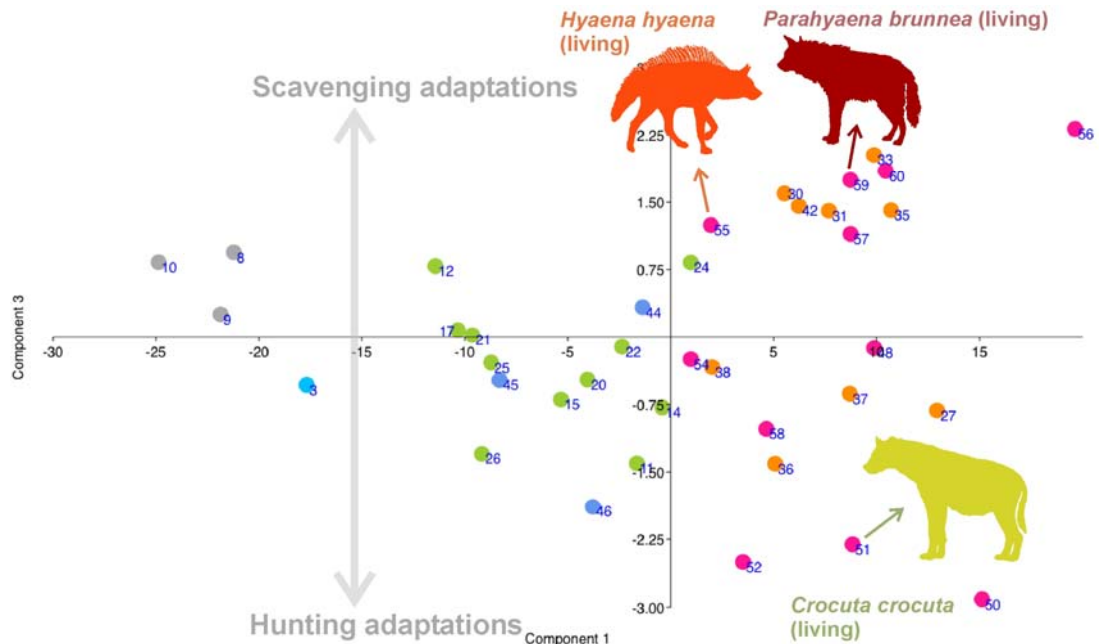


Fig. 5.5.3. Puntuaciones sobre los componentes primero y tercero del análisis de la serie dental inferior incluyendo los caninos. Numeración como en la Tabla 5.2.1.

Fig. 5.5.3. Plot of the scores on the first and the third principal components for the lower dentition (including canines). Species numbers as in Table. 5.2.1.

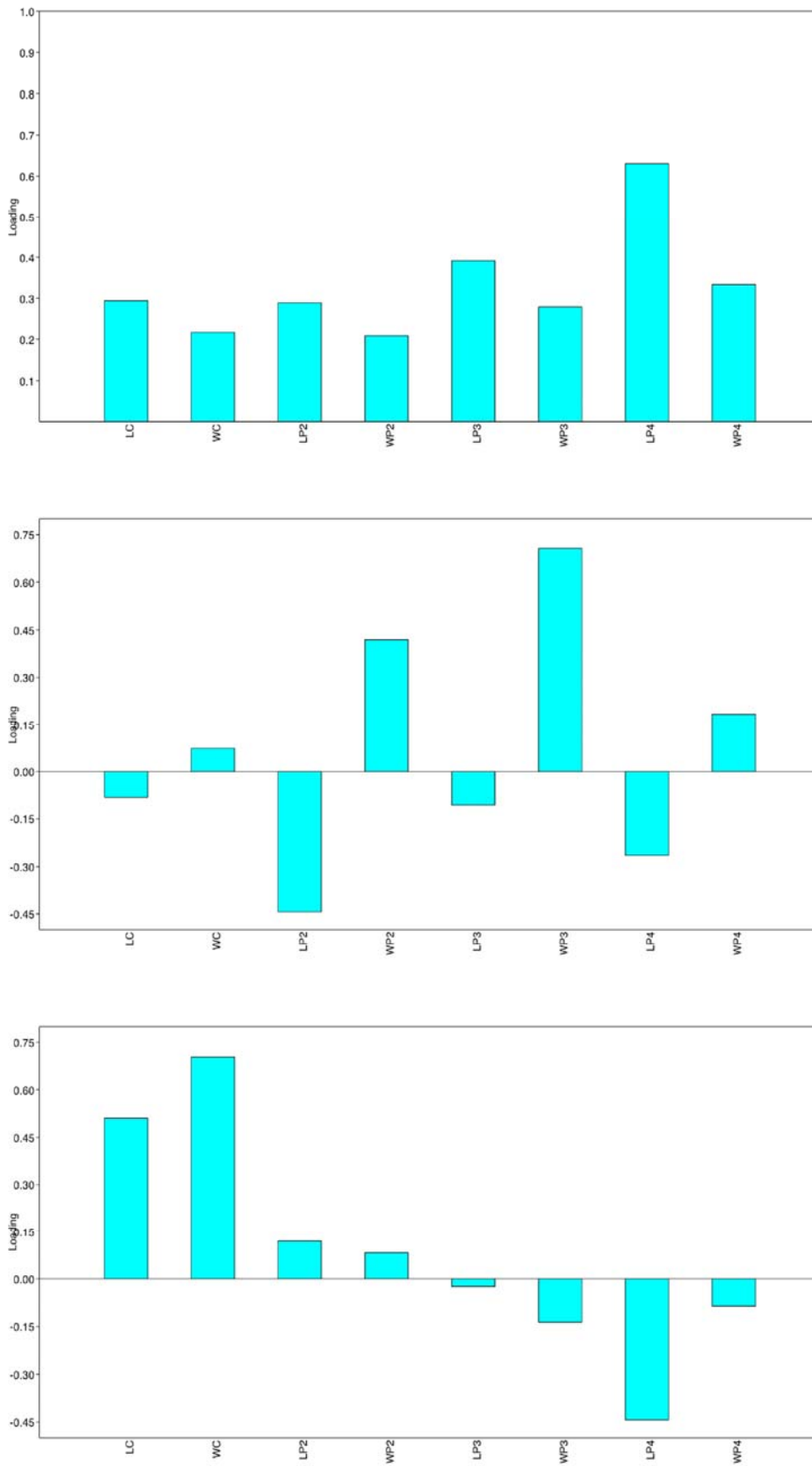


Fig.5.5.4. Factores de carga sobre los tres primeros componentes de la dentición superior, incluyendo los caninos. Los componentes están ordenados de arriba abajo del primero al tercero.

Fig.5.5.4. Loading plots on the first three principal components of the upper dentition (including canines) ordered from top (I) to bottom (III).

	PC 1	PC 2	PC 3
LC	0.294	-0.082	0.511
WC	0.217	0.074	0.704
LP2	0.289	-0.444	0.119
WP2	0.208	0.420	0.082
LP3	0.392	-0.106	-0.023
WP3	0.279	0.706	-0.136
LP4	0.630	-0.266	-0.443
WP4	0.334	0.184	-0.086
Eigenvalue	245.878	1.108	0.531
% variance	99.21	0.45	0.21

Tabla.5.5.2. Coeficientes de carga y porcentaje de la varianza explicada por los tres primeros componentes principales analizados de la dentición superior incluyendo los caninos.

Table.5.5.2. Principal components loadings and percentage of variance explained by the first three principal components for the upper jaw including the canines.

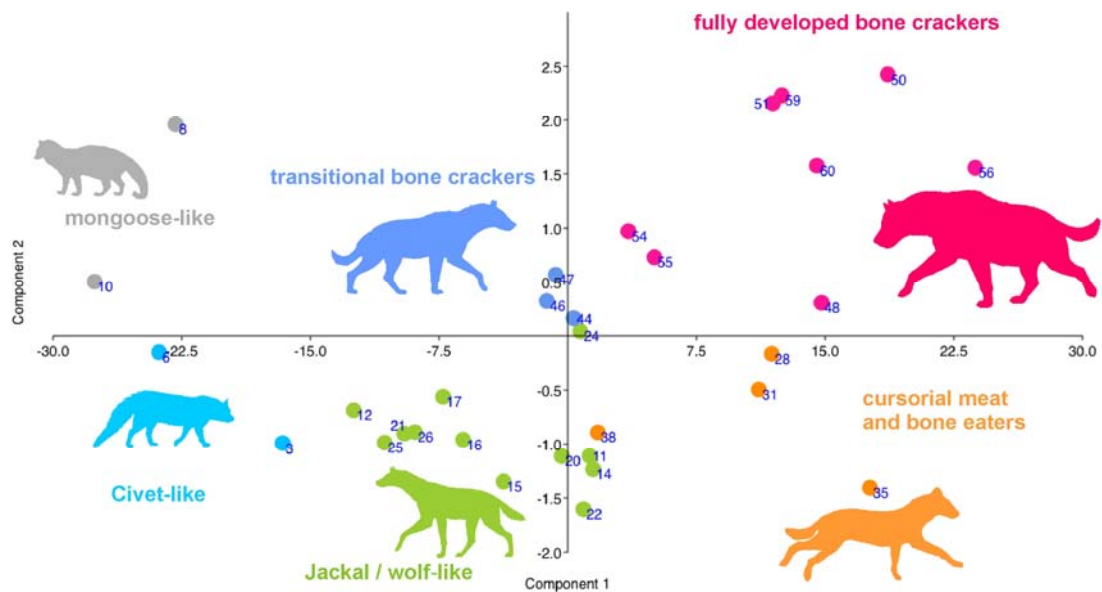


Fig. 5.5.5. Puntuaciones sobre los dos primeros componentes del análisis de la serie dental superior incluyendo los caninos. Numeración como en la Tabla 5.2.1.

Fig. 5.5.5. Plot of the scores on the first and the second principal components for the upper dentition (including canines). Species numbers as in Table. 5.2.1.

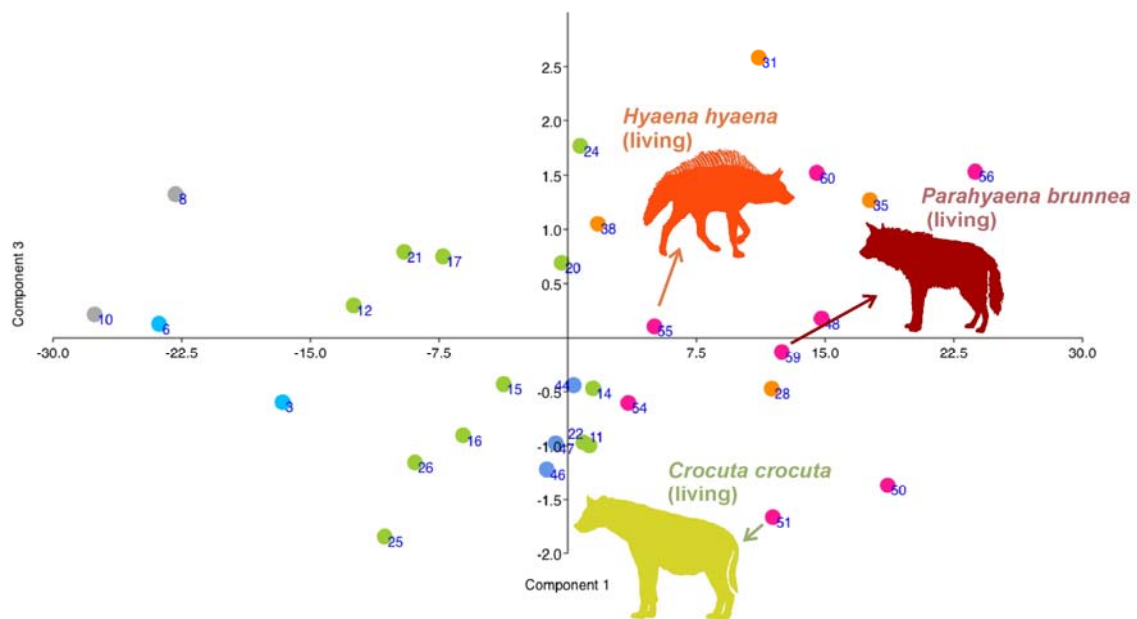


Fig. 5.5.6. Puntuaciones sobre los componentes primero y tercero del análisis de la serie dental superior incluyendo los caninos. Numeración como en la Tabla 5.2.1.

Fig. 5.5.6. Plot of the scores on the first and the third principal components for the lower dentition (including canines). Species numbers as in Table. 5.2.1.

Una pregunta que surge a partir de estos resultados es cuál puede ser el significado funcional del aumento relativo de los caninos y la reducción de la longitud de las carníceras, no por el hecho de ser durófago, sino por el hecho de ser más o menos carroñero o cazador dentro del morfotipo durófago.

El aumento de la longitud relativa de las carníceras en el caso de los durófagos cazadores puede quedar razonablemente explicado por la necesidad del incremento del componente cortante de la dentición, dada una presumible mayor necesidad de cortar piel, tendones y otros tejidos blandos. Sin embargo, el aumento de las dimensiones de los caninos en durófagos carroñeros merece una discusión más detallada.

Los caninos, a pesar de ser parecidos morfológicamente entre las distintas familias del orden Carnívora, cumplen con distintas funciones (al menos en relación con otras piezas: compárese la forma de los caninos y las carníceras de un félido y un úrsido, por ejemplo). Resulta evidente que una de sus más importantes funciones está relacionada con la caza: dar el mordisco de muerte en los félidos o perforar y desgarrar la piel en los grandes cánidos hipercarnívoros, dependiendo del estilo cazador. Además, en las grandes especies hipercarnívoras actuales, los caninos participan junto con los incisivos también en la ingesta de la carne, desgarrando músculo y piel (Van Valkenburgh, 1996). En osos también tienen distintas funciones, pues también se emplean para los combates entre machos en el caso del oso polar (Derocher *et al.* 2010) y también se usan para abrir troncos podridos o separar la corteza de los árboles en busca de insectos (Christiansen, 2008).

Los caninos de los hiénidos son morfológicamente más parecidos a los de los félidos que a los de los cánidos, pero el estilo de caza de los hiénidos actuales es más parecido al de los cánidos (Van Valkenburgh y Ruff, 1987). Por ello, parece adecuado analizar el papel de los caninos de los hiénidos en el contexto de estas dos familias actuales. Se ha optado por representar gráficamente las variables que más pesan en el tercer componente principal de la mandíbula inferior, dado que ésta refleja mejor los aspectos funcionales. Como aproximación general, se ha optado por usar la raíz cuadrada del área rectangular de los caninos frente la longitud del m1 (Fig. 5.5.7) y ambas variables frente al logaritmo de la masa corporal (Fig. 5.5.8 y 5.5.9 respectivamente) estimando el peso de algunas de las especies de hiénidos mediante regresión múltiple de la masa corporal a partir de la longitud y anchura del fémur y el húmero usando para ello cánidos, félidos e hiénidos actuales.

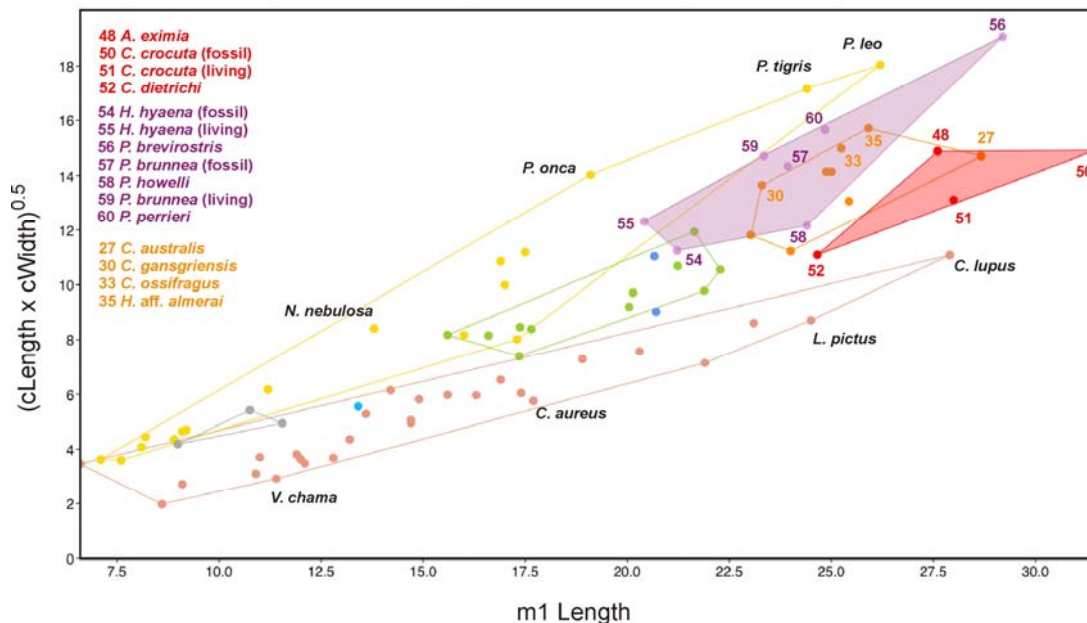


Fig. 5.5.7. Raíz cuadrada del producto de la longitud por la anchura de los caninos inferiores frente a la longitud del m1 para la familia Hyaenidae y las familias actuales de cánidos y félidos. Los durófagos carroñeros de acuerdo al tercer componente principal están en morado, frente a los cazadores que están en rojo. Se indican algunas especies del ecomorfo Cursorial próximas a cada uno de estos grupos, así como algunas de las especies actuales. Es importante recordar que, en cánidos, el primer molar inferior no sólo presenta una función cortante, si no otra trituradora en su parte distal representada por el talónido.

Fig.5.5.7. Square root of the lower canine length x width on the length of the m1 for the family Hyaenidae and living canid and felid species. Durophagous scavengers according to the third principal component are in purple and hunters are in red. Note that the m1 in canids is not entirely sectorial as it includes the trigonid, which has a grinding function.

Como se aprecia en la figura 5.5.7, al aumentar la longitud del m1 también lo hace el área del canino, pero en los félidos aumenta más rápido que en los cánidos, los cuales siempre tienen caninos más pequeños a igualdad de longitud del m1. Como también se puede observar, los representantes de todos los ecomorfos menos el Fully-Developed Bone cracker, ocupan posiciones intermedias entre félidos y cánidos, pero el ecomorfo durófago presenta dos grupos bien separados a un lado y a otro de los Cursorial.

Las figuras 5.5.8 y 5.5.9 muestran que las posiciones relativas de los durófagos carroñeros y cazadores se mantienen en líneas generales, tanto para la longitud de la carnífera como para los caninos, en aquellas especies de hiénidos donde se disponen de los elementos del esqueleto postcraneal necesarios para poder estimar la masa corporal.

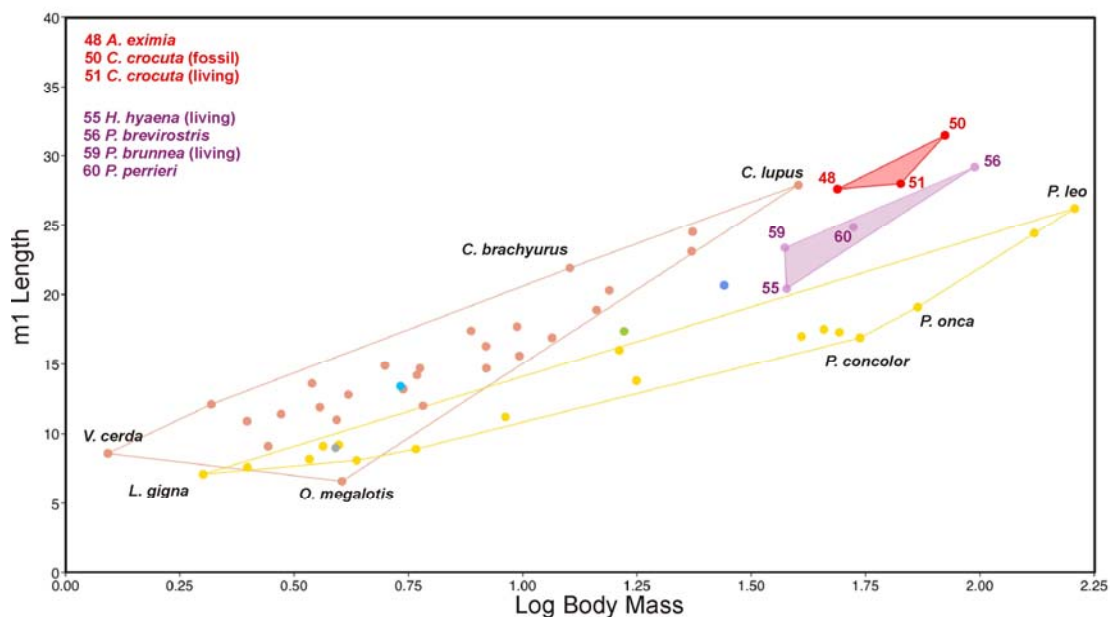


Fig. 5.5.8. Longitud del m1 frente a la masa corporal para las familias actuales de cánidos y félidos, así como para algunas especies de hiénidos donde se ha estimado la masa corporal. Colores como en la figura 5.2.27. Los detalles para la estima de la masa corporal en hiénidos están en el Apéndice 7.7.

Fig.5.5.8. Length of the m1 on the decimal logarithm of body mass for some living canid and felid species as well as for some hyaenid species analyzed in this section. Colors as in Figure 5.2.27. Details for the estimation of body masses in fossil hyaenids are in the Apendix 7.7.

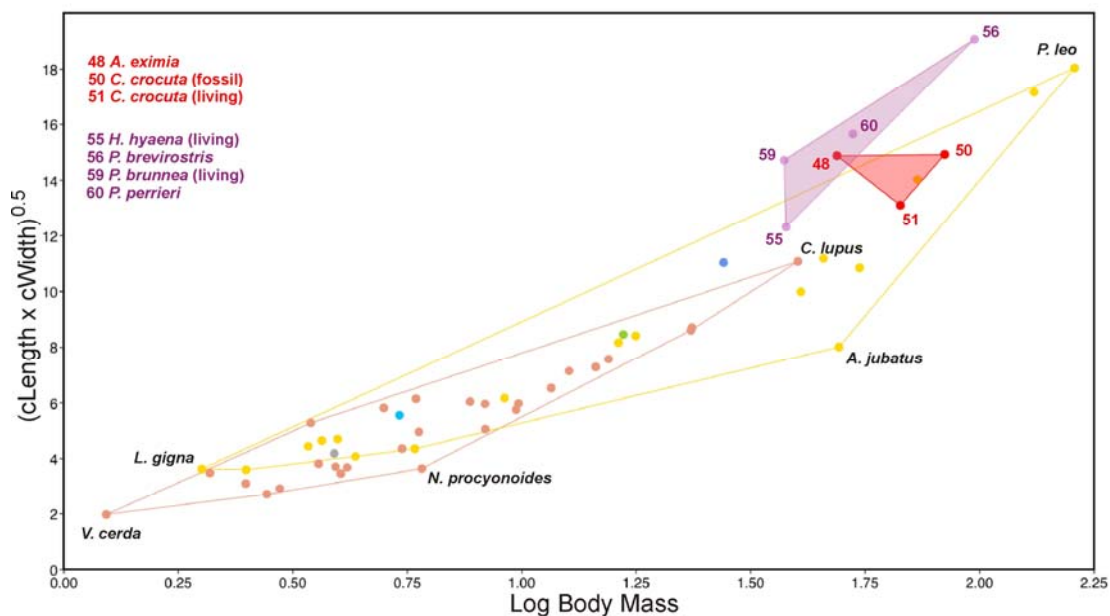


Fig. 5.5.9. Raíz cuadrada del producto de la longitud por anchura de los caninos inferiores frente a la masa corporal para las familias actuales de cánidos y félidos, así como para algunas especies de hiénidos donde se ha estimado la masa corporal. Colores como en la figura 5.2.27. Los detalles para la estima de la masa corporal en hiénidos están en el Apéndice 7.7.

Fig.5.5.9. Square root of the lower canine length x width on on the decimal logarithm of body mass for some living canid and felid species as well as for some hyaenid species analyzed in this section. Colors as in Figure 5.2.27. Details for the estimation of body masses in fossil hyaenids are in the Apendix 7.7.

Como se aprecia en las figuras 5.5.7 y 5.5.9, el grupo más próximo a los cánidos es el de los cazadores, lo cual es interesante, pues las técnicas de caza de *C. crocuta* son similares a las de los cánidos y, en tal caso, se podría tratar de una convergencia evolutiva. Por el contrario, los carroñeros se sitúan cerca de los félidos, presentando unos colmillos de importantes dimensiones, pero no tan grandes como los de éstos. El aumento de los colmillos en los durófagos carroñeros no puede, obviamente, tratarse de una convergencia con los félidos por motivos de caza. De hecho, tanto *H. hyena* como *P. brunnea* son unos cazadores ineficientes y en todo caso, las pocas presas que atrapan son mucho más pequeñas que ellos (ver Skinner, 2006 para una revisión), lo que no justifica unos colmillos más grandes que los de *C. crocuta*.

Por otro lado, aunque las hienas sólo usan los caninos ocasionalmente para consumir hueso (Van Valkenburgh, 1996) se podría pensar que el aumento relativo de los caninos en las hienas durófagas carroñeras se debe a que la dieta de las mismas es mucho más dura y requiere de mayores esfuerzos para su fracturación, lo que aumentaría la probabilidad de que los caninos se fracturen y, consecuentemente, se han adaptado a ello aumentando sus dimensiones. Pero tampoco es el caso, pues *C. crocuta* es un agente destructor de hueso más potente que las anteriores especies (ver referencias en Skinner, 2006). Esto se corrobora con el porcentaje de individuos con al menos un diente fracturado, que en el caso de *C. crocuta* (57%) es significativamente mayor que en *H. hyena* (35%) al 99% y mayor que el de *P. brunnea* (41%) al 95% (en este caso $p=0.039$) (datos de Van Valkenburgh, 2009). Esto evidencia que la dieta en *C. crocuta* produce más lesiones en la dentición que la de *H. hyaena* o *P. brunnea*. Sin embargo, el porcentaje de caninos fracturados es prácticamente idéntico en las tres especies (9.6%, 8.9% y 8.3% para *C. crocuta*, *P. brunnea* e *H. hyaena*, respectivamente).

Existe un aspecto que puede justificar el aumento relativo de las dimensiones de los caninos en las especies durófagas carroñeras actuales respecto a la predadora: la adaptación a transportar huesos a sus cubiles. Las diferencias en este aspecto entre las especies actuales son notables (Skinner *et al.* 1986), así, mientras que en los cubiles de la hiena manchada rara vez pasan del centenar, en el de las rayadas y pardas se cuentan por miles (Skinner *et al.* 1986; Skinner, 2006). La frecuencia que presenta *C. crocuta* es extraordinariamente baja, tanto que raramente se observa que lleven huesos a sus cubiles (Lansing *et al.* 2009). En gran medida se debe a que *C. crocuta* no transporta carne a sus cubiles, dado que crían a sus crías amamantándolas, a diferencia de las otras dos carroñeras (Mills, 1983; Skinner *et al.* 1986, Lansing *et al.* 2009). Además, en algunos casos, la mayoría de los elementos óseos acumulados por *H. hyaena* pertenecen a especies de considerables dimensiones respecto a ella, como camellos o caballos (Khun, 2005) siendo consecuentemente más pesados y difíciles de transportar.

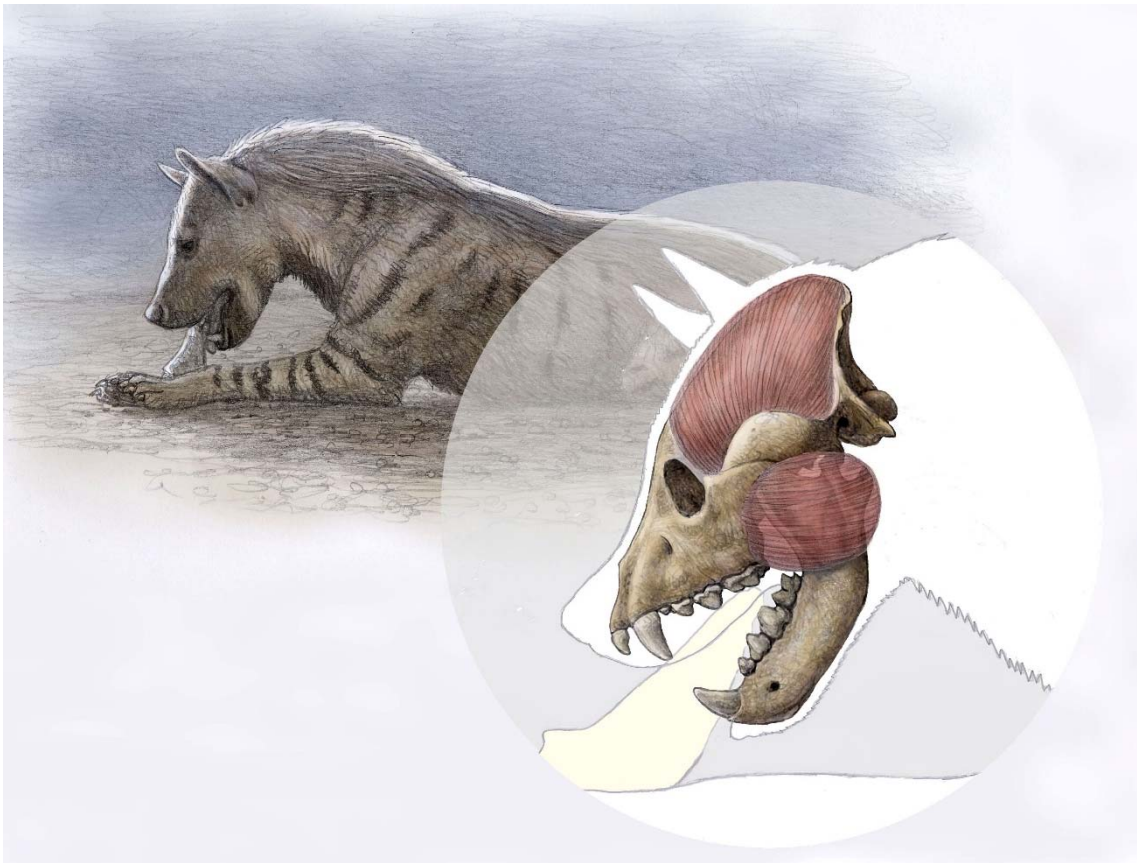
Además, las distancias a las que transportan los elementos las hienas carroñeras se piensan que pueden ser considerables, aunque prácticamente no existen datos sobre las distancias que las hienas transportan los restos óseos. Un dato puntual lo constituye una observación sobre el transporte de restos óseos a un cubil al norte del desierto del Néguev en Israel. Dada la prohibición de comer carne de cerdo por motivos religiosos, éstos no pueden provenir de asentamientos humanos cercanos. La única fuente son los jabalíes salvajes situados en la reserva de Neot Hakikar o cerdos domésticos de Lahav que están entre 35 y 40 kilómetros (Kerbis-Peterhans & Horwitz, 1990). Además, dado que las asociaciones colectadas por las hienas carroñeras son una buena representación de la composición de la fauna adyacente (Skinner *et al.*, 1991; 1998; 2006), los restos deben de ser transportados desde lugares lejanos dada la escasa densidad animal en los ecosistemas áridos donde habitan.

En el caso de las acumulaciones generadas por *P. brevirostris*, todo apunta en la misma dirección (Palmqvist y Arribas, 2001; Palmqvist et al. 2011). Además de contener enormes cantidades de elementos acumulados en un periodo de tiempo corto (Palmqvist y Arribas, 2001), la inmensa mayoría pertenecen a especies de gran porte. Además, el estudio paleoecológico revela que en ocasiones los restos son transportados desde ecosistemas alejados al cubil, como en el caso de *Praeovibos* de Venta Micena (Palmqvist et al. 2008).

Por otro lado, se puede argumentar que *Crocuta crocuta spelaea* es también un gran acumulador de huesos (p.e., Diedrich y Žák, 2006) y pertenece al grupo de los durófagos cazadores según nuestros análisis. Sin embargo, la inmensa mayoría de los cubiles atribuidos a esta hiena están en cuevas, las cuales han sido en numerosas ocasiones habitadas por otros carnívoros, lo cual dificulta la atribución del transporte de los restos. Además, la preservación de los restos en cuevas es mayor y se pueden acumular durante más tiempo que a la intemperie, lo cual puede implicar no una mayor tasa de transporte, sino una ocupación más prolongada de la cueva.

Se plantea aquí, por lo tanto, la hipótesis de que el transporte diferencial de huesos ha sido el principal agente selectivo para el incremento relativo de los caninos en los durófagos carroñeros.

Capítulo 6: CONCLUSIONES





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

6. Conclusiones

La mayoría de las alometrías de la anchura frente a la longitud de los dientes observadas en el orden Carnivora (excluyendo Hyaenidae) son negativas (P2, P3, P4, M1, M2, p2, p3, m1 y m2) mientras que la familia Hyaenidae muestra alometrías positivas (P2, P3, p1, p2, p3, y p4) o isometrías (C, P1, M1, M2, c y m1).

Las relaciones alométricas entre las variables dentales y la masa corporal para el orden Carnivora en su conjunto muestran que la mayoría de las variables de la dentición superior escalan con alometrías negativas respecto a la masa corporal (pendiente < 3), mientras que la isometría no se puede rechazar para la mayoría de las variables de la dentición inferior.

El morfoespacio empírico definido por las variables métricas de la dentición para el conjunto de las especies actuales del orden Carnivora y las especies extintas de la familia Hyaenidae muestran que los hiénidos tipo civeta y mangosta se superponen con vivérridos y herpéstidos, pero cada uno del resto de los ecomorfos ocupan su propia región en el morfoespacio.

El patrón multivariante descrito por los componentes principales de las longitudes y anchuras de los elementos principales de la dentición postcanina corresponde claramente a las diferentes estrategias de adaptación de la familia Hyaenidae.

Los ecomorfos ideados por Werdelin y Solounias (1996) y resumidos en Turner, Antón y Werdelin (2008) están alineados en dos secuencias claramente continuas a lo largo del morfoespacio definido por los dos primeros componentes principales. La primera secuencia la componen los ecomorfos: (i) Mongoose-like, (ii) Civet-like, (iii) Jackal/Wolf-like y (iv) Cursorial, mientras que la segunda sería: (i) Jackal/Wolf-like, (ii) Transitional y (iii) Fully-Developed Bone Cracker. Por otro lado, la continuidad morfológica no es necesariamente indicativa de evolución gradual.

Aunque existe un paralelismo entre los resultados obtenidos al utilizar las denticiones inferiores o superiores, la primera parece reflejar mejor los aspectos funcionales.

A pesar de que hay una correspondencia en términos generales entre la posición filogenética y el tipo adaptativo, los ecomorfos Transitional y Fully-Developed Bone Cracker han surgido independientemente en, al menos, dos ocasiones.

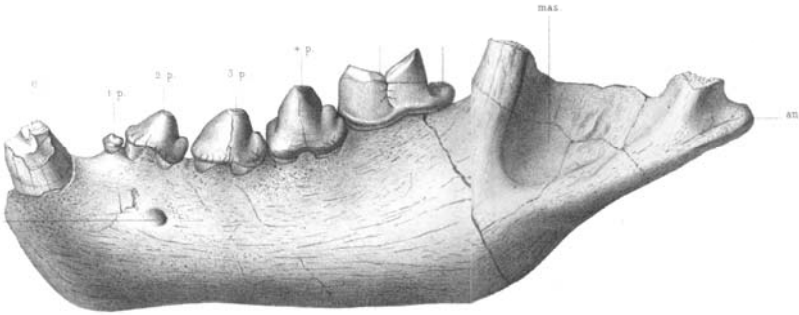
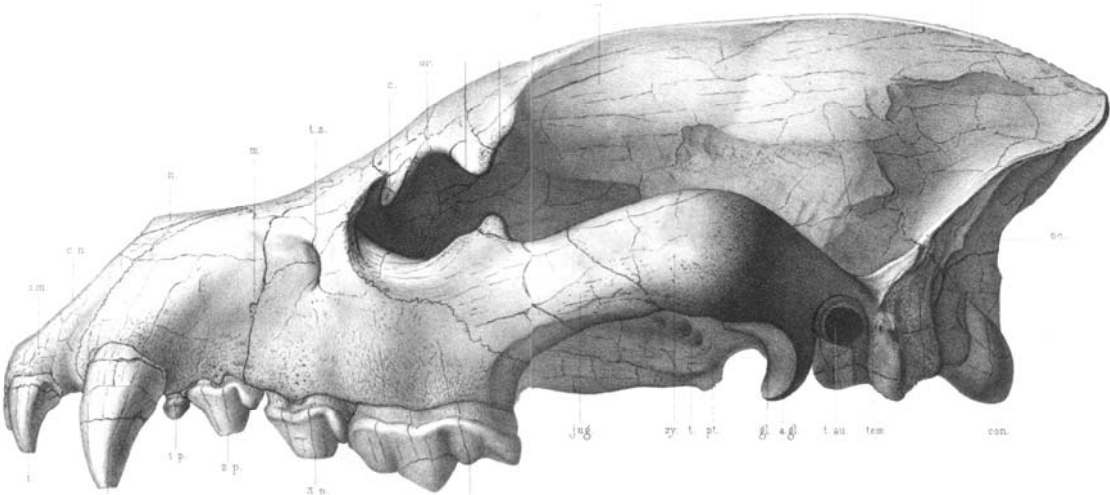
Con independencia de las estrategias funcionales generales definidas por los ecomorfos mencionados, los miembros de los Fully-Developed Bone Cracker se distribuyen a lo largo de un eje ortogonal, y por lo tanto no correlacionado, donde las especies cazadoras se separan de los carroñeros. En este escenario, las denticiones post-caninas de las especies actuales *Parahyaena brunnea* y *Hyaena hyaena* exhiben un grado extremo de especialización en el carroñeo.

La ocupación a lo largo del tiempo geológico del morfoespacio definido por los componentes principales de las variables métricas de la serie postcanina de la dentición inferior muestra a lo largo del tiempo geológico muestra distintos patrones según el eje considerado. Tanto tamaño (componente I) como ecomorfología (componente II) muestran una contracción de la variabilidad en el Pleistoceno. El tercer componente (el que separa los durófagos carroñeros de los cazadores) se mantiene relativamente estable en el tiempo.

La especie de *Chasmaporthetes* de Florida está claramente separada del resto de las especies de dicho género (en particular de *Chasmaporthetes ossifragus*) en el morfoespacio definido por las variables métricas del p3 y del m1. Los escasos restos fósiles encontrados en Yukon se pueden atribuir a la especie de Florida en base a dicho morfoespacio.

Las dimensiones de los caninos se agrupan con el componente principal que separa a los durófagos cazadores de los carroñeros, siendo mayores en éstos últimos. Los durófagos carroñeros muestran unos mayores caninos frente a la longitud del primer molar inferior. Se plantea la hipótesis provisional que la presión de selección que condujo tal proceso es el transporte de restos óseos a los cubiles.

Capítulo 7: APÉNDICES (APPENDIX)





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

7. Apéndices.

7.1. Dentición hiénidos fósiles y actuales. (Dental variables for extant and extinct hyenid species)

7.1.1. Dentición superior. Medias por variable dental. (Means for the upper dentition variables)

Especies	LC	WC	LP1	WP1	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2
<i>Adcrocuta eximia</i>	17.2	13	7.6	7.4	17.8	12.2	22.4	15.5	37.8	18.2	6.7	13.6		
<i>Allohyaena kadici</i>					18.4	11.2	25.3	16.5	39.8	22.7				
<i>Belbus beaumonti</i>											8.8	15.5		
<i>Belbus djurabensis</i>														
<i>Chasmaporthetes australis</i>					20.9	12.8	26.4	15.9	39.1	19.3	9.1	16.8		
<i>Chasmaporthetes bonisi</i>	15	12	7.2	6.7	17.5	10.4	23	14	34.8	19.9	8.1		18.9	
<i>Chasmaporthetes borissiakii</i>	14.5		8.4	7.4	18.3	10.3	22	13	33.8	17.3				
<i>Chasmaporthetes exitelus</i>							21.7	12.7	32.3	19				
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>			7.3	6.1	17.8	9.2	20.6	12.4	32.1	17.2				
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	17.5	13	9.1	8.2	18.3	11.1	21.9	13.7	33.3	17.8	7.2	15.5		
<i>Chasmaporthetes melei</i>	17.5				15.6		18.9	11.5	29.2	14				
<i>Chasmaporthetes nitidula</i>					20.1	12.1	21		34.5	14.4				
<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>							25.1	13.2	34.3					
<i>Chasmaporthetes sp. Florida</i>					18.6	10.2	21.6	12.4	34.4	16.7				
<i>Crocota crocuta</i> (fossil)	16.8	13.3	7.4	7.7	17.4	12.9	24.4	18	39.8	21.7	6.3	7.3		
<i>Crocota dietrichi</i>			5.2	5.3	15.1	10.4	20.2	14.2	33.8	18.1				
<i>Crocota cf. eturono</i>							20.2	13.4	36.4	17.5	6.3	12.5		
<i>Crocota eturono</i>			5.5	6.1	19	16	24.7	17.5	41	22	7.5	15		
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	13.4	9.2	6.4	5.9	14.7	9.5	19.7	12.6	28.9	17.2	5.6	13		
<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	18.8	13.2	8.9	7	20	11.5	25.9	14.8	37.5	20.7	6.5	10.4		
<i>Hyaenictis almerai</i>														
<i>Hyaenictis graeca</i>									37	17	8	16		
<i>Hyaenictis hendeyi</i>							22.7	13.4		19.9				
<i>Hyaenictis sp. A</i>														
<i>Hyaenictis sp. B</i>					20.3	10.8								
<i>Hyaenictis wehailu</i>	14.2	10.1	5.7	5.1	14.8	7.8	18	10.7	28.2	16.3	8			
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	12.4	8.6	6	5.2	15	8	18.7	10.6	28.5	15.9	8.9	16.3	4.4	6.3
<i>Hyaenictitherium minimum</i>	8.9	6.6	5.8	4.3	11	5.2	14.3	7.5	19	10	7.5	12.1	4	5.7
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>					16.4	9.6	21.3	13.6	30.9	18.4		16.5		
<i>Hyaenictitherium parvum</i>	12.6	9.3	6.9	5.8	14.6	7.8	19.2	10.5	28.6	15.6	10.3	15.5	4.5	7
<i>Hyaenotherium wongii</i>	11.4	8.1	5.9	5	13.2	6.5	16.6	9.1	25.5	13.9	8.4	15.3	4.5	6.9
<i>Ictitherium aguirrei</i>									13.2	6.5	6.2	11.9		
<i>Ictitherium ebu</i>	10.7	6.7	7.3	4.5	12.8	6.3	16.1	9	23.6	13.1	8.7	15.4	4.2	6.5
<i>Ictitherium ibericum</i>	11.5	7.5	4.4	4.2	12.1	6.2	15.2	8.3	22	13.7	8.8	16.8	5.6	10.2
<i>Ictitherium intuberculatum</i>					12.6	6.2	16.5	9	25.1	14.1	9.2	15.7	5.2	9.7
<i>Ictitherium kurteni</i>					12.3	5.7	17.2	10.6	22.8	14	9.2	17	6.7	10.1

Especies	LC	WC	LP1	WP1	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2
<i>Ictitherium pannonicum</i>	13.6	8.9	5.7	4.2	14.3	7	18.3	10.1	26.4	15.8	13.6	19.6	8.8	13.9
<i>Ictitherium viverrinum</i>	10.8	7	5.2	4	11.8	5.6	14.6	7.7	20.6	12.3	8.5	14.6	6	8.8
<i>Ikelohyaena abronia</i>	11.9	9.2	5.8	5.1	14	8	18.8	11.3	27.2	15.8	8.9	14.9	4	4.8
<i>Lycyaena chaeretis</i>			6.7	6	16.2	9.2	22.5	13.1	33.1	18.1	7.5	15.9		
<i>Lycyaena chaeretis macrostoma</i>							23.9	13.2	36.3	19.9	6.6	9.2	8	11.9
<i>Lycyaena dubia</i>			6.1	5.3	16.5	8.7	20.8	11.5	32	17.1	7.3	16		
<i>Lycyaena macrostoma</i>														
<i>Lycyaenops rhomboideae</i>														
<i>Lycyaenops silberbergi</i>			6.5		18.6	11	22.6	14.1						
<i>Metahyaena confector</i>														
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	13.2	8.1	7.3	6.5	14.6	7.2	18.9	10.6	28.5	15	8.9	14.2		
<i>Pachycrocuta brevirostris</i>	20.8	15.2	7.5	7.8	20.4	13.9	26.4	18.5	41.2	23.6	6.5	15.1		
<i>Palinhyena reperta</i>	12.1	7.5	5.9	4.9	13.5	7.8	17.8	11.3	26.5	15	6.3	13.8	3.5	5.3
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)			6	6.2	16.5	11.5	21.9	15.7	32.4	19.4	5.8	12.9		
<i>Parahyaena howelli</i>					13.9	8.3	20.5	13.5	31.4	16.7				
<i>Pliocrocuta perrieri</i>	17.9	13.2	6.4	6.2	17.8	11.9	23.3	16.2	35.2	20.1	6.5	14.9		
<i>Plioviverrops faventinus</i>	6.5	5.1			6.8	4	9.3	6	11.3	8.2	7.1	9.8	5.7	7
<i>Plioviverrops gaudryi</i>									10	6.4				
<i>Plioviverrops gervaisi</i>									9.9	5.9				
<i>Plioviverrops guerrini</i>							8.6	4.1	13.4	7.4	6.7	10.7	4.8	8
<i>Plioviverrops orbigny</i>	4.6	3.3	3.1	2.1	5.9	2.8	6.9	3.6	9.6	6.2	5.9	7.4	4.3	5.8
<i>Protictitherium aegaeum</i>							11.8	5.9	17.8	9.4	8.3	12.7	6	7.5
<i>Protictitherium cingulatum</i>														
<i>Protictitherium crassum</i>	7.7	5.3	4.1	3	9.1	4.3	10.9	5.7	17.9	9.2	8	12.9	5.2	7.8
<i>Protictitherium gaillardi</i>	6	4.5			8		9.5	5.3	15	8.6	5.6	10.8	3.8	5.2
<i>Protictitherium intermedium</i>							7.5	3.6	12.3	6.4				
<i>Protictitherium thessalonikensis</i>	5.9	4	3.1	2.4	7.2	3.4	8.2	4.1	12.3	7.4	6.3	10.4	5.1	7.2
<i>Thalassictis certa</i>							15.6	7.7	23	13	7.9	9.4		
<i>Thalassictis chinjiensis</i>									23.3					
<i>Thalassictis montadai</i>	14.3	10.5			14.4	7.8	17.3	11.3	27	15.9	6.7	15.6	3.9	7.4
<i>Thalassictis robusta</i>	8.7	6	4.4	3.9	10.3	5.5	12.9	7.2	22.5	11.6	9.3	14.5		
<i>Thalassictis spelaea</i>	9.3	6.3	4.8	3.7	11.9	5.7	14.8	8.1	22	12.6	8.9	14.7	4.7	7.4
<i>Tongxinictis primordialis</i>	11.7	8	4.2	3.7	14.2	8.6	17.7	11.3	26.5	15.7	4.3	11.7		
<i>Tungurictis spocki</i>	7.3	3	1.8	1.6	7.7		9.1	4.3	14	7.3	5.1	10.6	2.9	5
<i>Werdelinus africanus</i>	16	12	8.2	6.7	19		23.5				5.2	8		
<i>Crocuta crocuta</i> (living)	16	11			14.8	10.9	21.5	15.9	36	19.6	3.2	3.8		
<i>Hyena hyena</i> (living)	14.1	10			15.5	9.6	20.3	12.9	29.5	17.7	5.9	13.8		
<i>Parahyena brunnea</i> (living)	16.1	11.8			16.6	11.4	22.5	15.9	34.2	20.9	5.4	12.3		

7.1.2. Dentición superior. Número de observaciones por variable. (Sample size for upper teeth)

Especies	LC	WC	LP1	WP1	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2
<i>Adcrocuta eximia</i>	10	9	15	11	83	76	96	93	94	84	24	26		
<i>Allohyaena kadici</i>					6	7	5	6	2	3				
<i>Belbus beaumonti</i>											1	1		
<i>Belbus djurabensis</i>														
<i>Chasmaporthetes australis</i>					3	3	4	4	3	3	1	1		
<i>Chasmaporthetes bonisi</i>	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1		
<i>Chasmaporthetes borissiakii</i>	1		2	2	2	2	2	2	2	2				
<i>Chasmaporthetes exitelus</i>							1	1	1	1				
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>			1	1	2	2	1	1	1	1				
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	12	12	9	8	25	25	36	36	40	36	13	17		
<i>Chasmaporthetes melei</i>	1				1		1	1	1	1				
<i>Chasmaporthetes nitidula</i>					2	1	1		2	2				
<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>							5	5	7					
<i>Chasmaporthetes sp. Florida</i>					3	3	2	2	1	1				
<i>Crocota crocuta</i> (fossil)	114	116	52	52	123	100	188	150	166	138	3	4		
<i>Crocota dietrichi</i>			2	1	3	3	7	6	3	3				
<i>Crocota cf. eturono</i>							1	1	1	1	1	1		
<i>Crocota eturono</i>			1	1	1	1	2	2	1	1	1	1		
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	13	13	5	5	22	21	30	32	29	27	17	17		
<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2		
<i>Hyaenictis almerai</i>														
<i>Hyaenictis graeca</i>									1	1	1	1		
<i>Hyaenictis hendeyi</i>							1	1		1				
<i>Hyaenictis sp. A</i>														
<i>Hyaenictis sp. B</i>					1	1								
<i>Hyaenictis wehailu</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	16	13	24	23	46	44	56	58	47	49	36	35	28	27
<i>Hyaenictitherium minimum</i>	4	3	3	3	3	3	4	4	2	1	2	2	1	1
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>					2	2	3	3	4	4		3		
<i>Hyaenictitherium parvum</i>	12	9	7	5	14	11	23	20	17	14	7	9	2	2
<i>Hyaenotherium wongii</i>	10	10	9	8	115	123	144	151	151	142	122	125	96	101
<i>Ictitherium aguirrei</i>									1	1	1	1		
<i>Ictitherium ebu</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ictitherium ibericum</i>	1	1	1	1	4	4	4	4	3	3	4	4	2	4
<i>Ictitherium intuberculatum</i>					3	3	5	5	4	4	5	5	2	2
<i>Ictitherium kurteni</i>					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Especies	LC	WC	LP1	WP1	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2
<i>Ictitherium pannonicum</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	3	3	3	2	3	3
<i>Ictitherium viverrinum</i>	8	8	6	7	32	29	45	44	46	42	38	34	37	36
<i>Ikelohyaena abronia</i>	3	3	2	2	8	8	9	9	6	9	3	4	2	2
<i>Lycyaena chaeretis</i>			1	1	2	2	4	4	4	3	2	2		
<i>Lycyaena chaeretis macrostoma</i>							1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Lycyaena dubia</i>			1	1	8	9	10	10	8	10	5	5		
<i>Lycyaena macrostoma</i>														
<i>Lycyaenops rhomboideae</i>														
<i>Lycyaenops silberbergi</i>			1		3	2	4	2						
<i>Metahyaena confector</i>														
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	4	3	3	2	4	2	4	4	6	5	4	3		
<i>Pachycrocuta brevirostris</i>	24	22	14	24	45	38	58	48	55	49	10	22		
<i>Palinhyena reperta</i>	2	2	3	5	16	17	17	18	17	18	16	13	7	9
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)			2	2	5	5	5	4	6	6	2	2		
<i>Parahyaena howelli</i>					2	2	3	2	3	3				
<i>Pliocrocuta perrieri</i>	21	22	14	12	45	37	59	47	66	51	19	20		
<i>Plioviverrops faventinus</i>	1	1			3	3	2	2	3	3	3	3	2	2
<i>Plioviverrops gaudryi</i>									1	1				
<i>Plioviverrops gervaisi</i>									2	2				
<i>Plioviverrops guerrini</i>							1	1	3	3	4	4	1	1
<i>Plioviverrops orbigny</i>	7	7	5	5	14	14	15	14	16	15	5	6	7	7
<i>Protictitherium aegaeum</i>							1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Protictitherium cingulatum</i>														
<i>Protictitherium crassum</i>	10	8	3	3	14	14	16	15	18	19	18	14	13	13
<i>Protictitherium gaillardi</i>	1	1			1		4	3	9	8	5	5	2	2
<i>Protictitherium intermedium</i>							1	1	2	1				
<i>Protictitherium thessalonikensis</i>	2	2	1	1	4	4	5	5	4	4	2	2	2	2
<i>Thalassictis certa</i>							1	1	1	1	1	1		
<i>Thalassictis chinjiensis</i>									1					
<i>Thalassictis montadai</i>	2	2			2	2	2	2	2	2	3	3	2	2
<i>Thalassictis robusta</i>	2	2	1	1	2	1	3	3	3	3	2	2		
<i>Thalassictis spelaea</i>	10	15	8	8	9	9	12	12	11	12	5	5	9	9
<i>Tongxinictis primordialis</i>	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1		
<i>Tungurictis spocki</i>	1	1	2	1	3		3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Werdelinus africanus</i>	2	2	2	2	2		2				1	1		
<i>Crocuta crocuta</i> (living)	17	17			19	19	19	19	19	19	6	6		
<i>Hyena hyena</i> (living)	17	17			17	17	17	17	17	17	17	17		
<i>Parahyena brunnea</i> (living)	15	15			15	15	15	15	15	15	15	15		

7.1.3. Dentición inferior. Medias por variable dental. (Means for the lower dentition variables)

Especies	Lc	Wc	Lp1	Wp1	Lp2	Wp2	Lp3	Wp3	Lp4	Wp4	Lm1	Wm1	Lm2	Wm2
<i>Adcrocuta eximia</i>	16.6	13.3	5.6	5.7	16.1	11.3	19.6	13.3	22.1	13.0	27.6	12.7		
<i>Allohyaena kadici</i>					18.9	10.9	21.7	14.1	24.1	13.8	26.5	13.7		
<i>Belbus beaumonti</i>														
<i>Belbus djurabensis</i>					11.0	6.8	15.3	9.2	17.0	9.5	19.3	9.8		
<i>Chasmaporthetes australis</i>	17.3	12.5			18.1	9.8	23.3	12.6	24.9	12.9	28.7	12.8		
<i>Chasmaporthetes bonisi</i>	15.0				15.5	10.2	19.7	12.4	22.0	12.5	27.8	12.6		
<i>Chasmaporthetes borissiaki</i>					15.8	8.4	19.3	10.2	22.8	11.6	24.8	9.8		
<i>Chasmaporthetes exitelus</i>														
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>	16.2	11.5			17.4	9.2	20.0	10.5	22.2	10.5	23.3	11.2		
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	16.5	12.1			16.3	9.1	20.0	10.8	23.7	11.7	24.9	11.2		
<i>Chasmaporthetes melei</i>					13.0	8.8	17.2	10.0	20.1	10.3				
<i>Chasmaporthetes nitidula</i>					16.2	9.1	20.7	11.1	24.4	11.7	27.0	11.8		
<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>	17.0	13.2			18.2	9.8	22.0	11.5	25.1	11.9	25.2	10.5		
<i>Chasmaporthetes sp. Florida</i>					17.4	9.6	19.9	10.9	24.8	12.0	29.3	12.1		
<i>Crocuta crocuta</i> (fossil)	16.4	13.6			16.3	12.0	22.3	16.2	23.8	14.7	31.5	13.5		
<i>Crocuta dietrichi</i>	12.8	9.6			13.5	9.1	17.6	12.4	19.8	12.3	24.7	11.2		
<i>Crocuta cf. eturono</i>											37.3	14.4		
<i>Crocuta eturono</i>					16.3	10.3	20.3	14.8	21.7	13.3	32.8	13.7		
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	12.9	9.8			13.8	8.2	18.1	10.9	19.4	11.0	21.2	10.3		
<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	18.7	13.2	5.3	4.6	17.1	10.0	20.9	13.5	22.5	13.3	25.9	13.1	5.5	5.8
<i>Hyaenictis almerai</i>	14.0	9.0			18.0	9.0	20.0	11.0	23.0	11.0	24.0	11.0	2.8	3.1
<i>Hyaenictis graeca</i>					17.0		21.0		25.0		26.0			
<i>Hyaenictis hendeyi</i>	15.5	11.0			17.7	9.9	21.2	12.0	24.1	12.5	25.4	12.0	4.7	4.4
<i>Hyaenictis sp. A</i>									20.9	10.9				
<i>Hyaenictis sp. B</i>					8.4				20.7	9.8	24.5	11.0		
<i>Hyaenictis wehailu</i>	13.5	10.4			12.7	7.8	17.3	10.3	19.8	11.1	23.0	10.9		
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	11.9	8.0	3.6	3.4	13.5	7.1	16.7	8.6	18.7	9.4	21.9	9.7	5.7	5.2
<i>Hyaenictitherium minimum</i>	8.8	7.6	4.4	3.5	10.8	5.1	13.1	6.3	14.0	6.9	15.6	6.8	5.8	4.9
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>					14.8	8.5	19.3	10.8	21.3	11.1	23.5	10.9		
<i>Hyaenictitherium parvum</i>	12.8	8.7	4.2	3.9	13.6	7.2	16.9	8.8	19.3	9.5	22.3	10.1	5.3	5.6
<i>Hyaenotherium wongii</i>	11.0	7.7	3.3	3.2	12.1	6.0	15.1	7.3	16.9	8.2	20.1	8.6	5.9	5.1
<i>Ictitherium aguirrei</i>											9.4	3.8		
<i>Ictitherium ebu</i>	9.1	6.9			12.0	6.1	14.9	6.9		8.2	18.7	7.6		
<i>Ictitherium ibericum</i>	9.5	7.0	3.0	2.2	11.3	5.6	13.9	6.4	14.2	7.0	16.6	7.4	8.0	6.3
<i>Ictitherium intuberculatum</i>					11.7	6.0	15.4	7.1	16.8	8.4	19.5	9.0		
<i>Ictitherium kurteni</i>														

Especies	Lc	Wc	Lp1	Wp1	Lp2	Wp2	Lp3	Wp3	Lp4	Wp4	Lm1	Wm1	Lm2	Wm2
<i>Ictitherium pannonicum</i>	12.1	7.8			13.0	6.7	16.0	7.8	17.1	8.8	20.1	9.2	9.6	8.0
<i>Ictitherium viverrinum</i>	9.7	7.4	3.6	3.0	10.4	5.5	13.2	6.5	14.5	7.4	17.4	7.8	7.5	5.7
<i>Ikelohyaena abronia</i>	12.7	9.6	4.1	3.6	12.7	7.4	16.9	9.5	18.3	9.6	20.7	9.5	5.2	4.5
<i>Lycyaena chaeretis</i>	15.8		6.0		15.8	8.3	18.8	10.4	21.8	11.4	23.1	10.4		
<i>Lycyaena chaeretis macrostoma</i>														
<i>Lycyaena dubia</i>			4.7	4.4	15.3	7.2	18.8	9.5	21.8	10.1	23.1	9.5		
<i>Lycyaena macrostoma</i>					15.0		19.6	11.1	24.0	11.8	23.5	10.9		
<i>Lycyaenops rhomboideae</i>					19.3	11.7	20.4	13.2		13.5	27.3	13.9		
<i>Lycyaenops silberbergi</i>					18.1	11.0	21.2	12.1	26.2	12.3	28.0			
<i>Metahyaena confector</i>	9.8	7.2			11.6	6.0	13.7	7.2	15.4	8.1	17.9	8.2		
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	12.3	9.3	3.8	3.9	12.8	7.1	15.9	8.6	17.7	9.2	21.2	9.6	5.9	5.3
<i>Pachycrocuta brevisrostris</i>	21.5	16.9			18.5	13.2	23.8	17.3	26.2	17.0	29.2	14.9		
<i>Palinhyena reperta</i>	10.7	7.6	3.7	3.1	12.3	7.6	15.4	9.5	17.0	9.6	20.7	9.4	4.8	4.1
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)	16.8	12.3			15.2	10.5	20.3	13.8	23.2	13.2	23.9	12.1		
<i>Parahyaena howelli</i>	13.6	10.9			14.2	8.6	19.2	11.8	20.8	11.4	24.4	10.8		
<i>Pliocrocuta perrieri</i>	18.1	13.6			15.9	10.4	20.8	14.1	22.9	13.9	24.9	12.4		
<i>Plioviverrops faventinus</i>	6.1	4.8	3.7	2.6	6.0	3.0	8.5	3.8	9.2	4.6	10.8	5.2	7.5	5.0
<i>Plioviverrops gaudryi</i>											8.0	3.8		
<i>Plioviverrops gervaisi</i>											8.3	4.0	4.6	4.2
<i>Plioviverrops guerrini</i>	5.2	4.7	2.6	2.0	6.3	2.6	7.8	3.4	9.0	3.9	11.6	5.2	6.3	4.5
<i>Plioviverrops orbigny</i>	4.6	3.8	2.4	1.7	5.9	2.5	6.9	3.0	7.7	3.7	9.0	4.3	5.3	3.9
<i>Protictitherium aegaeum</i>					8.7	4.4	10.7	4.7	11.6	5.9	14.5	6.7	7.2	6.2
<i>Protictitherium cingulatum</i>							7.6	3.3	9.0	3.7	10.6	4.5		
<i>Protictitherium crassum</i>	6.5	4.7	2.8	2.2	7.9	3.7	10.1	4.6	11.0	5.3	13.4	6.3	6.2	5.0
<i>Protictitherium gaillardi</i>					7.0		9.3	3.8	9.6	4.4	11.7	5.3	4.5	4.5
<i>Protictitherium intermedium</i>					5.8	2.3	7.0	2.7	7.8	3.5	9.9	4.8	4.4	3.3
<i>Protictitherium thessalonikensis</i>			2.5	1.8	6.5	3.1	8.2	3.6	9.0	4.2	11.4	5.0		
<i>Thalassictis certa</i>											17.8	8.9		
<i>Thalassictis chinjiensis</i>					9.8	5.0	12.1	6.2	14.0	6.7	15.2	7.8		
<i>Thalassictis montadai</i>	13.6	10.5			15.2	8.3	17.3	9.8	20.0	10.3	21.6	10.1	5.6	5.2
<i>Thalassictis robusta</i>	10.2	6.9			11.0	5.0	14.1	6.9	15.0	7.4	17.7	8.0	3.3	5.6
<i>Thalassictis spelaea</i>	9.2	6.0	3.4	2.9	11.2	5.4	14.0	6.7	15.4	7.9	17.4	8.5	6.4	5.0
<i>Tongxinictis primordialis</i>					12.1	7.9	14.7	9.6	18.1	10.0				
<i>Tungurictis spocki</i>											10.6	4.8	4.0	3.3
<i>Werdelinus africanus</i>	16.0	12.5			16.8	9.4	18.8	10.3	22.3	11.3	25.0	11.0	4.7	4.4
<i>Crocuta crocuta</i> (living)	14.9	11.5			14.5	9.9	20.3	14.3	21.6	12.2	28.0	11.3		
<i>Hyena hyena</i> (living)	14.3	10.6			13.7	8.5	19.0	11.2	19.8	11.1	20.4	10.2		
<i>Parahyena brunnea</i> (living)	16.9	12.8			15.1	11.1	20.6	13.9	22.9	13.4	23.4	11.9		

7.1.4. Dentición inferior. Número de observaciones por variable. (Sample size for lower teeth)

Especies	Lc	Wc	Lp1	Wp1	Lp2	Wp2	Lp3	Wp3	Lp4	Wp4	Lm1	Wm1	Lm2	Wm2
<i>Adcrocuta eximia</i>	20	13	18	13	103	94	110	105	107	99	94	96		
<i>Allohyaena kadici</i>					7	7	11	10	12	11	15	16		
<i>Belbus beaumonti</i>														
<i>Belbus djurabensis</i>					1	1	3	3	4	4	3	2		
<i>Chasmaporthetes australis</i>	2	2			7	7	6	6	7	7	6	6		
<i>Chasmaporthetes bonisi</i>	1				3	2	3	3	3	3	1	2		
<i>Chasmaporthetes borissiaki</i>					1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Chasmaporthetes exitelus</i>														
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>	1	1			2	2	2	2	2	2	2	1		
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	18	19			27	27	27	25	32	32	32	34		
<i>Chasmaporthetes melei</i>					1	1	1	1	1	1				
<i>Chasmaporthetes nitidula</i>					8	7	9	11	6	7	2	2		
<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>	1	1			7	5	5	5	7	5	5	3		
<i>Chasmaporthetes sp. Florida</i>					4	4	4	4	4	4	5	5		
<i>Crocota crocuta</i> (fossil)	152	135			215	166	284	223	303	244	263	228		
<i>Crocota dietrichi</i>	1	1			13	14	19	20	15	16	13	12		
<i>Crocota cf. eturono</i>											1	1		
<i>Crocota eturono</i>					1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	15	15			14	15	21	22	24	22	20	22		
<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	2	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1
<i>Hyaenictis almerai</i>	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hyaenictis graeca</i>					1		1		1		1			
<i>Hyaenictis hendeyi</i>	1	1			3	3	3	3	5	5	3	3	1	1
<i>Hyaenictis sp. A</i>									1	1				
<i>Hyaenictis sp. B</i>					1				1	1	1	1		
<i>Hyaenictis wehlii</i>	3	3			4	2	3	2	4	3	4	4		
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	15	13	7	6	51	47	48	46	47	49	50	48	19	17
<i>Hyaenictitherium minimum</i>	2	2	2	2	4	3	7	7	9	9	10	8	2	1
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>					3	3	3	3	3	3	3	3		
<i>Hyaenictitherium parvum</i>	15	13	9	6	23	20	27	23	26	25	18	18	3	3
<i>Hyaenotherium wongii</i>	12	11	7	7	128	124	134	133	127	126	117	120	48	47
<i>Ictitherium aguirrei</i>											1	1		
<i>Ictitherium ebu</i>	1	1			1	1	1	1		1	1	2		
<i>Ictitherium ibericum</i>	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1
<i>Ictitherium intuberculatum</i>					2	2	1	1	2	2	1	1		
<i>Ictitherium kurteni</i>														

Especies	Lc	Wc	Lp1	Wp1	Lp2	Wp2	Lp3	Wp3	Lp4	Wp4	Lm1	Wm1	Lm2	Wm2
<i>Ictitherium pannonicum</i>	2	3			6	4	11	7	9	7	8	7	5	5
<i>Ictitherium viverrinum</i>	15	15	6	6	41	41	59	58	50	57	53	53	26	25
<i>Ikelohyaena abronia</i>	8	8	2	2	17	17	16	18	21	23	20	21	2	2
<i>Lycyaena chaeretis</i>	4		1		6	4	6	5	9	9	6	5		
<i>Lycyaena chaeretis macrostoma</i>														
<i>Lycyaena dubia</i>			1	1	6	6	4	6	5	5	4	4		
<i>Lycyaena macrostoma</i>					2		2	2	2	2	2	2		
<i>Lycyaenops rhomboideae</i>					1	1	1	1		1	1	1		
<i>Lycyaenops silberbergi</i>					2	1	2	5	2	1	1			
<i>Metahyaena confector</i>	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	3	3	2	2	3	3	3	3	5	3	3	3	1	1
<i>Pachycrocuta brevirostris</i>	33	28			71	64	108	90	108	92	90	83		
<i>Palinhyena reperta</i>	3	3	8	8	21	22	22	24	25	26	19	20	11	11
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)	3	3			5	5	11	11	8	7	9	7		
<i>Parahyaena howelli</i>	5	5			4	5	7	7	5	7	4	5		
<i>Pliocrocuta perrieri</i>	30	26			83	78	103	94	115	104	103	91		
<i>Plioviverrops faventinus</i>	2	2	1	1	3	3	2	2	3	3	4	3	4	4
<i>Plioviverrops gaudryi</i>											1	1		
<i>Plioviverrops gervaisi</i>											2	2	1	1
<i>Plioviverrops guerrini</i>	1	1	1	1	3	3	5	4	4	3	4	4	1	1
<i>Plioviverrops orbigny</i>	7	7	3	3	11	11	13	13	12	13	15	15	8	7
<i>Protictitherium aegaeum</i>					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Protictitherium cingulatum</i>							1	1	1	1	1	1		
<i>Protictitherium crassum</i>	11	11	2	2	37	36	60	59	65	64	75	73	4	4
<i>Protictitherium gaillardi</i>					1		3	2	5	4	5	5	1	1
<i>Protictitherium intermedium</i>					2	2	2	2	4	4	11	11	1	1
<i>Protictitherium thessalonikensis</i>			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Thalassictis certa</i>											2	1		
<i>Thalassictis chinjiensis</i>					1	1	1	1	1	1	2	2		
<i>Thalassictis montadai</i>	4	4			5	4	5	4	4	3	5	5	1	1
<i>Thalassictis robusta</i>	1	1			1	1	4	4	6	6	6	6	2	1
<i>Thalassictis spelaea</i>	13	14	6	6	12	12	13	13	10	10	13	13	12	12
<i>Tongxinictis primordialis</i>					1	1	1	1	1	1				
<i>Tungurictis spocki</i>											1	1	1	1
<i>Werdelinus africanus</i>	3	2			4	3	4	3	3	4	2	2	2	2
<i>Crocuta crocuta</i> (living)	19	19			18	19	19	19	19	19	19	19		
<i>Hyena hyena</i> (living)	14	14			16	16	16	16	16	16	16	16		
<i>Parahyena brunnea</i> (living)	15	15			12	12	15	15	15	15	15	15		

7.1.5. Medidas de la carnicera inferior. (Mean and simple size for the lower carnassial)

Especies	Lm1trig	n	Lm1tal	n	Wm1tal	n	Especies	Lm1trig	n	Lm1tal	n	Wm1tal	n
<i>Adcrocuta eximia</i>	22.7	69	4.9	36			<i>Ikelohyaena abronia</i>	15.5	19	4.8	3		
<i>Allohyaena kadici</i>	22.3	15	2.9	3			<i>Lycyaena chaeretic</i>	20.6	1	5.1	1		
<i>Belbus djurabensis</i>	17.0	1	3.0	1	10.0	1.0	<i>Lycyaena dubia</i>	18.1	4				
<i>Chasmaporthetes australis</i>	23.7	6	5.3	2	9.3	1.0	<i>Lycyaenops rhomboideae</i>	22.1	1	5.2	1		
<i>Chasmaporthetes bonisi</i>	23.0	1	4.8	1			<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	16.3	2	4.7	2	7.8	1
<i>Chasmaporthetes borissiaki</i>	20.4	1	4.4	1			<i>Pachycrocuta brevisrostris</i>	24.4	46	5.1	40		
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i>	18.7	1	4.5	1			<i>Palinhyena reperta</i>	16.5	9				
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	20.8	26	4.2	25			<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil)	19.0	8	5.3	7		
<i>Chasmaporthetes nitidula</i>	22.7	2	4.3	2			<i>Parahyaena howelli</i>	20.3	5	4.4	4		
<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>	22.5	2	3.1	2			<i>Pliocrocuta perrieri</i>	19.9	59	4.5	22		
<i>Chasmaporthetes sp. Florida</i>	25.0	2	4.4	2			<i>Plioviverrops faventinus</i>	6.9	2	4.6	2		
<i>Crocuta crocuta</i> (fossil)	27.0	121	4.2	114			<i>Plioviverrops gaudryi</i>	5.2	1	2.8	1		
<i>Crocuta dietrichi</i>	20.6	10	4.0	10			<i>Plioviverrops gervaisi</i>	5.5	2	2.8	2		
<i>Crocuta cf. eturono</i>	33.9	1	3.4	1			<i>Plioviverrops guerrini</i>	8.1	3	3.3	3		
<i>Crocuta eturono</i>	28.7	1	4.1	1	9.2	1.0	<i>Plioviverrops orbigny</i>	5.8	12	3.2	12		
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil)	19.7	2	4.4	17			<i>Protictitherium aegaeum</i>	10.5	1	4.0	1		
<i>Hyaenictis aff. almerai</i>	20.8	2	5.2	2			<i>Protictitherium crassum</i>	8.8	58	4.5	58	4.8	49
<i>Hyaenictis hendeyi</i>	20.1	3					<i>Protictitherium gaillardi</i>	8.2	5	3.5	5	4.3	4
<i>Hyaenictis sp. B</i>	19.0	1	5.5	1			<i>Protictitherium intermedium</i>	6.5	1	3.5	1		
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i>	16.4	40	5.5	25	7.3	22.0	<i>Protictitherium thessalonikensis</i>	8.0	1	3.4	1		
<i>Hyaenictitherium minimum</i>	11.3	8	4.5	8	5.7	8.0	<i>Thalassictis montadai</i>	15.8	3	4.9	3		
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i>	17.7	3					<i>Thalassictis robusta</i>	13.2	5	4.8	5	6.7	4
<i>Hyaenictitherium parvum</i>	17.3	8	5.2	8	7.8	8.0	<i>Thalassictis spelaea</i>	12.9	13	4.4	15	7.2	14
<i>Hyaenotherium wongii</i>	14.5	93	6.1	15	7.2	2.0	<i>Tungurictis spocki</i>	7.5	1	3.1	1	3.6	1
<i>Ictitherium ebu</i>	14.0	1	4.7	1	6.5	3.0	<i>Crocuta crocuta</i> (living)	24.8	19	3.3	19	6.6	19
<i>Ictitherium ibericum</i>	12.4	1	4.2	1	6.7	1.0	<i>Hyena hyena</i> (living)	16.1	16	3.9	16	8.1	16
<i>Ictitherium pannonicum</i>	14.7	5	5.5	5	8.6	5.0	<i>Parahyena brunnea</i> (living)	19.4	15	3.9	15	8.9	15
<i>Ictitherium viverrinum</i>	12.0	31	5.3	17	7.4	11.0							

7.2. Medidas individuales principales elementos de la dentición postcanina.

Los datos correspondientes a medias vienen seguidos del tamaño muestral entre corchetes.

(Raw data for the main postcanine teeth. If the data is a mean is followed of its sample size in brackets)

7.2.1. Longitud anteroposterior del Segundo Premolar Superior. (Length of the second upper premolar)

<i>Adcrocuta eximia:</i>	15	15.1	15.7	16	16.5	16.8	16.9	17	17		
	17	17.2	17.3	17.5	17.5	17.6	17.6	17.7	17.7	18	18
	18	18.1	18.1	18.2	18.2	18.5	18.6	19	19	19	19.3
	19.3	19.3	19.5	19.5	20	20	17.8[44]				
<i>Allohyaena kadici:</i>	18.4[6]										
<i>Chasmaporthetes australis:</i>	20.1	20.2	22.3								
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>	17.4	17.5									
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>	17.9	18.6									
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	17.6	18									
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	15.5	16.2	16.5	16.6	16.8	17	17	17.5			
	18	18	18.1	18.2	18.2	18.3	18.3	18.4	18.5	18.8	18.8
	19.1	19.3	20.6	21	21.2	21.2					
<i>Chasmaporthetes sp. Florida:</i>	18.1	18.3	19.4								
<i>Crocuta crocuta (fossil):</i>	14.5	14.7	15.1	15.4	15.5	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7
	15.8	15.8	15.8	16	16	16	16	16	16	16.1	16.2
	16.2	16.2	16.3	16.3	16.4	16.4	16.5	16.5	16.6	16.7	16.7
	16.9	16.9	16.9	17	17	17	17	17	17	17	17
	17	17	17	17	17	17.1	17.2	17.2	17.2	17.3	17.3
	17.4	17.4	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.6	17.7	17.7	17.7
	17.7	17.8	17.9	17.9	17.9	18	18	18	18	18	18
	18	18	18	18.1	18.1	18.2	18.2	18.5	18.5	18.5	18.5
	18.5	18.5	18.6	18.7	18.7	18.7	18.8	18.8	18.8	18.8	18.8
	19	19	19.2	20	20.9	16.9[3]	18[18]				
<i>Crocuta crocuta (living):</i>	13.2	13.4	13.5	13.9	14	14.1	14.1	14.2			
	14.3	14.4	14.9	15	15.3	15.4	15.7	16.1	16.1	16.2	16.6
<i>Crocuta dietrichi:</i>	14.1	15.3	16								
<i>Crocuta eturono:</i>	19										
<i>Hyaena hyaena (fossil):</i>	16.4	14.6[21]									

<i>Hyaena hyaena</i> (living):	14	14.1	14.9	14.9	15	15.1	15.3	15.4	15.5
	15.6	15.6	15.6	16	16.3	16.5	16.5	16.7	
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	19.7	20.3							
<i>Hyaenictis wehaietu</i> :	14.8								
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	14.2	14.4	14.4	14.6	14.8	15	15.1	15.5	
	14.5[19]	15.4[19]							
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	11	11	11						
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	16.4[2]								
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	13.9[3]	14.2[4]	14.8[3]	15.5[4]					
<i>Hyaenotherium wongji</i> :	11.8	12	12.1	12.2	13.2	13.7	13.8	13.9	14
	14	15	15.6	12.8[16]	12.9[5]	12.9[7]	13.1[5]	13.2[18]	
	13.3[19]	13.3[5]	13.4[3]	13.5[6]	13.5[7]	13.6[7]	13.7[5]		
<i>Ictitherium ebu</i> :	12.8								
<i>Ictitherium ibericum</i> :	12.1[4]								
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	12.2	12.6	13						
<i>Ictitherium kurteni</i> :	12.3								
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	14.3								
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	10	11.5	12.6	14	14.1	11.2[11]	11.2[4]	11.5[6]	
	13.3[6]								
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	12.2	14.4	14.6	14.9	14[4]				
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	15.7	16.7							
<i>Lycyaena dubia</i> :	16.5[8]								
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	13	13.8	14	17.5					
<i>Pachycrocuta brevirostris</i> :	17.2	17.5	18	18.3	18.5	18.6	18.7	18.8	
	18.9	19	19	19	19.8	19.9	20	20	20.3
	20.5	20.5	20.7	20.8	21	21	21.1	21.2	21.3
	21.3	21.3	21.4						
	21.4	21.5	21.5	21.8	21.9	22	22.1	22.7	23.2
	19.7[3]	21.7[3]							
<i>Palinhyena reperta</i> :	13.7[9]								
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	15.7	15.9	16.2	17.3	17.5				
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	14.8	15.7	15.8	15.9	16.2	16.3	16.5	16.6	
	16.7	16.7	17.1	17.2	17.4	17.6	18.2		
<i>Parahyaena howelli</i> :	12.6	15.2							
<i>Pliocrocuta perrieri</i> :	15.3	16.8	17	17	17.7	17.9	18	18	18
	18	18.1	18.3	18.5	18.7	18.8	19	19.2	16.2[3]
	17.1[2]	17.2[2]							
	17.6[2]	17.7[3]	17.8[2]	17.9[2]	18.2[3]	18.3[4]	18.3[5]		

<i>Plioviverrops faventinus:</i>	6.6	6.7	7.2						
<i>Plioviverrops orbigny:</i>	5.3	5.5	5.7	5.8	5.8	5.8	6	6	
	6.1	6.2	6.4	6.4					
<i>Protictitherium crassum:</i>	9	9.5	10.1	10.2	9.9[5]				
<i>Protictitherium thessalonikensis:</i>	7	7.2	7.3	7.3					
<i>Thalassictis montadai:</i>	14.3	14.5							
<i>Thalassictis robusta:</i>	10.2	10.3							
<i>Thalassictis spelaea:</i>	10.6	13.1	11.9[7]						
<i>Tongxinictis primordialis:</i>	13.9	14.4							
<i>Tungurictis spocki:</i>	7.2	7.8	8						

7.2.2. Longitud mesiolateral del Segundo Premolar Superior. (Width of the second upper premolar)

<i>Adcrocuta eximia:</i>	10	10.6	11	11	11.4	11.4	11.5	11.5	11.7
	11.8	12	12	12	12	12.1	12.4	12.4	12.5
	12.6	12.7	12.9	12.9	13	13	13.1	13.2	13.3
	15	12.2[42]							14
<i>Allohyaena kadici:</i>	11.2[7]								
<i>Chasmaporthetes australis:</i>	12.2	12.9	13.2						
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>	10.3	10.5							
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>	10	10.5							
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	8.7	9.7							
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	9.1	9.3	10	10.2	10.3	10.5	10.6	10.7	
	10.8	10.8	11	11.2	11.3	11.5	11.5	11.6	11.6
	11.9	12	12	12	12.1	12.1			
<i>Chasmaporthetes sp. Florida:</i>	8.1	10.2	12.3						
<i>Crocuta crocuta (fossil):</i>	10.6	11	11	11.2	11.2	11.4	11.5	11.5	11.6
	11.7	11.7	11.8	11.9	12	12	12	12	12
	12	12	12	12	12.2	12.2	12.2	12.3	12.4
	12.6	12.6	12.7	12.7	12.7	12.7	12.8	12.8	12.8
	12.9	13	13	13	13	13	13	13	13
	13	13	13	13	13.1	13.2	13.2	13.2	13.2
	13.3	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.5	13.5
	13.5	13.7	13.8	13.8	13.8	13.9	14	14	14

	14	14	14	14	14.1	14.4	14.8	14.8	14.9	15	16.2
	12.9[3]										
<i>Crocota crocota</i> (living):	9.9	10	10	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.3	
	10.4	10.9	10.9	11	11.3	11.5	11.7	11.7	11.8	12.1	12.7
<i>Crocota dietrichi</i> :	9.5	10.8	10.8								
<i>Crocota eturono</i> :	16										
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	10.4	9.4[20]									
<i>Hyaena hyaena</i> (living):	8.5	8.8	8.9	8.9	9	9.2	9.2	9.4	9.4		
	9.4	9.6	9.9	10.1	10.3	10.3	10.5	10.9			
<i>Hyaenictis</i> aff. <i>almerai</i> :	11.1	11.9									
<i>Hyaenictis wehaietu</i> :	7.8										
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	7.4	7.4	7.4	7.8	7.8	8.1	8.4	8.9			
	7.5[17] 8.6[19]										
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	5.1	5.2	5.3								
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	9.6[2]										
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	7	7.8[4]	7.8[4]	8.1[2]							
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	6	6.4	6.4	6.5	6.6	7	7	7	7.2		
	8.5	6.1[7]	6.2[6]	6.3[6]	6.3[7]	6.4[15]	6.4[16]	6.4[22]	6.6[10]	6.6[5]	6.7[5]
	6.7[7] 6.8[7]										
<i>Ictitherium ebu</i> :	6.3										
<i>Ictitherium ibericum</i> :	6.2[4]										
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	5.8	6.2	6.5								
<i>Ictitherium kurteni</i> :	5.7										
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	7										
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	4.8	5.9	6.5	6.5	5.4[5]	5.5[4]	5.6[11]	6[5]			
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	7.7	8.2	8.2	9.1	7.7[4]						
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	9	9.3									
<i>Lycyaena dubia</i> :	8.4	8.8[8]									
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	6.8	7.6									
<i>Pachycrocota brevirostris</i> :	11.5	11.9	12	12.6	12.7	12.7	12.7	13			
	13	13.2	13.5	13.5	13.5	13.6	13.7	13.9	14	14	14.1
	14.2	14.2	14.2	14.3	14.4	14.4	14.6	14.6	14.7	14.8	15.2
	15.3	15.5	15.8	16	16.3	13.1[3]					
<i>Palinhyaena reperta</i> :	7.9[10]										

<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	11	11.3	11.8	11.8	11.8						
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	10.6	10.7	10.8	10.9	11	11	11.1	11.2			
	11.2	11.4	11.5	11.8	12.2	12.4	12.5				
<i>Parahyaena howelli</i> :	7.8	8.8									
<i>Pliocrocota perrieri</i> :	10	10.4	10.5	11	11.5	11.8	11.9	12	12.1		
	12.1	12.3	12.6	12.7	13.2	14	14.1	10.2[2]	10.7[2]	11.1[2]	11.5[2]
	11.7[2]	11.9[2]	12.3[4]	12.8[5]							
<i>Plioviverrops faventinus</i> :	3.7	4	4.3								
<i>Plioviverrops orbigny</i> :	2.3	2.5	2.6	2.7	2.8	2.8	2.8	2.9			
	3	3.1	3.2	3.2							
<i>Protictitherium crassum</i> :	4.4	4.6	4.7	4.7	4.3[5]						
<i>Protictitherium thessalonikensis</i> :	3.2	3.3	3.4	3.5							
<i>Thalassictis montadai</i> :	7.5	8									
<i>Thalassictis robusta</i> :	5.5										
<i>Thalassictis spelaea</i> :	5	6.7	5.7[7]								
<i>Tongxinictis primordialis</i> :	8.5	8.6									

7.2.3. Longitud anteroposterior del Tercer Premolar Superior. (Length of the third upper premolar)

<i>Adcrocuta eximia</i> :	19.7	20	20.4	20.7	20.8	21	21	21	21.2		
	21.2	21.3	21.4	21.4	21.5	21.5	21.6	21.8	22	22	
	22	22	22	22	22.1	22.3	22.4	22.5	22.8	22.9	23
	23.4	23.5	23.6	23.6	24	24	24	24.6	25	25	25.1
	26	22.5[53]									
<i>Allohyaena kadici</i> :	25.3[5]										
<i>Chasmaporthetes australis</i> :	25.9[2]	27	27								
<i>Chasmaporthetes bonisi</i> :	22.9	23									
<i>Chasmaporthetes borissiaki</i> :	20.6	23.4									
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i> :	20.6										
<i>Chasmaporthetes lunensis</i> :	19	19.3	19.3	19.4	19.4	20	20.3	20.5			
	20.9	21	21	21	21.1	21.3	21.3	21.4	21.5	21.5	21.7
	21.7	21.8	22.2	22.3	22.9	22.9	23.1	23.3	23.4	23.7	23.7
	24	24.3	24.5	24.6	24.8	25.4					

<i>Chasmaporthetes</i> sp. Florida:	21	22.1								
<i>Crocota crocuta</i> (fossil):	20.7	21.4	21.5	21.6	21.8	21.9	22	22		
	22	22	22.1	22.3	22.5	22.6	22.7	22.7	22.7	22.9
	22.9	22.9	23	23	23	23	23	23	23	23
	23	23.1	23.2	23.2	23.3	23.4	23.5	23.5	23.5	23.5
	23.6	23.7	23.8	23.8	23.9	24	24	24	24	24
	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24.1
	24.2	24.2	24.2	24.3	24.3	24.3	24.4	24.4	24.5	24.5
	24.5	24.5	24.6	24.6	24.6	24.7	24.8	24.8	24.8	24.9
	25	25	25	25	25	25	25	25	25.1	25.3
	25.3	25.4	25.4	25.5	25.5	25.7	26	26	26	26
	26.1	26.3	26.4	26.5	26.5	26.5	26.6	26.6	26.8	26.8
	26.9	27	27.2	27.5	27.7	27.9	28.3	28.9	24.5[24]	
	24.8[37]									
<i>Crocota crocuta</i> (living):	18.2	19.9	20.1	20.3	20.8	21	21.1	21.5		
	21.5	21.6	21.6	21.7	22	22.5	22.5	22.6	22.7	23.5
<i>Crocota dietrichi</i> :	18.9	19	20	20	20.2	21.4	22.2			
<i>Crocota eturono</i> :	24.3	25								
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	19.6[29]	21.8								
<i>Hyaena hyaena</i> (living):	19.8	19.8	19.9	20	20	20	20.1	20.1	20.3	
	20.5	20.5	20.6	20.6	20.7	20.9	20.9	21		
<i>Hyaenictis</i> aff. <i>almerai</i> :	25.7	26								
<i>Hyaenictis wehalleti</i> :	18									
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	17.5	18	18.2	18.4	19	19.9	20	20		
	20.5	17.9[28]	19.7[19]							
<i>Hyaenictitherium mínimum</i> :	13	14	14	16						
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	21.3[3]									
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	19.8	17.8[3]	19.1[10]		19.4[5]	19.9[4]				
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	15	15.3	15.5	16	16.4	16.5	16.6	17		
	17	17	17	17.7	17.7	19	19.6	16.3[20]	16.4[23]	
	16.4[9]	16.7[10]	16.7[20]	16.7[4]	16.7[6]	16[2]	16[8]	17.2[5]	17.2[9]	
	17.3[7]	17.7[3]								
<i>Ictitherium ebu</i> :	16.1									
<i>Ictitherium ibericum</i> :	15.2[4]									
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	15.8	16	16.3	17.1	17.5					
<i>Ictitherium kurteni</i> :	17.2									
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	18	18.5								

<i>Ictitherium viverrinum</i> :	13.5	13.8	14	14	14.2	15.1	15.3	15.5	15.7
	16.5	16.7	14.3[15]	14.3[6]	14[7]	15.6[6]			
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	15.9	18.6	18.9	19.8	20.6	18.8[4]			
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	19.8	21	24.1	25.1					
<i>Lycyaena dubia</i> :	20.3	20.8[9]							
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :			18	19	19.1	19.5			
<i>Pachycrocuta brevirostris</i> :	21	21.5	22.9	24	24.3	24.4	24.8	25	
	25	25.1	25.2	25.4	25.4	25.5	25.5	25.6	25.7
	25.8	25.8	26	26	26	26.2	26.4	26.4	26.6
	26.7	26.8	26.8	27	27	27.2	27.2	27.6	27.7
	27.9	27.9	27.9	28	28	28	28.2	28.5	28.8
	27.8[3]								29
									27.5[4]
<i>Palinhyena reperta</i> :	18[10]								
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	20.2	21.4	22.3	22.7	22.9				
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	21.5	21.8	21.9	21.9	22	22.2	22.5	22.6	
	22.6	22.8	22.8	22.8	22.9	23.1	23.7		
<i>Parahyaena howelli</i> :	20.4	20.4	20.7						
<i>Pliocrocuta perrieri</i> :	19.6	21	21.5	21.9	22.2	22.4	22.9	23	23.3
	23.3	23.4	23.6	23.6	23.6	24	24.3	24.4	24.5
	24.7	24.7	25	26.1	22.1[3]	22.3[3]	22.3[7]	22.9[3]	23.4[2]
	23[2]	24.1[3]	25[4]						23.6[5]
									23.7[3]
<i>Plioviverrops faventinus</i> :	9	9.5							
<i>Plioviverrops orbigny</i> :	6	6	6.6	6.7	6.9	7	7	7.1	
	7.1	7.2	7.3	7.3					
<i>Protictitherium crassum</i> :	10.2	11.7	11.7	12.5	12.6	12.8	11.6[3]		
<i>Protictitherium thessalonikensis</i> :	8	8.2	8.2	8.3	8.1				
<i>Thalassictis montadai</i> :	17	17.5							
<i>Thalassictis robusta</i> :	13.4	13.6							
<i>Thalassictis spelaea</i> :	13.6	16.6	14.8[10]						
<i>Tongxinictis primordialis</i> :	17.6	17.7							
<i>Tungurictis spocki</i> :	8.6	9.4	9.4						

7.2.4. Longitud mesiolateral del Tercer Premolar Superior. (Width of the third upper premolar)

<i>Adcrocuta eximia:</i>	13.9	14	14	14	14	14	14.4	14.5	14.5		
	14.6	14.8	14.9	15	15	15	15	15	15.3	15.5	15.5
	15.6	15.6	15.6	15.8	15.9	15.9	16	16	16	16	16.2
	16.4	16.4	16.4	16.4	16.6	16.9	15.6[56]				
<i>Allohyaena kadici:</i>	16.5[6]										
<i>Chasmaporthetes australis:</i>	16.1	16.7	15.4[2]								
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>	14	14									
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>	13.6	12.4									
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	12.4										
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	11	12	12	12	12.1	12.4	12.4	12.7			
	12.7	12.7	12.9	12.9	13.2	13.3	13.4	13.5	13.5	13.6	14
	14	14	14	14	14.2	14.2	14.2	14.5	14.7	14.7	14.7
	14.8	15.5	15.8	16	16	16.4					
<i>Chasmaporthetes sp. Florida:</i>	11.7	13									
<i>Crocuta crocuta (fossil):</i>	15	15.4	15.4	15.4	15.5	15.7	16	16	16		
	16	16	16	16.3	16.3	16.4	16.4	16.4	16.6	16.7	16.8
	16.9	16.9	17	17	17	17	17	17	17	17	17
	17	17	17	17	17	17	17	17.2	17.2	17.2	17.2
	17.4	17.4	17.4	17.5	17.5	17.6	17.6	17.7	17.7	17.8	17.8
	17.8	17.9	17.9	18	18	18	18	18	18	18	18
	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18
	18	18	18.1	18.1	18.2	18.2	18.2	18.4	18.4	18.4	18.4
	18.4	18.4	18.5	18.5	18.5	18.5	18.6	18.6	18.6	18.7	18.7
	18.7	18.8	19	19	19	19	19	19.1	19.2	19.3	19.3
	19.3	19.4	19.5	19.5	19.5	19.5	19.7	19.9	19.9	20	20
	20	20.1	20.5	20.8	21	21.7	23.3	18[24]			
<i>Crocuta crocuta (living):</i>	14.5	14.7	14.8	14.9	15.1	15.4	15.6	15.7			
	15.7	15.8	16.1	16.2	16.3	16.6	16.6	16.6	16.7	17	17.1
<i>Crocuta dietrichi:</i>	12.9	13.8	14.1	14.2	14.9	15.1					
<i>Crocuta eturono:</i>	17	18									
<i>Hyaena hyaena (fossil):</i>	14	12.6[31]									
<i>Hyaena hyaena (living):</i>	11.9	12	12	12.4	12.5	12.7	12.7	12.8	13		
	13	13	13.1	13.2	13.2	13.4	14.2	14.2			
<i>Hyaenictis aff. almerai:</i>	14.2	15.4									
<i>Hyaenictis wehaietu:</i>	10.7										

<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	9	9.9	10.2	10.5	10.5	10.6	10.8	11.3			
	11.5	10[27]	11.4[22]								
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	7.3	7.3	7.6	7.7							
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	13.6[3]										
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	10	10.9	10.3[9]	10.5[5]	10.9[4]						
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	8.3	8.4	8.5	8.9	9	9.1	9.2	9.3	9.7		
	9.8	10	10	10.9	11	10.1[3]	8.7[9]	8.8[19]	8.8[9]	8.9[6]	9.4[5]
	9.4[7]	9.4[7]	9.8[9]	9[10]	9[20]	9[23]	9[8]				
<i>Ictitherium ebu</i> :	9										
<i>Ictitherium ibericum</i> :	8.3[4]										
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	7.8	8.2	9.5	9.5	10.1						
<i>Ictitherium kurteni</i> :	10.6										
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	10	10.2									
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	7.3	7.5	7.5	7.5	7.8	7.9	8.1	7.3[7]	7.5[6]		
	7.6[4]	7.7[14]	8.3[6]								
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	9.3	11.4	12	12.1	13.2	10.9[4]					
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	12	13	13.2	14.2							
<i>Lycyaena dubia</i> :	10.7	11.6[9]									
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	10	10.5	10.8	10.9							
<i>Pachycrocuta brevirostris</i> :	14.6	14.7	14.9	16.1	17	17	17	17.5			
	17.5	17.6	17.8	17.9	17.9	18	18	18	18.2	18.2	18.3
	18.6	18.7	18.7	18.8	18.9	18.9	19	19	19	19.3	19.3
	19.4	19.4	19.5	19.6	19.7	20	20	20	20	20	20.2
	20.2	21	21.2	21.6	17.7[3]						
<i>Palinhyena reperta</i> :	11.4[11]										
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	15.4	15.5	15.9	16.1							
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	15.1	15.2	15.4	15.5	15.5	15.6	15.7	15.8			
	15.9	16.2	16.3	16.4	16.4	16.6	17				
<i>Parahyaena howelli</i> :	12.8	14.1									
<i>Pliocrocuta perrieri</i> :	13	14	14	14.3	14.5	14.9	15.4	15.5	15.6		
	15.9	15.9	16.2	16.3	17	17.1	17.1	17.2	17.3	17.5	18
	18.1	19	13.7[3]	14.8[3]	15.6[2]	16.4[3]	16.4[3]	17.3[2]	17.5[4]	17.8[5]	
<i>Plioviverrops faventinus</i> :	5.8	6.1									
<i>Plioviverrops orbigny</i> :	3	3.1	3.4	3.4	3.7	3.8	3.9	3.9	3.9		
	4	4									

<i>Protictitherium crassum</i> :	4.9	5.5	6.6	6.6	6.8	5.9[3]
<i>Protictitherium thessalonikensis</i> :	4	4	4.1	4.1	4.5	
<i>Thalassictis montadai</i> :	11	11.5				
<i>Thalassictis robusta</i> :	7.3	7.4				
<i>Thalassictis spelaea</i> :	7	9.1	8.1[10]			
<i>Tongxinictis primordialis</i> :	11.2	11.3				
<i>Tungurictis spocki</i> :	3.9	4.5	4.5			

7.2.5. Longitud anteroposterior del Cuartor Premolar Superior. (Length of the fourth upper premolar)

<i>Adcrocuta eximia</i> :	34	34.5	34.6	34.6	35.1	35.5	35.7	35.7	36
	36	36.1	36.2	36.5	37	37	37	37	37
	37.7	37.9	38	38	38	38	38.1	38.3	38.5
	38.8	38.8	39	39.2	39.6	40	40	40.8	40.8
	41	41	41	41	41.1	42	37.8[43]		
<i>Allohyaena kadici</i> :	39.8[2]								
<i>Chasmaporthetes australis</i> :	38.7[2]	39.9							
<i>Chasmaporthetes bonisi</i> :	34.5	35							
<i>Chasmaporthetes borissiaki</i> :	32.7	34.8							
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i> :	32.1								
<i>Chasmaporthetes lunensis</i> :	29.9	30.3	31.4	32	32	32	32.1	32.4	
	32.6	32.6	32.7	32.7	32.8	32.8	32.9	33	33
	33	33.1	33.2	33.2	33.3	33.4	33.5	33.5	33.8
	34	34.1	34.2	34.5	35	35.4	35.5	36	36.5
<i>Chasmaporthetes sp. Florida</i> :	34.4								
<i>Crocuta crocuta</i> (fossil):	33.3	34.2	34.6	35	35.2	35.4	35.5	35.8	36
	36	36	36.3	36.3	36.4	36.4	36.4	36.4	36.5
	36.8	37	37	37	37	37.2	37.5	37.5	37.7
	37.9	38	38	38	38	38	38.1	38.1	38.4
	38.7	38.8	38.8	38.9	38.9	38.9	39	39	39
	39	39	39	39	39.1	39.2	39.4	39.5	39.5
	39.6	39.6	39.7	39.7	39.8	40	40	40	40
	40	40.2	40.3	40.3	40.5	40.5	40.6	40.7	40.7
	41	41	41	41.1	41.1	41.3	41.4	41.5	41.5
	41.9	42	42.2	42.3	42.4	42.6	42.7	42.8	43
	43.5	43.7	44	44.4	44.5	45.5	45.5	46.5	40.8[39]
									40[11]

<i>Crocuta crocuta</i> (living):	32.5	33.4	34.1	34.2	34.5	34.9	35.1	35.5	
	35.7	36.2	36.7	36.8	37.1	37.2	37.2	38.2	38.2
	38.5	38.7							
<i>Crocuta dietrichi</i> :	32.8	33.5	35						
<i>Crocuta eturono</i> :	41								
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	31.4	28.8[28]							
<i>Hyaena hyaena</i> (living):	28	28.5	28.5	28.6	29.3	29.3	29.4	29.5	29.6
	29.6	29.7	29.8	30	30.2	30.2	30.3	30.4	
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	37.2	37.8							
<i>Hyaenictis wehaietu</i> :	28.2								
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	27.5	27.9	28.2	28.3	28.5	28.5	30.4	26.8[2]	
	27.5[21]	30[17]							
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	18	20							
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	30.9[4]								
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	28.5	27.9[2]	28.1[3]	28.4[7]	29.6[4]				
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	23.7	23.8	24.8	25.5	25.5	25.5	25.8	26.5	26.8
	26.8	27.6	28	29	24.5[6]	24.7[24]	24.7[7]	25.2[21]	25.2[5]
	25.4[22]	25.4[8]	26.1[6]	26.2[7]	26.4[10]	26.7[6]	26[9]	27.2[5]	
<i>Ictitherium ebu</i> :	23.6								
<i>Ictitherium ibericum</i> :	22[3]								
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	24	24.2	25.4	26.9					
<i>Ictitherium kurteni</i> :	22.8								
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	26.3	26.5	26.5						
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	20	20.2	20.6	20.8	21.5	22	22	22.9	23.5
	19.8[13]	20.3[6]	20.3[9]	21.6[5]	21[4]				
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	27.1	28	28	26.7[3]					
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	31	31.5	34	35.8					
<i>Lycyaena dubia</i> :	32[8]								
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	26.9	27	27.5	28	28.2	33.5			
<i>Pachycrocuta brevirostris</i> :	32.7	35.2	36.1	36.5	36.5	38	38.4	38.6	
	38.7	39	39.2	39.2	39.3	39.5	40	40	40.2
	40.5	40.6	40.7	40.8	41.2	41.5	41.5	41.9	41.9
	42.5	42.6	42.6	42.9	43.3	43.8	43.9	43.9	44
	44.5	44.6	44.8	44.8	45	45.1	45.1	46.6	39.6[2]
								40.9[4]	
<i>Palinhyena reperta</i> :	26.8[10]								
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	30.8	31.9	32.5	32.7	33.3	33.3			

<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	32.2	32.8	32.8	33.5	33.7	33.9	34.1	34.2	
	34.3	34.8	35	35.2	35.2	35.5	35.9		
<i>Parahyaena howelli</i> :	29.9	30.2	34.1						
<i>Pliocrocota perrieri</i> :	30.4	31.4	32.8	33.8	34	34	34.3	34.3	35
	35	35.1	35.2	35.2	35.6	35.6	35.6	36	36
	37.4	37.7	38	33.8[15]	33[3]	34.6[2]	35.4[3]	35.4[4]	35.6[4]
	36.7[3]	38.5[7]							36.2[2]
<i>Plioviverrops faventinus</i> :	10.9	11.1	11.7						
<i>Plioviverrops orbignyi</i> :	8.7	8.8	8.8	9	9.1	9.3	9.4	9.5	
	9.7	10	10	10.1	10.3				
<i>Protictitherium crassum</i> :	16	17.5	18.3	18.4	18.7	18.8	18.9	18.8[5]	
<i>Protictitherium thessalonikensis</i> :	12	12	12.5	12.7					
<i>Thalassictis montadai</i> :	27	27							
<i>Thalassictis robusta</i> :	21.6	21.7	24.2						
<i>Thalassictis spelaea</i> :	20.6	24.7	21.8[9]						
<i>Tongxinictis primordialis</i> :	26.5								
<i>Tungurictis spocki</i> :	13.2	14.1	14.7						

7.2.6. Longitud mesiolateral del Cuarto Premolar Superior. (Width of the fourth upper premolar)

<i>Adcrocuta eximia</i> :	13.7	14.4	15.9	16	16	16.2	16.8	17	17
	17.2	17.3	17.5	17.7	17.7	17.7	18	18	18
	18	18.2	18.2	18.3	18.5	18.8	18.9	19	19
	19.3	19.6	19.9	20	20.1	20.4	20.4	20.7	21
	18.4[41]							21.1	
<i>Allohyaena kadici</i> :	22.7[3]								
<i>Chasmaporthetes australis</i> :	20.3	18.8[2]							
<i>Chasmaporthetes bonisi</i> :	19	20.7							
<i>Chasmaporthetes borissiaki</i> :	16.3	18.3							
<i>Chasmaporthetes gansgriensis</i> :	17.2								
<i>Chasmaporthetes lunensis</i> :	16	16.7	17	17	17.1	17.1	17.2	17.2	
	17.2	17.3	17.3	17.3	17.4	17.4	17.4	17.5	17.6
	17.7	17.7	17.7	17.8	17.8	18	18	18	18.1
	18.5	18.9	19	19.2	19.5	19.5			18.2
									17.7
									18.5
<i>Chasmaporthetes</i> sp. Florida:	16.7								

<i>Crocuta crocuta</i> (fossil):	18.3	18.7	18.8	19	19	19	19.3	19.4	19.5		
	19.8	20	20	20	20	20	20.1	20.1	20.2	20.2	
	20.2	20.2	20.3	20.3	20.3	20.4	20.4	20.4	20.5	20.5	20.5
	20.5	20.6	20.6	20.6	20.7	20.7	20.7	20.8	20.9	21	21
	21	21	21	21	21	21	21	21	21.1	21.1	21.1
	21.2	21.4	21.4	21.5	21.5	21.5	21.5	21.5	21.7	21.7	21.7
	21.7	21.8	21.8	21.8	21.8	21.8	21.8	21.8	21.9	21.9	22
	22	22	22	22	22	22	22.1	22.2	22.2	22.3	22.3
	22.3	22.3	22.4	22.4	22.4	22.4	22.4	22.4	22.4	22.5	22.5
	22.6	22.6	22.6	22.7	22.7	22.7	22.8	22.9	23	23	23
	23	23	23	23.4	23.5	23.5	23.6	24	24	24.1	24.4
	24.4	24.7	25.2	25.3	25.9	27	27.9	21.6[12]			
<i>Crocuta crocuta</i> (living):		17.4	18.1	18.3	18.6	18.7	19.2	19.4	19.6		
	19.6	19.7	19.9	20	20.1	20.2	20.3	20.5	20.6	20.8	21
<i>Crocuta dietrichi</i> :	15.9	18.7	19.6								
<i>Crocuta eturono</i> :	22										
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	19.2	17.1[26]									
<i>Hyaena hyaena</i> (living):	16.3	16.9	17	17.2	17.4	17.5	17.5	17.6	17.8		
	17.8	18	18	18.2	18.3	18.5	18.6	19			
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	20.5	20.9									
<i>Hyaenictis wehalletu</i> :	16.3										
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	14.2	15.3	15.5	15.5	15.5	16	16	16.3			
	17.6	14.8[19]	17[21]								
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	10										
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	18.4[4]										
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	14.5	14.8	15.3[5]	16.1[3]	16[4]						
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	12.5	12.5	12.5	12.6	12.7	14	14.4	14.8	15		
	15	15.1	15.2	13.2[10]	13.4[4]	13.5[21]	13.6[6]	13.9[20]			
	13.9[7]	14.1[5]	14.3[7]	14.9[11]	14[21]	14[6]	15.4[3]	15[6]			
<i>Ictitherium ebu</i> :	13.1										
<i>Ictitherium ibericum</i> :	13.7[3]										
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	13	13.5	14.7	15.3							
<i>Ictitherium kurteni</i> :	14										
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	15	16.2	16.2								
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	12	12.2	12.4	12.4	12.5	12.5	13.2	13.2	11.8[7]		
	12.2[14]	12.3[4]	12.5[5]	13.3[4]							
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	13.5	15.7	16.2	16.3	18.7	15.3[4]					

<i>Lycyaena chaeretis</i> :	17	17.5	19.9								
<i>Lycyaena dubia</i> :	16	17.3[9]									
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	13.8	14	15	16.1	16.3						
<i>Pachycrocuta brevisrostris</i> :	19.5	20	20.3	20.5	21.3	21.4	21.5	21.5			
	21.9	21.9	22	22	22.3	22.5	22.8	23	23.3	23.7	23.7
	23.8	23.8	23.9	23.9	24	24.2	24.3	24.3	24.3	24.4	24.5
	24.6	24.7	24.7	24.8	24.9	25	25	25	25	25.4	25.5
	25.5	25.5	25.8	25.9	26.4	27.1	23.3[2]				
<i>Palinhyana reperta</i> :	15.1[11]										
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	17.9	18.7	18.9	19.6	20.4	20.8					
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	19.2	19.9	20.5	20.5	20.7	20.8	20.8	21			
	21.1	21.1	21.2	21.3	21.4	21.8	22.4				
<i>Parahyaena howelli</i> :	15.7	15.7	18.8								
<i>Pliocrocuta perrieri</i> :	17.2	18	18.2	18.4	18.9	19.3	20.5	20.5	20.5		
	21.2	21.2	21.2	22	22.2	23	23.1	23.1	24	24.2	
	18.1[15]	19.8[3]	20.5[4]	20.8[2]	21.3[2]	21.5[3]	22.9[3]	8.1	8.2	8.2	
<i>Plioviverrops faventinus</i> :	8.1	8.2	8.2								
<i>Plioviverrops orbigny</i> :	5.8	5.8	5.9	6	6.2	6.2	6.3	6.4			
	6.4	6.5	6.6	7							
<i>Protictitherium crassum</i> :	6.1	6.6	8	9.4	9.8	10	10	11.1			
	11.3	9.8[5]									
<i>Protictitherium thessalonikensis</i> :	7.1	7.2	7.6	7.8							
<i>Thalassictis montadai</i> :	15.8	16									
<i>Thalassictis robusta</i> :	10.8	10.9	13								
<i>Thalassictis spelaea</i> :	11.3	15.2	12.4[10]								
<i>Tongxinictis primordialis</i> :	15.7										
<i>Tungurictis spocki</i> :	7.1	7.4	7.4								

7.2.7. Longitud anteroposterior del Tercer Premolar Inferior. (Length of the third lower premolar)

<i>Adcrocuta eximia</i> :	16	17	17.5	17.5	17.8	17.9	18	18	18		
	18	18.3	18.3	18.5	18.5	18.7	18.7	18.8	18.8	18.8	19
	19	19	19	19	19	19	19	19.3	19.4	19.4	19.4
	19.4	19.5	19.5	19.5	19.5	19.5	19.6	19.6	20	20	20
	20	20.2	20.3	20.4	20.5	20.5	20.6	20.7	20.8	20.8	20.8

	21	21	21	21	21	21.4	21.5	21.5	22	22	22.2
	22.7	19.7[41]									
<i>Allohyaena kadici:</i>		22	22.5	21.6[9]							
<i>Belbus djurabensis:</i>		15	15	16							
<i>Chasmaporthetes australis:</i>		23.5	23.8	23.2[4]							
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>		18.8	19.8	20.5							
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>		19.3									
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	20	20									
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	18.3	18.5	18.6	18.7	18.9	19	19.1	19.4			
	19.4	19.5	19.5	19.7	19.7	19.7	19.8	20	20	20.2	20.4
	20.5	20.8	20.8	21.3	21.4	21.4	21.9	22.8			
<i>Chasmaporthetes nitidula:</i>	18.2	19.4	20.5	20.8	21.2	21.2	21.4	21.8			
	21.9										
<i>Chasmaporthetes ossifragus:</i>	21	21.9	22.4	22.4	22.5						
<i>Chasmaporthetes</i> sp. Florida:	19.8	20	19.9[2]								
<i>Crocota crocuta</i> (fossil):	16.5	19	19	19.3	20	20	20	20	20		
	20	20	20	20	20.2	20.3	20.5	20.5	20.7	20.8	20.8
	20.9	20.9	21	21	21	21	21	21	21	21	21
	21	21	21	21	21	21.1	21.2	21.2	21.3	21.3	21.3
	21.3	21.3	21.3	21.3	21.3	21.3	21.4	21.4	21.4	21.5	21.5
	21.5	21.6	21.6	21.6	21.6	21.7	21.7	21.7	21.8	21.8	21.8
	21.8	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22
	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22
	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22.1	22.1
	22.2	22.2	22.2	22.2	22.2	22.2	22.3	22.3	22.3	22.3	22.4
	22.4	22.4	22.4	22.4	22.5	22.5	22.5	22.5	22.5	22.5	22.5
	22.5	22.5	22.5	22.6	22.6	22.7	22.7	22.7	22.7	22.8	22.8
	22.8	22.8	22.9	22.9	23	23	23	23	23	23	23
	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23
	23.1	23.2	23.2	23.2	23.2	23.2	23.3	23.3	23.4	23.4	23.5
	23.5	23.6	23.7	23.7	23.7	23.7	23.7	23.8	23.8	23.9	24
	24	24	24	24	24.1	24.3	24.3	24.4	24.7	24.8	25
	25	25.1	25.2	25.5	26	22.6[41]		22.6[53]			
<i>Crocota crocuta</i> (living):	18.9	19.2	19.2	19.3	19.7	19.7	19.8	20			
	20.2	20.4	20.4	20.4	20.5	21	21.1	21.2	21.3	21.6	21.8
<i>Crocota dietrichi:</i>	16.8	16.8	17.1	17.1	17.5	17.5	17.6	17.6	17.6	17.6	
	17.7	17.7	17.8	17.9	17.9	18	18	18	18.1	18.3	
<i>Crocota eturono:</i>	20.3										
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	21.5	17.9[20]									

<i>Hyaena hyaena</i> (living):	18.2	18.3	18.4	18.5	18.7	18.9	18.9	18.9	19		
	19	19.1	19.2	19.3	19.4	19.6	20.1				
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	20.5	21.2									
<i>Hyaenictis almerai</i> :	20										
<i>Hyaenictis hendeyi</i> :	21.2[3]										
<i>Hyaenictis wehaietu</i> :	16.5	17.5	18								
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	16.2	16.7	16.2[25]			16.9[7]	17.5[14]				
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	12	13	13	13	13	14	14				
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	19.3[3]										
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	16.7	16.8	16.9	17	16.8[3]	16.9[3]	16.9[5]	17[12]			
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	13.9	14	14.3	14.4	14.5	15	15	15.2	15.3		
	15.3	15.5	15.6	15.6	15.6	15.7	15.8	16	16.3	14.6[4]	
	14.8[20]	14.8[4]	14.8[7]	14.9[9]	15.1[20]	15.1[3]	15.1[3]	15.2[8]	15.3[4]		
	15.3[9]	15.5[13]	15.8[4]	16.4[5]	16[2]						
<i>Ictitherium ibericum</i> :	13.9[2]										
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	15.4										
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	14.8	15.9	16.2	16.6	17	17.2	15.6[5]				
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	12	12.5	12.6	13	13	13	13	13.1	13.2		
	13.2	13.4	13.5	13.7	14	14	14	14.2	14.5	12.9[12]	
	13.1[18]	13.1[5]	14.3[6]								
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	16.8	17	17.2	17.5	17.6	16.8[11]					
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	17.2	18.1	18.5	18.5	20	20.2					
<i>Lycyaena dubia</i> :	18.3	18.9[3]									
<i>Lycyaena macrostoma</i> :	19.1	20									
<i>Metahyaena confector</i> :	13.7										
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	15.8	15.8	16.1								
<i>Pachycrocuta brevisrostris</i> :	20.3	20.4	21	21.2	21.2	21.4	21.9	21.9			
	21.9	22	22.3	22.3	22.3	22.4	22.4	22.5	22.6	22.6	22.6
	22.7	22.9	22.9	22.9	22.9	23	23	23	23.1	23.4	23.4
	23.5	23.5	23.5	23.6	23.6	23.6	23.6	23.6	23.6	23.7	23.7
	23.7	23.7	23.8	23.9	23.9	24	24	24	24	24.1	24.1
	24.1	24.1	24.1	24.3	24.4	24.5	24.5	24.5	24.5	24.6	24.6
	24.7	24.7	24.7	24.8	24.8	24.8	24.9	24.9	25	25	25
	25.1	25.2	25.3	25.3	25.3	25.9	26	26	26	26.2	26.3
	26.3	27.5	29.3	23.5[4]	23.8[3]	23[8]	24.2[5]				
<i>Palinhyena reperta</i> :	15.6[8]										



<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	19.3	19.7	19.7	19.8	19.9	20.2	20.3	20.3			
	20.9	21.3	21.5								
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	19.8	19.8	20.1	20.2	20.3	20.6	20.6	20.6			
	20.6	20.7	20.8	21.1	21.2	21.4	21.6				
<i>Parahyaena howelli</i> :	18.1	18.5	19	19.1	19.7	20	20.3				
<i>Pliocrocota perrieri</i> :	17.5	19.2	19.5	19.5	19.5	19.5	19.5	19.9	20		
	20	20.1	20.2	20.3	20.3	20.4	20.5	20.5	20.8	20.8	
	20.9	20.9	21.3	21.3	21.4	21.5	21.5	21.5	21.6	21.6	
	21.6	21.7	21.7	21.9	22	22	22.2	22.3	22.5	22.6	
	22.9	23.5	23.7	19.6[6]	19.7[4]	20.1[3]	20.2[3]	20.7[4]	20[19]	21.1[2]	21.3[3]
	21.6[3]	22.1[3]	22.2[8]								
<i>Plioviverrops faventinus</i> :	7.7	9.3									
<i>Plioviverrops guerini</i> :	6.9	7.4	7.5	8.5	8.8						
<i>Plioviverrops orbigny</i> :	6.2	6.2	6.5	6.6	6.7	7	7.1	7.1			
	7.2	7.2	7.4								
<i>Protictitherium aegaeum</i> :	10.7										
<i>Protictitherium cingulatum</i> :	7.6										
<i>Protictitherium crassum</i> :	9	9.1	9.2	9.5	10.3	10.9	11	11			
	11.5	11.5	11.6	12	11.1[6]						
<i>Protictitherium gaillardi</i> :	9	9.4	9.5								
<i>Protictitherium intermedium</i> :	6.2	7.7									
<i>Protictitherium thessalonikensis</i> :	8.2										
<i>Thalassictis chinjiensis</i> :	12.1										
<i>Thalassictis montadai</i> :	16.5	17.4	17.4	17.5	17.5						
<i>Thalassictis robusta</i> :	13.3	13.8	14.5	14.9							
<i>Thalassictis spelaea</i> :	12.8	13.5	15.3	14[10]							
<i>Werdelinus africanus</i> :	17	18	20	20							

7.2.8. Longitud mesiolateral del Tercer Premolar Inferior. (Width of the third lower premolar)

<i>Adcrocuta eximia</i> :	8.7	11.5	12	12	12.2	12.3	12.3	12.5	12.6	
	12.6	12.6	12.7	12.8	12.8	12.8	13	13	13	13
	13	13	13	13.1	13.2	13.3	13.3	13.3	13.4	13.4
	13.4	13.5	13.5	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.7	13.7

	13.9	13.9	14	14	14	14	14	14	14.1	14.1	14.2
	14.4	14.4	14.5	14.7	13.4[44]						
<i>Allohyaena kadici:</i>	14.4	14.6	14[8]								
<i>Belbus djurabensis:</i>	8.4	9.2	10								
<i>Chasmaporthetes australis:</i>	12.7	12.8	12.5[4]								
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>	12.3	12.3	12.5								
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>	10.2										
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	10.3	10.7									
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	9.2	9.8	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	10.2	10.3	10.3	10.4	10.5	10.5	10.7	10.9	11	11.4	11.4
	11.5	11.6	11.7	11.8	12.4	13.7					
<i>Chasmaporthetes nitidula:</i>	9.3	10.4	10.7	11.2	11.2	11.3	11.4	11.4			
	11.5	11.7	11.9								
<i>Chasmaporthetes ossifragus:</i>	10.7	11.4	11.5	11.8	12.3						
<i>Chasmaporthetes</i> sp. Florida:	10.8	10.9	10.9[2]								
<i>Crocota crocuta</i> (fossil):	11.5	12.5	12.8	13	13.2	13.2	13.7	13.7	14		
	14	14	14	14.1	14.2	14.2	14.3	14.4	14.6	14.8	14.8
	14.9	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15.1
	15.2	15.2	15.2	15.2	15.4	15.4	15.4	15.5	15.5	15.5	15.5
	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.6	15.6
	15.6	15.6	15.6	15.6	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.8	15.9
	15.9	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16
	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16
	16	16.1	16.1	16.1	16.2	16.2	16.2	16.2	16.3	16.3	16.3
	16.4	16.4	16.4	16.4	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5
	16.5	16.5	16.6	16.6	16.6	16.7	16.7	16.7	16.7	16.7	16.8
	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8
	16.8	16.8	17	17	17	17	17	17	17	17	17
	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17
	17.1	17.1	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.3	17.3	17.3	17.4
	17.4	17.6	17.6	17.6	17.7	17.8	17.8	17.8	18	18	18
	18	18.2	18.5	18.5	18.7	18.7	18.8	19.2	16.3[41]		
<i>Crocota crocuta</i> (living):	12.8	13.2	13.2	13.4	13.9	13.9	14	14.1			
	14.4	14.4	14.5	14.6	14.6	14.7	14.7	14.9	15.2	15.4	15.7
<i>Crocota dietrichi:</i>	11	11.3	11.5	11.7	12	12	12.1	12.1	12.2		
	12.3	12.3	12.3	12.5	12.5	12.5	12.6	13.3	13.3	13.8	14.1
<i>Crocota eturono:</i>	14.8										
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	13.7	10.8[21]									

<i>Hyaena hyaena</i> (living):	10.6	10.6	10.6	10.8	11	11	11.1	11.1	11.2				
	11.2	11.2	11.5	11.6	11.6	11.8	12.4						
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	13.4	13.6											
<i>Hyaenictis almerai</i> :	11												
<i>Hyaenictis hendeyi</i> :	12[3]												
<i>Hyaenictis wehalletu</i> :	9.4	11.1											
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	8.2	8.3	7.8[21]	8.9[7]	9.5[16]								
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	5.9	6	6.3	6.4	6.5	6.5	6.8						
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	10.8[3]												
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	8.5	8.9	9	8.8[11]	8.8[3]	8.9[4]	9[2]						
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	7	7.1	7.1	7.2	7.2	7.3	7.3	7.3	7.4				
	7.5	7.5	7.8	7.8	8	8	8	8.1	8.6	6.7[4]	7.1[9]		
	7.2[14]	7.2[17]	7.2[17]	7.2[3]	7.2[6]	7.3[6]	7.3[8]	7.5[3]	7.5[4]	7.5[6]	7.5[8]		
	7.8[3]	7.8[6]											
<i>Ictitherium ibericum</i> :	6.4[2]												
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	7.1												
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	7	7.4	7.5	7.9	8.1	8.2	8.3						
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	5.5	5.6	6	6	6.2	6.2	6.3	6.4	6.5				
	6.6	6.8	6.9	7	7	7	7	7.3	7.6	6.4[13]	6.4[17]		
	6.7[4]	7[6]											
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	7.9	9.1	9.6	9.6	10.4	10.7	9.5[12]						
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	9.5	9.6	10	10.5	12.4								
<i>Lycyaena dubia</i> :	9.3	9.5[5]											
<i>Lycyaena macrostoma</i> :	11	11.1											
<i>Metahyaena confector</i> :	7.2												
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	8.5	8.5	8.8										
<i>Pachycrocuta brevirostris</i> :	14.6	14.8	15.5	15.5	15.5	15.5	15.6	15.6					
	15.7	16	16	16.1	16.1	16.1	16.2	16.3	16.3	16.4	16.4		
	16.4	16.5	16.6	16.6	16.6	16.8	16.8	17	17	17	17		
	17.1	17.1	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.3	17.3	17.3		
	17.3	17.3	17.4	17.4	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.6	17.6		
	17.6	17.6	17.6	17.7	17.8	17.8	17.9	17.9	18	18	18		
	18.1	18.1	18.2	18.2	18.4	18.5	18.5	18.5	18.6	18.6	18.7		
	18.8	18.8	18.8	19	19	19.4	19.4	19.4	19.7	17.3[3]	18.1[4]		
<i>Palinhyaena reperta</i> :	9.5[10]												

<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	12.2	12.7	12.8	13.1	13.3	13.7	14.2	14.6		
	14.8	15.4	15.5							
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	13.1	13.1	13.5	13.6	13.6	13.7	13.9	13.9		
	14	14.1	14.3	14.3	14.5	14.6	14.7			
<i>Parahyaena howelli</i> :	10.7	11.6	11.7	11.7	11.9	12.5	12.8			
<i>Pliocrocota perrieri</i> :	10.7	12.3	12.7	12.9	13.2	13.3	13.3	13.3	13.5	
	13.6	13.7	13.7	13.7	13.7	14	14.1	14.2	14.3	14.4
	14.5	14.6	14.6	14.8	14.8	14.8	14.8	14.9	14.9	14.9
	15	15	15.1	15.2	15.2	15.2	15.3	15.3	15.3	15.4
	16	16.4	16.4	16.6	16.6	12.9[19]	13.4[6]	13.8[2]	13.9[3]	14.6[8]
	14.7[4]	15.3[3]	15.4[2]							
<i>Plioviverrops faventinus</i> :	3.3	4.3								
<i>Plioviverrops guerini</i> :	3	3.2	3.2	4						
<i>Plioviverrops orbigny</i> :	2.6	2.7	2.8	2.8	2.9	3	3	3.1		
	3.2	3.2	3.2							
<i>Protictitherium aegaeum</i> :	4.7									
<i>Protictitherium cingulatum</i> :	3.3									
<i>Protictitherium crissum</i> :	3.5	4.4	4.4	4.5	4.6	4.7	4.8	5.1		
	5.5	5.6	6	5[7]						
<i>Protictitherium gaillardi</i> :	3.7	3.8								
<i>Protictitherium intermedium</i> :	2.7	2.7								
<i>Protictitherium thessalonikensis</i> :	3.6									
<i>Thalassictis chinjiensis</i> :	6.2									
<i>Thalassictis montadai</i> :	9	10	10	10.3						
<i>Thalassictis robusta</i> :	6.5	6.6	6.7	7.6						
<i>Thalassictis spelaea</i> :	6.2	7.1	7.2	6.7[10]						
<i>Werdelinus africanus</i> :	10	10	11							

7.2.9. Longitud anteroposterior del Cuarto Premolar Inferior. (Length of the fourth lower premolar)

<i>Adcrocuta eximia</i> :	19.3	19.5	19.7	20	20.3	20.5	20.5	20.7	20.8	
	21	21	21	21	21.1	21.1	21.2	21.2	21.3	21.4
	21.5	21.6	21.8	21.9	22	22	22	22	22	22
	22.1	22.1	22.1	22.2	22.2	22.3	22.3	22.3	22.5	22.5

	22.5	22.7	22.7	22.7	22.8	22.8	22.8	23	23	23	23
	23	23.2	23.4	23.5	23.5	23.7	24	24	24.8	22.3[44]	
<i>Allohyaena kadici:</i>	24.1	24.6	24[10]								
<i>Belbus djurabensis:</i>	16	17	17	18							
<i>Chasmaporthetes australis:</i>	23.9	26.6	24.7[5]								
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>	21.6	22	22.4								
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>	22.8										
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	22	22.3									
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	21	21.3	21.8	22	22.1	22.2	22.4	22.5			
	22.8	22.8	22.8	23.2	23.2	23.3	23.3	23.5	23.6	23.6	23.7
	24.1	24.2	24.4	24.5	24.5	24.6	25.5	25.5	25.8	26	26.3
	26.3	27									
<i>Chasmaporthetes nitidula:</i>	20.5	24.6	24.7	24.8	25.5	26.5					
<i>Chasmaporthetes ossifragus:</i>	22.5	25	25.1	25.5	25.7	25.7	26				
<i>Chasmaporthetes</i> sp. Florida:	24.4	25.1	24.8[2]								
<i>Crocota crocota</i> (fossil):	19	19.7	20.5	20.6	20.7	20.7	21	21	21		
	21.3	21.4	21.5	21.5	21.7	21.9	22	22	22	22	22
	22	22	22	22	22	22.1	22.1	22.2	22.2	22.3	22.3
	22.5	22.5	22.5	22.5	22.5	22.6	22.6	22.6	22.6	22.6	22.7
	22.7	22.7	22.8	22.8	22.8	22.8	22.8	22.8	22.8	22.9	22.9
	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23
	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23
	23	23.1	23.2	23.2	23.3	23.3	23.3	23.4	23.4	23.4	23.5
	23.5	23.5	23.5	23.5	23.5	23.5	23.6	23.6	23.6	23.6	23.6
	23.6	23.7	23.7	23.7	23.8	23.8	23.8	23.8	24	24	24
	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24
	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24
	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24.1	24.2
	24.2	24.2	24.2	24.2	24.3	24.3	24.3	24.3	24.3	24.3	24.3
	24.4	24.4	24.4	24.4	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	24.6
	24.6	24.7	24.7	24.7	24.7	24.8	24.8	24.8	24.9	24.9	24.9
	24.9	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
	25	25	25	25	25.1	25.2	25.2	25.5	25.5	25.5	25.5
	25.5	25.5	25.6	25.6	25.8	25.8	26	26	26.1	26.2	26.2
	26.3	26.4	26.5	26.6	26.7	26.9	24.3[52]	24[38]			
<i>Crocota crocota</i> (living):	19.2	19.9	19.9	20.5	20.7	21	21.2	21.2			
	21.5	21.6	21.8	22	22	22.3	22.3	22.7	23	23.9	24
<i>Crocota dietrichi:</i>	17.5	18.6	19	19.8	19.8	19.8	19.9	20	20.1		
	20.1	20.5	20.5	20.5	20.6	20.7					
<i>Crocota eturono:</i>	21.7										

<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	23.4	19.2[23]								
<i>Hyaena hyaena</i> (living):	18.5	18.9	19.2	19.4	19.4	19.5	19.6	19.7	19.9	
	20	20	20	20.3	20.8	21	21			
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	22.3	22.7								
<i>Hyaenictis almerai</i> :	23									
<i>Hyaenictis hendeyi</i> :	23.1	24.3[4]								
<i>Hyaenictis wehaietu</i> :	18.5	19.5	19.8	21.2						
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	18.4	18.5	19.1	17.8[23]		19.1[8]	20.1[13]			
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	13	13	14	14	14	14	14	14	15	
	15									
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	21.3[3]									
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	18.9	19	19.6	19.8	18.9[3]	19.3[12]		19.5[5]		
	19.7[2]									
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	16	16.3	16.4	16.4	16.5	16.6	16.9	17	17	
	17.9	18	18	18	18.1	18.4	18.9	15.9[3]	16.2[6]	16.5[20]
	16.5[6]	16.8[18]	16.8[3]	17.1[5]	17.1[9]	17.2[15]		17.2[4]	17.4[4]	17.7[4]
	17[2]	17[8]	18.5[2]							
<i>Ictitherium ibericum</i> :	14.2[2]									
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	16.8	16.8								
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	16	16.2	16.4	16.6	16.6	17.2	17.6	17.8		
	19									
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	13	13.3	13.6	13.7	13.8	13.8	13.9	14	14	
	14.2	14.5	15	15	15	15.3	15.5	15.7	15.9	16
	14.2[11]	14.5[10]	15.5[5]							14.1[5]
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	15.4	17.3	17.8	18.6	18.7	18.9	19	19.6	19.6	
	18.3[12]									
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	19.5	20	20	20.2	21.8	22	23.5	24.3	25	
<i>Lycyaena dubia</i> :	21.4	21.9[4]								
<i>Lycyaena macrostoma</i> :	23.7	24.2								
<i>Metahyaena confector</i> :	15.4									
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	17	17	18	18	18.5					
<i>Pachycrocuta brevirostris</i> :	23	23.1	23.2	23.9	24	24.1	24.2	24.3		
	24.9	25	25	25.1	25.1	25.2	25.2	25.2	25.2	25.3
	25.3	25.3	25.4	25.5	25.6	25.6	25.6	25.7	25.7	25.8
	25.8	25.8	25.8	25.8	25.8	25.9	25.9	25.9	25.9	26
	26	26	26	26	26	26.1	26.2	26.4	26.4	26.7

	26.7	26.8	26.8	26.9	26.9	27.1	27.1	27.1	27.1	27.1	27.1
	27.2	27.2	27.3	27.3	27.4	27.5	27.5	27.5	27.7	27.7	27.7
	27.7	27.7	27.8	27.9	28	28	28	28	28	28.1	28.1
	28.3	28.6	29.1	29.2	25.5[5]	25.7[6]	26.2[5]	26.5[3]			
<i>Palinhyæna reperta:</i>	17.1	[11]									
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	22.3	22.5	23	23.3	23.4	23.5	23.6	23.6			
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	20.8	21.9	22.1	22.2	22.7	22.8	23.1	23.3			
	23.4	23.5	23.5	23.6	23.7	23.7	23.7				
<i>Parahyaena howelli:</i>	20.2	20.4	20.4	21.3	21.8						
<i>Pliocrocota perrieri:</i>	19.7	20.4	21	21.7	21.7	21.9	22	22	22		
	22.2	22.2	22.2	22.3	22.4	22.4	22.6	22.7	22.7	22.8	22.8
	22.9	23	23	23	23	23.1	23.1	23.2	23.3	23.3	23.3
	23.4	23.5	23.5	23.5	23.5	23.5	23.5	23.5	23.5	23.8	23.8
	23.9	23.9	24.1	24.2	24.4	24.5	24.6	21.9[4]	22.3[22]		22.3[3]
	22.4[2]	22.7[2]	22.7[5]	23.2[7]	23.5[5]	23.8[3]	23.9[3]	24.1[2]	24.1[5]	24.7[3]	
<i>Plioviverrops faventinus:</i>	7.7	9.8	10								
<i>Plioviverrops guerini:</i>	8.3	8.6	8.9	10							
<i>Plioviverrops orbignyi:</i>	7.2	7.3	7.3	7.4	7.5	7.7	7.8	7.8			
	7.9	8									
<i>Protictitherium aegaeum:</i>	11.6										
<i>Protictitherium cingulatum:</i>	9										
<i>Protictitherium crassum:</i>	9.4	10.1	10.8	11	11.3	11.3	11.8	12			
	12	12.5	12.6	12.1[6]							
<i>Protictitherium gaillardi:</i>	8.3	9	9.5	10.4	10.8						
<i>Protictitherium intermedium:</i>	7	7.1	8.2	9							
<i>Protictitherium thessalonikensis:</i>	9										
<i>Thalassictis chinjiensis:</i>	14										
<i>Thalassictis montadai:</i>	18	20	20.5	21.4							
<i>Thalassictis robusta:</i>	14.3	15	15.8	15.9	16.7						
<i>Thalassictis spelæa:</i>	14.4	15.5	16.1	15.4[7]							
<i>Werdelinus africanus:</i>	22	22	23								

7.2.10. Longitud mesiolateral del Cuarto Premolar Inferior. (Width of the fourth lower premolar)

<i>Adcrocuta eximia:</i>	11.3	11.5	11.7	11.9	12	12	12	12	12.2		
	12.3	12.3	12.3	12.4	12.5	12.5	12.5	12.6	12.8	12.8	12.8
	12.9	12.9	13	13	13	13	13	13	13	13.1	13.1
	13.2	13.2	13.3	13.4	13.4	13.4	13.4	13.5	13.5	13.5	13.6
	13.6	13.7	13.8	13.8	13.8	13.9	14	14	14.2	14.2	14.2
	14.5	13[44]									
<i>Allohyaena kadici:</i>	14.5	14.7	13.6[9]								
<i>Belbus djurabensis:</i>	9	9.3	9.7	10							
<i>Chasmaporthetes australis:</i>	13.5	13.6	12.6[5]								
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>	12.4	12.5	12.5								
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>	11.6										
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	10.3	10.6									
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	10.2	10.3	10.5	10.7	10.8	10.9	10.9	10.9	10.9		
	11	11.1	11.1	11.2	11.2	11.4	11.5	11.5	11.6	11.8	11.9
	11.9	11.9	12	12.2	12.4	12.5	12.5	12.6	12.7	12.9	13.2
	13.2	13.6									
<i>Chasmaporthetes nitidula:</i>	9.7	11	11.8	11.9	11.9	12.5	13.1				
<i>Chasmaporthetes ossifragus:</i>	10.1	12	12.2	12.6	12.6						
<i>Chasmaporthetes sp. Florida:</i>	11.9	12	12[2]								
<i>Crocuta crocuta (fossil):</i>	12	12.5	12.7	12.8	13	13	13	13	13		
	13	13	13	13	13.1	13.1	13.1	13.2	13.2	13.4	
	13.4	13.4	13.4	13.4	13.5	13.5	13.5	13.6	13.7	13.8	13.8
	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.9	13.9	14	14	14
	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
	14	14	14	14	14.1	14.2	14.2	14.2	14.2	14.2	14.2
	14.2	14.2	14.2	14.3	14.3	14.3	14.4	14.4	14.4	14.4	14.4
	14.4	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5
	14.5	14.5	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.7	14.7	14.7
	14.7	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.9
	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	15	15	15	15	15
	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
	15	15	15	15	15	15.1	15.1	15.2	15.2	15.2	15.2
	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.4
	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
	15.5	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.7	15.8	15.8	15.8	16
	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16
	16.1	16.1	16.2	16.3	16.4	16.6	17.1	17.3	17.4	17.4	15[38]

<i>Crocota crocuta</i> (living):	10.8	11	11	11.5	11.6	11.7	11.8	12				
	12.2	12.2	12.4	12.5	12.6	12.7	12.9	12.9	13.1	13.3	13.5	
<i>Crocota dietrichi</i> :	11.1	11.5	11.6	11.6	12	12	12.4	12.4	12.5			
	12.5	12.5	12.6	12.7	12.8	12.8	13					
<i>Crocota eturono</i> :	13.3											
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	13.3	10.9[21]										
<i>Hyaena hyaena</i> (living):	9.9	10.4	10.8	10.8	10.8	11.1	11.1	11.1	11.2			
	11.3	11.3	11.4	11.4	11.5	11.5	12.3					
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	13.3	13.3										
<i>Hyaenictis almerai</i> :	11											
<i>Hyaenictis hendeyi</i> :	12.5[4]	12.5										
<i>Hyaenictis wehαιetu</i> :	10.9	11.1	11.3									
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	9.1	9.5	9.5	10.1[18]		8.8[20]	9.5[8]					
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	6.5	6	6.7	6.8	6.8	6.9	7	7.3				
	7.7											
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	11.1[3]											
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	9	9.4	9.4	9.5	9.3[2]	9.3[3]	9.6[11]	9.6[5]				
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	7.8	8	8	8.1	8.2	8.3	8.3	8.5	8.5			
	8.5	8.6	8.7	8.7	8.7	8.8	9.2	9.4	7.8[3]	7.8[7]	7.9[7]	
	8.1[20]	8.2[15]	8.2[2]	8.2[5]	8.2[8]	8.3[15]	8.4[5]	8.5[3]	8.5[9]	8[3]	8[5]	
<i>Ictitherium ibericum</i> :	7[2]											
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	8.2	8.5										
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	8.2	8.3	8.4	8.4	8.6	9.8	9.8					
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	6.5	6.5	6.8	7	7	7	7.2	7.2	7.2			
	7.3	7.3	7.5	7.5	7.8	8	8	8	8.1	8.2	7.2[14]	
	7.3[13]	7.4[5-]	8.1[6]									
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	8.5	8.7	9.1	9.3	9.8	10	10	10.3	10.5			
	10.8	9.5[13]										
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	10.1	10.4	11	11	11	11.5	11.8	12.9	13			
<i>Lycyaena dubia</i> :	10.5	10.1[4]										
<i>Lycyaena macrostoma</i> :	11.7	11.9										
<i>Metahyaena confector</i> :	8.1											
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	8.7	9.3	9.5									
<i>Pachycrocota brevirostris</i> :	14.7	15	15.1	15.1	15.3	15.5	15.6	15.7				
	15.7	15.7	15.8	15.8	15.9	16	16	16.1	16.1	16.1		

16.2	16.3	16.3	16.3	16.3	16.4	16.4	16.5	16.5	16.6	16.7
16.7	16.7	16.7	16.7	16.7	16.7	16.7	16.8	16.8	16.8	16.8
16.9	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17
17	17.1	17.1	17.1	17.2	17.3	17.3	17.4	17.5	17.6	17.6
17.6	17.7	17.8	17.8	17.9	18	18	18	18	18.1	18.1
18.3	18.4	18.7	18.7	18.8	18.9	19	19.5	19.7	20	16.4[3]
17.2[5]										

Palinhyæna reperta: 9.6[12]

Parahyaena brunnea (fossil): 11.9 12.2 12.5 12.9 13.8 14.4 14.5

Parahyaena brunnea (living): 12.2 12.8 13.1 13.1 13.2 13.2 13.2 13.3
13.3 13.4 13.6 13.7 13.7 13.7 15

Parahyaena howelli: 10.7 10.9 11.3 11.4 11.7 11.8 12.1

Pliocrocota perrieri: 9.3 12.4 12.5 13.1 13.1 13.2 13.2 13.3 13.4
13.5 13.6 13.6 13.7 13.8 13.8 13.8 13.9 14 14.1 14.2
14.3 14.3 14.4 14.5 14.5 14.5 14.5 14.5 14.5 14.6 14.6
14.6 14.7 14.7 14.8 14.8 14.8 14.8 14.8 14.8 14.9 14.9
15 15 15 15 15.1 15.2 12.8[21] 13.2[2] 13.3[5] 13.7[2]
14.3[3] 14.4[7] 14.5[5] 14.7[4] 15.4[2] 15.6[3] 15[2]

Plioviverrops faventinus: 4.3 4.7 4.8

Plioviverrops guerini: 3.9 3.9 4

Plioviverrops orbigny: 3 3.1 3.1 3.5 3.7 3.8 3.8 3.9
3.9 4.1

Protictitherium aegaeum: 5.9

Protictitherium cingulatum: 3.7

Protictitherium crassum: 4.3 4.8 5 5 5 5.2 5.3 5.3
5.5 5.9 6.2 6.2 6.5 5.9[6]

Protictitherium gaillardi: 4.1 4.2 4.5 4.7

Protictitherium intermedium: 2.8 3.4 3.7 4

Protictitherium thessalonikensis: 4.2

Thalassictis chinjiensis: 6.7

Thalassictis montadai: 9.8 10 11.1

Thalassictis robusta: 7.3 7.3 7.4 7.9 8.3

Thalassictis spelaea: 7 8 8.5 7.9[7]

Werdelinus africanus: 11 11 11 12



7.2.11. Longitud anteroposterior del Primer Molar Inferior. (Length of the first lower molar)

<i>Adcrocuta eximia:</i>	25.4	25.9	26	26	26	26.4	27	27	27	
	27	27	27	27	27.1	27.3	27.3	27.3	27.4	27.4
	27.5	27.6	27.7	27.7	27.7	27.8	28	28	28	28
	28.2	28.4	28.5	28.6	28.6	28.7	28.7	28.7	28.8	28.8
	29	29	29	29	29.2	29.2	29.3	29.3	29.4	29.5
	29.7	29.7	27.2[33]							
<i>Allohyaena kadici:</i>	25.9	25.9	26.2	26.6[12]						
<i>Belbus djurabensis:</i>	18	20	20							
<i>Chasmaporthetes australis:</i>	30	30.9	27.8[4]	27.8						
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>	27.8									
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>	24.8									
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	23.2	23.4								
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	23.7	23.8	23.8	24	24.1	24.3	24.5	24.5		
	24.6	24.6	24.7	24.7	24.7	24.7	24.7	24.7	24.8	24.8
	24.9	25	25	25	25.1	25.2	25.3	25.3	25.4	25.5
	26.6	26.8								
<i>Chasmaporthetes nitidula:</i>	26.6	27.3								
<i>Chasmaporthetes ossifragus:</i>	22.4	25.1	26.1	26.1	26.5					
<i>Chasmaporthetes sp. Florida:</i>	28.7	29.3	29.5	29.4[2]						
<i>Crocuta crocuta (fossil):</i>	23.8	24.4	26	26.3	27	27	27	27	27.4	
	27.4	27.5	28	28	28.1	28.2	28.3	28.3	28.8	28.8
	29	29	29	29	29	29	29	29	29.1	29.1
	29.1	29.2	29.4	29.4	29.5	29.5	29.5	29.5	29.6	29.6
	29.7	29.7	29.8	29.8	29.9	29.9	29.9	30	30	30
	30	30	30	30	30	30	30.1	30.2	30.2	30.2
	30.3	30.4	30.4	30.5	30.5	30.5	30.5	30.6	30.7	30.7
	30.8	30.8	30.8	30.8	30.8	30.8	30.9	30.9	31	31
	31	31	31	31	31	31	31	31	31	31.2
	31.2	31.2	31.2	31.2	31.3	31.3	31.4	31.4	31.4	31.4
	31.4	31.5	31.5	31.5	31.6	31.7	31.7	31.7	31.7	31.7
	31.8	31.9	31.9	32	32	32	32	32	32	32
	32	32	32	32	32	32	32	32.1	32.3	32.3
	32.4	32.4	32.4	32.4	32.5	32.5	32.5	32.6	32.7	33
	33	33	33	33	33	33	33	33.1	33.3	33.4
	33.4	33.4	33.5	33.5	33.6	33.7	33.7	33.8	33.8	33.8
	34	34	34.1	34.2	34.3	34.5	34.6	34.7	34.7	35
	35.3	35.4	35.4	35.5	36.5	37.4	32.6[41]		32[31]	

<i>Crocota crocuta</i> (living):	25.3	25.3	25.4	25.7	26.7	26.7	26.7	26.9
	27.4	28.1	28.5	28.8	28.9	29.3	29.5	29.7
	30.5	30.9	31.6					
<i>Crocota dietrichi</i> :	23.4	23.4	23.8	24.1	24.3	24.6	24.6	24.8
	25.1	25.3	25.5	26.6				25
<i>Crocota eturono</i> :	32.8							
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	21.9	24.5	24.5	20.8[17]				
<i>Hyaena hyaena</i> (living):	19.4	19.6	19.7	19.7	20.1	20.2	20.2	20.4
	20.5	20.6	20.8	21	21.2	21.4	21.4	20.4
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	25.9	25.9						
<i>Hyaenictis almerai</i> :	24							
<i>Hyaenictis hendeyi</i> :	25.4[3]							
<i>Hyaenictis wehaietu</i> :	20.2	21.8	22.1	28				
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	20.6	21.7	22.2	23	21.3[24]		22.9[14]	
	22[8]							
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	15	15	15	15	15	16	16	16
	16	17						
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	23.5[3]							
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	21.3	22.7	21.9[3]	22.2[9]	22.9[4]			
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	18.9	19	19.4	19.5	20	20	20.1	20.2
	20.3	20.4	20.5	21.2	21.8	23.5	19.4[4]	19.5[5]
	19.8[2]	19.9[14]	19[7]	20.1[16]		20.2[2]	20.2[7]	20.3[2]
	21.1[6]	21.7[2]				20.8[8]	20.9[3]	
<i>Ictitherium ibericum</i> :	16.6							
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	19.5							
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	19.3	19.3	19.8	19.9	20.4	20.5	20.9	21
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	15.6	15.9	16	16.2	16.4	16.8	17	17
	17	17	17	17.2	17.3	17.5	18.5	18.5
	17.2[9]	17.6[5]	17[11]	18.5[8]			18.8	18.9
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	19.2	20.8	21.1	21.4	21.6	20.6[15]		
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	21.6	21.8	22.5	23	24	25.7		
<i>Lycyaena dubia</i> :	23.1[4]							
<i>Lycyaena macrostoma</i> :	23	24						
<i>Metahyaena confector</i> :	17.9							
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	20.9	21	21.8					

<i>Pachycrocuta brevirostris:</i>	26.4	26.5	26.6	26.6	27.3	27.4	27.4	27.6		
	27.7	27.7	27.8	27.8	27.8	27.9	27.9	28	28	28.2
	28.6	28.6	28.7	28.7	28.8	28.8	28.8	28.8	29	29
	29	29	29	29.1	29.1	29.1	29.2	29.3	29.4	29.4
	29.5	29.5	29.5	29.5	29.5	29.6	29.6	29.6	29.7	29.8
	30	30	30	30	30.1	30.2	30.3	30.4	30.4	30.5
	30.5	30.6	30.7	30.8	30.8	30.8	31.3	31.3	31.7	32.9
	28.3[4]	28.9[4]	29.1[3]	29.5[5]						
<i>Palinhyena reperta:</i>	20.9[7]									
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	21.6	23.1	23.3	23.8	24.3	24.5	24.6	24.7		
	25.5									
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	21.8	22.1	22.3	22.6	22.7	22.8	23.4	23.4		
	23.6	23.7	24	24	24.1	24.7	25			
<i>Parahyaena howelli:</i>	23.7	24.3	24.5	25.1						
<i>Pliocrocuta perrieri:</i>	22.7	23	23	23	23.2	23.2	23.3	23.3	23.4	
	23.4	23.7	23.9	23.9	24	24	24	24.1	24.2	24.3
	24.3	24.4	24.5	24.5	24.6	24.7	24.7	24.8	25	25
	25.3	25.5	25.5	25.6	26	26.2	26.3	26.5	26.7	26.8
	23.9[8]	24.1[4]	24.7[4]	24.7[4]	24.8[21]		25.4[6]	25.7[4]	25.9[6]	26.8[2]
									29.4[2]	
<i>Plioviverrops faventinus:</i>	9	11.2	11.3	11.5						
<i>Plioviverrops guerini:</i>	10.5	11.4	12	12.3						
<i>Plioviverrops orbignyi:</i>	8.7	8.7	8.9	8.9	9	9	9	9	9	
	9	9.1	9.1							
<i>Protictitherium aegaeum:</i>	14.5									
<i>Protictitherium cingulatum:</i>	10.6									
<i>Protictitherium crassum:</i>	10	11.9	12.3	12.5	12.5	12.6	13	13		
	13.4	13.6	13.9	14	15	15	15.5	15.6	16	16.6
										15[6]
<i>Protictitherium gaillardi:</i>	11.3	11.5	11.5	12.1	12.2					
<i>Protictitherium intermedium:</i>	8.8	9.2	9.5	9.9	9.9	10	10	10.3		
	10.4	10.4	10.4							
<i>Protictitherium thessalonikensis:</i>	11.4									
<i>Thalassictis chinjiensis:</i>	13.8	16.6								
<i>Thalassictis montadai:</i>	19.4	20.5	22.1	22.8	23.4					
<i>Thalassictis robusta:</i>	19.9	17.5[4]								
<i>Thalassictis spelaea:</i>	15	18.6	19.1	17.3[10]						
<i>Tungurictis spocki:</i>	10.6									
<i>Werdelinus africanus:</i>	25	25								

7.2.12. Longitud mesiolateral del Primer Molar Inferior. (Width of the first lower molar)

<i>Adcrocuta eximia:</i>	11.2	11.5	11.5	11.7	11.8	11.9	11.9	12	12	
	12	12	12.1	12.1	12.2	12.4	12.5	12.5	12.5	12.6
	12.6	12.8	12.9	13	13	13	13	13	13	13
	13	13.1	13.2	13.2	13.2	13.4	13.4	13.4	13.5	13.5
	13.5	13.5	13.5	13.6	13.7	13.8	14	14	12.8[40]	
<i>Allohyaena kadici:</i>	13.3	14	14.4	13.6[13]						
<i>Belbus djurabensis:</i>	9.6	10								
<i>Chasmaporthetes australis:</i>	13.1	13.6	12.5[4]							
<i>Chasmaporthetes bonisi:</i>	12.4	12.8								
<i>Chasmaporthetes borissiaki:</i>	9.8									
<i>Chasmaporthetes gansgriensis:</i>	11.2									
<i>Chasmaporthetes lunensis:</i>	9.3	9.8	10.5	10.6	10.7	10.7	10.8	10.8		
	10.8	10.8	10.9	10.9	10.9	10.9	11	11	11	11.2
	11.2	11.2	11.3	11.3	11.4	11.5	11.6	11.9	11.9	12
	12.6	12.6	12.8	13						
<i>Chasmaporthetes nitidula:</i>	11.4	12.2								
<i>Chasmaporthetes ossifragus:</i>	9.3	10.4	11.8							
<i>Chasmaporthetes sp. Florida:</i>	12.1	12.1	12.2	12.2[2]						
<i>Crocota crocuta (fossil):</i>	9.3	10	11	11.1	11.4	11.7	12	12	12	
	12	12	12	12	12	12	12	12	12.1	12.2
	12.3	12.3	12.3	12.3	12.4	12.4	12.4	12.4	12.4	12.6
	12.6	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.8	12.8	12.8
	12.8	12.8	12.9	12.9	12.9	13	13	13	13	13
	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13
	13	13	13	13	13	13	13	13	13.1	13.2
	13.2	13.2	13.2	13.2	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3
	13.3	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.5	13.5
	13.5	13.5	13.5	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6
	13.6	13.6	13.7	13.7	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8
	13.8	13.8	13.8	13.9	13.9	13.9	13.9	14	14	14
	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
	14	14	14	14	14	14	14	14	14.1	14.1
	14.1	14.2	14.2	14.2	14.2	14.2	14.3	14.3	14.3	14.3
	14.3	14.4	14.4	14.4	14.4	14.5	14.5	14.5	14.6	14.6
	14.6	14.6	14.7	14.7	14.7	14.8	14.8	14.9	14.9	15
	15	15	15	15	15.1	15.1	15.1	15.3	15.4	15.6
	16	13.9[31]								

<i>Crocuta crocuta</i> (living):	10.2	10.6	10.8	10.9	10.9	10.9	11	11			
	11.2	11.3	11.4	11.4	11.6	11.7	11.8	11.8	11.9	12.3	12.6
<i>Crocuta dietrichi</i> :	10	10.3	10.7	10.8	10.8	11.1	11.3	11.4	11.6		
	11.7	12	12.2								
<i>Crocuta eturono</i> :	13.7										
<i>Hyaena hyaena</i> (fossil):	11.1	11.3	11.5	10.1[19]							
<i>Hyaena hyaena</i> (living):	9.7	9.7	9.9	10	10	10.1	10.1	10.2	10.2		
	10.2	10.3	10.3	10.3	10.7	10.7	10.9				
<i>Hyaenictis aff. almerai</i> :	13.1	13.1									
<i>Hyaenictis almerai</i> :	11										
<i>Hyaenictis hendeyi</i> :	12[3]										
<i>Hyaenictis wehaietu</i> :	9.5	10.7	10.8	12.7							
<i>Hyaenictitherium hyaenoides</i> :	9.1	9.2	10	10.8	10.1[15]		9.5[21]	9.8[8]			
<i>Hyaenictitherium minimum</i> :	5.5	6.3	6.6	7	7.1	7.1	7.1	7.5			
<i>Hyaenictitherium namaquensis</i> :	10.9[3]										
<i>Hyaenictitherium parvum</i> :	9.7	10.3	10.5[4]	10[9]	9.7[3]						
<i>Hyaenotherium wongii</i> :	8.2	8.4	8.5	8.6	8.7	8.7	8.9	9	9		
	9.2	9.3	9.4	9.4	9.5	9.5	9.7	7.9[4]	8.1[6]	8.2[17]	8.5[18]
	8.5[5]	8.6[13]	8.6[7]	8.7[8]	8.8[2]	8.8[6]	8.9[2]	9.2[8]	9.3[2]	9[4]	
<i>Ictitherium ibericum</i> :	7.4										
<i>Ictitherium intuberculatum</i> :	9										
<i>Ictitherium pannonicum</i> :	8.4	8.7	9	9.2	9.5	9.7	10				
<i>Ictitherium viverrinum</i> :	6.8	7.2	7.3	7.5	7.5	7.6	7.8	7.8	7.8		
	8	8	8	8.4	8.5	8.5	8.7	9	9	7.4[11]	7.4[5]
	7.6[11]	8.7[8]									
<i>Ikelohyaena abronia</i> :	8	8.3	9.1	10.3	10.3	10.4	9.5[15]				
<i>Lycyaena chaeretis</i> :	9.7	10	10	10.2	12.3						
<i>Lycyaena dubia</i> :	9.5[4]										
<i>Lycyaena macrostoma</i> :	10.9	10.9									
<i>Metahyaena confector</i> :	8.2										
<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i> :	9.2	9.6	10								
<i>Pachycrocuta brevirostris</i> :	13.3	13.4	13.5	13.7	13.7	13.7	13.8	13.8			
	13.9	13.9	13.9	13.9	14	14.2	14.2	14.3	14.3	14.3	14.5
	14.5	14.5	14.6	14.6	14.6	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.8
	14.8	14.8	14.8	14.8	14.9	14.9	14.9	15	15	15	15

	15	15	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.2	15.2	15.2
	15.2	15.2	15.2	15.4	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.6	15.6
	15.6	15.7	15.7	15.8	15.8	15.8	15.8	15.9	16	16.2	16.3
	16.3	16.4	16.6	14.2[3]	15.2[3]						
<i>Palinhyæna reperta:</i>	9.2	[8]									
<i>Parahyaena brunnea</i> (fossil):	11.1	11.5	11.6	12	12.5	12.6	13.3				
<i>Parahyaena brunnea</i> (living):	11.3	11.6	11.6	11.7	11.7	11.7	11.8	11.8			
	11.9	11.9	12	12	12.4	12.4	12.5				
<i>Parahyaena howelli:</i>	9.5	10.5	11	11.4	11.8						
<i>Pliocrocota perrieri:</i>	10.7	10.8	10.9	11	11.6	11.6	12	12	12.1		
	12.2	12.2	12.2	12.3	12.5	12.5	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6
	12.6	12.7	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.9	12.9	12.9	13
	13	13	13	13	13.1	13.1	13.2	13.3	13.6	14.6	
	11.4[21]	12.4[3]	12.6[4]	12.7[5]	12.8[8]	13[4]	14.3[2]	14.3[3]			
<i>Plioviverrops faventinus:</i>	5	5.3	5.3								
<i>Plioviverrops guerini:</i>	4.7	5	5.5	5.6							
<i>Plioviverrops orbigny:</i>	3.7	4	4.1	4.2	4.3	4.3	4.3	4.5			
	4.5	4.5	4.6								
<i>Protictitherium aegaeum:</i>	6.7										
<i>Protictitherium cingulatum:</i>	4.5										
<i>Protictitherium crassum:</i>	5.5	5.5	5.6	5.7	5.8	5.8	6	6			
	6	6.2	6.2	6.2	6.7	6.9	7	7	7.2[6]		
<i>Protictitherium gaillardi:</i>	5	5.1	5.3	5.4	5.5						
<i>Protictitherium intermedium:</i>	4.2	4.2	4.5	4.5	4.8	4.9	4.9	4.9	4.9		
	5	5.2	5.9								
<i>Protictitherium thessalonikensis:</i>	5										
<i>Thalassictis chinjiensis:</i>	7.5	8.1									
<i>Thalassictis montadai:</i>	9.8	10	10.1	10.2	10.5						
<i>Thalassictis robusta:</i>	9.1	7.9[4]									
<i>Thalassictis spelæa:</i>	7.5	8.8	9.1	8.5[10]							
<i>Tungurictis spocki:</i>	4.8										
<i>Werdelinus africanus:</i>	11	11									

7.3. Yacimientos a partir de los cuales se han obtenido datos para las variables de la dentición de los hiénidos fósiles. (Fossil Localities analyzed in the database)

7.3.1. Yacimientos individuales. (Individual site)

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
Ahl al Oughlam	Morocco	33.567	-7.55
Ain Brimba	Tunisia	33	9
Akhtanizovskaya	Russia	45.228481	37.012939
Akkasdagi	Turkey	38.491	33.647
Aman Kutan	Uzbekistan	39.31	66.936
Amba East	Ethiopia	10.405894	40.453902
Antonios	Greece	40.437093	23.093244
Apollonia (APL)	Greece	40.75	23.3
Ardic-Mordogan	Turkey	38.533	28.633
Arroyo del Val	Spain	41.1756	-1.4466
Artenac C10	France	45.840237	0.336169
Asa Koma	Ethiopia	10.303519	40.233135
Bacton	United Kingdom	52.849274	1.464567
Baeryan Cave	China	27.366666	105.25
Ballestar	Spain	42.369502	1.419075
Baltavar	Hungary	47	17
Baogedawula	China	44.3328	112.871388
Barova cave	Czech Republic	49.4	16.6667
Bazaleti	Georgia	41.9	45
Belka	Ukraine	50.817	28.183
Benson	U.S.A.	31.967861	-110.294517
Beregovaya 1	Russia	50.542	106.914
Borsky Svaty Jur	Slovakia	48.6	17.033333
Botamojnak	Kazakhstan	42.95	77.3
Brisighella	Italy	44.5	11.6
Cal Verde Mine, nea Anita	U.S.A.	34.221436	-112.120081
Can Bayona	Spain	41.387	2.169
Can Llobateres I	Spain	41.5322	2.1411
Can Mata 2	Spain	41.516666	1.795833
Can Poncic	Spain	41.538888	2.073611
Castell de Barberà	Spain	41.525	2.1417
Castro-Arezzo	Italy	43.470503	11.866856
Cerro de la Garita	Spain	40.383	-1.083
Cerro de los Batallones 1	Spain	40.18	-3.78
Cerro de los Batallones 3	Spain	40.18	-3.78
Chang Chia Chuang	China	37.042222	112.990277
Châtillon Saint-Jean	France	45.08826	5.132008
Cherevichnoe 3	Ukraine	46.717	30.633
Chimishlija (Cimislia)	Moldova	46.5	28.8
Chobruchi (Tchobroutchi)	Moldova	46.6	29.7

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
Chou Chia Kou (Pao-Te District)	China	39.011025	111.091652
Cita Canyon	U.S.A.	34.980333	-101.918803
Çobanpinar (Sinap 42)	Turkey	40.212	32.534
Comosi	U.S.A.	32.231886	-110.950108
Conives	France	46.616656	1.461728
Cooper's Cave	South Africa	-26.021674	27.745334
Cornillet 3	France	43.868446	6.186161
Costa San Giacomo FU	Italy	42.65	13.783333
Crespia	Spain	42.197222	6.459722
Crevillente 2	Spain	38.4	-0.5
Csakvar	Hungary	47.4	18.5
Cueva Victoria	Spain	37.632986	-0.82202
Dadingshan	China	32.596388	117.030277
Dafnero (DFN)	Greece	40.15	21.3
Dajushan_laodong	China	32.596388	117.030277
Dajushan_xiliexi	China	32.596388	117.030277
Dikika	Ethiopia	11.05	40.667
Djetis	Java	-8.083333	111.2
Dohk Pathan	India	33.116666	72.233333
Dorn Dürkheim 1	Germany	49.775	8.269
Drimolen	South Africa	-26.085783	27.777316
Dry Mountain	U.S.A.	32.687678	-109.473328
Duncan	U.S.A.	32.721381	-109.105322
Dytiko 3 (DKO)	Greece	41	23
El Golfo de Santa Clara	Mexico	31.687606	-114.497494
Eppelsheim	Germany	49.723	8.979
Escobosa de Calatañazor	Spain	41.613888	-2.853055
Esendere	Turkey	40.509166	27.229444
Esme Akçaköy	Turkey	38.4	28.96
Etouaires	France	45.55	3.25
Figline	Italy	43.616492	11.468729
Foneles	Spain	37.25	-3.1
Fontainhas	Portugal	41.417268	-8.651898
Fouvent-Haute-Saone	France	47.652868	5.669855
Gargas	France	43.060122	0.529462
Geographical Society Cave	Russia	42.866666	133
Gerakarou 1 (GER)	Greece	40.38	23.4
Gladysvale Cave	South Africa	-25.9	27.75
Gombaszoeg	Hungary	48.562756	20.466531
Goyet Cave st. 4	Belgium	50.433	5.0167
Grebeniki	Ukraine	46.883	29.917
Gritsev	Ukraine	49.59	27.12
Grossulovo	Ukraine	47.35	30
Grotta di Cucigliana-Monte Pisano	Italy	43.686944	10.553333
Grotte de Jaurens	France	44.987306	1.563429

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
Grotte de l'Escale	France	43.682747	5.392026
Gulyazi	Turkey	38.27	30.183
Hadjidimovo-1	Bulgaria	41.5	23.833
Hajnácka	Slovakia	48.216666	19.967
Halmyropotamos (HAL)	Greece	38.5	24.2
Hayranli Main Bed	Turkey	39.733333	36.816666
Hostalets de Pierola Inferior	Spain	41.534164	1.765952
Hostalets de Pierola Superior	Spain	41.534164	1.765952
Höwenegg	Germany	47.7	8.7
Hsia Chwang	China	37.834444	112.678611
Hsin Yao (Pao-Te District)	China	39.011025	111.091652
Incarcal	Spain	42.197222	6.459722
Inglis IA	U.S.A.	29.030251	-82.668716
IPM-Moldavia	Moldova	46.591819	29.03957
IVPP ZD0908	China	31.599738	79.747696
Jaurens	France	45.05	1.5
Junggar-Botamoyin	China	46	89
Junggar-Duolebulejin-1	China	46	89
Junggar-Ganqikairixi	China	46	89
Junggar-Tieersihabahe	China	46.666666	88.506666
Kalfa	Moldova	46.54	29.23
Kalimanci 2	Bulgaria	42.5	23.1
Kalmakpaj	Kazakhstan	47.3	85.3
Kanapoi	Kenya	2.5	36
Kedung Brubus	Indonesia	-7.5	111.6667
Kemiklitepe A-B	Turkey	37.5	29
Kent's Cavern	United Kingdom	50.4682	-3.503
Kerassia 3	Greece	38.5	23
Kerassia 4	Greece	38.5	23
Khok Sung	Thailand	14.9799	102.097769
Kishinev	Moldova	47	28.85
Kosh Koba	Ukraine	44.95	34.4
Kromdraai	South Africa	-28	26
Kryopigi	Greece	39.458	21.119
Küçükkyozgat	Turkey	39.917	33.25
Kuruksaj	Tajikistan	38.4	69.7
La Calera	Spain	40.265277	-1.052777
La Faella (Figline, Valdarno Superiore)	Italy	43.623563	11.515157
La Gloria 4	Spain	40.383333	-1.0667
La Goleta	Mexico	19.745189	-101.090017
La Grive L5	France	45.6078	5.2206
La Grive St. Alban	France	45.600533	5.232575
La Puebla de Valverde	Spain	40.2	-0.9
Labeko Koba	Spain	43.2	-2.116666
Lakhuti 2	Tajikistan	38.295	69.895

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
Langebaanweg (LQSM + MPPM)	South Africa	-32.966666	18.15
Langenau 1	Germany	48.485555	10.0997
Lantian-42	China	34	109
Lao Yeh Miao Kou (Pao-Te District)	China	39.011025	111.091652
Layna	Spain	41.05	-2.19
Le Strette	Italy	43.54056	11.608119
Lemudong'o	Kenya	-1.300277	35.978888
Liventsovka (Rostov-on-Don)	Russia	47	40
Longdan	China	35.516666	103.5
Los Mansuetos	Spain	40.35	-1.1167
Los Valles de Fuentidueña	Spain	41	-4.2
Lower Nawata (Lothagam)	Kenya	2.9	36.05
Lunel-Viel	France	43.679722	4.091388
Mahmutgazi	Turkey	38.024	29.409
Makapansgat 3	South Africa	-24.158055	29.166666
Malapa	South Africa	-26.276944	28.101944
Manastirec	Macedonia	41.487507	21.944797
Maragheh	Iran	37.4	46.333333
Meob	Namibia	-24.643055	14.7375
Mianxian-yangjiawan	China	33.166666	106.7
Middle Sinap	Turkey	40.56	32.7
Miñaca Mesa	Mexico	28.455942	-107.428331
Monte Pisano	Italy	43.695513	10.566087
Monte Tuttavista Ass 1	Italy	40.533333	9.633333
Montecarlo	Italy	43.852491	10.666985
Montetignoso (Livorno)	Italy	43.512608	10.331376
Montopoli FU	Italy	43.666666	10.733333
Montredon	France	44.4	3.367
Mosbach	Germany	50.05	8.267
Mt. Luberon	France	43.7	5.4
Mytilinii 1A	Greece	37.75	26.9667
Mytilinii 1B	Greece	37.75	26.9667
Mytilinii 1C	Greece	37.75	26.9667
Mytilinii 4	Greece	37.75	26.9667
Nalaicha	Mongolia	47.76916	107.338997
Nao Ho + Pai Tao Tsun (CE Shanxi)	China	37.890449	113.170263
Nihewan_Xiashagou	China	40.166666	114.166666
Ningyang	China	35.7642	116.7914
Novaja Emetovka 2	Ukraine	46.65	30.6
Novaja Emetovka	Ukraine	46.65	30.6
Novo-Elizavetovka	Ukraine	47	31
Odessa Catacombs	Ukraine	46.5	30.8
Old Crown Basin CRH Locality 11A, Yukon	Canada	67.819	139.904
Olivola FU	Italy	44.166666	10.15
Oosterschelde	Netherlands	51.55	4

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
Pao-Te-Lok.108	China	39	111
Pao-Te-Lok.109	China	39	111
Pao-Te-Lok.30	China	39	111
Pao-Te-Lok.43	China	39.016049	111.091948
Pao-Te-Lok.49	China	39.004166	111.171944
Paracuellos 3	Spain	41.3	-1.5
Pasalar	Turkey	37.434	30.069
Pavlodar	Kazakhstan	52	77
Penghu Channel	Taiwan	23.57119	119.579316
Pentalophos 1 (PNT)	Greece	41	23
Perivolaki	Greece	38.4167	23.5
Perpignan	France	42.683	2.883
Pestlorinc	Hungary	47.26	19.12
Petralona	Greece	40.6667	23
Peyre	France	44.09216	2.999246
Phnom loang	Cambodia	11.25	104.483333
Piera	Spain	41.517971	1.743268
Pikermi	Greece	38.019444	23.991666
Pinjor	India	30.783333	76.916666
Pirro	Italy	42	15.1667
Polgardi	Hungary	47	18.3
Pontlevoy	France	47.4	1.2
Prochoma	Greece	41	22.93
Puente Minero	Spain	40.3667	-1.0833
Qingyang-Lok.115	China	36	108
Qingyang-Lok.116	China	36	108
Qinjang	China	35.701063	107.640979
Ravin de la Pluie (RPL)	Greece	41	22.95
Ravin des Zouaves 1	Greece	41	22.95
Ravin des Zouaves 5	Greece	41	22.95
Ravin X	Greece	38.4	23.4833
Renzidong	China	31.060555	118.096111
Roccaneyra	France	45.55	3.217
ROS-D6	Spain	41.55747	2.088501
Saint Vallier	France	45.167	4.817
Sainzelles	France	45.050341	3.982436
Saldaña (Palencia)	Spain	42.520064	-4.741852
Samos (IMAS)	Greece	37.757222	26.976944
Samos Main Bone Beds	Greece	37.507	26.877
Samos	Greece	37.757	26.977
Sandikli Kinik	Turkey	38.565	30.136
Sant Miquel de Taudell	Spain	41.55	1.983
Santa Fe River 1B	U.S.A.	29.941764	-82.701658
Santa Fe River XV	U.S.A.	29.941764	-82.701658
Santiga (Sabadell)	Spain	41.55	2.1

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
Sarikol Tepe (Sinap 82)	Turkey	40.56	32.71
Senèze	France	43.55	6.24
Sevastopol (Sebastopol)	Ukraine	44.5	33.6
Shamar	Mongolia	50.104	106.192
Shouyang	China	37	113
Sidestrand	United Kingdom	52.908708	1.359835
Sinap 12	Turkey	40.56	32.7
Sinap 4	Turkey	40.55	32.69
Sinap 7	Turkey	40.544	32.7
Sinap 72	Turkey	40.56	32.7
Sinap 91	Turkey	40.55	32.71
Sinap 94	Turkey	40.55	32.69
Sofca	Turkey	39.646	30.179
Sterkfontein 2	South Africa	-26.083333	27.766666
Sterkfontein 4	South Africa	-26.083333	27.766666
Stránská Skála	Czech Republic	49.190427	16.675494
Subsol de Sabadell	Spain	41.33	2.07
Suessenborn	Germany	50.983	11.383
Swartkrans	South Africa	-26.083	27.767
Tabarin	Kenya	0.0672	36.0333
Tairum Nor	China	43.4147	113.1183
Taraklia	Moldova	46.5	29
Tasso FU	Italy	44.016666	11.983333
Tegelen	Netherlands	51.35	6.1667
Terrannuova Braccilioni (Valdarno superiore)	Italy	43.550295	11.610753
Thum Winam Nakin	Thailand	16.35	101.833333
Tiraspol (Kolkotova Balka)	Moldova	46.83	29.6
Titov Veles	Macedonia	41.716	21.776
Tongxin	China	36.984	105.907
Toril 3A	Spain	41.133333	-1.383333
Toros-Menalla	Chad	16.242	16.258
Tsao Chuang	China	37.042222	112.990277
Tu Kou (Pao-Te District)	China	39.011025	111.091652
Tudorovo	Moldova	46.26	30.03
Tunggur-WC	China	43.549166	112.661944
Udabno I	Georgia	41.31	45.23
Untermassfeld	Germany	51.1667	11.1667
Upper Nawata (Lothagam)	Kenya	2.9	36.05
Upper Siwaliks	Pakistan	32.867044	73.83585
Upper Valdarno	Italy	43.566666	11.5
Valdecebro 5	Spain	40.35	-1.033
Vallonet	France	43.757808	7.473754
Vathylakkos 2 (VTK)	Greece	41	23
Vathylakkos 3 (VAT)	Greece	41	23
Vathylakkos (Ravin du Vatilük)	Greece	41	23

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
Venta Micena-2	Spain	37.733	-2.383
Vienna basin	Slovakia	48.553426	17.105694
Vieux Collonges	France	45.9	4.7
Villaroya	Spain	42.08	-2.04
Vivero de Pinos	Spain	40.333333	-1.0833
Vösendorf	Austria	48.1	16.316666
West Turkana LO 6S	Kenya	3.861777	35.816
West Turkana 9	Kenya	4.333	35.867
Wurzburg-Schalksberg	Germany	49.806252	9.937968
Xirochori 1 (XIR)	Greece	41	23
Yanliang	China	22.231666	107.609722
Yuanmo-hominid	China	25.7	101.883
Yushe-Gaozhuang	China	37	113
Yushe-Mazegou	China	37	113
Zasukhino 3	Russia	52	0

Tabla 7.6. Yacimientos de los que se han obtenido medidas dentales para la base de datos de los hiénidos fósiles, país y coordenadas.

Table 7.6. Hyenid fossil sites. Country and coordinates.

7.3.2. Yacimientos agrupados. (Fossil localities with several sites)

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
A	China	34.05	109.15
Lantian-42	China	34.000000	109.000000
Lantian-koujiacun-damiaogou	China	34.100000	109.300000
B	South Africa	-26.083333	27.766666
Swartkrans 1 (Hanging Remnant)	South Africa	-26.083333	27.766666
Swartkrans 1 (Lower bank)	South Africa	-26.083333	27.766666
Swartkrans 2	South Africa	-26.083611	27.766666
Swartkrans 3	South Africa	-26.083333	27.766944
C	South Africa	-24.150000	29.166666
Makapansgat 3	South Africa	-24.158055	29.166666
Makapansgat	South Africa	-24.150000	29.166666
D	South Africa	-26.083333	27.766666
Swartkrans 1 (Hanging Remnant)	South Africa	-26.083333	27.766666
Swartkrans 2	South Africa	-26.083611	27.766666
Swartkrans 3	South Africa	-26.083333	27.766944
E	Tanzania	-3.500000	35.000000
Laetoli_upper unit	Tanzania	-3.500000	35.000000
Laetoli_ndolanya beds	Tanzania	-3.250000	35.166666

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
F	China	39.000000	111.000000
Pao-Te-Lok.109	China	39.000000	111.000000
Pao-Te-Lok.49	China	39.004166	111.171944
Pao-Te-Lok.108	China	39.000000	111.000000
Pao-Te-Lok.30	China	39.000000	111.000000
Pao-Te-Lok.43	China	39.016049	111.091948
Pao-Te-Lok.110	China	39.000000	111.000000
G	China	36.000000	108.000000
Qingyang-Lok.115	China	36.000000	108.000000
Qingyang-Lok.116	China	36.000000	108.000000
H	China	36.964722	103.290555
Songshan-Loc.2	China	36.964722	103.290555
Songshan-Loc.3	China	36.960277	103.279444
I	Turkey	40.540000	32.700000
Sinap 8A	Turkey	40.540000	32.700000
Sinap 8B	Turkey	40.540000	32.700000
J	China	39.000000	111.000000
Hsin-An-Loc.12	China	34.600000	112.200000
Pao-Te-Lok.109	China	39.000000	111.000000
Pao-Te-Lok.31	China	39.000000	111.000000
K	South Africa	-26.083333	27.766666
Sterkfontein 4	South Africa	-26.083333	27.766666
Sterkfontein	South Africa	-26.083	27.767
L	Italy	43.333333	12.002500
Colle Curti FU	Italy	43.002500	13.500000
Farneta FU	Italy	43.333333	12.002500
Pirro FU	Italy	42.150000	15.000000
Slivia FU	Italy	45.116666	14.002500
Tasso FU	Italy	44.016666	11.983333
M	China	39.683300	115.934700
Zhoukoudian 13	China	39.683300	115.934700
Zhoukoudian 9	China	39.683300	115.934700
N	China	36.000000	108.000000
Pao-Te-Lok.49	China	39.004166	111.171944
Pao-Te-Lok.108	China	39.000000	111.000000
Pao-Te-Lok.30	China	39.000000	111.000000
Qingyang-Lok.115	China	36.000000	108.000000
Qingyang-Lok.116	China	36.000000	108.000000
Qingyang	China	36.000000	108.000000
O	Tanzania	-3.500000	35.000000
Laetoli_upper unit	Tanzania	-3.500000	35.000000
Laetoli_lower unit	Tanzania	-3.500000	35.000000
P	France	45.167000	4.817000
Saint Vallier	France	45.167000	4.817000
Saint Vallier Banc LD3	France	45.166700	4.816700

Yacimiento	Pais	Latitud dec	Longitud dec
Q	China	37.000000	113.000000
Yushe-Gaozhuang	China	37.000000	113.000000
Gaozhuang	China	37.286666	113.119000
R	Spain	40.345000	-1.060000
La Gloria	Spain	40.345000	-1.060000
La Gloria 4	Spain	40.383333	-1.066700
S	France	45.604166	5.226588
La Grive L7	France	45.607800	5.220600
La Grive St. Alban	France	45.6005326	5.232575
T	Greece	37.757000	26.977000
Samos	Greece	37.757000	26.977000
Samos Main Bone Beds	Greece	37.507000	26.877000
Samos (DMAS)	Greece	37.757222	26.976944
Samos (IMAS)	Greece	37.757222	26.976944
U	France	45.600533	5.232575
La Grive L7	France	45.607800	5.220600
La Grive St. Alban	France	45.600533	5.232575
La Grive L3	France	45.607800	5.220600
La Grive M	France	45.599000	5.216000
V	Spain	41.538888	2.073611
Can Poncic	Spain	41.538888	2.073611
Can Ponsic I	Spain	41.538888	2.073600

7.4. Dentición carnívoros actuales (Extant carnivore dentition)

7.4.1. Ejemplares carnívoros actuales. (Specimens)

• Familia Canidae:

- *Alopex lagopus*: 109 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 169, 22717, 19391, 86, 22716, 35381, 22809, 143903, 22715, 77830, 28115, 35371, 15605, 15604, 19325, 19330, 19327, 19331, 28118, 28114, 275536, 19322, 18260, 19328, 19323, 18261, 19329, 19324, 18262, 19326, 40973, 40976, 40979, 40977, 40974, 40975, 40978, 200672, 40981, 40980, 40982, 42148, 42146, 42145, 42144, 42147, 42149, 10206, 10205, 10085, 10204, 10208, 10172, 10169, 200673, 10173, 31650, 10207, 10171, 10174, 10209, 73335, 10226, 73334, 73338, 10691, 81, 73340, 82, 73339, 10692, 34517, 34518, 34519, 34520, 34810, 34521, 19481, 19482, 31331, 31414, 31416, 31399, 37439, 15637, 37442, 31377, 31378, 31335, 37438, 37440, 37441, 18257, 18255, 18256, 31280, 28117, 18259, 18258, 18252, 18253, 18250, 18251, 22951, 19484, 83, 28116, 18249, 18247.
- *Atelocynus microtis*: 6 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 95284, 10095, 76031 (I), 76031 (II), 76579, 98639.
- *Canis adustus*: 37 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 80925, 117598, 80661, 117597, 80924, 216344, 81039, 116335, 52049, 160997, 160998, 116343, 116333, 160990, 116334, 83130, 36377, 83131, 80662, 114174, 114173, 114259, 179136, 114255, 169447, 54212, 27725, 114278, 117595, 34733, 83737, 52051, 52057, 33322, 52052, 119945, 81037.
- *Cuon alpinus*: 8 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 60775, 99636, 54544, 54842, 54984, 102083, 101773, 101882.
- *Canis aureus*: 31 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 54032, 10071, 30? , 29, 32, 54030, 31, 10072, 47, 117599, 34, 54033, 117596, 88712, 88709, 88708, 80, 54033, 81041, 81040, 81026, 27727, 27726, 27733, 27739, 27732, 27735, 187714, 114175, 54515, 54516.
- *Chrysocyon brachyurus*: 5 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 71179, 133941, 36962, 120999, 41315.
- *Canis latrans*: 6 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 14153, 14154, 14155, 131833, 99653, 141170.
- *Canis lupus*: 19 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 98226, 98232, 98230, 98227, 98231, 19493, 18217, 74, 18215, 42084, 111, 18214, 171172, 121086, 34967, 134943, 5379/6767, 5378, 17466.
- *Canis mesomelas*: 70 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 3770, 202853, 80653, 233009, 233008, 80652, 233010, 27729, 90359, 27734 (I), 27730, 27734 (II), 27736, 27728, 34731, 34734, 34732, 187717, 54206, 79138, 54213, 54207, 54211, 54208, 179139, 54208, 179137, 114513, 54209, 165113, 165117, 165116, 165114, 165115, 169095, 114279, 114261, 114272, 70167, 114258, 114277, 114260, 114280, 114274, 114286, 82398, 161148, 161150, 114178, 114176, 161143, 114179, 114180,

161145, 161146, 205145, 161144, 187715, 205146, 187711, 187712, 187716, 187713, 114228, 187719, 81058, 54031, 54028, 81227, 81038.

- *Canis simensis*: 4 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 81001, 214798, 81034, 214799.
- *Cerdocyon thous*: 11 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 35002, 80028, 139230, 96179, 134049, 133925, 214708, 214709, 214703, 214706, 214710.
- *Lycalopex culpaeus*: 19 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 66739, 60562, 42565, 262663, 214205, 244656, 147547, 60570, 35945, 36454, 66738, 36454? , 126572, 66737, 46534, 36455, 62088, 67089, 67087.
- *Lycalopex griseus*: 23 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 91672, 135085, 135081, 90050, 33292, 33293, 69584, 69583, 91098, 41510, 41508, 41502, 41509, 41503, 41505, 41504, 41506, 41507, 17440A, 17441, 17440, 17441B, 14081.
- *Lycalopex gymnocercus*: 23 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 235989, 235991, 235988 (I), 235988 (II), 205754, 205758, 205752, 205753, 205760, 205759, 205761, 205757, 205765, 205769, 205764, 205768, 205771, 205776, 205775, 205794, 205778, 205790, 205792.
- *Lycalopex vetulus*: 10 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 70091, 133929, 133928, 133937, 133926, 133927, 100091, 100100, 391, 349.
- *Vulpes zerda*: 10 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 22881, 167850, 90319, 80265, 244366, 165933, 80019, 70126, 90156, 80017.
- *Lycaon pictus*: 10 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 35295, 120942, 82082, 82080, 82081, 82083, 82086, 82084, 82087, 82088.
- *Lycalopex sechurae*: 9 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 36457, 46525, 46530, 46532, 63709, 46533, 46531, 46527, 46528.
- *Nyctereutes procyonoides*: 13 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 22792, 55915, 43142, 57340, 84438, 45333, 59322, 59323, 43139, 57113, 58370, 84342, 38326.
- *Otocyon megalotis*: 5 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 42960, 233011, 70030, 85155, 85156.
- *Speothos venaticus*: 11 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 184688, 98640, 136285, 37472, 175306, 167846, 98560, 98559, 98558, 76035, 76806.
- *Urocyon cinereoargenteus*: 28 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 15612, 10416/12419, 5377/6764, 22741, 10496, 70441, 90/33, 77838, 90/34, 35695, 35416, 35682, 208387, 208380, 208396, 208392, 208379, 208381, 208395, 208398, 208378, 208399, 208383, 208377, 208397, 208393, 208389, 208375.
- *Vulpes macrotis*: 4 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 15843, 15982, 22696, 131834.
- *Vulpes ruepellii*: 1 ejemplar: University of Michigan, 122374.

- *Vulpes vulpes*: 9 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 77818, 77846, 77881, 24190, 35392, 100006, 100079, 18697, 35454.
- *Canis rufus*: 1 ejemplar medido en el American Museum of Natural History. Su sigla es: AMNH 100225.
- *Vulpes velox*: 12 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 100190, 100215, 80127, 19019, 15871, 14811, 14810, 15870, 15872, 589, 24419, 16609.
- *Vulpes fulva*: 23 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 90346, 2089, 4368, 34982, 35011, 34982, 4279, 411, 16160, 3835, 17979, 16287, 166441, 35393, 10287, 2074, 10495, 13906, 3752, 3749/4819, 70388, 80209, 100205.
- *Urocyon littoralis*: 10 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: 13794, 13796, 13797, 13798, 13799, 13800, 13805, 13815, 13827, 19294.
- *Vulpes bengalensis*: 3 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 54517, 54517?, 54526.
- *Vulpes cana*: 1 ejemplar: 1911722.
- *Vulpes chama*: 2 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 148759, 81260.
- *Vulpes corsac*: 1 ejemplar medido en el American Museum of Natural History. Su sigla es: AMNH 85021.
- *Vulpes ferrilata*: 3 ejemplares: 5462, 39753, 151104.
- *Vulpes pallida*: 3 ejemplares medidos en el American Museum of Natural History. Sus siglas son: AMNH 82295, 82198, 82296.

• **Familia Felidae:**

- *Acinonyx jubatus*: 20 ejemplares (2 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Estocolmo, Suecia, 8 del Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido, 2 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de París, Francia y 8 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, Alemania). Sus siglas son: NRM A59-5107, A59-1319, NHM 1926.6.4.5, 1927.2.11.16, 1905.11.5.10, 1935.2.3.1, 1931.1.3.3, 1927.9.20.3, 1867.4.12.179, 1981744, MNHN 1935-444, 1937-614, ZMB 46446, 56292, 16812, 56285, 56294, 56290, 56301, 56308.
- *Neofelis nebulosa*: 14 ejemplares (1 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Estocolmo, Suecia, y 13 del Museo de Historia Natural de Londres). Sus siglas son: NRM A58-5711, NHM 55.1644, 47.685, 43.65, 1938.11.30.24, 1938.11.30.23, 58.6.2449, 1961-217, 30.3.3.5, 30.3.3.4, 1938.11.30.22, 39336, 1977.17, 1903.4.9.2.
- *Puma concolor*: 13 ejemplares (10 del Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido y 3 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, Alemania). Sus siglas son: NHM 1901.11.14.21, 40.359, 1934.9.2.39, 1934.9.10.65, 1899.2.22.2, 1837.3.15.7, 35.3.28.1, 1926.1.12.3, 1901.3.21.16, 1913.10.24.27, MNHN 1952-1, 1914-259, 1880-486.
- *Panthera leo*: 27 ejemplares (2 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Estocolmo, Suecia, 3 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de París, Francia, 12 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, Alemania, 2 del Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido y 8 del Museo Nacional de Ciencias

Naturales de Madrid, España). Sus siglas son: NRM A59-5005, A62-1235, MNHN 1942-169, 1983-119, 1950-6, ZMB 55247, 28557, 55309, 55312, 55336, 55264, 55295, 55250, 55299, 55350, 55289, 55315, NHM 31.2.1.5, 87.730, MNCN 3977, 16825, 16824, 16823, 4261, 4260, 3979, 3978.

- *Panthera onca*: 10 ejemplares (2 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Estocolmo, Suecia, 1 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de París, Francia y 7 del Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido). Sus siglas son: NRM A58-3363, A60-7901, MNHM 1970-102, NHM 1845.8.25.22, 1935.3.6.2, 1935.3.6.1, 1851.8.25.12, 1936.5.26.3, 1870.3.10.19, 1926.12.4.29.
- *Panthera pardus*: 21 ejemplares (2 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Estocolmo, Suecia, 8 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, Alemania, 3 del Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido, 3 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de París, Francia y 5 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, España). Sus siglas son: NRM A59-5135, A60-5501, ZMB 13453, 48215, 45069, 16666, 56410, 56470, 34305, 56473, NHM 35.10.22.41, 29.9.26.2, 66796, MNHN 1917-167, A-1857, 1934-12, MNCN 4259, 4043, 3984, 3983, 3982.
- *Panthera tigris*: 32 ejemplares (4 valores máximos y mínimos para anteroposteriores P3, P4, p3, p4 y m1 y 2 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Estocolmo, Suecia, 14 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, Alemania, 7 del Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido y 1 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de París, Francia) Sus siglas son: NRM A58-6002, A58-1986, ZMB 22150, 66394, 87040, 12057, 12413, 13138, 14367, 56044, 56045, 56048, 56040, 28792, 7620, 28794, NHM 1938.8.12.5, 61452, 1938.8.12.1, 1884.1.22.6, 32.5.7.5, 78.2456, 89371, MNHN 1887-357.
- *Uncia uncia*: 12 ejemplares (1 Ejemplar de Siberia, no.926, 1 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, Alemania, 8 del Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido y 1 del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Estocolmo, Suecia). Sus siglas son: ZMB 47690, NHM 32.8.21.2, 75.2283, 84.2090, 47.37, 33.7.20.2, 32.8.21.1, 1938.6.28.3, 81.1498, NRM A58-2954.
- *Puma Yagouaroundi*: medias de (48,48,0,0,49,49,50,50,0,0,47,47,46,46,47,47,47).
- *Lynx canadensis*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 98131).
- *Lynx lynx*: medias de (27,25,0,0,27,27,28,26,0,25,23,22,25,26,26,24,28,26).
- *Lynx rufus*: 3 ejemplares (36-0-5, 36-0-4, 36-4-S8).
- *Felis silvestris*: media de 11.
- *Felis catus*: medias de (0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,19,19,21,21,20,20,20,21).
- *Felis margarita*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 118429).
- *Felis chaus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 122370).
- *Prionailurus bengalensis*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan 37636) y rangos máximos y mínimos.
- *Prionailurus viverrinus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 37636).
- *Prionailurus planices*: Rangos máximos, mínimos y media.
- *Felis manul*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 177415).
- *Leopardus colocolo*: medias de (16,16,0,0,20,19,20,21,0,0,19,19,18,18,18,18,19,19).
- *Leopardus geoffroyi*: medias de (65, 66, 0, 0, 71, 71, 72, 72, 0, 0, 63, 62, 66, 66, 66, 66, 66, 66, 66, 66).

- *Leopardus tigrinus*: medias de (35,35,0,0,35,35,35,35,0,0,34,34,34,34,34,34,34,34).
- *Leopardus pardalis*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 79533).
- *Leopardus wiedii*: medias de (39,39,0,0,40,40,40,40,0,0,40,40,40,40,40,40,40,40).
- *Catopuma temminckii*: S/N, medido con tpsDig2.
- *Pardofelis marmorata*: rangos máximos, mínimos y media.
- *Caracal caracal*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 166222).
- *Lynx pardinus*: 34 machos y 22 hembras de Doñana, 13 machos y 7 hembras de Toledo, 8 machos y 4 hembras de Sierra Morena.
- *Prionailurus rubiginosus*: rangos máximos, mínimos y media.
- *Leopardus guigna*: medias de (8,8,0,0,8,8,8,0,0,7,7,7,7,2,6,7).
- *Leopardus jacobitus*: 2 ejemplares (CBF 445, CGECM 027).
- *Catopuma badia*: rangos máximos, mínimos y media.

• **Familia Ursidae:**

- *Ursus maritimus*: Cráneo y maxila medidos con tpsDig2 del University of Michigan Museum of Zoology, 100779, diversos ejemplares del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, del Museo de Historia Natural de Londres y del Museo de Historia Natural de Nueva York (Uma.20.10.11.1; Uma.1937.5.6.3; Uma1937.5.6.4; UMA.1937.5.6.7; Uma1938.11.17.14; 30 ejemplares medidos con tpsDig2 sin siglar) media de caninos superiores y medias de machos y hembras de Groenlandia.
- *Helarctos malayanus*: Cráneo del Museum of Natural History, University of Kansas (s/n) medido con tpsDig2. diversos ejemplares decididos por Borja Figueirido del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, del Museo de Historia Natural de Londres y del Museo de Historia Natural de Nueva York (10 datos de denticiones mandibulares sin sigla y 22 ejemplares medidos con tpsDig2, sin sigla) y media de 27 medias de caninos superiores.
- *Melursus ursinus*: ejemplar medido con tpsDig2, MoLSKCL. Z776. diversos ejemplares decididos por Borja Figueirido del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, del Museo de Historia Natural de Londres y del Museo de Historia Natural de Nueva York (23 medidos con tpsDig2 a partir de 17 siglados (54465_3; 54467_27; Mur.18.3.13.44; Mur.20.10.27.1; Mur.20.10.27.5; Mur.29.6.1.8; Mur.31.1.10.8; Mur.34.10.18.7; Mur.36.1.22.1; Mur.36.1.22.2; Mur.36.1.22.4; Mur.36.1.22.6; Mur.36.3.13.44; Mur.62.1963; Mur.62.1964; Mur.69.162; Mur.88.3.20.1) y 6 individuos sin siglar) y 11 individuos cedidos con los datos de las medidas), además de una media de 12 individuos.
- *Ursus arctos*: ejemplar medido con tpsDig2 del University of Michigan Museum of Zoology, 75500. diversos ejemplares decididos por Borja Figueirido del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, del Museo de Historia Natural de Londres y del Museo de Historia Natural de Nueva York (43 medidas con tpsDig2, mas 32 con los datos de las medidas), media de 118 anteroposterior del M2, media de 10 anchuras canino superior machos, media de 15 anchuras de canino superior hembras, medias de 52 individuos, medias de 33 individuos.
- *Ursus thibetanus*: ejemplar medido con tpsDig2 (Cráneo DKY_1392 procedente del Mammalian Crania Photografic Archive). diversos ejemplares decididos por Borja Figueirido del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, del Museo de Historia Natural de Londres y del Museo de Historia Natural de Nueva York (22

medidas con tpsDig2, mas 11 con los datos de las medidas), medias de 25, 25 carniceras superiores medidas con tpsDig2 a partir de gráfica bivariente.

- *Ursus americanus*: ejemplar medido con tpsDig2 del University of Michigan Museum of Zoology, 60907. diversos ejemplares decididos por Borja Figueirido del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, del Museo de Historia Natural de Londres y del Museo de Historia Natural de Nueva York (9 medidas con tpsDig2, mas 13 con los datos de las medidas), y medias de 30 individuos.
- *Tremarctos ornatus*: 4 ejemplares medidos con tpsDig2 (ND To4, FMNH 142010, MUSM To1 y ND To1). diversos ejemplares decididos por Borja Figueirido del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, del Museo de Historia Natural de Londres y del Museo de Historia Natural de Nueva York (11 medidas con tpsDig2 (To.55.12.24.309; To.73.6.27.5; To.73.6.27.11; To.78.8.31.12; To.1938.3617; To.97261) y una sin siglar y 2 con los datos de las medidas.
- *Ailuropoda melanoleuca*: 12 medidas con tpsDig2 (37026; 17246; 17542; 85761; 147746; 147745; 89029; 110451; 110454; 89030; 89028; 110452) y cráneo reproducción UMA medido con calibre digital.

• Familia Mustelidae:

- *Lontra canadensis*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 103352).
- *Enhydra lutris*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 103762).
- *Galictis cuja*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 174833).
- *Galictis vittata*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 115521).
- *Mustela frenata*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 82577).
- *Neovison vison*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 97999).
- *Mustela nivalis*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 83260).
- *Mustela putorius*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 98648).
- *Mustela nigripes*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 103451).
- *Mustela erminea*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 86233).
- *Eira barbara*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 126847).
- *Martes pennanti*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 173984).
- *Gulo gulo*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 98100).
- *Martes americana*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 97783).
- *Martes foina*: 7 ejemplares (ZIN 36262, 36263, 36268, 36264, 36266, 36265, 36267).
- *Meles meles*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 102216).
- *Taxidea taxus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 77317).
- *Mellivora capensis*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 8093).
- *Melogale moschata*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 97616).
- *Martes martes*: 5 ejemplares (ZIN 36270, 36271, 36272, 36273, 36274).

• Familia Viverridae:

- *Paradoxorus hermaphroditus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 85365).
- *Paguma larvata*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 97621).

- *Hemigalus derbyanus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 144127).
- *Viverricula indica*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 97619).
- *Genetta tigrina*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 107925).
- *Genetta genetta*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 24280).
- *Paradoxorus jerdoni*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 5887).

• **Familia Herpestidae:**

- *Atilax paludinosus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 98654).
- *Herpestes edwardsii*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 122377).
- *Herpestes ichneumon*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 23982).
- *Herpestes javanicus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 75161).
- *Cynictis penicillata*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 103553).
- *Galerella sanguinea*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 113416).
- *Ichneumia albicauda*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 107924).
- *Paracynictis selousi*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 8098).
- *Suricata suricatta*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 103554).
- *Crossarchus obscurus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 15238).
- *Helogale parvula*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 11572).
- *Mungos mungo*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 107926).

• **Familia Eupleridae:**

- *Fossa fossana*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 5749898).
- *Galidia elegans*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 318105).
- *Galidictis fasciata*: media de 15 ejemplares.
- *Galidictis grandidiensis*: 2 ejemplares (MCZ 45983 (Holotipo), AMNH 100478 (Paratipo)).
- *Cryptoprocta ferox*: 3 ejemplares completos (Milne-Edwards, AM240 y AMNH 188213) y medias anteroposteriores de 16 P2, 16 P3, 16 P4, 13 M1, 11 p2, 13 p3, 13 p4 y 13 m1).
- *Salanoia concolor*: 1 ejemplar (BMNH 1878.5.10.5).
- *Salanoia durrelli*: 1 ejemplar (BMNH 2005.209).
- *Eurpleres goudotii*: 1 ejemplar (MCZ 45959).

• **Familia Procyonidae:**

- *Procyon lotor*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 98905).

- *Procyon cancrivorus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 146502).
- *Potos flavus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 114645).
- *Nasua narica*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 83182).
- *Bassariscus astutus*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 62902).
- *Bassaricyon alleni*: dos ejemplares (FMNH 65789 y FMNH 70727) y media de 34 ejemplares.
- *Nasua nasua*: 1 ejemplar medido con tpsDig2 (University of Michigan, 124457).

• **Familia Ailuridae:**

- *Ailurus fulgens*: ejemplar UMA 76, medido con calibre digital.

7.4.2. Medidas carnívoros actuales. (Measurements for extant carnivores)

7.4.2.1 Medias de la dentición superior. (Means for the upper dentition variables)

Espece	CL	CW	P1L	P1W	P2L	P2W	P3L	P3W	P4L	P4W	M1L	M1W	M2L	M2W
<i>Proteles cristatus</i>	9.5	5.9												
<i>Alopex lagopus</i>	6.2	3.9	4.8	2.9	7.5	3.2	8.3	3.3	13.6	6.9	8.2	11.3	4.4	6.9
<i>Atelocynus microtis</i>	7.9	5.0	4.6	2.5	7.8	2.8	9.1	3.5	15.4	8.4	10.9	14.0	7.1	10.5
<i>Canis adustus</i>	7.3	4.4	4.2	2.7	7.8	2.9	9.2	3.3	15.3	7.2	11.2	14.1	7.3	10.4
<i>Cuon alpinus</i>	9.0	5.4	5.7	3.8	8.5	4.3	10.4	4.9	19.1	9.4	12.2	15.2	4.9	7.4
<i>Canis aureus</i>	7.5	4.1	5.1	3.4	8.7	3.6	10.1	3.9	16.6	7.5	11.5	14.4	6.5	10.2
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	10.9	6.9	6.0	4.2	10.3	4.9	12.4	5.9	20.5	10.2	16.0	19.6	10.5	14.9
<i>Canis latrans</i>	8.9	5.4	5.4	3.6	11.0	4.1	12.8	4.5	20.3	9.1	12.8	17.4	7.4	11.6
<i>Canis lupus</i>	13.1	8.4	8.0	5.3	14.4	6.0	16.0	6.8	95.8	13.5	16.3	21.7	8.7	13.6
<i>Canis mesomelas</i>	7.4	4.5	4.5	2.9	7.9	3.2	8.9	3.7	16.9	7.8	10.9	14.6	6.2	18.0
<i>Canis simensis</i>	8.5	5.6	4.9	3.1	8.7	3.6	10.7	4.0	16.3	7.7	12.6	15.3	7.7	11.3
<i>Cerdocyon thous</i>	6.2	3.9	4.1	2.7	7.2	3.2	7.8	3.4	13.8	6.8	10.3	13.1	6.7	9.5
<i>Lycalopex culpaeus</i>	9.0	5.6	4.4	3.1	8.9	3.5	10.3	3.9	16.7	8.0	10.3	14.8	6.6	10.9
<i>Lycalopex griseus</i>	5.4	3.3	3.5	2.2	6.4	2.5	7.1	2.6	12.7	6.3	8.8	12.0	5.8	8.9
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	6.3	3.7	3.7	2.4	7.6	2.9	8.3	3.1	14.1	6.4	9.9	13.2	6.6	9.9
<i>Lycalopex vetulus</i>	4.5	2.9	3.0	2.0	5.5	2.4	6.0	2.6	10.1	4.8	7.8	10.0	6.0	8.3
<i>Vulpes zerda</i>	2.5	1.3	2.7	1.6	4.5	1.8	5.0	2.0	8.6	3.3	6.1	8.9	3.9	6.4
<i>Lycaon pictus</i>	11.0	7.1	6.7	4.9	10.1	5.1	12.0	5.7	20.3	10.5	15.2	18.5	7.2	9.7
<i>Lycalopex sechurae</i>	4.7	3.0	3.0	2.1	6.2	2.3	7.2	2.6	11.5	5.5	8.2	10.9	5.7	8.2
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	4.8	2.9	3.4	2.3	5.4	2.4	6.2	2.7	10.7	5.1	8.5	10.3	5.2	6.9
<i>Otocyon megalotis</i>	4.4	2.8	2.4	1.7	4.1	2.1	4.8	2.5	6.5	4.8	5.6	6.7	4.9	6.4
<i>Speothos venaticus</i>	6.6	4.5	4.5	3.7	7.3	4.3	8.0	4.7	14.3	6.6	8.1	9.9	2.8	3.1
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	4.5	2.9	3.7	2.3	5.9	2.5	6.5	2.8	11.8	5.2	8.8	33.1	6.0	8.4
<i>Vulpes macrotis</i>	4.5	2.7	3.3	1.8	5.8	2.1	6.9	2.3	11.3	4.7	7.2	10.0	4.3	6.9
<i>Vulpes rueppellii</i>	3.9	2.2			5.6		6.2	1.8	9.8	4.4	7.1	9.2	4.7	6.8
<i>Vulpes vulpes</i>	7.0	4.6	4.8	2.9	8.2	3.1	9.1	3.3	14.5	7.4	8.9	12.0	5.0	7.7
<i>Canis rufus</i>			7.3	4.9	12.6	5.6	14.8	6.0	22.9		15.0	20.0	8.8	13.5
<i>Vulpes velox</i>			3.6	2.1	6.8	2.5	7.5	2.7	12.0		7.5	10.5	4.6	7.2
<i>Vulpes fulva</i>			4.7	2.9	8.6	3.1	9.4	3.4	14.7		9.3	12.6	5.3	8.3
<i>Urocyon littoralis</i>	4.2	2.8			4.3		4.8	2.2	7.9	4.4	6.6	8.1	4.2	5.8
<i>Vulpes bengalensis</i>	4.3	2.2	3.4	2.1	5.5	2.2	6.4	2.4	10.4	4.0	8.0	10.6	5.5	8.7
<i>Vulpes cana</i>	3.8	1.6			5.2		5.6	1.1	9.7	3.9	6.8	8.3	4.0	5.4
<i>Vulpes chama</i>	3.7	2.4	2.9	1.9	5.4	2.3	6.3	2.8	11.3	4.9	7.8	10.8	6.0	9.1
<i>Vulpes corsac</i>	5.2	2.6			7.9	3.0	8.4	3.6	12.6	4.7	7.7	10.2	4.7	7.4
<i>Vulpes ferrilata</i>	7.8	4.4			8.5		9.1	2.7	13.0	6.3	7.8	10.8	5.2	7.8
<i>Vulpes pallida</i>	3.4	2.0	3.2	1.9	4.4	1.8	5.1	2.1	8.6	3.9	6.7	9.0	5.1	7.2
<i>Acinonyx jubatus</i>	10.0	8.7			2.8	3.0	13.9	6.2	22.6	9.0	4.5	6.4		
<i>Neofelis nebulosa</i>	11.1	7.9			2.3	1.9	12.5	5.8	19.1	9.8	3.2	6.2		
<i>Puma concolor</i>	12.8	10.5			5.1	3.9	15.7	8.3	22.6	11.6	3.7	6.9		
<i>Panthera leo</i>	22.7	16.6			8.9	6.9	24.5	12.1	35.3	17.1	5.8	11.0		
<i>Panthera onca</i>	16.7	13.4			7.0	5.0	17.2	9.4	26.6	13.6	3.9	8.0		
<i>Panthera pardus</i>	13.6	10.7			4.9	3.6	16.2	8.0	24.3	12.5	3.5	7.1		

Especie	CL	CW	P1L	P1W	P2L	P2W	P3L	P3W	P4L	P4W	M1L	M1W	M2L	M2W
<i>Panthera tigris</i>	22.3	16.4			7.1	5.4	21.6	10.3	33.1	16.2	5.7	9.8		
<i>Uncia uncia</i>	11.5	9.3			6.0	4.7	14.6	7.9	23.5	12.1	3.6	5.7		
<i>Puma yagouaroundi</i>	5.1	3.6			2.3	1.8	7.4	3.7	11.7	5.3	1.8	1.8		
<i>Lynx canadensis</i>														
<i>Lynx lynx</i>	9.5	7.5					12.3	6.4	19.1	8.8	0.7	1.5		
<i>Lynx rufus</i>														
<i>Felis silvestris</i>	5.2	3.8					6.9	3.4	10.9	5.3	1.6	2.5		
<i>Felis catus</i>														
<i>Felis margarita</i>														
<i>Felis chaus</i>														
<i>Prionailurus bengalensis</i>														
<i>Prionailurus viverrinus</i>														
<i>Prionailurus planiceps</i>														
<i>Felis manul</i>														
<i>Leopardus colocolo</i>	5.6	3.9			0.9	0.6	7.2	3.7	11.9	5.3	0.8	1.1		
<i>Leopardus geoffroyi</i>	5.7	4.0			0.7	0.6	7.6	3.7	12.1	5.5	0.7	1.0		
<i>Leopardus tigrinus</i>	4.2	3.1			1.0	0.8	6.2	3.1	10.0	4.6	0.7	1.0		
<i>Leopardus pardalis</i>														
<i>Leopardus wiedii</i>	5.2	3.7			0.9	0.6	6.7	3.5	10.9	5.3	0.7	1.6		
<i>Catopuma temminckii</i>														
<i>Pardofelis marmorata</i>														
<i>Caracal caracal</i>														
<i>Lynx pardinus</i>	7.4	6.0					10.1	4.9	14.9	7.1				
<i>Prionailurus rubiginosus</i>														
<i>Leopardus guigna</i>	4.2	3.1			0.8	0.5	6.1	3.0	9.7	4.7	1.8	3.1		
<i>Leopardus jacobitus</i>	6.4	5.2					9.7	4.3	13.0	7.2				
<i>Catopuma badia</i>														
<i>Ursus maritimus</i>	24.6	16.2					6.1	4.9	15.1	9.3	18.8	14.7	25.9	14.3
<i>Helarctos malayanus</i>	23.4	17.5					7.6	6.0	10.5	7.7	15.4	13.7	19.8	13.2
<i>Melursus ursinus</i>	20.8	12.9			3.9	3.1	4.0	3.2	11.5	8.9	16.4	11.4	19.7	11.1
<i>Ursus arctos</i>	20.8	13.2					7.7	5.8	16.0	12.4	23.1	17.3	30.3	19.3
<i>Ursus thibetanus</i>	20.8	12.9			3.2	1.8	2.8	1.8	13.0	8.7	18.5	13.3	28.3	15.4
<i>Ursus americanus</i>	17.7	12.2			3.1	3.1	3.8	3.8	10.9	8.6	17.8	13.2	26.2	14.3
<i>Tremarctos ornatus</i>	17.4	11.7			4.5	2.5	5.0	2.5	11.5	9.0	16.5	12.5	21.5	14.5
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	16.9	11.9	3.7	3.3	13.0	6.6	19.2	12.5	23.6	18.8	24.2	26.9	33.9	25.5
<i>Aonyx cinerea</i>														
<i>Lutra lutra</i>														
<i>Hydrictis maculicollis</i>														
<i>Lontra canadensis</i>	8.2	5.8	3.0	2.1	5.6	4.1	8.5	5.0	12.4	10.8	9.3	12.5		
<i>Lontra felina</i>														
<i>Lontra longicaudis</i>														
<i>Enhydra lutris</i>	10.5	7.4			4.3	4.1	9.8	7.1	12.4	17.6	13.8	19.3		
<i>Galictis cuja</i>	5.3	3.5			2.6	2.0	4.9	2.8	8.5	5.3	3.2	6.3		
<i>Galictis vittata</i>	5.9	3.7			3.4	2.4	4.9	3.1	8.9	6.0	4.8	8.2		
<i>Pteronura brasiliensis</i>														

Especie	CL	CW	P1L	P1W	P2L	P2W	P3L	P3W	P4L	P4W	M1L	M1W	M2L	M2W
<i>Mustela frenata</i>	2.7	1.8			2.1	1.2	2.9	1.5	5.2	2.8	2.4	4.1		
<i>Neovison vison</i>	4.4	2.9			3.4	1.9	4.9	2.2	7.3	4.9	4.5	6.4		
<i>Mustela nivalis</i>	1.7	1.0			1.1	0.8	1.7	0.8	3.1	1.6	1.3	2.4		
<i>Mustela putorius</i>	4.5	3.3			2.5	1.9	4.5	2.5	7.8	4.2	3.5	6.1		
<i>Mustela nigripes</i>	5.8	3.6			3.1	1.9	4.4	2.8	8.0	4.2	3.1	6.3		
<i>Mustela erminea</i>	2.2	1.5												
<i>Ictonyx striatus</i>														
<i>Eira barbara</i>	9.0	6.5			4.1	3.7	6.7	4.9	9.6	10.4	5.9	9.4		
<i>Martes pennanti</i>	6.7	3.9	3.9	3.3	5.2	2.9	6.9	3.3	11.1	5.9	6.4	10.2		
<i>Gulo gulo</i>	10.4	6.9	4.0	3.8	6.3	4.5	9.2	5.9	19.3	11.3	7.4	11.7		
<i>Martes americana</i>	5.1	3.2	2.7	2.0	4.8	2.5	5.6	2.8	8.1	5.0	6.0	6.4		
<i>Martes foina</i>														
<i>Martes flavigula</i>														
<i>Arctonyx collaris</i>														
<i>Meles meles</i>	7.8	5.9	1.8	1.5	4.6	3.2	6.0	3.8	9.1	8.3	13.5	11.7		
<i>Taxidea taxus</i>	8.4	6.0			4.1	2.9	6.4	4.0	10.7	10.4	8.4	11.9		
<i>Mellivora capensis</i>	11.8	8.5			7.1	5.0	10.7	7.7	15.1	11.6	7.3	13.1		
<i>Melogale moschata</i>	3.5	2.6	2.4	1.7	3.3	1.8	3.9	2.0	6.6	4.9	4.7	5.9		
<i>Martes martes</i>														
<i>Arctictis binturong</i>														
<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	7.1	4.1	2.8	2.0	4.9	2.8	5.4	4.3	7.4	7.2	5.7	8.0	3.8	4.6
<i>Paguma larvata</i>	5.4	2.5	3.2	1.9	4.4	2.0	5.7	3.2	5.8	4.7	4.7	5.6	1.9	2.5
<i>Hemigalus derbyanus</i>	5.6	3.2	4.1	2.3	5.9	3.0	6.6	4.8	7.8	6.9	6.1	7.3	5.1	5.8
<i>Arctogalidia trivirgata</i>														
<i>Civettictis civetta</i>														
<i>Viverra zibetha</i>														
<i>Viverra tangalunga</i>														
<i>Viverricula indica</i>	5.2	3.6	3.5	1.6	5.7	2.6	6.3	3.2	9.6	6.0	6.2	7.5	3.6	5.2
<i>Genetta tigrina</i>	5.2	2.5	2.7	1.6	5.0	2.4	5.7	2.9	8.0	5.1	4.8	7.8	2.1	3.7
<i>Genetta genetta</i>	4.5	2.6	3.0	1.5	6.0	2.0	5.8	2.9	7.9	4.6	4.7	7.3	2.4	3.6
<i>Paradoxurus jerdoni</i>	7.2	4.4			5.5	2.2	6.5	2.8	9.8	6.0	8.9	9.9	5.8	8.1
<i>Atilax paludinosus</i>	7.6	5.4	2.7	2.3	6.0	4.3			10.0	7.9			7.3	8.9
<i>Herpestes edwardsii</i>	4.4	2.7	2.3	1.6	4.3	2.4	4.9	3.0	7.5	5.6	4.4	5.2	1.6	3.7
<i>Herpestes ichneumon</i>	5.6	4.0	3.3	2.3	5.8	2.9	6.2	4.5	7.8	6.1	6.0	7.4	4.4	6.6
<i>Herpestes javanicus</i>	3.6	2.3	2.2	1.5	3.9	2.1	4.3	3.3	6.9	4.8	3.9	4.9	1.4	2.9
<i>Cynictis penicillata</i>	3.9	2.7	1.6	1.5	3.8	1.7	4.3	3.2	6.2	4.6	3.7	4.9	2.3	4.2
<i>Galerella sanguinea</i>	3.6	2.0	1.8	1.4	3.7	2.0	4.2	2.5	6.7	4.4	4.0	5.0	2.0	3.5
<i>Ichneumia albicauda</i>	4.6	1.9			4.6	2.0	7.0	4.0	5.4	5.8				
<i>Paracynictis selousi</i>	4.2	2.6					4.7	4.0	5.8	5.6	3.9	6.2	2.5	4.3
<i>Suricata suricatta</i>	4.0	2.5			3.3	1.9	3.7	2.9	4.7	4.7	3.8	5.4	2.8	4.4
<i>Crossarchus obscurus</i>	3.3	2.0			3.6	1.8	4.3	2.9	5.1	4.4	3.4	5.6	3.0	4.8
<i>Helogale parvula</i>	3.4	2.0			3.0	1.8	3.1	2.4	4.7	4.1	3.1	4.7	2.0	3.8
<i>Mungos mungo</i>	4.1	2.7			3.6	2.6	4.1	3.9	5.1	5.6	3.8	5.1	2.8	4.2
<i>Liberiictis kuhni</i>														
<i>Herpestes auropunctatus</i>														

Especie	CL	CW	P1L	P1W	P2L	P2W	P3L	P3W	P4L	P4W	M1L	M1W	M2L	M2W
<i>Bdeogale nigripes</i>														
<i>Dologale dybowskii</i>														
<i>Helogale hirtula</i>														
<i>Herpestes naso</i>														
<i>Rynchogale melleri</i>														
<i>Fossa fossana</i>	6.1	3.9	3.5	2.3	6.0	3.7	7.2	4.1	9.3	6.9	6.3	8.2	5.2	6.2
<i>Galidia elegans</i>	4.6	3.0			3.4	2.3	4.6	2.6	8.5	4.6	4.0	5.7	1.5	2.4
<i>Galidictis fasciata</i>									6.4	4.2	4.1	6.7	2.0	3.8
<i>Galidictis grandidiensis</i>									8.1	5.9	4.6	8.3	2.7	5.2
<i>Cryptoprocta ferox</i>	8.7	6.5			6.0	3.4	9.7	6.2	16.2	8.2	6.8	3.0		
<i>Salanoia concolor</i>	3.2	2.3			3.4	2.1	4.4	2.5	6.3	4.6	4.4	6.1	2.6	4.0
<i>Salanoia durrelli</i>	4.3	2.6			3.5	2.5	3.8	2.7	6.6	5.1	4.5	5.4	2.2	4.0
<i>Eupleres goudotii</i>	2.2	1.3	2.1	1.3	2.4	1.2	3.4	1.6	4.7	3.1	3.9	3.5	3.2	3.2
<i>Eupleres major</i>														
<i>Procyon lotor</i>	6.9	4.8	3.7	2.4	5.1	3.2	5.9	5.1	8.7	8.5	9.2	9.5	7.5	8.5
<i>Procyon cancrivorus</i>	5.6	4.4	3.1	3.0	5.3	4.0	6.4	5.7	9.3	10.2	11.0	11.4	7.6	8.4
<i>Potos flavus</i>	5.8	4.2			4.6	3.1	4.8	4.3	5.6	6.0	5.8	6.1	4.9	4.6
<i>Nasua narica</i>	7.1	4.3	4.0	1.7	4.2	2.8	4.9	4.1	6.8	6.9	7.5	7.0	7.3	7.7
<i>Bassariscus astutus</i>	3.9	2.6	2.5	1.6	4.1	2.2	4.3	2.5	7.2	5.4	5.5	7.2	3.4	5.1
<i>Bassaricyon alleni</i>	4.6	3.4	2.8	2.1	3.6	2.2	3.9	3.0	4.2	4.8	5.1	5.5	3.8	4.7
<i>Nasua nasua</i>	5.6	2.8	3.7	2.0	4.7	2.8	6.3	4.7	7.0	6.4	7.9	7.3	6.6	7.7
<i>Ailurus fulgens</i>	4.8	2.9			5.7	3.5	7.1	6.1	7.4	8.8	8.9	9.9	7.3	9.3

7.4.2.2 Medias de la dentición inferior. (Means for the lower dentition variables)

Especie	cL	cW	p1L	p1W	p2L	p2W	p3L	p3W	p4L	p4W	m1L	m1W	m2L	m2W	m3L	m3W
<i>Proteles cristatus</i>	8.3	6.3														
<i>Alopex lagopus</i>	6.8	4.1	3.8	2.7	7.4	3.2	8.1	3.3	8.9	4.1	13.6	5.3	6.0	6.0	2.8	2.3
<i>Atelocynus microtis</i>	7.6	4.7	3.7	2.1	7.7	3.1	9.1	3.4	9.6	4.5	15.6	6.8	9.3	6.4	4.2	3.8
<i>Canis adustus</i>	7.4	4.8	3.6	2.4	7.6	3.3	8.4	3.5	9.8	4.4	16.3	6.9	8.9	6.3	4.6	3.9
<i>Cuon alpinus</i>	9.4	6.1	4.5	3.2	8.1	4.1	9.4	4.6	11.7	5.7	20.3	7.9	7.0	5.9		
<i>Canis aureus</i>	7.2	4.6	4.4	2.9	8.0	3.6	9.2	3.9	10.4	4.6	17.7	6.8	8.4	6.2	4.2	3.6
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	10.6	7.0	5.4	3.8	9.8	5.4	12.1	5.9	13.7	6.7	23.1	9.7	12.3	8.5	6.8	6.1
<i>Canis latrans</i>	8.8	5.8	4.5	3.3	9.9	4.4	11.4	4.7	12.5	5.7	21.9	8.1	9.7	7.0	4.5	4.2
<i>Canis lupus</i>	14.1	8.7	6.1	4.6	12.7	6.0	14.0	6.5	15.5	7.8	27.9	11.6	11.6	8.5	5.6	5.4
<i>Canis mesomelas</i>	7.6	4.8	3.6	2.5	7.4	3.3	8.3	3.6	9.7	4.4	17.4	7.1	7.9	6.0	7.1	3.4
<i>Canis simensis</i>	9.0	5.9	3.9	3.0	8.0	4.0	9.2	4.1	10.4	4.8	18.9	7.0	9.7	6.3	4.8	4.1
<i>Cerdocyon thous</i>	6.3	3.9	3.7	2.4	6.8	3.2	7.9	3.4	8.8	4.2	14.7	6.2	8.3	6.1	4.4	3.8



Especie	cL	cW	p1L	p1W	p2L	p2W	p3L	p3W	p4L	p4W	m1L	m1W	m2L	m2W	m3L	m3W
<i>Lycalopex culpaeus</i>	9.6	5.7	4.1	2.7	8.9	3.6	9.8	3.8	10.5	4.6	16.9	7.0	8.8	5.8	4.2	3.8
<i>Lycalopex griseus</i>	5.4	3.5	3.2	2.0	6.1	2.6	6.9	2.6	7.4	3.1	13.2	5.4	7.1	5.1	3.6	3.0
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	6.4	4.0	3.4	2.3	7.2	3.0	8.1	3.1	8.8	3.8	14.7	6.2	8.1	6.0	4.0	3.4
<i>Lycalopex vetulus</i>	4.6	3.0	2.9	1.7	5.2	2.3	6.0	2.5	6.6	3.1	11.0	5.1	7.0	5.2	4.0	3.4
<i>Vulpes zerda</i>	2.8	1.4	2.4	1.4	4.6	1.8	5.0	1.9	5.4	2.2	8.6	3.8	5.0	3.8	2.5	2.4
<i>Lycaon pictus</i>	10.4	7.3	5.7	4.2	9.8	5.0	11.3	5.5	13.0	6.4	24.5	9.4	10.2	7.2	4.7	4.7
<i>Lycalopex sechurae</i>	4.7	3.1	3.0	2.0	6.0	2.5	6.9	2.8	7.5	3.4	11.9	5.2	6.9	5.0	3.7	3.2
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	4.6	2.9	3.2	1.9	5.2	2.4	5.8	2.6	6.8	3.2	12.0	5.0	6.2	4.3	2.9	2.3
<i>Otocyon megalotis</i>	4.3	2.8	2.1	1.3	3.9	2.1	4.5	2.3	5.5	2.9	6.6	3.8	5.5	4.3	5.1	4.1
<i>Speothos venaticus</i>	7.7	4.9	3.5	3.1	7.1	4.1	8.0	4.4	8.4	4.5	14.2	6.0	3.9	3.8		
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	4.7	2.9	3.3	2.1	5.6	2.6	6.1	2.7	7.6	3.6	12.8	5.4	7.2	5.1	3.3	2.9
<i>Vulpes macrotis</i>	4.2	2.9	2.9	1.7	6.1	2.2	6.8	2.3	7.7	2.9	12.1	4.5	5.8	4.0	2.8	2.4
<i>Vulpes rueppellii</i>	4.4	2.3	2.8		6.0		6.3	1.6	6.9	2.1	11.1	3.7	5.6	3.4	3.0	
<i>Vulpes vulpes</i>	7.2	4.7	3.9	2.7	8.0	3.2	8.8	3.3	9.6	4.1	14.9	5.6	6.7	4.7	3.1	2.9
<i>Canis rufus</i>			5.5	4.5	12.1	5.6	12.9	5.8	14.2	6.8	24.8	10.0	10.7	8.2	6.0	4.7
<i>Vulpes velox</i>			3.0	1.9	6.8	2.5	7.4	2.7	7.8	3.2	12.4	4.8	5.7	4.2	2.7	2.3
<i>Vulpes fulva</i>			3.9	2.6	8.3	3.3	9.0	3.3	9.8	4.1	15.2	5.8	7.0	5.0	3.3	3.0
<i>Urocyon littoralis</i>	4.1	2.7					4.4	2.1	5.9	2.6	9.4	3.9	4.9	3.4		
<i>Vulpes bengalensis</i>	4.2	2.3	2.9	1.8	5.7	2.3	6.4	2.4	7.0	3.0	10.9	4.7	6.8	4.9	3.9	3.4
<i>Vulpes cana</i>	3.6	1.7					5.4	1.3	6.1	1.6	10.9	3.6	5.5	2.8		
<i>Vulpes chama</i>	3.9	2.2	2.6	1.5	5.7	2.5	6.4	2.7	7.3	3.5	11.4	5.0	6.7	5.2	4.1	3.3
<i>Vulpes corsac</i>	5.2	3.0	3.8	2.3	7.6	2.8	8.2	3.3	8.6	4.0	13.4	5.2	5.9	4.5		
<i>Vulpes ferrilata</i>	8.3	4.4					9.2	3.0	9.6	3.8	14.4	5.3	6.2	4.5		
<i>Vulpes pallida</i>	3.7	2.0	3.0	1.8	4.5	1.9	5.4	2.1	5.9	2.6	9.1	4.1	5.7	3.9	3.3	2.7
<i>Acinonyx jubatus</i>	9.3	6.9					12.6	5.7	15.5	6.4	17.3	7.5				
<i>Neofelis nebulosa</i>	10.1	7.0					9.0	4.6	13.4	6.3	13.8	6.3				
<i>Puma concolor</i>	12.8	9.2					12.8	6.8	15.8	8.1	16.9	8.2				
<i>Panthera leo</i>	21.7	15.0					17.4	9.2	25.6	12.9	26.2	12.7				
<i>Panthera onca</i>	16.4	12.0					14.0	7.4	19.0	9.2	19.1	9.8				
<i>Panthera pardus</i>	13.0	9.7					11.7	5.8	17.2	8.4	17.5	8.2				
<i>Panthera tigris</i>	20.3	14.5					15.2	7.6	22.5	10.3	24.4	12.0				
<i>Uncia uncia</i>	11.6	8.6					11.8	6.5	16.1	7.5	17.0	8.3				
<i>Puma yagouaroundi</i>	5.0	3.8					6.0	3.2	7.6	3.7	8.9	4.0				
<i>Lynx canadensis</i>							9.4		11.1		14.1					
<i>Lynx lynx</i>	9.4	7.1					10.1	5.4	12.7	6.0	16.0	7.0				
<i>Lynx rufus</i>							8.0	4.2	10.3	4.8	12.9	5.5				
<i>Felis silvestris</i>	4.9	3.4					5.9	3.7	7.2	3.2	8.1	3.4				
<i>Felis catus</i>	4.5	3.3					5.3	2.5	7.0	3.0	7.6	3.5				
<i>Felis margarita</i>																
<i>Felis chaus</i>							6.8		9.4		10.8					
<i>Prionailurus bengalensis</i>	4.2						5.0	2.4	6.6	3.0	7.4	3.2				
<i>Prionailurus viverrinus</i>																
<i>Prionailurus planiceps</i>	5.8						6.2	2.6	8.4	3.0	8.2	3.2				
<i>Felis manul</i>																
<i>Leopardus colocolo</i>	5.4	4.1					6.2	3.3	7.7	3.8	9.2	4.0				

Especie	cL	cW	p1L	p1W	p2L	p2W	p3L	p3W	p4L	p4W	m1L	m1W	m2L	m2W	m3L	m3W
<i>Leopardus geoffroyi</i>	5.4	4.0					6.2	2.9	7.8	3.5	9.1	3.9				
<i>Leopardus tigrinus</i>	4.2	3.2					5.1	2.4	6.5	2.9	7.6	3.3				
<i>Leopardus pardalis</i>																
<i>Leopardus wiedii</i>	5.2	3.8					5.8	2.8	7.5	3.4	8.2	3.7				
<i>Catopuma temminckii</i>							9.5		12.1		15.7					
<i>Pardofelis marmorata</i>	5.9						5.6	2.9	8.0	3.8	9.1	4.0				
<i>Caracal caracal</i>																
<i>Lynx pardinus</i>							7.5	4.1	10.1	4.8	12.7	5.6				
<i>Prionailurus rubiginosus</i>	3.8						4.0	2.0	5.4	2.3	6.6	2.6				
<i>Leopardus guigna</i>	4.4	3.1					5.1	2.4	6.5	2.9	7.1	3.1				
<i>Leopardus jacobitus</i>	8.1	4.7					7.6	4.2	9.2	4.5	11.2	4.8				
<i>Catopuma badia</i>	5.2						5.9	3.0	7.8	3.4	9.0	3.8				
<i>Ursus maritimus</i>	22.4	14.9	7.6	5.2	5.7	3.6			13.2	6.9	21.2	9.2	20.4	11.2	15.6	11.8
<i>Helarctos malayanus</i>	23.6	16.2	10.1	7.2	3.9	4.0	4.5	4.2	8.8	6.6	17.7	9.0	17.3	11.1	12.2	10.4
<i>Melursus ursinus</i>	22.1	14.1	6.2	3.8	6.6	4.1	7.6	4.2	11.1	5.8	17.8	8.8	16.4	10.5	11.3	9.2
<i>Ursus arctos</i>	23.3	14.3	6.8	5.0	4.4	4.2	5.4	4.5	13.5	8.0	24.7	12.1	26.0	16.0	21.4	16.6
<i>Ursus thibetanus</i>	19.5	11.3	7.4	5.2	4.8	4.2	4.7	4.0	10.0	5.8	20.0	8.9	20.4	11.8	16.2	12.5
<i>Ursus americanus</i>	18.3	10.7	6.3	3.8	5.6	2.9	4.9	3.5	9.9	5.7	19.1	9.2	19.9	12.1	16.1	12.7
<i>Tremarctos ornatus</i>	15.8	8.8	6.5	4.3	5.0	3.6	5.1	3.6	7.5	5.2	18.4	8.8	18.1	10.7	12.2	9.8
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	17.4	12.5			11.2	6.0	16.5	9.6	22.2	13.3	30.1	20.2	24.5	20.6	19.0	19.8
<i>Aonyx cinerea</i>																
<i>Lutra lutra</i>																
<i>Hydrictis maculicollis</i>																
<i>Lontra canadensis</i>	8.9	5.1			5.3	3.3	5.9	3.6	7.6	4.3	13.9	8.1	5.4	5.9		
<i>Lontra felina</i>																
<i>Lontra longicaudis</i>																
<i>Enhydra lutris</i>	9.1	7.3			4.5		7.5	5.3	11.5	10.0	16.9	13.6	6.7	10.2		
<i>Galictis cuja</i>					2.3		4.0		4.9		7.0		2.6			
<i>Galictis vittata</i>	6.0	3.8			3.6	1.9	4.4	2.7	5.0	3.0	10.3	4.4	3.3	2.9		
<i>Pteronura brasiliensis</i>																
<i>Mustela frenata</i>	2.9	1.9			1.8	1.3	2.5	1.3	3.3	1.8	5.7	2.1	1.6	1.3		
<i>Neovison vison</i>	4.8	3.0			3.3	1.9	3.5	2.3	4.7	2.8	8.5	3.6	2.5	2.5		
<i>Mustela nivalis</i>	1.9	1.3			1.1	0.7	1.5	0.9	1.8	1.0	4.0	1.3	0.9	0.7		
<i>Mustela putorius</i>	4.5	3.0			2.2	1.6	3.2	2.2	4.3	2.6	8.4	3.2	2.8	2.4		
<i>Mustela nigripes</i>	4.8	3.5			3.0	2.1	3.5	2.3	4.4	3.0	9.3	3.4	2.4	2.1		
<i>Mustela erminea</i>	2.0	1.2			2.0		2.0		2.8		6.2		1.4			
<i>Ictonyx striatus</i>																
<i>Eira barbara</i>	8.9	6.4			5.1	3.5	6.5	4.0	7.8	4.4	10.9	5.5	3.9	4.0		
<i>Martes pennanti</i>	6.6	4.1	3.6	2.6	5.7	2.8	6.3	2.8	7.6	3.6	12.8	5.5	4.3	4.3		
<i>Gulo gulo</i>	10.0	6.6	3.5	3.5	5.3	4.3	7.1	4.8	9.9	5.6	18.4	7.6	5.8	4.3		
<i>Martes americana</i>	5.8	3.4	2.4	2.2	3.9	2.8	5.3	2.4	5.9	2.8	9.0	3.9	3.4	3.7		
<i>Martes foina</i>	4.5	4.0			4.2	2.3	4.9	2.5	5.8	2.8	9.9	4.0				
<i>Martes flavigula</i>																
<i>Arctonyx collaris</i>																
<i>Meles meles</i>	9.7	5.4	2.7	1.7	6.1	3.4	6.1	3.4	7.3	3.9	16.1	7.6	6.1	6.6		

Especie	cL	cW	p1L	p1W	p2L	p2W	p3L	p3W	p4L	p4W	m1L	m1W	m2L	m2W	m3L	m3W
<i>Taxidea taxus</i>	7.4	5.4			4.1	2.6	5.6	2.9	8.3	4.5	12.4	6.1	5.1	4.7		
<i>Mellivora capensis</i>	11.3	7.6			5.6	4.0	7.2	4.9	9.7	6.0	15.4	6.8				
<i>Melogale moschata</i>	4.3	2.4	2.5	1.8	3.2	1.9	3.7	1.9	5.1	2.5	7.3	3.3	2.3	2.5		
<i>Martes martes</i>	4.3	3.6	1.8	1.3	4.2	2.5	4.9	2.2	5.8	2.7	9.6	3.8				
<i>Arctictis binturong</i>																
<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	6.7	3.2			4.9	3.2	5.4	3.6	6.9	4.9	9.3	6.4	5.2	4.5		
<i>Paguma larvata</i>	5.4	1.9	3.2	1.8	4.4	2.1	4.7	2.3	6.9	3.6	10.0	6.5	4.5	3.7		
<i>Hemigalus derbyanus</i>	4.3		3.8		6.4		7.2		7.7		6.9		5.2			
<i>Arctogalidia trivirgata</i>																
<i>Civettictis civetta</i>																
<i>Viverra zibetha</i>																
<i>Viverra tangalunga</i>																
<i>Viverricula indica</i>	5.4	2.9	3.5	1.5	4.9	2.3	5.6	2.6	6.9	3.4	8.7	4.4	4.0	3.9		
<i>Genetta tigrina</i>	4.5	2.4	3.0	1.9	5.0	2.2	5.5	2.3	6.1	2.8	7.6	3.8	3.3	2.8		
<i>Genetta genetta</i>	5.0	2.4	2.9	1.5	5.9	1.9	6.6	2.2	6.3	2.8	7.6	3.7	3.5	2.7		
<i>Paradoxurus jerdoni</i>	5.7	3.2	4.7	2.6	6.4	2.8	7.1	3.5	9.0	5.1	10.4	4.9	6.2	5.4		
<i>Atilax paludinosus</i>	8.6	5.1	2.8	2.6	5.7	4.4										
<i>Herpestes edwardsii</i>	4.6	2.5	1.6	1.4	3.7	2.0	4.5	2.2	5.5	2.7	7.1	3.7	3.9	2.6		
<i>Herpestes ichneumon</i>	6.0	3.6	2.9	2.2	5.1	3.0	6.1	3.0	7.2	3.9	7.8	4.3	7.1	4.3		
<i>Herpestes javanicus</i>	4.2	2.2	1.8	1.1	3.4	1.6	4.1	1.8	4.6	2.5	5.9	3.2	2.7	2.1		
<i>Cynictis penicillata</i>	4.1	2.3	1.4	1.2	3.5	2.1	4.2	2.1	5.1	2.2	5.7	3.0	4.6	2.4		
<i>Galerella sanguinea</i>	3.4	2.0			3.1	1.9	3.9	2.1	4.7	2.4	5.4	2.9	3.1	2.2		
<i>Ichneumia albicauda</i>	3.8	1.9			4.5	2.2	5.7	2.6	8.0	3.9						
<i>Paracynictis selousi</i>	4.4	2.9			4.7	2.6	4.9	2.8	6.1	3.3	5.6	3.6	4.7	3.1		
<i>Suricata suricatta</i>	4.2	2.2			3.4	2.2	3.8	2.3	5.0	2.8	4.8	3.1	4.3	3.0		
<i>Crossarchus obscurus</i>	3.4	2.3			3.0	1.7	3.9	1.9	4.4	2.2	5.1	3.1	4.3	2.7		
<i>Helogale parvula</i>	3.4	2.0			2.9	1.8	3.0	2.1	3.7	2.4	4.1	2.7	3.6	2.2		
<i>Mungos mungo</i>	3.8	2.6			3.3	2.2	4.1	2.6	4.8	2.8	4.6	3.1	4.4	2.7		
<i>Liberiictis kuhni</i>																
<i>Herpestes auropunctatus</i>																
<i>Bdeogale nigripes</i>																
<i>Dologale dybowskii</i>																
<i>Helogale hirtula</i>																
<i>Herpestes naso</i>																
<i>Rynchogale melleri</i>																
<i>Fossa fossana</i>																
<i>Galidia elegans</i>	5.9	3.9	2.2	2.1	5.5	3.2	6.5	3.4	8.0	3.6	9.9	4.6	7.8	4.3		
<i>Galidictis fasciata</i>											5.7	3.4	3.5	2.4		
<i>Galidictis grandidiensis</i>											7.1	4.4	4.1	3.1		
<i>Cryptoprocta ferox</i>	8.1	6.0	1.7	1.7	5.8	3.6	8.2	6.2	9.9	6.8	12.8	6.1				
<i>Salanoia concolor</i>	3.4	2.3			3.3	1.8	4.0	2.2	5.0	2.5	6.2	3.2	4.1	2.7		
<i>Salanoia durrelli</i>	3.5	2.9			3.8	2.6	4.2	2.6	5.1	2.9	6.0	3.2	3.7	2.9		
<i>Eupleres goudotii</i>	1.1	0.7	1.7	0.8	2.5	0.8	2.7	1.3	3.4	1.1	3.9	1.5	4.8	1.9		
<i>Eupleres major</i>																
<i>Procyon lotor</i>	6.9	3.9	3.5	2.3	4.7	2.9	5.2	3.6	8.2	5.3	11.4	7.0	11.6	6.3		

Especie	cL	cW	p1L	p1W	p2L	p2W	p3L	p3W	p4L	p4W	m1L	m1W	m2L	m2W	m3L	m3W
<i>Procyon cancrivorus</i>	6.1	4.1	3.5	2.6	5.2	3.4	5.7	4.1	8.5	6.3	11.5	8.2	9.9	6.9		
<i>Potos flavus</i>	6.2	3.8	3.8	3.0	4.5	3.2	5.6	3.9	6.7	4.6	5.2	4.1	4.9	4.0		
<i>Nasua narica</i>	7.7	5.6	3.8	2.0	4.8	2.6	5.7	3.3	7.9	4.3	8.7	5.8	9.5	5.6		
<i>Bassariscus astutus</i>	4.5	2.3	2.0	1.4	3.7	1.9	4.1	2.0	5.1	2.3	7.6	3.4	5.5	3.1		
<i>Bassaricyon alleni</i>	3.8	2.7	2.9	1.7	3.9	2.2	3.9	2.6	4.8	3.4	5.6	4.3	4.8	3.7		
<i>Nasua nasua</i>	4.0	2.8	3.2	1.8	4.9	2.5	5.6	3.2	7.4	4.4	8.1	5.7	8.7	5.5		
<i>Ailurus fulgens</i>	5.5	3.6	2.2	1.8	4.9	2.9	6.5	3.9	7.7	4.2	11.2	5.5	10.9	5.3		

7.5. Medias masas corporales carnívoros actuales. (Mean body masses for extant carnivores)

Especies actuales	BM (Kg)	Especies actuales	BM (Kg)
<i>Vulpes lagopus</i>	4.57	<i>Galictis cuja</i>	1.75
<i>Atelocynus microtis</i>	9.83	<i>Galictis vittata</i>	2.48
<i>Canis adustus</i>	9.93	<i>Pteronura brasiliensis</i>	24
<i>Cuon alpinus</i>	15.97	<i>Mustela frenata</i>	0.16
<i>Canis aureus</i>	10.41	<i>Neovison vison</i>	0.99
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	24	<i>Mustela nivalis</i>	0.04
<i>Canis latrans</i>	12.47	<i>Mustela putorius</i>	0.64
<i>Canis lupus</i>	43.97	<i>Mustela nigripes</i>	0.89
<i>Canis mesomelas</i>	9.38	<i>Mustela erminea</i>	0.08
<i>Canis simensis</i>	14.51	<i>Mustela kathiah</i>	1.56
<i>Cerdocyon thous</i>	6.3	<i>Ictonyx striatus</i>	1.04
<i>Lycalopex culpaeus</i>	7.28	<i>Melogale moschata</i>	2
<i>Lycalopex griseus</i>	4.08	<i>Eira barbara</i>	4.5
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	4.87	<i>Martes pennanti</i>	3.45
<i>Lycalopex vetulus</i>	3.92	<i>Gulo gulo</i>	15.04
<i>Vulpes zerda</i>	1.21	<i>Martes americana</i>	1.02
<i>Lycaon pictus</i>	23.48	<i>Martes foina</i>	1.7
<i>Lycalopex sechurae</i>	3.6	<i>Martes martes</i>	1.25
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	6.08	<i>Martes flavigula</i>	3.05
<i>Otocyon megalotis</i>	4.03	<i>Arctonyx collaris</i>	10.33
<i>Speothos venaticus</i>	6.06	<i>Meles meles</i>	12.12
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	4.46	<i>Taxidea taxus</i>	9.41
<i>Vulpes bengalensis</i>	2.5	<i>Mellivora capensis</i>	9.13
<i>Vulpes chama</i>	2.97	<i>Arctictis binturong</i>	11.95
<i>Vulpes corsac</i>	2.95	<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	3.44
<i>Vulpes macrotis</i>	2.12	<i>Paradoxurus jerdoni</i>	2.35

Especies actuales	BM (Kg)	Especies actuales	BM (Kg)
<i>Vulpes pallida</i>	2.8	<i>Paguma larvata</i>	4.3
<i>Vulpes rueppellii</i>	1.67	<i>Hemigalus derbyanus</i>	2.22
<i>Vulpes vulpes</i>	5.12	<i>Cynogale bennettii</i>	4.18
<i>Canis rufus</i>	30	<i>Arctogalidia trivirgata</i>	2.25
<i>Vulpes velox</i>	2.48	<i>Civettictis civetta</i>	13.33
<i>Vulpes fulva</i>	4.63	<i>Viverra zibetha</i>	8
<i>Acinonyx jubatus</i>	50.29	<i>Viverra tangalunga</i>	5.82
<i>Neofelis nebulosa</i>	18.42	<i>Viverricula indica</i>	3.23
<i>Puma concolor</i>	55.5	<i>Genetta tigrina</i>	1.76
<i>Panthera leo</i>	159.87	<i>Genetta genetta</i>	1.82
<i>Panthera onca</i>	73.63	<i>Atilax paludinosus</i>	3.24
<i>Panthera pardus</i>	47.73	<i>Herpestes edwardsii</i>	1.45
<i>Panthera tigris</i>	136.63	<i>Herpestes ichneumon</i>	3.13
<i>Uncia uncia</i>	42.23	<i>Herpestes javanicus</i>	0.63
<i>Puma yagouaroundi</i>	6.53	<i>Cynictis penicillata</i>	0.71
<i>Lynx canadensis</i>	14.36	<i>Galerella sanguinea</i>	0.58
<i>Lynx lynx</i>	15.22	<i>Ichneumia albicauda</i>	3.75
<i>Lynx rufus</i>	9.14	<i>Paracynictis selousi</i>	1.78
<i>Felis silvestris</i>	4.88	<i>Suricata suricatta</i>	0.77
<i>Felis catus</i>	6.2	<i>Crossarchus obscurus</i>	1.33
<i>Felis margarita</i>	2	<i>Helogale parvula</i>	0.31
<i>Felis chaus</i>	7.6	<i>Mungos mungo</i>	1.56
<i>Prionailurus bengalensis</i>	4.23	<i>Liberiictis kuhni</i>	1.72
<i>Prionailurus viverrinus</i>	10.25	<i>Herpestes auropunctatus</i>	0.55
<i>Prionailurus planiceps</i>	2	<i>Bdeogale nigripes</i>	2.77
<i>Felis manul</i>	3.48	<i>Dologale dybowskii</i>	0.3
<i>Leopardus colocolo</i>	3	<i>Helogale hirtula</i>	0.3
<i>Leopardus geoffroyi</i>	3.7	<i>Herpestes naso</i>	3.48
<i>Leopardus tigrinus</i>	2.4	<i>Rynchogale melleri</i>	2.41
<i>Leopardus pardalis</i>	11.17	<i>Fossa fossana</i>	2.26
<i>Leopardus wiedii</i>	3.27	<i>Galidia elegans</i>	0.8
<i>Catopuma temminckii</i>	12	<i>Galidictis fasciata</i>	0.55
<i>Pardofelis marmorata</i>	3.75	<i>Galidictis grandidieri</i>	1.525
<i>Caracal caracal</i>	12.77	<i>Cryptoprocta ferox</i>	6.8
<i>Ursus maritimus</i>	350	<i>Salanoia concolor</i>	0.7
<i>Helarctos malayanus</i>	50	<i>Salanoia durrelli</i>	0.6
<i>Melursus ursinus</i>	105	<i>Eupleres goudotii</i>	2.61
<i>Ursus arctos</i>	105	<i>Procyon lotor</i>	6.31
<i>Ursus thibetanus</i>	125	<i>Procyon cancrivorus</i>	6.37
<i>Ursus americanus</i>	110	<i>Potos flavus</i>	2.62
<i>Tremarctos ornatus</i>	105	<i>Nasua narica</i>	4.67
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	92.5	<i>Bassariscus astutus</i>	1
<i>Aonyx cinerea</i>	3.02	<i>Bassaricyon alleni</i>	1.28
<i>Lutra lutra</i>	9.04	<i>Nasua nasua</i>	3.51
<i>Hydrictis maculicollis</i>	4	<i>Ailurus fulgens</i>	5.43

Especies actuales	BM (Kg)	Especies actuales	BM (Kg)
<i>Lontra canadensis</i>	8.1	<i>Crocota crocuta</i>	62.79
<i>Lontra felina</i>	4.5	<i>Parahyaena brunnea</i>	40.28
<i>Lontra longicaudis</i>	10	<i>Hyaena hyaena</i>	36.31
<i>Enhydra lutris</i>	28.83	<i>Proteles cristatus</i>	8.16

7.6. Ejemplares de las especies actuales incluidos en la presente tesis. (Specimens analyzed)

Museo Nacional de Ciencias Naturales de Estocolmo, Suecia (Naturhistoriska Riksmuseet, NRM)		
Especie	n	ID
<i>Crocota crocuta</i>	7	NRM A58-3676, NRM A58-1327, NRM A58-0201, NRM A59-2299, NRM A58-3674, NRM A58-0301, NRM A58-3682
<i>Hyaena hyaena</i>	4	NRM A60-5561, NRM A59-5005, NRM A58-0401, NRM A58-0252
<i>Parahyaena brunnea</i>	3	NRM A58-1974, NRM A68-0001, NRM A58-1975
Museo Nacional de Ciencias Naturales de París, Francia (Muséum National d'Histoire Naturelle, MNHN)		
Especie	n	ID
<i>Crocota crocuta</i>	3	MNHN 1972-400, MNHN 1972-399, MNHN 1962-1534
<i>Hyaena hyaena</i>	2	MNHN 1962-1531, MNHN 1921-215
<i>Parahyaena brunnea</i>	-	-
Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido (Natural History Museum, NHM)		
Especie	n	ID
<i>Crocota crocuta</i>	8	NHM 66.791, NHM 1938.5.10.2, NHM 39.437, NHM 23.3.4.19, NHM 1938.5.10.3, NHM 39407, NHM 39416, NHM 39.3599
<i>Hyaena hyaena</i>	7	NHM 34.11.28.12, NHM 34.11.28.5, NHM 34.8.4.7, NHM 85.8.1.50, NHM 35.1.1.1, NHM 34.11.28.18, NHM 26.10.8.73
<i>Parahyaena brunnea</i>	6	NHM 35.9.1.284, NHM 35.9.1.288, NHM 26.12.7.330, NHM 35.9.1.289, NHM 35.9.1.286, NHM 66.5.2.1
Museo Nacional de Ciencias Naturales de Berlín, Alemania (Museum für Naturkunde: Zoologisches Museum, ZMB)		
Especie	n	ID
<i>Crocota crocuta</i>	1	ZMB s/n
<i>Hyaena hyaena</i>	4	ZMB 82352, ZMB 82319, ZMB 14825, ZMB 82333
<i>Parahyaena brunnea</i>	6	ZMB 33685, ZMB 82370, ZMB 16809, ZMB s/n, ZMB 16810, ZMB s/n

Appendix 7.7

Ecuaciones para la estima de las masas corporals en hiénidos basadas en algunos elementos de esqueleto postcranial (las medidas están en milímetros y los logaritmos en base decimal).

Equation to estimate the body mass in hyaenids based on some elements from the postcranial skeleton (measurements are in mm. and Logs are decimal logarithms).

a) Ecuaciones (Equation):

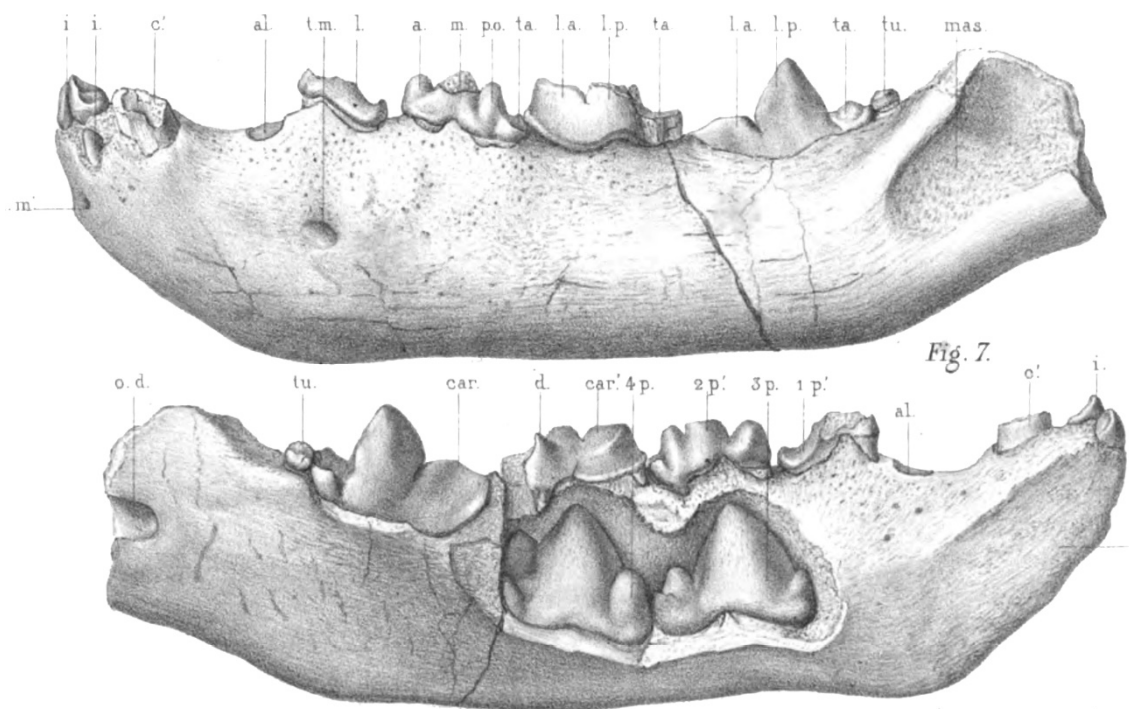
Variable	Coefficient	Significance
Constant	-2.453	<0.0001
Log Humerus Length	-0.325	0.665
Log Humerus anterior-posterior diameter	1.167	0.020
Log Femur Length	0.900	0.254
Log Femur medio-lateral diameter	0.888	0.177

b) Publicaciones a partir de las cuales se han recopilado datos del esqueleto postcranial para las hienas fósiles. (Sources for the data in fossil hyaenids):

·Adcrocuta eximia:
GAUDRY, A. (1862). Animaux Fossiles et Géologie de l'Attique. D'Après les recherches faites en 1855-56 et en 1860, sous les auspices de l'Académie des Sciences. France, Paris. <i>Librairie de la Société Géologique de France</i> . F. Savy (Ed.) Paris. 475pp.
KOVACHEV, D. (2012). A complete skeleton of <i>Adcrocuta eximia</i> (Roth and Wagner, 1854) from the Upper Maeotian (Turolian) of Hadzhidimovo, SW Bulgaria. <i>Geologica Balkanica</i> . vol. 41(1-3), 77-95.
·Crocuta crocuta (fossil):
REYNOLDS, SH. (1902). A Monograph of the British Pleistocene Mammalia Vol. II, Part I. The Cave Hyaena. Pages 1-25; Plates I-XIV. <i>Monographs of the Palaeontographical Society</i> . vol. 56(262), 1-25.
KURTÉN, B. (1956). The status and affinities of <i>Hyaena sinensis</i> Owen and <i>Hyaena ultima</i> Matsumoto. <i>American Museum Novitates</i> . vol. 1764, 1-48.
BONIFAY, MF. (1971). Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. <i>Mémoires du Muséum National D'histoire Naturelle. Série C</i> . vol. 21(2), 43-377.
BALLESIO, R. (1979). Le gisement pléistocène supérieur de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: Les carnivores (Mammalia, Carnivora). I: Canidae et Hyaenidae. <i>Publications du musée des Confluences</i> . vol. 17(1), 25-56.
CARDOSO, JL. (1993). La hyène des "Oubliettes" de Gargas, <i>Crocuta crocuta spelaea</i> (Mammalia, Carnivora). <i>Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle</i> . vol. 17, 79-104.
SAUQUÉ, V.; RABAL-GARCÉS, R.; MADURELL-MALAPERIA, J.; GISBERT, M.; ZAMORA, S.; de TORRES, T. J.E. ORTIZ and GLORIA CUENCA-BESCÓS. (2017). Pleistocene cave hyenas in the Iberian Peninsula: New insights from los aprendices cave (Moncayo, Zaragoza). <i>Palaeontologia electronica</i> . vol. 20.1.11A: 1-38.
DIEDRICH, GC. (2008). Late Pleistocene hyenas <i>Crocuta crocuta spelaea</i> of Upper Rhine valley open air sites and a contribution to skull shape variability. <i>Cranium</i> . vol. 25(2), 31-42.
DIEDRICH, GC. (2011). A clan of Late Pleistocene hyenas, <i>Crocuta crocuta spelaea</i> (Goldfuss 1823), from the Rösenbeck Cave (Germany) and a contribution to cranial shape variability.

<i>Biological journal of the Linnean Society</i> . vol. 103(1), 191-220.
DIEDRICH, GC. (2011). Periodical use of the Balve Cave (NW Germany) as a Late Pleistocene <i>Crocota crocuta spelaea</i> (Goldfuss 1823) den: Hyena occupations and bone accumulations vs. human Middle Palaeolithic activity. <i>Quaternary International</i> . vol. 233(2), 171-184.
DIEDRICH, GC. (2011). The late Pleistocene spotted hyena <i>Crocota crocuta spelaea</i> (Goldfuss 1823) population with its type specimens from the Zoolithen Cave at Gailenreuth (Bavaria, South Germany): a hyena cub raising den of specialised cave bear scavengers in boreal forest environments of Central Europe. <i>Historical Biology</i> . vol. 23(4), 335-367
DIEDRICH, GC. (2011). The <i>Crocota crocuta spelaea</i> (Goldfuss 1823) population and its prey from the Late Pleistocene Teufelskammer Cave hyena den besides the famous Paleolithic Neandertal Cave (NRW, NW Germany). <i>Historical Biology</i> . vol. 23(02-03), 237-270.
DIEDRICH, GC. (2012). Europe's first Upper Pleistocene <i>Crocota crocuta spelaea</i> (Goldfuss 1823) skeleton from the Koněprusy Caves: a hyena cave prey depot site in the Bohemian Karst (Czech Republic). <i>Historical Biology</i> . vol. 24(1), 63-89.
DIEDRICH, GC. (2012). Late Pleistocene <i>Crocota crocuta spelaea</i> (Goldfuss 1823) populations from the Emscher River terrace open air hyena den near Bottrop and other sites in NW Germany: Their bone accumulations along rivers in lowland mammoth steppe environments and scavenging activities on woolly rhinoceros. <i>Quaternary International</i> . vol. 276, 93-119.
DIEDRICH, GC. (2012). Late Pleistocene <i>Crocota crocuta spelaea</i> (Goldfuss, 1823) clans as prezwalski horse hunters and woolly rhinoceros scavengers at the open air commuting den and contemporary Neanderthal camp site Westeregeln (central Germany). <i>Journal of Archaeological Science</i> . vol. 39(6), 1749-1767.
DIEDRICH, GC. (2012). An Ice Age spotted hyena <i>Crocota crocuta spelaea</i> (Goldfuss 1823) population, their excrements and prey from the late Pleistocene hyena den of the Sloup Cave in the Moravian Karst, Czech Republic. <i>Historical Biology</i> . vol. 24(2), 161-185.
DIEDRICH, GC. (2014). Late Pleistocene Eemian hyena and steppe lion feeding strategies on their largest prey— <i>Palaeoloxodon antiquus</i> Falconer and Cautley 1845 at the straight-tusked elephant graveyard and Neanderthal site Neumark-Nord Lake 1, Central Germany. <i>Archaeological and Anthropological Sciences</i> . vol. 6(3), 271-291.
DIEDRICH, GC. (2017). Late Pleistocene hyena skeleton remains of a communal/prey depot cave den in the Bohemian Mountains (Czech Republic)—its osteology, taphonomy and palaeoecology. <i>Acta Zoologica</i> . vol. 98(1), 66-93.
•Pachycrocota brevirostris:
PEI, W.C. (1934). On the Carnivora from locality 1 of Choukoutien. <i>Paleontologia Sinica, Ser. C</i> . vol. 8(1), 76-80.
TURNER, A. & ANTÓN, M. (1996). The giant hyaena, <i>Pachycrocota brevirostris</i> (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). <i>Geobios</i> . vol. 29(4), 455-468.
•Pliocrocota perrieri:
FICCARELLI, G. & TORRE, D. (1970). Remarks on the taxonomy of hyaenidae. <i>Palaeontographica italica</i> . vol. 66, 13-33.
BONIFAY, MF. (1971). Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. <i>Mémoires du Muséum National D'histoire Naturelle. Série C</i> . vol. 21(2), 43-377.
ARGANT, A. (2004). Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint- Vallier(Drôme, France). <i>Geobios</i> . vol. 37, S133-S182.
BARYSHNIKOV, GF & TSOUKALA, E. (2010). New analysis of the Pleistocene carnivores from Petralona Cave (Macedonia, Greece) based on the Collection of the Thessaloniki Aristotle University. <i>Geobios</i> . vol. 43(4), 389-402.

BIBLIOGRAFÍA





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

8. BIBLIOGRAFÍA

- AGNARSSON, I.; KUNTNER, M. & MAY-COLLADO, L. J. (2010). Dogs, cats, and kin: a molecular species-level phylogeny of Carnivora. *Molecular phylogenetics and evolution*, vol. 54, nº 3, 726-745.
- AGUSTÍ J. & ANTÓN M. (2002). Mammoths, Sabertooths, and Hominids: 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe. *New York: Columbia Univ. Press*.
- ALBERCH, P. & GALE, E. A. (1985). A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians. *Evolution*, vol. 39, nº 1, 8-23.
- ALBERCH, P. (1989). The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios*, vol. 22, 21-57.
- ALROY, J. (1998). Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals. *Science*, vol. 280, 731-734.
- ANTÓN, M.; TURNER, A.; SALESA, M. J. & MORALES, J. (2006). A complete skull of *Chasmaporthetes lunensis* (Carnivora, Hyaenidae) from the Spanish Pliocene site of La Puebla de Valverde (Teruel). *Estudios Geológicos*, vol. 62, nº 1, 375-388.
- AYMARD, A. (1846). Communication sur le gisement de Sainzelles. *Annales de la Société d'Agriculture, Science, et Arts Commerce du Puy*, vol. 13, 153-155.
- BARYSHNIKOV, G. F. & TSOUKALA, E. (2010). New analysis of the Pleistocene carnivores from Petralona Cave (Macedonia, Greece) based on the Collection of the Thessaloniki Aristotle University. *Geobios*, vol. 43, no 4, p. 389-402.
- BATALLER, J. R. (1921). Mamífers fòssils de Catalunya: nota paleontològica. *Estampa de Llorens Castelló*.
- BERNOR, R. L. (1983). Geochronology and zoogeographic relationships of Miocene Hominoidea. *New interpretations of ape and human ancestry*. Springer, Boston, MA. p. 21-64.
- BERTA, A. (1981). The Plio-Pleistocene hyaena *Chasmaporthetes ossifragus* from Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1(3-4), 341-356.
- BORISSIAK, A. (1915). Mammifères fossiles de Sevastopol, ii. *Mémoires du Comité Géologique, Petrograd N. S.*, vol. 137, 1-47.
- BROOM, R. & SCHEPPERS, G. W. H. (1946). The South African fossil ape-men. The Australopithecinae. *Transvaal Museum Memoirs*, vol. 2, 1-272.
- BROOM, R. (1945). Age of the South African ape-men. *Nature*, vol. 155, 389-390.
- CHEN, G. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1983). The deciduous dentition of *Percrocuta Kretzoi* and the diphyletic origin of hyaenas (Carnivora, Mammalia). *Paläontologische Zeitschrift*, vol. 57, 159-169.
- CHRISTIANSEN, P. (2008). Feeding ecology and morphology of the upper canines in bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Morphology*, vol. 269, nº 7, 896-908.

- COCA-ORTEGA, C. & PÉREZ-CLAROS, J. A. (2019). Characterizing ecomorphological patterns in hyenids: a multivariate approach using postcanine dentition. *PeerJ*, vol. 6, p. e6238.
- COLBERT, E.H. (1939). Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 76. 47-81.
- COOPER, S. M.; HOLEKAMP, K. E. & SMALE, L. (1999). A seasonal feast: long-term analysis of feeding behaviour in the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). *African Journal of Ecology*, vol. 37, nº 2, 149–160.
- COOPER, R. L. & SKINNER, J. D. (1979). Importance of termites in the diet of the aardwolf *Proteles cristatus* in South Africa. *South African Journal of Zoology*, vol. 14, nº 1, 5–8.
- CREIGHTON, G. K. (1980). Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and body size in contemporary mammals. *Journal of Zoology*, vol. 191, nº 4, 435-443.
- CROIZET, J. B. & JOBERT, A. (1828). Reserches sur les ossemens fossils du débartement du Puy-de-Dôme. 224. Clermont-Ferrand.
- CRUSAFONT PAIRÓ, M. & PETTER, G. (1969). Contribution à l'étude des Hyaenidae. La sous-famille des Ictitheriinae. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, vol. 55, 89-121.
- CRUSSAFONT-PAIRÓ, M. & TRUYOLS-SANTONJA, J. (1958). A quantitative study of stasigenesis in fissipede carnivores. *Nature*, vol. 181, nº 4604, 289.
- DAMUTH, J. (1990). Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. In *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (ed. J. Damuth and B. J. MacFadden), pp. 229–253. Cambridge University Press, New York.
- DAMUTH, J. D. & MACFADDEN, B. J (Eds.). (1990). *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. Cambridge University Press. New York.
- DAVIS, J.C. (1986). *Statistics and Data Analysis in Geology*. John Wiley & Sons. New York.
- DAYAN, T.; WOOL, D. & Simberloff, D. (2002). Variation and covariation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals. *Paleobiology*, vol. 28, nº 4, 508-526.
- DE BEAUMONT, G. & MEIN, P. (1972). Recherches sur le genre *Plioviverrops* Kretzoi (Carnivora, Hyaenidae). *Archives des Sciences*, vol. 25, 383-394.
- DE BEAUMONT, G. (1964). Note sur la région optique d'*Ictitherium hipparionum* (Gervais) (Carnivora). *Museum d'histoire naturelle*, vol.17, 339-342.
- DE BEAUMONT, G. (1968). Une intéressante mandibule de Hyaenidae (Carnivora) du Pontien de Samos. *Archives des Sciences, Genève*, vol. 22, 21-26.
- DE BEAUMONT, G. (1969). Brèves remarques sur *Plioviverrops* Kretzoi (Carnivora). *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, vol. 70, 1-7.
- DE BONIS, L. & KOUPHOS, G. I. (1994). Some Hyaenidae from the Late Miocene of Macedonia (Greece) and a contribution to the phylogeny of the hunting hyaenas. F. Pfeil.

- DE BONIS, L.; PEIGNÉ, S.; GUY, F.; MACKAYE, H. T.; LIKIUS, A.; VIGNAUD, P. & BRUNET, M. (2010). Hyaenidae (Carnivora) from the late Miocene of Toros-Menalla, Chad. *Journal of African Earth Sciences*, vol. 58, nº 3, 561-579.
- DE BONIS, L.; PEIGNÉ, S.; LIKIUS, A.; MACKAYE, H.T.; VIGNAUD, P. & BRUNET, M. (2005). *Hyaenictitherium minimum*, a new ictithere (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) from the late Miocene of Toros-Menalla. Chad. *Comptes Rendus Palevol*, vol. 4, nº 8, 671–679.
- DEL CAMPANA, D. (1914). La *Lycyaena lunensis* n. sp. del l'ossario pliocenico di Olivola (Val di Magra). *Paleontographia Italica*, vol. 20, 87-104.
- DEPÉRET, C. (1890). Les animaux Pliocènes de Roussillon. *Mémoires de la Société Géologique de France*, vol. 3, 1-164.
- DEPÉRET, C. (1892). La faune des mammifères miocènes de La Grive St-Alban. *Archives du Museum, Lyon*, vol. 5, 1-89.
- DEROCHER, A. E.; ANDERSEN, M.; WIIG, Ø., & AARS, J. (2010). Sexual dimorphism and the mating ecology of polar bears (*Ursus maritimus*) at Svalbard. *Behavioral ecology and sociobiology*, vol. 64, nº 6, 939-946.
- DIEDRICH, C. G. & ZÁK, K. (2006). Prey deposits and den sites of the Upper Pleistocene hyena *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823) in horizontal and vertical caves of the Bohemian Karst (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, vol. 81, nº 4, 237-276.
- DREA, C. M.; COSCIA, E. M. & GLICKMAN, S. E. (1999). Hyenas. *Encyclopedia of reproduction*, vol. 2, 718-725.
- EATON, R. L. (1976). The brown hyaena: a review of biology, status and conservation. *Mammalia*, vol. 40, 377-99.
- ERXLEBEN, J.C.P. (1777). Systema regni animalis, Classis I, Mammalia. 636 pp. *Lipsiæ*.
- EVANS, A. R.; WILSON, G. P.; FORTELIUS, M. & JERNVALL, J. (2007). High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature*, vol. 445, nº 7123, 78.
- EWER, R. F. (1955). The fossil carnivores of the Transvaal caves. The lycyaenas of Sterkfontein and Swartkrans, together with some general considerations of the Transvaal fossil hyaenids. *Proceedings of the Zoological Society of London*, vol. 124, 839-857.
- EWER, R.F. (1954). The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae of Kromdraai. *Proceedings of the Zoological Society of London*, vol. 124, 565-585.
- FALCONER, H. & CAUTLEY, P. T. (1868). Introductory observations on the geography, geological structure and fossil remains in the Siwalik hills. *Palaeont. Mem. London*, vol. 1, p. 1-29.
- FELDHAMER G. A.; DRICKAMER L. C.; VESSEY S. H.; MERRITT J. F. & KRAJEWSKI C. (2007). Mammalogy: adaptation, diversity and ecology. 3rd ed. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore, Maryland.
- FICCARELLI, G. & TORRE, D. (1970). Remarks on the taxonomy of hyaenids. *Paleontographia Italica*, vol. 36, 13-33.

FIGUEIRIDO, B.; MACLEOD, N.; KRIEGER, J.; DE RENZI, M.; PÉREZ-CLAROS, JA. & PALMQVIST, P. (2011). Constraint and adaptation in the evolution of carnivoran skull shape. *Paleobiology*, vol. 37, nº 3, 490–518.

FIGUEIRIDO, B.; TSENG, Z. J. & MARTÍN-SERRA, A. (2013). Skull shape evolution in durophagous carnivorans. *Evolution*, vol. 67, nº 7, 1975–1993.

FIGUEIRIDO, B.; PÉREZ-RAMOS, A.; SCHUBERT, B.W.; SERRANO, F.; FARRELL, A.B. (2017). Dental caries in the fossil record: a window to the evolution of dietary plasticity in an extinct bear. *Scientific reports*, vol. 7, no 1, p. 17813.

FORSYTH MAJOR, C.I. (1903). New Carnivora from the middle Miocene of La Grive St-Alban. *Geological Magazine, New Series*, vol. 1, 534-538.

FORTELIUS, M. (1990). Problems with using fossil teeth to estimate body sizes of extinct mammals. In *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (ed. J. Damuth and B. J. MacFadden), pp. 207–228. Cambridge University Press, New York.

FRISCIA, A. R.; VAN VALKENBURGH, B. & BIKNEVICIUS, A. R. (2007). An ecomorphological analysis of extant small carnivorans. *Journal of Zoology*, vol. 272, nº 1, 82-100.

GALIANO, H. & FRAILEY, D. (1977). *Chasmaporthetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). *American Museum Novitates*, vol. 2632, 1-16.

GAUDRY, A. & LARTET, E. (1856). Résultats des recherches paléontologiques dans l'Attique sous les auspices de l'Académie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, vol. 43, 271-274, 318-321.

GAUDRY, A. (1861). Note sur les carnassiers fossiles de Pikermi (Grèce). *Bulletin de la Société Géologique de France, sér. 2*, vol. 18, 527-537.

GERVAIS, P. (1850). *Zoologie et Paléontologie Françaises*. 136 pp. Arthus Bertrand, Paris.

GINGERICH, P. D. (1974). Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology*, vol. 48, 895–903.

GITTLEMAN, J. L. (1986). Carnivore life history patterns: allometric, phylogenetic, and ecological associations. *The American Naturalist*, vol. 127, nº 6, 744-771.

GOLDFUSS, A. (1823). Osteologische Beiträge zur Kenntnis verschiedener Säugthiere der Volwelt. *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae*, vol. 21, 449-490.

GOSWAMI, A. & FRISCIA, A. (ed.). (2010). *Carnivoran evolution: new views on phylogeny, form and function*. Cambridge University Press.

GRACIA, S. F. (2016). Estudio de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid): aportación a la filogenia y evolución de la familia hyaenidae. Tesis Doctoral.

GROHÉ, C.; TSENG, Z.J.; LEBRUN, R.; BOISTEL, R. & FLYNN, J. J. (2016). Bony labyrinth shape variation in extant Carnivora: a case study of Musteloidea. *Journal of Anatomy*, vol. 228, nº 3, 366–383.

HAGEN, H. (1853). Hr. Peters Berichtete über die von ihm gesammelten und von Hr. Dr. Hermann Hagen bearbeiteten Neuropteren aus Mossambique. *Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, vol. 18, 479-484.

HAILE-SELASSIE, Y. & HOWELL, F. C. (2009). Carnivora. *Ardipithecus kadabba*. Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia. University of California Press, Berkeley, p. 237-276.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, nº 1, 1-9.

HAY, O.P. (1921). Descriptions of species of Pleistocene Vertebrata, types or specimens most of which are preserved in the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*, vol. 59, 599-642.

HAYWOOD, A. M.; DOWSETT, H. J.; VALDES, P. J.; LUNT, D. J.; FRANCIS, J. E. & SELLWOOD, B. W. (2008). Introduction. Pliocene climate, processes and problems. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, vol. 367(1886), 3-17.

HENDEY, Q. B. (1974). The late Cenozoic Carnivora of the southwestern Cape Province. *Annals of the South African Museum*, vol. 29, 27-47.

HENDEY, Q. B. (1978). Late Tertiary Hyaenidae from Langebaanweg, South Africa, and their relevance to the phylogeny of the family. *Annals of the South African Museum*, vol. 76, 265-297.

HENSEL, R. F. (1862). Über die Reste einiger Säugetierarten von Pikermi in der Münchener Sammlung. *Monatsberichte der Akademie der Wissenschaften*, 560-569.

HOLEKAMP, K. E.; SAKAI, S. T.; LUNDRIGAN, B. L. (2007). Social intelligence in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 362, no 1480, p. 523-538.

HOLMGREN, N. (1912). Termites from British India (Bombay) collected by Dr. J. Assmuth, SJ. *Journal of The Bombay Natural History Society*, vol. 21, p. 774-793.

HOWELL, F. C. & PETTER, G. (1980). The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). Their relationships with Mioceneictitheres: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*. *Geobios*, 1980, vol. 13, no 4, p. 579-623.

HOWELL, F. C. & PETTER, G. (1989). Une nouvelle espèce du genre *Crocuta* Kaup (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) dans la faune pliocène de Laetoli (Tanzanie): *Crocuta dietrichi* n. sp.; orifine du genre. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, Paris, vol. 308, 1031-1038.

HOWELL, F.C. & PETTER, G. (1985). Comparative observations on some Middle and Upper Miocene hyaenids. Genera: *Percrocuta* Kretzoi, *Allohyaena* Kretzoi, *Adcrocuta* Kretzoi (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Geobios*, vol. 18, 419-476.

HUNT, JR. R. M. & SOLOUNIAS, N. (1991). Evolution of the aeluroid Carnivora. Hyaenid affinities of the Miocene carnivoran *Tungurictis spocki* from Inner Mongolia. *American Museum novitates*, no. 3030.

- HUNT, R. M. Jr. (1974). The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. *Journal of Morphology*, vol. 143, 21-76.
- HUNT, R. M. Jr. (1989). Evolution of the aeluroid canivora: significance of the ventral promontorial process of the petrosal, and the origin of basicranial patterns in the living families. *American Museum Novitates*, vol. 2930, 1-32.
- JANIS, C. M. (1993). Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annual review of ecology and systematics*, vol. 24(1), 467-500.
- JOLLIFFLE, I. T. (2002). Principal component analysis. New York: Springer.
- KAYA, T.; GERAADS, D. & TUNA, V. (2005). A new late Miocene mammalian fauna in the Karaburun Peninsula (W Turkey). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, p. 321-349.
- KERBIS-PETERHANS, J. C. & HORWITZ, L. K. (1992). A bone assemblage from a striped hyaena (*Hyaena hyaena*) den in the Negev Desert, Israel. *Israel Journal of Zoology*, vol. 37, nº 4, 225-245.
- KHOMENKO, I. P. (1914). Meiotic fauna of the village of Taraklia in the district of Bendery: Fissipedia, Rodentia, Rhinocerotinae, Equinae, Suidae, Proboscidae. *Trudy Bessarabskoe Obshchestvo Estestvoispytatelei*, Kishinev, vol. 5, 1-55.
- KHOMENKO, I. P. (1932). *Hyaena borissiakii* n. sp. Iz russi l'onskoj fauny Bessarabii. *Travaux de l'Institut Paléozoologique de l'Academie des Sciences de l'U.R.S.S.*, vol. 1, 81-134.
- KINGDON, J. (1977). East African Mammals: pt. A. Carnivores. An Atlas of Evolution in Africa. Academic Press.
- KLINGENBERG, C. P. & GIDASZEWSKI, N. A. (2010). Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, vol. 59, nº 3, 245–261.
- KOEHLER, C. E. & RICHARDSON, P. R. K. (1990). *Proteles cristatus*. *Mammalian Species*, no 363, p. 1-6.
- KOEPFLI, K.P.; JENKS, S.M.; EIZIRIK, E.; ZAHIRPOUR, T.; VAN VALKENBURGH, B. & WAYNE R.K. (2006). Molecular systematics of the Hyaenidae: Relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 38 no 3, 603-620.
- KOUFOS, G. D. (1987). *Chasmaporthetes bonisi*, a new hyaenid (Carnivora Mammalia) from the late Miocene of Macedonia (Greece). *Bulletin de la Société Géologique de France*, vol.5, 913-920.
- KOUFOS, G. D. (1993). Late Pliocene carnivores from western Macedonia (Greece). *Paläontologische Zeitschrift*, vol. 67, no 3-4, 357-376.
- KOUFOS, G. D. (2000). Revision of the late Miocene carnivores from the lower Axios valley. *Münchener Geowissenschaften Abhandlungen (A)*, vol. 39, 51-92.
- KOUFOS, G. D. (2011). The Miocene carnivore assemblage of Greece. *Estudios Geológicos*, vol. 67, no 2, p. 291-320.
- KRETZOI, M. (1938). Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer übersicht der Gesamtfaua (Ein beitrug zur stratigraphie des Altquartaers). *En Annales Musei Nationalis Hungarici*. p. 88-157.

- KRETZOI, M. (1951). The hipparion-fauna from Csákvar. *Földtani Közlöny*, vol. 81, p. 402-417.
- KRETZOI, M. (1952). Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgárdi. *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici*, vol. 40, 1-42.
- KRETZOI, M. (1984). Felső pannóniai. A sümeg-gerinci fauna és faunaszakasz. *Geologica Hungarica, Series Geologica*, vol. 20, 214-222.
- KRUUK, H. (1972). The spotted hyena. Chicago: University of Chicago Press.
- KRUUK, H. & SANDS, W.A. (1972). The aardwolf (*Proteles cristatus* Sparrman) 1783 as predator of termites. *African Journal of Ecology*, vol. 10, nº 3, 211–227.
- KRUUK, H. (1976). Feeding and social behavior of the striped *Hyaena* (*Hyaena vulgaris* Desmarest). *African Journal of Ecology*, vol. 14, 91-111.
- KUHN, B. (2005). The faunal assemblages and taphonomic signatures of five striped hyaena (*Hyaena hyaena syriaca*) dens in the desert of eastern Jordan. *Levant*, vol. 37, nº 1, 221-234.
- KUHN, B. F.; WIESEL, I. & Skinner, J. D. (2008). Diet of brown hyaenas (*Parahyaena brunnea*) on the Namibian coast. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 63(2), 150-159.
- KURTÉN, B. & POULIANOS, A. N. (1981). Fossil Carnivora in Petralona Cave. Status of 1980 in The Third European Congress of Anthropology. *Anthropos. Etesio Organos Anthropologikes Etaireias Ellados Athinai*, vol. 8, p. 9-56.
- KURTÉN, B. & WERDELIN, L. (1988). A review of the genus *Chasmaporthetes* Hay, 1921 (Carnivora, Hyaenidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 8, no 1, p. 46-66.
- KURTÉN, B. (1954). Observations on allometry in mammalian dentitions; its interpretation and evolutionary significance. *Acta Zoologica Fennica*, vol. 85, 2-13.
- KURTÉN, B. (1955). Contribution to the history of a mutation during 1,000,000 years. *Evolution*, vol. 9, nº 2, 107-118.
- KURTÉN, B. (1957). *Percrocuta* Kretzoi (Mammalia, Carnivora), a group of Neogene hyenas. *Acta Zoologica Cracoviensia*, vol. 2, 375-404.
- KURTÉN, B. (1958). A differentiation index, and a new measure of evolutionary rates. *Evolution*, vol. 12, nº 2, 146-157.
- KURTÉN, B. (1964). The evolution of the polar bear, *Ursus maritimus* Phipps. *Acta Zoologica Fennica*, vol. 108, 1-30.
- KURTÉN, B. (1967). Some quantitative approaches to dental microevolution. *Journal of Dental Research*, vol. 46, nº5, 817-828.
- KURTÉN, B. (1976). Fossil carnivore from the late Tertiary of Bled Dourah and Cherichira, Tunisia. *Notes du Service Géologique, Tunis*, vol. 42, 177-214.
- KURTÉN, B. (1982). Status of the fossil hyaenids *Ictitherium viverrinum* and *Thalassictis robusta* (Mammalia). *Zeitschrift für Geologische Wissenschaften*, vol. 10, 1009-1018.
- LANSING, S. W.; COOPER, S. M.; BOYDSTON, E. E.; & HOLEKAMP, K. E. (2009). Taphonomic and zooarchaeological implications of spotted hyena (*Crocuta crocuta*) bone accumulations in Kenya: a modern behavioral ecological approach. *Paleobiology*, vol. 35, nº 2, 289-309.

- LEAKEY, L. N.; MILLEDGE, S. A. H.; LEAKEY, S. M.; EDUNG, J.; HAYNES, P.; KIPTOO, D. K. & MCGEORGE, A. (1999). Diet of striped hyaena in northern Kenya. *African Journal of Ecology*, vol. 37, nº 3, 314–326.
- LEGENDRE, S. & ROTH, C. (1988). Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology*, vol. 1, nº 1, 85-98.
- LEWIS, M. E. & WERDELIN, L. (2000) The evolution of spotted hyenas (*Crocuta*). *IUCN Hyena Specialist Group Newsletter*, vol. 7, p. 34-36.
- LINNAEUS, C. (1758). *Systema Naturae*, 10th ed. 824 pp. Stockholm.
- LYDEKKER, R. (1884). Siwalik and Narbada Carnivora. *Paleontologica Indica, Ser. 10*, vol. 2, 178-351.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. (2018). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51. Available at <http://www.mesquiteproject.org>.
- MATTHEW, W. C. (1929). Critical observations upon Siwalik mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 56, 437-560.
- MELADZE, G. K. (1967). Hipparionovaya fauna Arkneti i Bazaleti. [*Hipparion* fauna of Arkneti and Bazaleti.] 201 pp. *Metsniereba, Tbilisi*. (In Russian.)
- MIDFORD, P. E.; GARLAND, T. & MADDISON, W. P. (2011). PDAP package of Mesquite. Version 1.16.2011. Available at http://mesquiteproject.org/pdap_mesquite/index.html.
- MILLS, M.G.L. (1978). Foraging behaviour of the brown hyaena (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) in the southern Kalahari. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, vol. 48, 113-41.
- MILLS, M.G.L. (1982). *Hyaena brunnea*. *Mammalian Species*, no. 194, 5pp.
- MILLS, M.G.L. (1985). Related spotted hyaenas forage together but do not cooperate in rearing young. *Nature*, vol. 316, 61-62.
- MILLS, M.G.L. (1990). *Kalahari Hyenas: The Comparative Behavioural Ecology of Two Species*. Allen & Unwin, London.
- MITTEROECKER, P. & BOOKSTEIN, F. (2011). Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evolutionary Biology*, vol. 38, nº 1, 100–114.
- MORALES, J.; SENUT, B. & PICKFORD, M. (2011). *Crocuta dietrichi* from Meob, Namibia: implications for the age of the Tsondeb Sandstone in the coastal part of the Namib Desert. *Estudios Geológicos*, vol. 67, no 2, p. 207-215.
- MURPHY, W. J.; EIZIRIK, E.; JOHNSON, W. E.; ZHANG, Y. P.; RYDER, O. A. & O'BRIEN, S. J. (2001). Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, vol. 409, nº 6820, 614.
- MUTTER, R. J.; BERGER, L. R. & SCHMID, P. (2001). New evidence of the giant hyaena, *Pachycrocuta brevirostris* (Carnivora, Hyaenidae), from the Gladysvale Cave Deposit (Plio-Pleistocene, John Nash Nature Reserve, Gauteng, South Africa).
- NOWAK, R. M. & WALKER, E. P. (1999). *Walker's Mammals of the World*. JHU press.



ORLOV, J. A. (1939). On dentition and extremities of *Ictitherium hipparionum* Gervais. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, vol. 22, 5 30-532.

OWENS, D.D. & OWENS, W. J. (1979). Communal denning and clan associations in brown hyaenas (*Hyaena brunnea*, Thunberg) of the central Kalahari Desert. *African Journal of Ecology*, vol. 17, 35-44.

OWENS, M. J. & OWENS, D. D. (1978). Feeding ecology and its influence on social organization in brown hyaenas (*Hyaena brunnea*, Thunberg) of the central Kalahari Desert. *African Journal of Ecology*, vol. 16, no 2, 113-135.

OZANSOY, F. (1965). Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mémoires de la Société Géologique de France*, vol. 102, 1-92.

OZANSOY, F. (1965): Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mémoires de la Société Géologique de France*, vol. 102, 1-92.

PALMQVIST, P. & ARRIBAS, A. (2001). Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology*, vol. 27, nº 3, 512-530.

PALMQVIST, P.; MARTÍNEZ-NAVARRO, B.; PÉREZ-CLAROS, J. A.; TORREGROSA, V.; FIGUEIRIDO, B.; JIMÉNEZ-ARENAS, J. M., ESPIGARES, M. P.; ROS-MONTOYA, S. & DE RENZI, M. (2011). The giant hyena *Pachycrocuta brevirostris*: modelling the bone-cracking behavior of an extinct carnivore. *Quaternary International*, vol. 243, nº 1, 61-79.

PALMQVIST, P.; PÉREZ-CLAROS, J. A.; JANIS, C. M.; FIGUEIRIDO, B.; TORREGROSA, V. & GROCKE, D. R. (2008). Biogeochemical and ecomorphological inferences on prey selection and resource partitioning among mammalian carnivores in an early Pleistocene community. *Palaïos*, vol. 23, nº 11, 724-737.

PAVLOW, M. (1908) Quelques carnivores fossiles du gouvernement de Kherson et de Bessarabie. *Mémoires de la Société des Naturalistes de la Nouvelle-Russie*, Odessa, vol. 32, 27-48.

PEI, W.C. (1934). On the Carnivora from Locality I of Choukoutien. *Paleontologia Sinica, Series C*, 8:1, 1-166.

PÉREZ-CLAROS, J. A.; JIMÉNEZ-ARENAS, J. M. & PALMQVIST, P. (2015). Neurocranium versus face: a morphometric approach with classical anthropometric variables for characterizing patterns of cranial integration in extant hominoids and extinct hominins. *PLOS ONE*, vol. 10, nº 7, 1-23

PETERS, R. H. (1983). The ecological implications of body size. Cambridge University Press, vol. 2.

PEYER, B. (1968). Comparative Odontology. University of Chicago Press. Chicago.

PILGRIM, G. E. (1932). The fossil Carnivora of India. *Paleontologica Indica, new series*, vol. 18, 1-232.

PILGRIM, G.E. (1910). Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India. *Records of the Geological Survey of India*, vol. 40, 63-71.

- PILGRIM, G.E. (1931). Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the Department of Geology. *British Museum (Natural History), London*. 174 pp.
- POPOWICS, T. E. (2003). Postcanine dental form in the Mustelidae and Viverridae (Carnivora: Mammalia). *Journal of Morphology*, vol. 256, nº 3, 322-341.
- QIU, Z. (1987). Die Hyaeniden aus dem Ruscinium und Villafranchium Chinas. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Series A*, vol. 9, 1-108.
- QIU, Z. X.; HUANG, W. L. & GUO, Z. H. (1979). Hyaenidae of the Qingyang (Kinyang) *Hipparion* fauna. *Vertebrata Palasiatica*, vol. 17, no 3, p. 200-&.
- QIU, Z.; YE, J. & CAO, J. (1988). A new species of *Percrocuta* from Tongxin, Ningxia. *Vertebrata Palasiatica*, vol. 26, 116-127.
- REYMENT, R. A.; BLACKITH, R. E. & CAMPBELL, N.A. (1984). Multivariate morphometrics (2nd editon). Academic Press, London.
- REYMENT, R. A. (1990). Reification of classical multivariate statistical analysis in morphometry. In: *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Michigan: The University of Michigan Museum of Zoology, 123–144.
- RIEGER, I. (1979). A review of the biology of the striped hyaenas, *Hyaena hyaena* (Linné, 1758). *Saugetierk. Mitt.* vol. 27, 81-95.
- RIEGER, I. (1981). *Hyaena hyaena*. *Mammalian Species*, no. 150, 5pp.
- RIUS, F.; BARÓN, F.J.; SÁNCHEZ, E.; PARRAS, L. (1995). Bioestadística: Métodos y Aplicaciones. *Universidad de Málaga/Manuales*. Universidad de Málaga.
- ROHLF, F. J. (2016). TpsDig version 2.26 (Tps_Digitize). Available at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/soft-dataacq.html>.
- ROOK, L.; FERRETTI, M. P.; ARCA, M. & TUVERI, C. (2004). *Chasmaporthetes melei* n. sp, an endemic hyaenid (Carnivora, Mammalia) from the Monte Tuttavista fissure fillings (Late Pliocene to Early Pleistocene; Sardinia, Italy). *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, vol. 110, no 3, p. 707-714.
- ROTH, J. R. & WAGNER, J. A. (1854). Die fossilen kocheneberreste von Pikermi in Griechenland. *Königlich Bayerische Akademie der Wissenschaften*.
- ROTHSCHILD, W. (1902). Two new subspecies of *Proteles*. *Novitates Zoologicae*, vol. 9, 443.
- SCHAUB, S. (1941). Eines neues Hyaenidengenus von der Montagne de Perrier. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, vol. 34, 279-286.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1976). Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens. *Palaeontographica, Abt. A*, vol. 155, 1-131.
- SCHREBER, J. C. D. (1776). Die Saugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. *Wolfgang Walther, Erlangen*, vol. 3 no 17, 290-3 12.
- SCHREBER, J. C. D. (1777). *Felis uncia*. Die Säugthiere in Abbildungen nach der Natur. *Tafeln* vol. 100. 1774-1855.
- SEILACHER, A., (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie. *Lethaia*, vol. 3, 393–396.

SEILACHER, A., (1991). Self-organizing mechanisms in morphology and evolution. In: *Schmidt-Kittler, N., Vogel, K. (Eds.), Constructional Morphology and Evolution*. Springer, Berlin, pp. 251–271.

SEMENOV, Y. (1985). *Ictitherium pannonicum* (Carnivora, Viverridae) from Meiotic deposits of the Northern Black Sea area. *Vestnik Zoologii*, 23-27.

SEMENOV, Y. (1988). *Ictitherium spelaeum* sp.n. (Carnivora, Viverridae) from Middle Sarmat of the Ukraine. *Vestnik Zoologii*, 45-49.

SEMENOV, Y. (1989). Ictitheres and morphologically related hyaenas from the Neogene of the USSR. *Naukova Dumka*, Kiev.

SEMENOV, Y. (2008). Taxonomical reappraisal of “ictitheres” (Mammalia, Carnivora) from the Late Miocene of Kenya. *Comptes Rendus Palevol*, vol. 7, no 8, p. 529-539.

SERRES, M.; DE DUBREUIL, J. & JEANJEAN, B. (1828) Mémoires sur des espèces d'hyènes fossiles découvertes dans les cavernes de Lunel-Viel. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*, vol. 17, 269-312.

SESÉ, C. (1980). Mamíferos del Mioceno Medio de Escobosa de Calatañazor (Soria). Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid.

SHAW, G. AND FP NODDER. (1791). *Vivarium Naturae, or the Naturalist's Miscellany*. Vol. II. London.

SIDLAUSKAS, B. (2008). Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: a phylomorphospace approach. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, vol. 62, nº 12, 3135–3156.

SIMPSON, G. G. (1953). *The major features of evolution*. New York: Columbia Univ. Press. 434 pp.

SJÖSTEDT, Y. (1911). Neue Ost-und Westafrikanische Termiten. *Entomologisk Tidskrift*, vol. 32, no 3-4, p. 173-188.

SKINNER J.D. (2006). Bone collecting by hyaenas: a review. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, vol. 61, nº 1, 4-7.

SKINNER, J. D., Haupt, M. A., Hoffmann, M., & Dott, H. M. (1998). Bone Collecting by Brown Hyaenas *Hyaena brunnea* in the Namib Desert: Rate of Accumulation. *Journal of Archaeological Science*, vol. 25, nº 1, 69-71.

SKINNER, J. D., Henschel, J. R., & Van Jaarsveld, A. S. (1986). Article Bone-collecting habits of spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in the Kruger National Park. *African Zoology*, vol. 21, nº 4, 303-308.

SKINNER, J. D.; & VAN AARDE, R. J. (1991). Bone collecting by brown hyaenas *Hyaena brunnea* in the central Namib Desert, Namibia. *Journal of Archaeological Science*, vol. 18, nº 5, 513-523.

SKINNER, J.D. (1976). Ecology of the brown hyaena *Hyaena Brunnea* in the Transvaal with a distribution map for southern Africa. *South African Journal of Science*, vol. 72, 262-69.

SKINNER, J.D.; DAVIS, S. & ILANI, G. (1980). Bone collecting by striped hyaenas, *Hyaena hyaena*, in Israel. *Paleontol. Afr.* vol. 23, 99-104.

- SMITHERS, R. H. N. (1971). The mammals of Botswana. *Trustees Natl. Museums and Monuments Rhodesia Mus. Mem.*, vol. 4, 340 pp.
- SOLOUNIAS, N. (1981). The Turolian fauna from the Island of Samos, Greece. *Contributions to Vertebrate Evolution*, vol. 6, 1-232.
- SORIA, D. (1979). Híenidos fósiles de España: revisión de la familia Hyaenidae del Neógeno superior y Pleistoceno inferior. Unpublished Ph. D. Thesis, Universidad Complutense de Madrid.
- SPARRMAN, A. (1783). Resa till Goda Hopps-Udden Södra Polkretsen och Omkring Jordklotet samt till Hottentott- och Caffer-landen åren 1772-76. 766 pp. A.J. Nordström, Stockholm.
- STROMER, E. (1931). Reste süßwasser-und landbewohnender Wirbeltiere aus den Diamantenfeldern Klein-Namaqualandes (Süd-west-afrika). *Sitzungsberichte der bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München*, 17-47.
- THUNBERG, C.P. (1820). Beskrifning och teckning på ett nytt species, *Hyaena brunnea*. *Kongliga Vetenskapsakademiens Handlingar för år*, 59-65.
- TORRE, D. (1989). *Plioviverrops faventinus* n. sp., a new carnivore of late Messinian age. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, vol. 28, no 2-3, p. 323-327.
- TRIOLA, M. F. (2013). Estadística. Pearson Educación. 856 p.
- TROUESSART, E.L. (1897). Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. R.Friedländer, Vol.2. 664pp. Berlin.
- TSENG, Z. J. (2011). Variation and implications of intra-dentition Hunter-Schreger band pattern in fossil hyaenids and canids (Carnivora, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 31, nº 5, 1163–1167.
- TSENG, Z. J.; ANTÓN, M. & SALESA, M. J. (2011). The evolution of the bone-cracking model in carnivorans: cranial functional morphology of the Plio-Pleistocene cursorial hyaenid *Chasmaporthetes lunensis* (Mammalia: Carnivora). *Paleobiology*, vol. 37, nº 1, 140–156.
- TSENG, Z. J.; LI, Q. & WANG, X. (2013). A new cursorial hyena from Tibet, and analysis of biostratigraphy, paleozoogeography, and dental morphology of *Chasmaporthetes* (Mammalia, Carnivora). *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 33, no 6, p. 1457-1471.
- TSENG, Z. J. & STYNDER, D. (2011). Mosaic functionality in a transitional ecomorphology: skull biomechanics in stem Hyaeninae compared to modern South African carnivorans. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 102, nº 3, 540–559.
- TSENG, Z. J. & WANG, X. (2011). Do convergent ecomorphs evolve through convergent morphological pathways? Cranial shape evolution in fossil hyaenids and borophagine canids (Carnivora, Mammalia). *Paleobiology*, vol. 37, nº 3, 470–489.
- TSENG, Z. J.; ZAZULA, G.; & WERDELIN, L. (2019). First Fossils of Hyenas (*Chasmaporthetes*, Hyaenidae, Carnivora) from North of the Arctic Circle. *Open Quaternary*, vol. 5. 1-7.
- TURNER, A. & ANTÓN, M. (1996). The giant hyaena, *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Geobios*, vol. 29, no 4, p. 455-468.

- TURNER, A.; ANTÓN, M. & WERDELIN, L. (2008). Taxonomy and evolutionary patterns in the fossil Hyaenidae of Europe. *Geobios*, vol. 41, no 5, p. 677-687.
- VAN VALEN L. (1971). Adaptive zones and the orders of mammals. *Evolution*, vol. 25, 420–428.
- VAN VALKENGURGH, B. (1988). Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology*, vol. 14, nº 2, 155-173.
- VAN VALKENGURGH, B. (1989). Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. In *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (pp. 410-436). Springer, Boston, MA.
- VAN VALKENGURGH, B. (1990). Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (ed. J. Damuth and B. J. MacFadden), pp. 181–205. Cambridge University Press, New York.
- VAN VALKENGURGH, B. (1996). Feeding behavior in free-ranging, large African carnivores. *Journal of Mammalogy*, vol. 77, nº 1, 240-254.
- VAN VALKENGURGH, B. (1999). Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, vol. 27, nº 1, 463-493.
- VAN VALKENGURGH, B. (2007). Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology*, vol. 47, nº 1, 147–163.
- VAN VALKENGURGH, B. (2008). Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and Recent carnivorans. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 96, nº 1, 68-81.
- VAN VALKENGURGH, B. V. & RUFF, C. B. (1987). Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores. *Journal of Zoology*, vol. 212, nº 3, 379-397.
- VAUGHAN, T.A., RYAN, J.M., CZAPLEWSKI, N.J., (2000). *Mammalogy*, Fourth edition. ed. Thomson Learning, London.
- VILLALTA COMELLA, J. F. & CRUSAFONT PAIRÓ, M. (1941). Los Vertebrados fósiles del Mioceno continental del Vallés-Penedés (provincia de Barcelona). *Museo de Sabadell*.
- VILLALTA, COMELLA. J.F. & CRUSAFONT PAIRÓ, M. (1943). Nuevas aportaciones al conocimiento de los carnívoros ponteniense del Vallés-Penedés. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, vol. 65, 1-192.
- VILLALTA, COMELLA. J.F. & CRUSAFONT PAIRÓ, M. (1945) Nuevas aportaciones al conocimiento de los carnívoros ponteniense del Vallés-Penedés. *Publicaciones del Instituto Geológico, Diputación Provincial de Barcelona*, vol. 7, 81-121.
- VILLALTA, COMELLA. J.F. (1952). Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villaroya (Logroño). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, vol. 64, 1-203.
- VINUESA, V.; MADURELL-MALAPEIRA, J.; WERDELIN, L.; ROBLES, J. M.; OBRADÓ, P. & ALBA, D. M. (2017). A New Skull of *Hyaenictis* Gaudry, 1861 (Carnivora, Hyaenidae) Shows Incipient Adaptations to Durophagy. *Journal of mammalian evolution*, vol. 24, no 2, p. 207-219.
- VIRANTA, S. & WERDELIN, L. (2003). Carnivora from the Sinap Formation, Turkey. 178-193.

- VIRET, J. (1954) Le loess à bancs dunçis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères Villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, Lyon*, vol. 4, 1-200.
- WANG, X. (2003). New materials of *Tungurictis* (Hyaenidae, carnivora) from tunggur formation, Nei mongol. *Vertebrata Pal Asiatica*, vol. 42, no 2, p. 144-153.
- WANG, X.; YE, J.; MENG, J.; WU, W. Y.; LIU, L. P.; & BI, S. D. (1988). Carnivora from middle Miocene of northern Junggar Basin, Xinjiang Autonomous Region, China. *Vertebrata Palasiatica*, vol. 36, p. 218-243.
- WATTS, H. E. & HOLEKAMP, K. E. (2007). Hyena societies. *Current Biology*, 2007, vol. 17, no 16, p. R657-R660.
- WERDELIN, L & KURTÉN, B. (1999). *Allohyaena* (Mammalia: carnivora): giant hyaenid from the Late Miocene of Hungary. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 126, no 3, p. 319-334.
- WERDELIN, L. & LEWIS, M. E. (2008). New species of *Crocota* from the early Pliocene of Kenya, with an overview of early Pliocene hyenas of eastern Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 28, no 4, p. 1162-1170.
- WERDELIN, L. & PEIGNÉ, S. (2010). Carnivora. In *Cenozoic Mammals of Africa*. *University of California Press*. p 603-657.
- WERDELIN, L. & SOLOUNIAS, N. (1990). Studies of fossil hyaenids: the genus *Adcrocuta* and the interrelationships of some hyaenid taxa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 98, 363-386.
- WERDELIN, L. & SOLOUNIAS, N. (1991). The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and strata*, vol. 30, p. 1-104.
- WERDELIN, L. & SOLOUNIAS, N. (1996). The evolutionary history of hyenas in Europe and western Asia during the Miocene. In: *Bernor RL, Fahlbusch V, Rietschel S, eds. The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. New York: Columbia University Press, 290-306.
- WERDELIN, L. & TURNER, A. (1996). The fossil Hyaenidae of Africa: present status. In: Stewart, K.M., Seymour, K.L. (Eds.), *Palaeoecology and palaeoenvironments of Late Cenozoic mammals*. University of Toronto Press, Toronto, pp. 637-659.
- WERDELIN, L. (1988a). Studies of fossil hyaenids: the genera *Ictitherium* Roth & Wagner and *Sinicitherium* Kretzoi and a new species of *Ictitherium*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 93, no 2, p. 93-105.
- WERDELIN, L. (1988b). Studies of fossil hyaenas: the genera *Thalassictis* Gervais ex Nordmann, *Palhyaena* Gervais, *Hyaenictitherium* Kretzoi, *Lycyaena* Hensel and *Palinhyena* Qiu, Huang & Guo. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 92, no 3, p. 211-265.
- WERDELIN, L. (1996). Community-wide character displacement in Miocene hyaenas. *Lethai*, vol. 29, nº 1, 97-106.
- WERDELIN, L. (1999). Studies of fossil hyaenas: affinities of *Lycyaenops rhomboideae* Kretzoi from Pestlörinc, Hungary. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 126, no 3, p. 307-317.
- WERDELIN, L. (2003). Mio-Pliocene Carnivora from Lothagam, Kenya. *Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa*. Columbia University Press, New York, 2003, p. 261-328.

WERDELIN, L., & LEWIS, M. E. (2005). Plio-Pleistocene Carnivora of eastern Africa: species richness and turnover patterns. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 144(2), 121-144.

WERDELIN, L.; TURNER, A. & SOLOUNIAS, N. (1994). Studies of fossil hyaenids: the genera *Hyaenictis* Gaudry and *Chasmaporthetes* Hay, with a reconsideration of the Hyaenidae of Langebaanweg, South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 111, no 3, p. 197-217.

WINGE, H. (1895). Jordfundne og nulevende rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien: med udsigt over pungdyrenes slægtskab. F. Dreyer.

YOUNG, C. C. & LIU, P.T. (1948). Notes on a mammalian collection probably from the Yushe series (Pliocene), Yushe, Shansi, China. *Contributions of the Institute of Geology*, vol. 8, 273-291.

ZDANSKY, O. (1924). Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Paleontologia Sinica, Ser. C*, 2:1, 1-149.

ZDANSKY, O. (1935). *Equus* und andere Perissodactyla. *Palaeontologia Sinica, Series C*, vol. 6(5), 1-54.

9. ABSTRACT OF THE THESIS

Ecomorfología y Evolución de la dentición en la familia Hyaenidae

(Ecomorphology and Evolution of the dentition in the family Hyaenidae)

Abstract

Given that the present thesis is intended to be defended within the legal framework of the University of Málaga, it is obligatory to publish an article based on the thesis before the defense. Such a publication is:

Coca-Ortega, C., & Pérez-Claros, J. A. (2019). Characterizing ecomorphological patterns in hyenids: a multivariate approach using postcanine dentition. *PeerJ*, 6, e6238. DOI 10.7717/peerj.6238.

PeerJ was chosen because it is an open access journal, which is expected to be helpful for researchers whose institution have not access to traditional journals.

Some part that are present in the following summary can be found in such a paper.

1 Introduction

A general introduction to the Hyaenidae can be found in Coca-Ortega, C., & Pérez-Claros, J. A. (2019):

“Hyaenids are a family of Neogene carnivores whose extant representatives are the remnants of a once diverse group. In spite of their dog-like appearance, hyenas belong to the suborder Feliformia together with cats, mongooses and civets. Currently, only four species compose this family, the aardwolf (*Proteles cristatus*) and the spotted, striped and Brown hyenas (*Crocuta crocuta*, *Hyaena hyaena* and *Parahyaena brunnea*, respectively).

Proteles cristatus is a highly specialized termite eater with a greatly reduced dentition (Kruuk & Sands, 1972; Cooper & Skinner, 1979). The remaining three living members of this family, the striped hyena, the brown hyena and the spotted hyena, exhibit cheek teeth adapted to cracking bones. Striped and brown hyenas are basically solitary scavengers (Rieger, 1981; Mills, 1982, 1990). In contrast, spotted hyenas live in large matrilineal social groups as cooperative hunters, playing an important ecological role as the top predators of the ecosystems they inhabit (Kruuk, 1972; Mills, 1990). Molecular studies by Koepfli *et al.* (2006) indicate that the aardwolf diverged ca. 10.6 Ma from its bone-cracking living relatives, while the divergence between *Crocuta* and *Hyaena* plus *Parahyaena* occurred ca. 8.6 Ma. According to Koepfli *et al.* (2006) *Hyaena* and *Parahyaena* diverged more recently (ca. 4.2 Ma).

Hyenas are of significant paleontological interest not only because they are frequently found in fossil assemblages of the Old World since the Miocene but also because (particularly since the Lower Pleistocene) many of these assemblages have been accumulated by them (Turner, Antón & Werdelin, 2008; Palmqvist *et al.*, 2011).

In agreement with Turner, Antón & Werdelin (2008), any investigations must operate within a clearly taxonomic framework. Although the taxonomic work on fossil hyenas has led to several important revisions (e.g., Howell & Pether, 1980; Kurtén & Werdelin, 1988; Werdelin, 1988a, 1988b; Semenov, 2008; Tseng, Li & Wang, 2013), the seminal study by Werdelin & Solounias (1991) represents the most comprehensive framework for this family.

In clear contrast with its current status, Hyaenidae showed a high taxonomic diversity and ecological disparity in the past, with more than 70 described species. Hyaenids are mainly known by their durophagous members, but durophagy is not exclusive to this family, nor were all hyaenids bone crackers (Van Valkenburgh, 2007; Figueirido, Tseng & Martín-Serra, 2013). In spite of this family comprising more than 20 genera, practically all of them were assigned by Werdelin & Solounias (1996) to one of six ecomorphologies, which resemble living groups, namely: (1) civet-like insectivores/omnivores, (2) mongoose-like insectivores/omnivores, (3) jackal- and wolf-like meat and bone eaters, (4) cursorial meat and bone eaters, (5) transitional bone crackers and (6) fully developed bone crackers (Werdelin & Solounias, 1996; Turner, Antón & Werdelin, 2008). These ecomorphological groups or ecomorphs are based on qualitative traits and can be seen as groups of genera sharing a more or less similar functional guild (or adaptive zone *sensu* Van Valen, 1971) by morphological analogy with living groups. According to Turner, Antón & Werdelin (2008), these categories are successively evolved parts of the Hyenidae stem group (Fig. 5.2.1 and 5.2.12). Interestingly, although the cladistic characters used to construct the cladogram are different from those used to define ecomorphs (vg. position of infra-orbital foramen, position of anterior margin of orbit, suture between premaxillary and frontal on snout, etc.), those genera belonging to the same ecomorphological category cluster together in the phylogeny. In consequence, those two sets of characters must be related.”

Objectives and organization of this thesis.

Since the very beginning of the Palaeontology as a formal discipline, a very important volume of information on extinct hyaenids (mainly, about teeth) has been accumulating. In fact, it is possible to find nineteenth century publications where metric data of fossil remains of hyaenids can be obtained (the publications of the French author Jean Albert Gaudry can be taken as an example). That is especially evident for teeth, due to their higher potential of preservation. However, till the date, there is not a quantitative study on the dentition of this family as a whole, which integrates all this information. Consequently, the central objective of this thesis has been to collect and analyze this important collection of dental measurements to obtain evolutionary and ecomorphological inferences.

As mentioned above, throughout its evolutionary history, hyaenids have developed different ecomorphological adaptations and, some of them have been associated to those exhibited by different types of living carnivores (civets, mongooses, jackals/wolves or durophages). Consequently, it seems reasonable not only to analyze the change of the dentition throughout the geological time for this family but it is interesting to compare its dentition with the rest of living families whose ecomorphology can be known.

According to this, the two main objectives of this thesis are: i) the morphometric characterization of the dentition of Hyaenidae in relation to the rest of living carnivores via the construction of a multivariate morphospace and ii) to study how the morphospace for the family Hyaenidae has been occupied over geological time.

Obviously, the development of these general points has led to other more specific objectives, such as: a) the ecomorphological characterization of extinct species, b) the functional interpretation of some dental characteristics, c) the taxonomic affinities of some doubtful

species, d) the characterization of dental allometries and, e) a preliminary estimation of body masses based on dental variables for a number of hyaenids.

2 Material and Methods

The material analyzed is presented in the chapter two. This material has been compiled from the literature (Table 2.1) as well as from measures taken with digital caliper in the Museo di Storia Naturale di Firenze (Table 2.2).

The material consists of a total of 19,669 individual measurements of dentition belonging to 74 different species/chronospecies of both, living and fossil hyaenids, encompassed in 24 different genera. These measurements are lengths and widths of dental elements ranging from the canine to the second molar for both, upper and lower dentition (Figs 2.2 and 2.3). The nomenclature used here is the following: C for the upper canine; P1, P2, P3 and P4 for the first, second, third and fourth upper premolars, respectively; M1 and M2 for the first and the second upper molars, respectively; c for the lower canine; p1, p2, p3, p4 for the first, second, third and fourth lower premolars, m1, m2 and m3 for the first, second and third premolar, respectively.

The collection comprises a total of 7,584 observations for the maxillary teeth and 12,085 for the mandibular teeth (Tables from 7.1 to 7.5 in the Appendix).

The data collected from literature come from 132 publications, written in a total of 11 different languages: English, French, German, Spanish, Russian (Cyrillic), Chinese (Hanzi), Dutch, Greek (in Greek alphabet), Catalan, Basque and Italian, although most of them are written in English. In the case of those publications written in Cyrillic and Chinese, a partial phonetic translation was carried out to obtain the names of the fossil localities. As shown in Fig. 2.1, the literature on hyaenids with metric data increases exponentially over time. There are slight decreases during the decades of 1910-1920 and 1940-1950, perhaps due to the World Wars. However, there is a gap during the decade of 1960-1970 whose exact nature is unknown. Some of the measurements published in articles of this decade have been gathered together in subsequent papers and it was unnecessary to use the original publication (particularly for obscure papers). Obviously, the database is not perfect and there are obscure publications very difficult to obtain. The reason that the obscure papers are all concentrated in that decade is unknown.

In addition to the data that have been collected from the bibliography, part of the material has been measured “in situ” using a digital caliper at the Museo di Storia Naturale di Firenze. The specimens that have been measured are those listed in Table 2.2. Measurements were rounded to the tenth of a millimeter.

The 71 species of extinct hyaenids have been considered valid following Werdelin and Solounias (1991) and Turner, Antón and Werdelin (2008). Therefore, many of the species that had been synonymized by these authors have been included in the corresponding species (see Table 2.3). In addition, we have considered valid nine new species published after 2003, seven of them belonging to accepted genera and one (*Werdelinus africanus*) corresponding to a new genus (Table 2.4).

The data for each of the species have been averaged (arithmetic mean) and can be found in Appendix Tables 7.1-7.4.

To compare the hyaenid ecomorphotypes with the living species of the order Carnivora, a database of the upper and lower dentition of a total of 131 different species of terrestrial carnivores has been compiled (Table 2.7 and 2.8). The averages for the mesiodistal and buccolingual measurements of each tooth, the number of observations per species and the identifiers are in the Appendix Tables 7.6.1 and 7.6.2.

Not all the families are equally well represented in the database of living carnivores (Table 2.9). In the case of viverrids (and herpestids), since they are relatively plesiomorphic, there are not marked differences in dentition among the species within the family. However, mustelids have very different adaptations and the sample analyzed here is not representative. Consequently, the results obtained for some families are only indicative and should be taken with some caution.

Body masses have also been compiled for each of the living species studied (Tables 2.10 and 2.11) whose means (in kg) are in Appendix Table 7.7.

The statistical methods used in this thesis (regressions, principal component analysis, etc.) are commonly used in any scientific discipline and are not detailed here. However, if they are applied with any particularity, this is explained in the corresponding section.

Given this thesis deals with various related but independent topics, the rest of the thesis has been organized according the methodological nature of each chapter in three large sections: univariate, bivariate and multivariate analyses (chapters three to five, respectively).

Chapter 3

The chapter 3 gathers univariate statistics of each metric variable for both, the hyaenid ecomorphs and the rest of living families of the order Carnivora. It is a merely descriptive chapter and the reader can skip it and return later, if desired, to consult any statistic. Initially, this chapter was intended to be included in the appendix, but subsequently, it was placed after the second chapter as, in a sense, it can be considered an extension of it.

Chapter 4.1

The chapter 4.1 deals with the results based on bivariate statistics. It is divided into two sections. The first one is inspired by the studies on dental allometries carried out by the famous vertebrate paleontologist Börj Kurtén (1954, 1955, 1958, 1964, 1967), who pioneered this kind of analysis. The objective of this section is to obtain allometric equations for the width on the length of each tooth for the family Hyaenidae as well as for the living families of the order Carnivora.

With the exception for some families that have been insufficiently sampled (such as Viverridae), the vast majority of families (extant representatives) and Hyaenidae (extant and extinct species) have significant correlations between the length and the width of teeth. Perhaps the most surprising aspect is that, at the family level, most of the slopes for extant representatives are not significantly different from 1, so the isometry for such teeth cannot be ruled out. Canidae is the family with more allometries (five) both, for the upper and for the lower dentition.

Carnivora (excluding hyaenids) as a whole is the only group that can be compared with Hyaenidae since the former comprises eight families and the latter the six ecomorphs that have appeared over geological time. Most of the scaling relationships shown by Carnivora are negative allometries (P2, P3, P4, M1, M2, p2, p3, m1 and m2), while Hyaenidae shows scaling relationships that are positive allometries (P2, P3, p1, p2, p3, and p4) or isometries (C, P1, M1,

M2, c and m1). Since a negative allometry implies a progressive dental narrowing while a positive one leads to a dental thickening, it is not surprising that the positive allometries detected in hyaenids involve premolars, since these are involved in bone fracturing. The negative ones observed in Carnivora can be the result of an increase of the sectorial function as species become larger.

The only cases where Carnivora and Hyaenidae have similar scaling relationships are for the upper carnassial and second lower molar, being negative in both cases. In the case the upper carnassial its cutting function increases with size as it becomes proportionately more stylized. In the case of the second molar its functional significance is not very clear, since in several extant families this tooth is involved in crushing, but in hyaenids tends to disappear as the body mass increases.

The scaling relationships between dental variables and body mass have been also studied in this chapter (Table 4.1.16). Taking as reference the confidence intervals for the minimum quadratic slopes as well as the values obtained for slopes according to the reduced major axes, it can be seen that most of the maxillary teeth show negative allometries respect to body mass (slope <3) while isometry cannot be rejected for the majority of the lower teeth. The standard errors of the estimate (SEE) are relatively high although they are reduced when regressions are performed without ursids. As a general rule, errors are far from those obtained by Van Valkenburgh (1990) for regressions based on non-dental skeleton. Nevertheless, body mass estimates for a representative set of species of hyaenids are presented using the length of the upper canine and the width of the lower carnassial (Table 4.1.16). Body mass estimations have also been obtained excluding ursids since in such a cases SEEs approach even those obtained by Van Valkenburgh (1990) using the length of the body or skull. These estimates, however, must be taken with extreme caution and a more detailed study is needed to provide better estimates, which have not been carried out given the time constraints imposed on this thesis.

Chapter 4.2

The chapter 4.2, like chapter 3, is basically descriptive. Widths against lengths (means for species) for all the elements of the dentition are plotted for Hyaenidae. It has been considered interesting to include this section because it shows the relative position of practically all known species of hyaenids in the morphospace defined by these two variables. Plots of mean values of widths on lengths for teeth are quite common in paleontological studies as it is an easy tool to analyze taxonomic/ecomorphy affinities of new specimens. Sometimes, such new specimens are morphologically very similar to previously known species and this kind of plots can help to take a decision based on a quantitative criterion. Results are in Figs. 5.1 to 5.12. Again, the information is technical and the reader can skip it and return later if desired, however there is some interesting general information to obtain an overall view of Hyaenidae. The general pattern for all these plots is the alignment of the species according to the ecomorph they belong: Mongoose or Civet like, Jackal/Wolf like, Transitional and finally there is a separation in two ideal lines, one for the Cursorial species and another one for the Fully-Developed Bone Crackers. Cursorials have a more sectorial dentition while durophagous show more stoutly built teeth. Nevertheless, this pattern is not observed in some teeth that tend to disappear throughout evolution (M1, M2 and m2). The case of the lower carnassial is also special, as Cursorials and Fully-Developed Bone Crackers are relatively mixed and it seems that there is a separation between the two kind of durophagous predators: scavengers and hunters. Nevertheless, this topic will be addressed in detail in section 5.2.

Chapter 5.1

The Chapter 5.1 is inspired by the studies conducted by the Spanish paleontologists Don Jaime Truyols Santonja and Don Miquel Crusafont i Pairó in the 1950s. Crusafont-Pairó and Truyols-Santonja (1958) analyzed for a set of living and extinct carnivores the percentage of length that accounts for the sum of the premolars, the cutting region of the carnassial and the sum of the molars plus the length of the m1 talonid and plotted them in a three-dimensional morphospace. In this context it is important to highlight that the dentition of some of the families within the order Carnivora have undergone enormous transformations from the last common ancestor (this order is monophyletic according to molecular studies as indicated by Murphy *et al.*, 2001 and Agnarsson *et al.*, 2010). These changes have not only affected the morphology of the cusps and the absolute and relative dimensions of teeth, but they have led to extreme reduction or disappearance of some teeth. For example, felids have extremely reduced the molar series while ursids have increased it at the expense of reducing premolars. This causes the inconvenience that, if a tooth has disappeared, there are not values for its variables. This is especially evident in the lower dentition, that with few exceptions, it can be said that there is no family in which at least one of its species has not evolutionarily lost any element. Obviously, Crusafont-Pairó and Truyols-Santonja (1958) set the values of certain variables to zero as in the case of the post-carnassial region of felids. In this section it is constructed an empirical morphospace defined by the metric variables of the dentition assuming values of zero for lengths and widths if a tooth is evolutionarily lost. Both living species of the order Carnivora and extinct species of the family Hyaenidae are projected in this morphospace. It is important to note that similarity indices or correlation coefficients are sensitive to the fact of using zeros for missing variables and analyses can be negatively affected. Consequently, the conclusions reached in this section should be taken with certain caution and in any case they only allude to general aspects of the dentition. Six different sets of variables have been analyzed: Upper dentition, lower dentition and both dentitions jointly, with and without canines in each case. All the results are summarized in Tables 5.1.1 to 5.1.6 and Figs. 5.1.1 to 5.1.27.

The morphospaces defined by the two first vectors of both the covariance matrix (principal component analyses) and the similarity matrix (principal coordinate analyses) explain a very high percentage of the total information contained in the metric variables. The first of these axes is defined by the variation in the premolar series and the carnassial while the second is defined by the variation in the post-carnassial teeth. Each family occupies a relatively well-defined region, although with some slight overlap, particularly among families with a dentition of small size. Each hyaenid ecomorph occupies its own region that does not overlap with any other family with the exception of the ecomorphs 1 and 2. These two ecotypes represented by the species of the genus *Protictitherium* and *Plioviverrops* overlap with the representatives of the families of small size as viverrids and herpestids. The Jackal/Wolf-like ecomorph does not overlap with the living canids but corresponds to the expected morphologies in the morphospace beyond canids in the opposite direction to the ursids. The cursorial and the developed durophagus ecomorphs are placed near felids. These two ecomorphs overlap, which indicates that at this level the differences between them are relatively subtle.

An aspect that deserves to be briefly commented is the similarity in the relative position of the families in the principal coordinate analyses and that obtained by Crusafont-Pairó and Truyols-Santonja (1956) using the angle α (Figure 5.1.9 and 5.1.10). Although the correspondence is not complete it is very unlikely to be due to chance. In addition, the study carried out by Crusafont-Pairó and Truyols-Santonja in 1958, which is relatively similar to the study accomplished here, also obtains the same parallelism with the angle α .

Chapter 5.2

Chapter 5.1 brings together several results of multivariate analyses and, consequently, it accounts for most of the original objectives of this thesis. A part of the results obtained in this section have already been published as indicated above to comply with legal requirements of the defense.

This chapter is structured in three sections, in which only the family Hyaenidae is analyzed. The first section corresponds approximately to the mentioned article (Coca-Ortega & Pérez-Claros, 2019) and can be followed there, only the change in each multivariate axis over geological time has been added. The second section analyzes from a multivariate perspective the taxonomical affinities of a new material belonging to *Chasmaporthetes* recovered from Yukon. The third section is similar to the first one but the metric variables of the canines are incorporated into the analyses. All these contents are briefly summarized below.

Multivariate analyses without canines

With respect to this section, a selection of paragraphs from Coca-Ortega & Pérez-Claros (2019) are presented here to summarize this section (the numbers for the tables and figures correspond to those of this thesis):

“the dataset consisted of mesiodistal lengths (L) and buccolingual widths (W) for the lower (p3, p4 and m1) and the upper (P2, P3 and P4) cheek teeth of 60 species of hyaenids covering the whole spectrum of adaptive types described in Werdelin & Solounias (1996) and also summarized in Turner, Antón & Werdelin (2008)”.

“A total of 11,698 individual measurements were collected. The number of observations per variable ranged from 674 for WP2 to 1,221 for Lp4. The number of observations per species and variable is very disparate, ranging from several hundreds to only one observation for the upper or the lower dentition for those poorly known taxa. In any case the sample analyzed comprises practically all the described species of the family Hyaenidae where the postcanine dentition is known. All the values for a given variable were averaged for each species.” “The principal component analyses were performed using the means for the lengths and widths of (i) only the upper dentition, (ii) only the lower dentition and (iii) the lower and upper dentition (to take into account the covariation between the two sets of variables). Given that some species have known values for only the upper or the lower dentition, the number of observations in each analysis is different (41, 44 and 55, respectively). Eigenvectors were computed from variance-covariance matrices using PAST v. 2.17 (Hammer, Harper & Ryan, 2001) since the variables analyzed were measured in the same units and using covariances gives more weight to those aspects with more variability. Phylomorphospaces were generated to assess the phylogenetic signal in the principal components using the PDAP package (Midford, Garland & Maddison, 2011) in Mesquite (Maddison & Maddison, 2018). The reconstructed ancestral values were plotted, and the branches of the tree were connected (Sidlauskas, 2008; Klingenberg & Gidaszewski, 2010; Figueirido, Tseng & Martín-Serra, 2013). We use the tree topology published by Turner, Antón & Werdelin (2008), assuming branch lengths equal to one (vg. Grohé *et al.*, 2016). In this framework, a strong phylogenetic signal leads to closely related species that tend to be near each other in the morphospace defined by the principal components. To test the presence of a phylogenetic signal in the data, we used the permutation approach presented by Klingenberg & Gidaszewski (2010), which simulates the null hypothesis that there is no phylogenetic signal by randomly interchanging each set of morphometric descriptors among the terminal nodes of the phylogeny (10,000 randomization runs per test).”

“To facilitate the location of the species on the scatter plots, the name of each species in the text is followed by a number between brackets that corresponds to its numbering in Table 5.2.1.”

“The underlying multivariate pattern shown by the principal component analyses is readily interpretable and similar for the upper and lower postcanine dentitions (Table 5.2.2). For the three analyses, there is a first component explaining 96-97% of the variance, where all the variables show positive loadings, being clearly interpreted as a size axis. Obviously, size is the main source of variation, given that the sample ranges from animals similar to a mongoose to the giant hyena, *Pachycrocuta brevirostris*, with an average estimated mass of ≈ 110 kg (Palmqvist *et al.*, 2011). The second and third components scarcely explain 1.5% and 1% of the variance, respectively, although they are both very informative about the function of the hyenid cheek teeth. Similar results are obtained using the lower, the upper, and the lower and upper postcanine dentition variables, which is evidenced by the high and very significant positive correlations between each principal axis and its corresponding homologue (Table 5.2.3). The weakest (although significant) correlation is obtained between the third components of the upper dentition and the lower dentition.”

“The second principal component in each analysis shows negative loadings for the lengths and positive loadings for the widths (Table 5.2.2). Along these shape axes, the dentitions are arranged from long and narrow shearing morphologies to more stoutly built teeth adapted to bone cracking. The width of the third upper and lower premolars have the highest component loadings on these components, which makes sense given that these teeth are the principal bone-cracking teeth (Werdelin & Solounias, 1991). LP2, WP4, Lp4 and Wp4 have relatively high correlations with the second components as well. However, the rest of the variables also play a more or less important role in defining the nature of this component. Plots of the species' scores on components I and II for the lower, upper and upper and lower cheek teeth are in Fig. 5.2.5 A, Fig. 5.2.6 A and Fig. 5.2.7 A, respectively. From a visual inspection of these plots, the same general pattern may be observed, although it is clearer for the lower dentition, in part because there are more observations. A visual inspection of the phylomorphospaces (Fig. 5.2.5 B, Fig. 5.2.6 B and Fig. 5.2.7 B) suggests that there is a clear phylogenetic signal, although there is some criss-crossing of branches. Species belonging to the same adaptive type or ecomorphological group (Werdelin & Solounias, 1996; Turner, Antón & Werdelin, 2008) share the same region of the morphospace defined by the two first components and, at the same time, they are arranged according to two well defined morphological trends, which involve the two “post-thalassitine” major clades recognized by Werdelin & Solounias (1991). The first trend starts with the mongoose-like and civet-like hyaenids (genera *Plioviverrops* and *Protictitherium*, respectively), which show the smallest cheek teeth, which are comparatively stouter than those of the more derived taxa belonging to the jackal- and wolf-like ecomorphs. This sequence ends with the cursorial meat-bone eater shearing and cutting morphologies, typical of the genus *Chasmaporthetes*. *Chasmaporthetes* sp. from Florida (#34) shows the most derived morphology for this morphological trend. The second trend starts with *Metahyaena confector* (#45), which is placed on the morphospace quite close to some species of the jackal- and wolf-like ecomorphs such as *Ictitherium viverrinum* (#21) and *Thalassictis spelaea* (#26). Turner, Antón & Werdelin (2008) located *M. confector* in the transitional bone-cracker group only because its premolars show an incipient durophagous adaptation. This second morphological trend involves the rest of the transitional bone-cracker species and culminates with the fully developed bone crackers, whose more typical representative is *Pachycrocuta brevirostris* (#56). Fully developed bone crackers are basically aligned along this trend according to their sizes. There are, however, species mainly belonging to the cursorial meat and bone eater genera that plot for the lower dentition near the boundary between transitional and fully developed bone crackers (vg, *Chasmaporthetes bonisi* [#28] and *Hyaenictis wehaietu* [#38]) or even well inside the region of

bone-cracking taxa such as *Hyaenictis* aff. *almerai* (#35), which are discussed below. Interestingly, *Hyaenictis* aff. *almerai* plots with cursorial meat and bone eater genera for the upper dentition (Fig. 5.2.6 A). Likewise, *Hyaenictitherium namaquensis* (#13) (belonging to a wolf-like genus) is close to the cursorial meat and bone eaters for the two first lower dentition principal components, but it plots near fully developed bone crackers for the upper cheek teeth (Fig. 5.2.6 A)."

"The third component is characterized by its high negative correlation with the length of the lower carnassial tooth (Lm1) for the lower and upper and lower dentition analyses and with the length of its analogous tooth for the upper dentition analysis (LP4). However, at the same time, it is positively correlated with the lengths of P2 and P3 and their equivalents for the lower dentition, Lp3 and Lp4, which correspond to the length of the bone-cracking teeth in durophagous species (Table 5.2.2). Interestingly, the tooth widths are not clearly related to these third components. Fig. 5.2.8, Fig. 5.2.9 and Fig. 5.2.10 show species scores on the first and third components. Some bone-cracking species as well as some cursorial meat and bone eaters take extreme, opposite values along the third component, while the rest of the ecomorphs show intermediate values. The interpretation of the third components can be performed with the help of the extant species, which are placed at the opposite ends of the morphospace (Fig. 5.2.8, Fig. 5.2.9 and Fig. 5.2.10). First, the living species (and their fossil counterparts) with scavenger adaptations, namely, *Hyaena hyaena* (#55) and *Parahyaena brunnea* (#59) are located at the top, while *Crocota crocota* (#51), which is also an active predator (Kruuk, 1972; Mills, 1990), is at the bottom (jointly with its fossil representatives). Taking as a reference the most extreme values of the jackal- and wolf-like ecomorphs (gray lines in Fig. 5.2.8, Fig. 5.2.9 and Fig. 5.2.10), *Pliocrocota perrieri* (#60) and *Pachycrocota brevirostris* (#56) are located near the scavengers, while *Crocota dietrichi* (#52) and *Adcrocota eximia* (#48) plot on the hunting side. These facts, in addition to other arguments (as niche partitioning, see below), show that the third component seems to reflect the amount of meat vs. bone eaten by the fully developed bone crackers, and consequently, to reflect the adaptation for hunting or scavenging for fully developed bone cracking ecomorphs. *Crocota eturono* (#53) projects as a typical fully developed bone cracker on the two first components, but it shows the most negative score on the third component, which might indicate a very pronounced hunting adaptation. Cursorial meat-bone eater species also project on both regions, perhaps as a consequence of the same type of adaptation, which is discussed in the next section. The third principal component of the upper dentition is something different from its counterpart for the lower cheek teeth, as evidenced by the correlation coefficient that is comparatively lower although still significant ($r=0.634$, $p<0.001$). The relative positions are more or less similar for fully developed bone crackers, but the other ecomorphs are much more scattered (compare Fig. 5.2.8, Fig. 5.2.9 and Fig. 5.2.10). This is an interesting fact, indicating that this functional aspect is not equally reflected by the upper and lower cheek dentitions and so can be the result of mosaic evolution. The visual inspection of the phylomorphospaces (Fig. 5.2.8 B, Fig. 5.2.9 and Fig. 5.2.10 B) suggests that there is not a clear phylogenetic signal, as there is a high degree of criss-crossing of the branches."

"The results obtained here indicate that the multivariate pattern defined by the two principal components of the postcanine dentition clearly captures the adaptive types for the hyenid genera devised by Werdelin & Solounias (1996) and summarized in Turner, Antón & Werdelin (2008). Turner, Antón & Werdelin (2008) suggested that this characterization probably requires some revision to the separation between civet-like and mongoose-like ecomorphs, which is also partially corroborated here, as only those two groups show a certain degree of overlap. However, according to the present study, this framework continues to provide a convenient overview of the postcanine dentition evolution of this family. Interestingly, the functional aspects are better reflected by the lower dentition variables than those for the upper dentition.

This fact can be interpreted as a result of mosaic evolution, which has been corroborated by the evolution of the dental enamel microstructure in hyaenids (Tseng, 2011). A differential degree of plasticity of the upper and lower dentitions provides an explanation for this fact. Carnivores show a lesser degree of morphological plasticity in the cranium than in the mandible. The cranial morphology is a trade-off between different functional demands (e.g., feeding, vision, olfactory sense, and brain processing), while the mandible is only involved in food acquisition and processing (Figueirido *et al.*, 2011). Perhaps this fact also translates into the cheek teeth, as the lower teeth seem to be more prone to reflect adaptations than the maxillary dentition. Consequently, the following discussion is mainly focused on the lower cheek dentition.

As shown in Fig.5.2.5, ecomorphs align along two opposite morphological trends in the morphospace defined by the two first principal components. Given that the first component is a vector of size and the second one is a shape vector, those trends are allometric rules as well. An interesting point for both allometries is the positive relationship between size and specialization, as the most derived morphs also show the largest teeth (cursorial bone-meat eaters and fully developed bone crackers regarding the other ecomorphs). Werdelin & Solounias (1991) also noted a size trend between the position on the cladogram and the length of the upper carnassial (excluding *Chasmaporthes lunensis* and *C. borissiaki*), as this variable is strongly correlated with size and shows minimal variability according to Gingerich (1974). The ancestral state reconstructions also align along such allometric trend (Fig. 5.2.5. B, 5.2.6 B, Fig. 5.2.7 B and Fig. 5.2.8 B). This fact indicates that the evolution of the traits described by the two first components basically follows the routes connecting the main adaptive types. The allometries defined by the two principal components have an evolutionary origin, as they are the result of an interplay between developmental dynamics and selective factors. However, it is important to note here that the position along an allometric line does not necessarily indicate an ancestor-descendant sequence. In the same way, the absence of great leaps in the morphospace is not definitively indicative of a gradual evolution.

Fig. 5.2.11 shows that there is a roughly correspondence between the adaptive type and position on the phylogeny, as more derived taxa also have more specialized dentition. However, there are several exceptions, and thus there is not a fixed rule for the acquisition of a higher degree of specialization.

Tongxinictis primordialis (#47) is the first representative of the transitional bone cracker dentition, showing advanced dental characteristics, although in most other features it is quite primitive (Werdelin & Solounias 1991). The age of this species (Langhian-Serravillian) is surprising old, and its ancestors have to belong to jackal/wolf-like ecomorphs. In any case, this does not involve a great morphological jump in the cheek teeth, as jackal/wolf-like and transitional bone-crackers are quite close in the morphospace. *Hyaenictis wehaietu* (#38) also shows a transitional bone cracker lower dentition and might independently come from cursorial bone-meat eaters. Nevertheless, it is probable that this species does not belong to this genus, as suggested by Vinuesa *et al.* (2017), as the lack of p1 and m2 and the presence of a well-developed m1 metaconid question its assignment to this genus. Consequently, it would be necessary to perform a deeper study of the taxonomic affinities of this species to clarify its evolution. The last group of phylogenetically related transitional bone cracker species (*Palinhyena reperta* [#46], *Belbus djurabensis* [#43] and *Ikelohyaena abronia* [#44]) have an independent origin, which might be a jackal/wolf-like ecomorph as in the case of *Tongxinictis primordialis* (#47). The crucial point is that the most basal representative of this clade, *Metahyaena confector* (#45), shows a jackal/wolf like cheek dentition. As a matter of fact, Turner, Antón & Werdelin (2008) assigned this species to the transitional bone cracker type only because its premolars show an incipient form from the more bulbous shape that they have in *Belbus* and later transitional bone crackers. In other features, it is very similar to the jackal/wolf-

like taxa. Consequently, if *Metahyaena confector* shared a common ancestor with *Chasmaporthetes* or other cursorial meat and bone eaters according to the cladogram, this would imply a reversion to a less specialized dentition and even a morphological leap (Fig. 5.2.5). With the independency of phylogenetic considerations, in our opinion, the jackal/wolf-like morphotypes are crucial for understanding the evolution of the cheek teeth of hyaenids, as it seems that they have originated both cursorial meat and bone eaters and transitional bone cracker species. The central position of the jackal/wolf-like ectomorph in the morphospace (both in size and in shape) allowed evolution in both directions.

Fully developed bone cracker dental morphs have also independently arisen twice or three times, which depends on the acceptance of *Chasmaporthetes bonisi* (#28) as a valid taxon. Werdelin & Solounias (1991) questioned this species and assigned it to *Adcrocuta eximia* (#48). This taxon is also close to *Adcrocuta eximia* in the morphospace defined by the upper cheek teeth (Fig. 5.2.6). However, our results are not conclusive, as the discriminant analysis for the upper dentition assigns it to the cursorial morphotype.

Vinuesa *et al.* (2017) assigned *Hyaenictis* aff. *almerai* (#35) to the transitional bone cracker morphotype. However, our analyses show that its lower dentition is typical of the fully developed bone crackers (Fig. 5.2.5). On the other hand, the upper cheek teeth of this species are those expected for a cursorial meat and bone eater (Fig. 5.2.6), which clearly indicates a mosaic evolution. On the other hand, given that *Hyaenictis* aff. *almerai* and the rest of the phylogenetically related fully developed bone crackers show independent origins (Fig. 5.2.11), their bone cracker dentitions can be considered as evolutionary convergences. Our results are compatible with a gradual evolution for the majority of fully bone cracker species but not for *Hyaenictis* aff. *almerai* since close species of this genus of cursorial meat and bone eaters (*H. almerai* [#36] and *H. hendeyi* [#37]) have very distant allocations in the morphospace for the lower dentition. This exemplifies that morphological continuity is not synonymous with gradual evolution.

The third component for the lower dentition is an unexpected axis of variation that allows us to discriminate between scavenging and hunting adaptations within the fully developed bone cracker ecomorph. The main element for its interpretation is obviously the opposite allocation of the recent and fossil specimens of the three extant durophagous species whose trophic ecology is known. Scavenging and hunting are simply part of a continuous spectrum (Turner, Antón & Werdelin, 2008), but the extant species of fully developed bone cracker hyenas show extreme differences in hunting behavior. In fact, spotted hyenas live in large matrilineal social groups whose members hunt cooperatively (Kruuk, 1972; Mills, 1990). The frequencies of prey killed and scavenged by *Crocuta crocuta* show differences between localities, although it can reach up to 95% as, for example, in Masai Mara (Cooper, Holekamp & Smale, 1999). Medium-sized (100-200 kg) species are the best represented in the carcasses consumed by this hyena (Palmqvist *et al.*, 2011). The brown and striped hyenas are primarily solitary scavengers, although they can also hunt opportunistically. Striped hyenas can predate on livestock even larger than themselves, such as donkeys or horses, although mainly feed on small animals (rodents, birds, reptiles, fish), carrion, and vegetables such as seeds or leaves (Rieger, 1981; Leakey *et al.*, 1999). The brown hyena is predominantly a scavenger of all types of vertebrate remains and supplements its diet with wild fruits, insects, eggs of birds, and the occasional small animal that it kills (Mills, 1982). Vertebrate prey killed by *Parahyaena brunnea* contributed only 4.2% of its food items (Mills, 1982). In the Central Kalahari Desert, the remains of kills left by other predators are the single most important food item in the brown hyena's diet (Owen & Owen, 1978). These differences in foraging behavior seem to be reflected in the lengths of their carnassials and bone-cracking teeth, captured by the third principal components. Under this scenario, fully developed bone crackers could specialize in two opposite directions: scavenging

or hunting. It is important to note here that this type of adaptation is independent of the adaptative ecomorphs devised by Werdelin & Solounias (1996). Fossil representatives of *Hyaena hyaena* (#54) and *Parahyaena brunnea* (#57) seem to be less specialized in scavenging than their living counterparts, as they occupy a more central region (Fig. 5.2.9). In the case of the genus *Parahyaena*, this also holds for the extinct species of this lineage *P. howelli* (#58). *Pachycrocuta brevirostris* (#56), with a strict scavenging behavior according to Palmqvist *et al.* (2011), is also in the same region of *Hyaena* and *Parahyaena*. Interestingly, this species does not show an extreme dental morphology. Maybe its large size can be considered an adaptation for scavenging itself, given that its enormous size translates to a greater ability for demolishing bones than in the case of the brown and striped hyenas. This can also be deduced from the high percentage of unidentifiable bone shafts and fragments in the maternity dens (Palmqvist *et al.*, 2011). *Pliocrocuta perrieri* (#60) is also placed on the scavenging side of this morphospace, which is in accordance with its relative specialization to demolish bone (Antón *et al.*, 2006; Turner, Antón & Werdelin, 2008). The co-occurrence of *Pliocrocuta perrieri* (#60) and *Chasmaporthetes lunensis* (#31) (conceived as a group-hunting predator of medium-sized ungulates by Anton *et al.*, 2006) also suggests a scavenging behavior for *P. perrieri*, given that it is unlikely that species of a similar size and niche could coexist. All the species of *Crocuta* and *Adcrocuta eximia* (#48) plot on the hunting region. The bone-smashing capabilities of *Adcrocuta eximia* are obvious. However, Turner, Antón & Werdelin (2008) indicate that its upper carnassial is rather sectorial, with a reduced protocone, which may imply a rather high flesh content in its diet. Werdelin (1996) also indicates the possibility that this species was an active hunter. The recent representatives of *Crocuta crocuta* (#51) seem to have been slightly less active hunters than their fossil counterparts, as shown in Fig. 5.2.9. Nevertheless, this contention should be treated with a certain caution, as *Crocuta crocuta* (fossil) consists of a heterogeneous collection of subspecies that deserve a more detailed analysis. *Crocuta dietrichi* (#52) seems to be a less specialized member of this genus in hunting or scavenging, which is in accordance with the point of view of Werdelin & Lewis (2008). On the other hand, under this scenario, *Crocuta eturono* (#53) would be the most specialized hunter morphotype ever exhibited by a fully developed bone cracker. As indicated by Werdelin & Lewis (2008), its teeth, seen in isolation, show no distinctive features of morphology or proportions different from any other species of *Crocuta*. However, the relative lengths of its cheek teeth are different from those of any other *Crocuta* known. Interestingly, in several bivariate diagrams of length proportions shown by Werdelin & Lewis (2008), *C. eturono* deviates in a direction opposite to that of *Pachycrocuta*, which corresponds to its relative position along the third principal component. The sympatry between *C. eturono* and its coeval *C. dietrichi* during the Pliocene of eastern Africa could be explained by an absence of competition according to their respective positions along this scavenging/hunting principal component. Interestingly, phylomorphospaces show that most of the ancestral nodes have intermediate scores on the third principal components (Fig. 5.2.8 B, Fig. 5.2.9 B and 5.2.10 B) and point out that the specializations in the two opposite directions of this axis are independently derived conditions (homoplasies).

Most of the cursorial meat and bone eaters are relatively clustered together in a central position on the third principal component for the lower dentition (Fig. 5.2.8). However, *Lycyaena macrostoma* (#41) and *Chasmaporthetes ossifragus* (#33) are grouped with *Hyaena* and *Parahyaena*, while *Chasmaporthetes* sp. from Florida (#34) is close to *Crocuta crocuta* (#50, #51). *Chasmaporthetes bonisi* (#28) is again close to *Adcrocuta eximia* (#48). The functional meaning of the positions of these three species is not as direct. The case of *Lycyaena macrostoma* (#41) perhaps can be explained as a collateral effect of its broad lower carnassials (Werdelin & Solounias, 1991). However, *Chasmaporthetes ossifragus* (#33) and *Chasmaporthetes* sp. from Florida (#34) are closely related species occupying opposite allocations along this axis. Kurten and Werdelin (1988) proposed a new species for the Florida specimens (previously assigned to *C. ossifragus* by Berta, 1981), on the basis of a long m1 relative to p4, which explains its low

score on the third component (see Table 5.2.2). Tseng, Li & Wang (2013) indicate that, although the p4/m1 length ratio of the *Chasmaporthetes* sp. from Florida is extreme among North American specimens, intermediate values are found for *Chasmaporthetes* specimens from China and even postulate a separate dispersal to the New World from *C. ossifragus*. Interestingly, *C. ossifragus* and *C. sp.* from Florida are the only hyaenids recorded in New World, and their extreme positions with respect to other species of *Chasmaporthetes* along the third components perhaps could be the result of a local evolution in North America as a consequence of the presence of borophagine canids adapted to durophagy. In this context, Tseng & Wang (2011) suggest the competitive exclusion between hyaenids and canids as an ecological mechanism to explain the lack of intercontinental dispersal during the Miocene, in spite of that many other large, cursorial carnivorans achieved it. Perhaps the lengthening of m1 with respect to p4 in *Chasmaporthetes* sp. from Florida is the result of an anagenetic evolution increasing the shearing component of the dentition at the expense of the bone-cracking component via natural selection to avoid competition with bone cracking borophagines.”

Finally, an aspect not included in Coca-Ortega and Pérez-Claros (2019) that has been interesting to analyze here is how the scores on these three components have changed over time. Given that they are orthogonal, the information they individually provide is not correlated each other and can be analyzed independently. This study has been carried out by averaging the scores on a given component for all existing species in each time interval. This study has been carried out for the post-canine lower dentition, since there is a higher number of species and the functional aspects are better reflected. In any case, it also is highly correlated (integrated) with the upper dentition. The results are shown in the figures from 5.2.13 to 5.2.15.

As can be seen in Figure 5.2.12, the family begins with low values of the first principal component (size), since during the Burdigalian and Langhian there are only the Civet-like and Mongoose-like ecomorphs. Subsequently, the scores experience an exponential increase from the Serravallian and stabilize over the Piacenzian. Just in the Serravallian, the number of all ecomorphs begins to increase and reach the maximum in the Tortonian. Beyond the Tortonian the number of species of all ecotypes decreases with the exception of the Fully-Developed Bone Crackers. Since the species of this ecomorph are the largest, this derives in an evolutionary trend towards an overall increase of the dentition size. It is also no coincidence that the greatest range of variation in this component occurred between the Tortonian and the Messinian, since in this period all ecomorphs coexist.

With respect to the scores on the second principal component, the average also experiences a certain tendency to increase globally but the dynamics are somewhat different. As in the previous component, at the beginning, this component remains constant as there were only the two smaller ecomorphs. Subsequently experience a huge increase in the range of variation, which is maintained until a drastic reduction in the Middle Pleistocene. From the end of the Miocene to the Middle Pleistocene the average increases slightly, although it experiences a rise and a subsequent fall centered on the Piacenzian. At this point it can be seen that all the ecomorphs disappear excepting the Cursorial and Fully-Developed Bone Cracker, which coexist until the former ones disappeared during the Middle Pleistocene. Consequently, only species with robust survived and the range of variation was drastically reduced.

The third component that according to our results discriminate between scavenger and hunter adaptations in durophagous species, practically does not undergo changes except an increase of its amplitude with the appearance of new ecotypes in the Tortonian. The only point where this dynamic is interrupted is in Piacenziense with *C. eturono*. It is therefore very interesting that

both scavenger durophagous and hunters durophagous have been present since the Tortonian (with *Allohyaena kadici* and *Adcrocuta eximia*, respectively).

Multivariate analyses of the material of *Chasmaporthetes* from Yukon

Recently Tseng *et al.* (2019) have analyzed the affinities of a material attributed to the genus *Chasmaporthetes* consisting of a third lower right premolar (CMN 24958) and a lower left first molar (CMN 38053) recovered from reworked materials in the Old Crow basin (North Yukon). Such a small material would go unnoticed but its boreal location (67.819 °N) in the Beringia region makes such remains very important since its analysis can give us some information about the colonization of North America by the hyaenids.

Given the nature of the site, the age of these remains is very difficult to determine but it is believed to be Irvingtonian - Rancholabrean (Harington, 2011). This interval ranges from 1.4 to 0.012 million years, which approximately is Middle Calabrian - beginning of the Holocene. Tseng *et al.* (2019) discusses the context of these fossils and set the upper limit for the age of these fossils in the Irvingtonian I (0.85 Ma, approx.), indicating that probably they could have an age close to the beginning of the Irvingtonian I (1.4 Ma), which is more or less equivalent to the Middle Calabrian. Given the importance of these fossils, it has been decided to analyze them here from a multivariate point within the taxonomic context of their own genus. The data used are in table 5.4.1.

Firstly, the values for each location were averaged to allow the comparison with the values obtained for Old Crow 11A since there is no evidence that the remains of such site belong to the same individual (Table 5.4.2). An analysis of the principal components of these means was carried out, whose results are shown in Table 5.4.3 and in the figures from 5.4.1 to 5.4.3. As can be seen, there is a clear correspondence between the principal components obtained and those obtained for all the hyaenids, which have been discussed in the previous section. The only difference is that the counterpart of the new second component is the third component for Hyaenidae as a whole and vice versa.

The plot of the two first components (Fig. 5.4.2) shows that the Arctic sample score very close to *Chasmaporthetes* specie from Florida. In fact, the other North American species, *C. ossifragus*, occupies an opposite position in the second component with respect to *C. lunensis*, close to the Villarroja sample. *C. lunensis* from Villarroja is separated from the rest of the *C. lunensis*, which are grouped in a central position, including two of the forms provisionally attributed to *C. confer ossifragus* by Tseng *et al.* (2019). In fact, the representatives of *C. confer ossifragus* are closer to the species from Florida than to the two samples of *C. ossifragus*. These results indicate that the Arctic species has a greater affinity with the *C.* from Florida than with any other *Chasmaporthetes* and it is clearly different from *C. ossifragus*. These results are similar if we use only those individuals where the four variables are known simultaneously (Table 5.4.4, Fig. 5.4.4 and 5.4.5) assuming hypothetically that the two Arctic remains belonged to the same individual.

Chasmaporthetes sp. from Florida and *C. ossifragus* were claimed as independent species by Kurten and Werdelin (1988) and Werdelin and Solounias (1991) based on the lengthening of p4 and m1. On the contrary, Berta (1981) and Tseng *et al.* (2013) grouped all the American remains within *C. ossifragus*. The results obtained here indicate that from a metrical point of view they seem very different in component II, which is related in the case of Fully-Developed Bone Crackers to adaptations to hunting or scavenging (component III of the global analysis). In addition, if the Florida species were grouped with *C. ossifragus*, the cloud of points in plots 5.4.2 and 5.4.4 corresponding to such a set would encompass all the populations of all the

Chasmaporthetes species excepting *C. australis*, which is not reasonable. Admitting the validity of the Florida species, the species recovered in the Arctic would belong to it.

It is interesting to note that despite the huge distance that separate the populations of Florida from those of the Yukon, other predators, such as *Arctodus simus*, also present a distribution that includes Florida and Yukon, where they adapted to local conditions in each region (Figueirido *et al.*, 2017).

An aspect of special relevance is whether *Chasmaporthetes* from Florida is the result of the anagenetic evolution from *C. ossifragus* in North America or it is the result of the evolution from another populations of *C. lunensis* from Asia. The material is so scarce that only certain reflections and conjectures are allowed.

The main argument supporting the hypothesis that the species of Florida is the result of an independent immigration from Asia is the morphological discontinuity between *C. ossifragus* and *C.* species from Florida. In fact, *C. ossifragus* is at the opposite extreme in the morphospace with respect to *C. lunensis*, which would be presumably the ancestor of *C. ossifragus*. It is to say, if *C. ossifragus* (the oldest of them) is the ancestor of *C.* species from Florida, it would be logical to find some transitional fossils between them in North America. This fact tilts the balance towards *C.* species of Florida comes from immigrants other than those of *C. ossifragus*, which ecologically specialized in an opposite direction. In addition, the record for the Florida species is Gelasian (Late Blancan - Early Irvintintonian), while the Yukon specimen is probably Calabrian (Tseng, 2019), which allocated them close in time and at the same time they both overlap very little with the record of *C. ossifragus* which is basically Pliocene (Early Blancan). In any case, the coexistence in North America of *C. ossifragus* and *C.* species of Florida would not entail problems since they were probably adapted to different niches, given the morphological distance between them.

On the other hand, there is an element that suggests that perhaps *C. ossifragus* is the ancestor species of *C.* species from Florida: the fossil record of *C.* species from Florida is exclusively North American and this species is morphologically different from any other species of *Chasmaporthetes*. If its origin was outside of America, it would be expected to find similar forms outside the American continent. Its absence points out a local evolution. In any case, they all are only conjectures until more information is available.

Multivariate analyses with canines and the ecomorphological role of canines in durophagous hyenas

Finally, a third set of multivariate analyses were carried out including the canines. The results for the lower dentition are shown in Table 5.5.1 and Figs. 5.5.1 to 5.5.3. These results are completely analogous to those obtained with the post-canine series, excepting that the variance in the canines not attributable to size is surprisingly grouped with the third axis, which separates the scavenger durophagous from the hunter durophagous. This axis separates living *H. hyaena* (# 55), living and fossil *P. brunnea* (# 57 and # 59), as well as *Pliocrocota* (# 60) and *Pachycrocota* (# 56) from living and fossil *C. crocuta* (# 50 and # 51) as well as *C. diretichi* (# 52). The interpretation therefore is practically the same as the case of post-canine dentition. Interestingly, *Adcrocuta eximia* (# 54) and *H. hyaena* fossil (# 54) are in a central position and are not clearly ascribed to any group. The results using the upper series (Table 5.5.2 and Fig. 5.5.1 to 5.5.3) seem analogous to those obtained with the lower series, although the number of observations is lower and the results are not as clear as in the lower series, which can be also

due to the fact that functional aspects are better reflected by the lower dentition (Coca-Ortega & Perez-Claros, 2019).

A question arising from these results is what is the reason of the possession of canines of increased size and short carnassials (or the opposite), not because of a species is durophagous but because of the fact of being more or less scavenger or hunter within the durophagous morphotype.

The increase in the relative length of carnassials in the case of hunting durophagous can be reasonably explained by the action of natural selection towards increasing the cutting component of the dentition given a presumably greater need to cut skin, tendons and other soft tissue. However, the increase in the dimensions of canines in scavenging durophagous deserves a more detailed discussion.

The canines of hyaenids are morphologically more similar to those of felids than those of canids, but the hunting style of the living hyena *Crocuta* is more similar to the style of canids (Van Valkenburgh and Ruff, 1987). Therefore, it seems appropriate to analyze the functional role of the canines of durophagous hyaenids within the context of these two living families. Since the length of m1 and the length and width of canines are the variables more important on the third principal component here, a plot of these variables for hyaenids, canids and felids is shown in Fig. 5.5.7. It is also plotted both variables on the logarithm of body mass (Fig. 5.5.8 and 5.5.9, respectively), which has been estimated for some of the analyzed species of fossil hyaenids by multiple regression of body mass on the length and the width of the femur and humerus using living canids, felids and hyaenids (Appendix 7.7).

Fig. 5.5.7 shows that the length of the m1 increases according to the size of the canine, but in felids it increases faster than in canids (canids always have smaller canines for a given m1 length). The representatives of each hyaenid ecomorph (excepting durophagous) occupy intermediate positions between felids and canids. However, Fully-Developed Bone Crackers show two well-separated groups at both sides of Cursorsials.

Figures 5.5.8 and 5.5.9, show that the relative positions of scavenger and hunting durophagous are quite similar respect to body mass in those species of hyaenids where those elements of the postcranial skeleton are available to estimate body mass.

As shown in Fig. 5.5.7 and 5.5.9, the group closest to the canids is that comprised of hunting species, which is interesting because the hunting techniques of *C. crocuta* are similar to those of canids. This case could be an example of evolutionary convergence. On the contrary, scavengers are close to the felids, with larger canines than the hunter hyenas. Obviously, the increased canines for these scavengers cannot be a convergence with the felids for hunting. In fact, both *H. hyena* and *P. brunnea* are inefficient hunters and in any case the few prey they catch are much smaller than they are (see Skinner, 2006 for a review).

On the other hand, although hyenas only use canines occasionally to consume bone (Van Valkenburgh, 1996) the relative increase in canine size for scavenger hyenas might be due to a harder diet that requires greater efforts for fracturing. If so, this would increase the probability that the canines will fracture and consequently, they have been adapted by increasing their dimensions. But this does not seem to be the case, because spotted hyenas have more powerful jaws which may destroy even medium sized vertebrates (see references in Skinner, 2006). This is corroborated by the percentage of individuals with at least one fractured tooth that in the case of *C. crocuta* (57%) is significantly higher than in *H. hyena* (35%) at 99% and higher than that of

P. brunnea (41%) at 95% (in this case $p = 0.039$) (data from Van Valkenburgh, 2009). This shows that the diet in *C. crocuta* produces more injuries to teeth than that of *H. hyaena* or *P. brunnea*. However, the percentage of fractured canines in the three species is practically identical (9.6%, 8.9% and 8.3% for *C. crocuta*, *P. brunnea* and *H. hyaena*, respectively).

However, there is another aspect that can justify the relative increase in the size of the canine for the living scavengers *H. hyaena* and *P. brunnea* respect to *C. crocuta*: the transport of bones to their cubs. The difference in this kind of behavior between the living species is notable (Skinner *et al.*, 1986). So, while the number of bones in the cubs of the spotted hyenas rarely exceed a hundred in the case of the cubs of the striped and brown hyenas bones number thousands (Skinner *et al.*, 1986; Skinner, 2006). *C. crocuta* is rarely observed transporting bones to their cubs (Lansing *et al.*, 2009). To a large extent, it is due to the fact that *C. crocuta* does not transport meat to its cubs since they raise their young by breastfeeding them unlike the other two scavengers (Mills, 1983; Skinner *et al.*, 1986, Lansing *et al.*, 2009). In some cases, the majority of the bone elements accumulated by *H. hyaena* in their cubs belong to species of considerable size as camels or horses (Khun, 2005) being quite heavy and difficult to transport.

In addition, the distances from which the elements are transported by scavenger hyenas are thought to be considerable. However, there are virtually no data on the distances that the hyenas transport skeletal remains. As illustrative example there is an observation on transport of pig remains to a cub placed at the North of the Negev desert in Israel. Given the prohibition of eating pork for religious reasons, the remains of pig cannot come from human settlements located in the area. The only possible source of pigs is located at 35 and 40 kilometers from the cub (Kerbis-Peterhans & Horwitz, 1992). Another interesting point to take into account is that, since the assemblages collected by scavenging hyenas are a good representation of the composition of the adjacent fauna (Skinner *et al.*, 1991, 1998, 2006), the remains must be transported from distant places given the low animal density in the arid ecosystems where they live.

In the case of the accumulations generated by *P. brevirostris* everything points in the same direction (Palmqvist & Arribas, 2001; Palmqvist *et al.*, 2011). Cubs of *Pachycrocuta* not only contain thousands of elements accumulated in short periods of time (Palmqvist and Arribas, 2001), but the many of those bones belong to large species, which are obviously heavy to transport. In addition, some of the remains were transported from other kind of ecosystems as in the case of *Praeovibos* in Venta Micena (Palmqvist *et al.*, 2008).

On the other hand, one can argue that *Crocuta crocuta spelaea* was also a fabulous bone-collector (eg., Diedrich and Žák, 2006) and it is classified into the group of hunter durophagous according to the analysis. However, the vast majority of the cubs assigned to this hyena are in caves, which have been inhabited many times (also by other carnivores). Given that the preservation of remains in caves is higher, such a bone assemblages may only imply a longer occupation of the cave and not a higher rate of transporting.

Consequently, the tentative hypothesis adopted here to explain the increased canine in scavenging durophagous hyenas is bone transport to cubs as the main selective agent.

10. CONCLUSIONS:

The regressions of log widths on log lengths for each tooth show that the most of the scaling relationships shown by the order Carnivora (excluding Hyaenidae) are negative allometries (P2, P3, P4, M1, M2, p2, p3, m1 and m2), while Hyaenidae shows scaling relationships that are positive allometries (P2, P3, p1, p2, p3, and p4) or isometries (C, P1, M1, M2, c and m1).

The scaling relationships between dental variables and body mass for Carnivora as a whole show that most of the maxillary tooth variables exhibit negative allometries with respect to body mass (slope <3) while isometry cannot be rejected for the majority of the lower tooth variables.

The empirical morphospace defined by the metric variables of the dentition for both, living species of the order Carnivora and extinct species of the family Hyaenidae show that Civet-like and Mongoose-like hyaenids overlap with viverrids and herpestids but each of the remaining ecomorphs occupy their own regions in the morphospace.

The multivariate pattern captured by the principal components of the lengths and widths of the main elements of the postcanine dentition clearly correspond to different adaptive strategies in the family Hyaenidae.

The ecomorphs devised by Werdelin and Solounias (1996) and summarized in Turner, Antón and Werdelin (2008) are aligned in two distinctly continuous sequences along the morphospace defined by the two first principal components. The main branch is composed by the ecomorphs: (i) Mongoose-like, (ii) Civet-like, (iii) Jackal / Wolf-like and (iv) Cursorial, while the second branch would be: (i) Jackal / Wolf-like, (ii) Transitional and (iii) Fully-Developed Bone Cracker. On the other hand, the continuum seen in the morphology is not necessarily indicative of gradual evolution. This is clearly seen in the fact that fully developed bone cracker and cursorial ecomorphs have independently arisen on at least two occasions in the phylogeny.

Although there is general agreement between the results obtained by using the lower or upper dentitions, the former seems to reflect better the functional aspects.

Independently of the general functional strategies defined by the mentioned ecomorphs, fully developed bone crackers are distributed along an orthogonal, and hence non-correlated, axis where hunting species separate from scavengers. In this scenario, the post-canine cheek dentitions of *Parahyaena brunnea* and *Hyaena hyaena* exhibit an extreme degree of specialization in scavenging.

The occupation of the morphospace defined by the principal components of the lower post-canine metric variables over geological time shows different patterns according to the studied axis. Both, size (first principal component) and basic ecomorphology (second principal component) show a decrease of variability in the Pleistocene. The third principal component (which separates scavenging durophagous from hunting durophagous) shows mean values and ranges that are relatively stable over geological time.

Chasmaporthetes sp. from Florida is clearly separated from the rest of the species belonging to the genus *Chasmaporthetes* (in particular from *Chasmaporthetes ossifragus*) in the morphospace defined by the p3 and the m1 metric variables. The scarce fossil remains

found in Yukon can be ascribed to the specie from Florida based on such a principal component analysis.

Canine lengths and widths are grouped into the principal component that separates hunting durophagous from scavenging durophagous. Scavengers exhibit larger canines with respect to the m1 length. It is hypothesized that the selection pressure leading to this process is bone transport to cubs.