

EL CAMELLO FÓSIL DE VENTA DEL MORO

Óscar Caballero
oscachor@alumni.uv.es

Plini Montoya

Departament de Botànica i Geologia, Universitat de València



Resumen

El yacimiento paleontológico del Mioceno superior de Venta del Moro (Valencia), con una antigüedad en torno a los 6,23 millones de años, destaca por su abundante registro fósil, tanto faunístico (más de 100 taxones entre invertebrados y vertebrados) como florístico (más de 80 taxones descritos a partir de polen y macroflora).

Ha sido ampliamente excavado desde principios de los años 70 y es conocido sobre todo por su rica fauna de vertebrados, constituyendo la localidad tipo de nueve especies de mamíferos. Entre estas nuevas especies descritas en Venta del Moro se encuentra el camello *Paracamelus aguirrei*, que puede considerarse como el mamífero emblemático del yacimiento, dada la repercusión científica que tuvo su hallazgo, al tratarse del primer camélido fósil descubierto en Europa occidental. Esta especie se caracteriza por ser una de las más antiguas de Eurasia y la especie más occidental de camélido conocida hasta la fecha. Las implicaciones biogeográficas de este taxón son muy importantes ya que indican que el género *Paracamelus* se expandió muy rápidamente por toda Eurasia tras su entrada desde el continente americano, hace aproximadamente 7 millones de años. Los últimos estudios biométricos muestran que *P. aguirrei* era un camélido de tamaño muy grande, con una talla mayor que la de las especies actuales y que la mayoría de especies fósiles euroasiáticas, aproximándose al tamaño de especies gigantes como el norteamericano *Megacamelus merriami*.

Palabras clave

Biogeografía, Biometría, Mioceno superior, *Paracamelus aguirrei*, Valencia.

Historia, situación geográfica e importancia del yacimiento

El yacimiento paleontológico de Venta del Moro se encuentra situado a 1,5 Km al SE del municipio valenciano del mismo nombre, perteneciente a la comarca de Requena-Utiel (Fig. 1). Se encuentra en una trinchera de ferrocarril abandonada, en el paraje conocido popularmente como “Puente la Vía”. El yacimiento se dio a conocer en 1969 por el profesor Fernando Robles, del Departament de Geologia de la Universitat de València, gracias a unos estudiantes que notificaron de su existencia (Montoya, 2004; Belinchón *et al.*, 2009), y la primera publicación se debe a Aguirre *et al.* (1973). A partir de entonces, y hasta 1980, el yacimiento fue excavado por parte de un equipo del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid dirigido inicialmente por Emiliano Aguirre y, posteriormente, por Jorge Morales. Los fósiles obtenidos fueron publicados por Morales y Aguirre (1976) y, especialmente, por Morales (1984). Tras 15 años de inactividad, los trabajos de excavación en el yacimiento se retomaron en el otoño de 1995, esta vez, por parte del Departament de Geologia (Àrea de Paleontologia) de la Universitat de València, en colaboración con el Departamento de Paleobiología del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC, Madrid). Desde entonces, y hasta el año 2012, se realizaron un total de 18 campañas de excavación en el yacimiento, codirigidas por los paleontólogos Plini Montoya, Jorge Morales, y, primero con Fernando Robles y, posteriormente, con Juan Abella (Montoya *et al.*, 2006; Morales *et al.*, 2011). Las colecciones procedentes de las primeras excavaciones (1970-1980) se conservan, principalmente, en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, mientras que el grueso de las colecciones recuperadas durante las nuevas campañas se encuentra depositado en el Museu de la Universitat de València d’Història Natural, con unos 4000 ejemplares inventariados (Montoya y Ruiz-Sánchez, 2019). Como resultado de esta intensa labor de excavación, Venta del Moro cuenta con una de las mejores colecciones paleontológicas del Cenozoico continental de la Península Ibérica.

Venta del Moro es un yacimiento de mamíferos ya clásico y muy conocido por diversos e importantes motivos, entre ellos destacan la gran riqueza de su asociación fósil, tratarse de la localidad de referencia para la edad de mamíferos Ventiense (Morales *et al.*, 2013) y ser la localidad tipo de nueve especies de mamíferos: el úrsido *Agriotherium roblesi* Morales & Aguirre, 1976, el camélido *Paracamelus aguirrei* Morales, 1984, los bóvidos *Tragoportax ventiensis* (Morales, 1984) y *Parabos soriae* Morales, 1984, el cánido *Eucyon debonisi* Montoya, Morales & Abella, 2009, el mustélido *Martes ginsburgi* Montoya, Morales & Abella, 2011, el lirón *Eliomys yevesi*

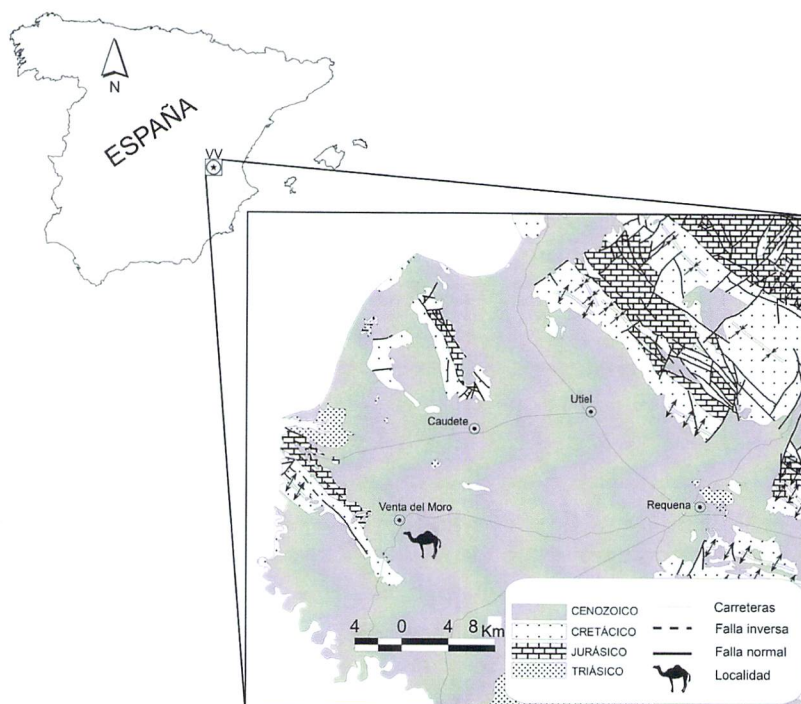


Figura 1: Mapa geológico del área de Venta del Moro (Cuenca del Cabriel) con la situación geográfica del yacimiento paleontológico (modificado de Mansino et al., 2014).

Mansino, García-Alix, Ruiz-Sánchez & Montoya, 2015, y los murciélagos *Pipistrellus rouresi* Crespo, Sevilla, Mansino, Montoya & Ruiz-Sánchez, 2017 y *Rhinolophus antonioi* Crespo, Sevilla, Mansino, Montoya & Ruiz-Sánchez, 2017. Por otra parte, el afloramiento ha sido datado con precisión, mediante un análisis magnetoestratigráfico, en 6,23 millones de años (Gibert *et al.*, 2013).

En el yacimiento se han recuperado alrededor de 50 especies de mamíferos pertenecientes a 9 órdenes distintos (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia, Primates, Carnivora, Proboscidea, Perissodactyla y Artiodactyla), además de numerosas especies tanto de otros vertebrados (peces, anfibios, reptiles y aves) como de invertebrados (ostrácodos, crustáceos decápodos y moluscos), constituyendo una asociación faunística compuesta por más de 100 especies, a la que hay que añadir fósiles de foraminíferos y abundantes restos de vegetales (tanto de polen como carófitas y macroflora). Además de la extensa lista de taxones fósiles con la que cuenta el yacimiento también cabe destacar su importancia para el estudio de los intercambios faunísticos entre Europa y África a finales del Mioceno (Montoya *et al.*, 2006; Gibert *et al.*, 2013).

Las nuevas campañas de excavación emprendidas entre los años 1995 y 2012 han permitido enriquecer las colecciones de fósiles ya existentes, incrementar considerablemente el número de taxones de su asociación fósil, precisar algunas atribuciones taxonómicas, añadir cinco nuevas especies a la lista faunística y delimitar mejor la edad del yacimiento (Montoya *et al.*, 2006; Montoya *et al.*, 2009; Montoya *et al.*, 2011; Gibert *et al.*, 2013; Mansino *et al.*, 2014, 2015, 2017, 2018; Alba *et al.*, 2015; Casas-Gallego *et al.*, 2015; Crespo *et al.*, 2018).

La gran riqueza e importancia de su asociación fósil, así como de las abundantes colecciones recuperadas y trabajos publicados, hacen del yacimiento de Venta del Moro una localidad clave para el conocimiento de las sucesiones bióticas del tránsito Mioceno-Plioceno en el contexto de Europa Occidental. Por todo ello goza de gran reconocimiento patrimonial, como lo indica el hecho de haber sido designado como Punto de Interés Singular en el Mapa Geocientífico de la Provincia de Valencia, elaborado por la Diputación Provincial de Valencia, la Universitat de València y la Universidad de Cantabria. Además, aparece también referenciado en el catálogo de los lugares de Interés Geológico de la Provincia de Valencia (Robles *et al.*, 1983), en la Carta Paleontológica de la Comunidad Valenciana (Conselleria de Cultura i Educació de la Generalitat Valenciana) (Montoya *et al.*, 2006) y, por último, forma parte del Inventario Español de lugares de Interés Geológico del IGME (Instituto Geológico y Minero de España) con el número de LIG IB116.

Geología y paleoambiente del yacimiento de Venta del Moro

Situado en la cuenca del Cabriel, el yacimiento de Venta del Moro (UTM 642494, 4370967) pertenece a la Formación Venta del Moro-Villatoya, la cual está incluida en la parte superior de la Unidad Detrítica de Los Isidros (Robles, 1970; 1974; Mathisen & Morales, 1981; Montoya *et al.*, 2006). Desde un punto de vista cronológico, Venta del Moro se sitúa dentro del Neógeno, en la última etapa del Mioceno (piso Messiniense) y se incluye, en la escala continental, en la zona MN13 de Mein o edad de mamíferos Turolense superior o Vientiense (Morales *et al.*, 2013).

La serie aflorante en la trinchera se compone de tres tipos de depósitos diferenciados: depósitos lacustres-palustres (calizas y margas), depósitos fluviales (areniscas y conglomerados en cuerpos canaliformes) y depósitos de llanuras de inundación (arcillas rojas y areniscas) (Montoya *et al.*, 2006). La unidad de los depósitos lacustres-palustres, también llamada Unidad Carbonática Superior se

encuentra formada por un conjunto de secuencias repetidas con una organización definida, con margas en la base y calizas en el techo (Marín, 2000; Marín *et al.*, 2002; Montoya *et al.*, 2006). El yacimiento de vertebrados de Venta del Moro queda situado en el último de estos ciclos lacustres reconocidos y se incluye en depósitos de margas lignitosas, margas y calizas margosas (Montoya *et al.*, 2006) (Fig. 2). Estas secuencias se debieron formar en un ambiente acuático de tipo palustre-lacustre, aunque con épocas de exposición subaérea, tal como indica la presencia de rizotúbulos y brechas, y ciclos repetidos de inundación-estabilidad-deseccación (Marín *et al.*, 2002; Montoya *et al.*, 2006). La presencia de materia orgánica que se puede encontrar en esta facies indicaría que se habrían dado situaciones de anoxia puntual (Marín, 2000; Montoya *et al.*, 2006). Todo esto indica que la zona podría situarse en un ambiente lacustre-palustre poco profundo, de un máximo de 1,5 metros de profundidad, y con zonas más expuestas donde aparecería vegetación arraigada (Marín, 2000; Marín *et al.*, 2002).

En un estudio polínico llevado a cabo por Casas-Gallego *et al.* (2015) se han identificado 86 taxones, que permiten reconstruir un paisaje de tipo sabana-mosaico, con coexistencia de espacios abiertos y zonas húmedas con áreas boscosas, lo cual encaja perfectamente con la información aportada por la fauna fósil.

La familia Camelidae

La familia Camelidae (orden Artiodactyla, suborden Tylopoda) aparece en América del Norte hace entre 40 y 45 millones de años y habita exclusivamente en este continente durante los siguientes 35 millones de años (Prothero & Schoch, 2002). Actualmente encontramos tan solo una familia de camélidos, los Camelinae, la cual se subdivide en dos tribus, los Camelini y los Lamini. A pesar de su baja diversidad actual, en el pasado fueron mucho más diversos, contando con al menos 5 subfamilias distintas: Stenomylinae, Floridatragulinae, Miolabinae, Protolabinae y Camelinae (Honey *et al.*, 1998), 35 géneros y más de 90 especies (Prothero & Schoch, 2002), aunque el número total difiere según los autores (Webb, 1965). Además de haberse adaptado a diversos hábitats, la familia de los Camelidae desarrolló morfologías únicas que no se conservan en la actualidad y que responden a modelos ecomorfológicos equivalentes a algunos actuales (Prothero, 2009).

Dentro de la subfamilia Camelinae encontramos, actualmente, dos tribus, los Camelini y los Lamini. Por una parte, la tribu Camelini está representada hoy en día por el dromedario o camello arábigo (*Camelus dromedarius* Linnaeus, 1758), el camello bactriano (*Camelus bactrianus* Linnaneus, 1758) y el camello salvaje (*Camelus ferus* Prezswalski, 1878 según Hare (2008) o *Camelus bactrianus ferus* según

Grubb (2005). Por otra parte, la tribu Lamini está representada actualmente por cuatro especies: la alpaca (*Vicugna pacos* (Linnaeus, 1758)), la vicuña (*Vicugna vicugna* (Molina, 1782)), el guanaco (*Lama guanicoe* (Müller, 1776)) y la llama (*Lama glama* (Linnaeus, 1758)).

Uno de los géneros más importante para la biogeografía de los Camelini fue el género *Paracamelus*, ya que, tras atravesar el Estrecho de Bering hace unos 7 millones de años, se instaló en Eurasia y, rápidamente, se expandió por todo el Viejo Mundo (Made & Morales, 1999). Existe cierta polémica en torno a *Paracamelus* ya que no está clara su relación con el género *Megatylopus* y podría tratarse del mismo género solo que en localidades geográficamente separadas (Honey *et al.*, 1998; Titov & Logvynenko, 2006). Se han encontrado fósiles de diferentes especies de *Paracamelus* en Europa, Asia septentrional, Asia occidental y Asia central (Morales, 1980; Titov & Logvynenko, 2006). Además de estas especies, también se han encontrado otros fósiles cuya especie no ha podido ser determinada en Argelia, Chad, Egipto, Túnez, Afganistán, Rusia, Hungría, Etiopía, Túnez e Italia (Colombero *et al.*, 2016; Harris *et al.*, 2010; Titov & Logvynenko, 2006). También se encontraron fósiles de un camélido con afinidades al género *Paracamelus* en América del Norte, posteriores a la colonización de Eurasia por parte de los camélidos, lo que sugiere que hubo un intercambio de poblaciones entre estas áreas. Estos fósiles se encontraron en una zona cercana al ártico (Isla de Ellesmere, Canadá) siendo así los fósiles más septentrionales encontrados de un camélido, aunque, tras precisar su datación, se supo que vivieron durante una época en la que el ártico tenía temperaturas ligeramente más cálidas que las actuales (Rybczynski *et al.*, 2013).

Finalmente, *Paracamelus* sería el antecesor más plausible del género *Camelus*, único representante vivo (actuales camellos y dromedarios) de la tribu Camelini, debido a que es el único otro género de camélido presente en Eurasia (Pickford *et al.*, 1995).

Importancia y situación actual de *Paracamelus aguirrei*

La primera noticia de la presencia de *Paracamelus* en la Península Ibérica, en los yacimientos de Venta del Moro y Librilla (Murcia), aparece, respectivamente, en los trabajos de Morales *et al.* (1980) y Alberdi *et al.* (1981). Posteriormente, Morales (1984) describe la especie *Paracamelus aguirrei*, a partir del material procedente de Venta del Moro. En dicho trabajo define la especie en función de una serie molar superior (M1-M3), un segundo molar superior (M2), un tercer molar superior (M3), dos terceros premolares inferiores (p3) y algunos elementos del esqueleto postcranial (un calcáneo, un astrágalo, dos cuboides, un navicular, una falange I y una epífisis distal de falange I).

En el estado actual de conocimiento, *P. aguirrei* es el más antiguo de todos los camélidos del Viejo Mundo, lo que sugiere que la expansión de los *Paracamelus* fue muy rápida ya que la localización de esta especie en La Península Ibérica es la más alejada de Norteamérica, que es el área de origen de los Camelidae (Morales, 1984; Pickford *et al.*, 1993; 1995). En el año 2002 se encontraron restos asignados a *Paracamelus* cf. *aguirrei* en Çobanpınar (Turquía), yacimiento cuya supuesta edad (Turoliense medio), era anterior a Venta del Moro, aunque el estudio de su fauna de micromamíferos sugirió que realmente el yacimiento pertenece a la biozona MN13 y, por tanto, posee una edad muy similar a Venta del Moro (van der Made *et al.*, 2002).

P. aguirrei pudo tener dos posibles vías de entrada a la península ibérica: desde Asia y cruzando toda Europa (Titov & Logvynenko, 2006) o bien desde Asia y a través de África hasta llegar a la Península Ibérica (Pickford *et al.*, 1993, 1995; Made & Morales, 1999; Agustí *et al.*, 2006; Gibert *et al.*, 2013). La primera hipótesis argumenta la falta de fósiles africanos coetáneos para reforzar la idea de la entrada por Europa (Titov & Logvynenko, 2006), mientras que la segunda hipótesis se basa en que *Paracamelus* entraría a la península ibérica desde África durante la Segunda Dispersión África-Iberia (Gibert *et al.*, 2013) o evento *Paraethomys* (Agustí *et al.*, 2006), junto con otros taxones de origen africano.

En cuanto a su estilo de vida, sabemos que *P. aguirrei* era un animal de hábitos gregarios, como así lo atestigua el conjunto de icnitas encontradas en La Hoya de la Sima (Jumilla, Murcia), que muestra rastros de huellas con direcciones paralelas, lo cual es típico de los animales que viven en manada y se desplazan conjuntamente (Pérez-Lorente *et al.*, 2009). Debido a que el único camélido registrado en España durante el Mioceno superior es *P. aguirrei* se atribuyó a esta especie la producción del icnofósil *Paracamelichnum jumillensis* Pérez-Lorente, C. Herrero, E. Herrero & Montoya, 2009 (Pérez-Lorente *et al.*, 2009).

Paracamelus aguirrei es, además, uno de los taxones de la megafauna que caracteriza la subzona M3, de la zona local M, de la biozona MN13 del Mioceno Superior (van Dam, 1997; Morales *et al.*, 2011) (Fig 3).

Algunos datos preliminares sobre el estudio de los nuevos materiales de *Paracamelus aguirrei* pueden verse en Caballero *et al.* (2018a; 2018b; 2019).

Objetivos

En este trabajo se procederá a hacer un breve resumen sobre los materiales fósiles de *Paracamelus aguirrei* recuperados durante las nuevas excavaciones del yacimiento de Venta del Moro (1995-2012), así como de la información que éstos nos aportan.

Material y métodos

Como consecuencia de las nuevas excavaciones (1995-2012) realizadas en el yacimiento de Venta del Moro se ha incrementado considerablemente la colección de elementos esqueléticos, tanto óseos como dentarios, de *P. aguirrei* y, por tanto, la representación e información anatómica conocida sobre esta especie (Caballero *et al.*, 2018a, 2019).

Se han descrito así, por primera vez, un total de trece elementos dentarios (incluyendo dentición inferior, superior y decidual) y nueve elementos del esqueleto postcraneal (Fig. 4). Además, se ha incrementado la información de aquellos elementos anatómicos que ya habían sido descritos por Morales (1984), debido a que se han recuperado nuevos ejemplares de los mismos elementos esqueléticos.

Para la identificación y comparación de los elementos dentarios se han utilizado dos cráneos de *Camelus dromedarius* depositados en el Museu de la Universitat de València d'Historia Natural, así como imágenes y descripciones presentes en la bibliografía, mientras que para el postcraneal se ha hecho uso exclusivamente de material bibliográfico. Para las descripciones se han seguido la nomenclatura de Heintz (1970) en lo referente a la dentición definitiva, Loring & Wood (1969) para la dentición decidual, y Barone (1986) y Morales (1984) para el esqueleto postcraneal.

Además de la identificación anatómica, también se tomaron medidas de todos los ejemplares. Esto ha permitido llevar a cabo su comparación biométrica con distintas especies, con la finalidad de afinar nuestro conocimiento sobre las dimensiones de *P. aguirrei*.

Resultados y discusión

El estudio de los elementos fósiles de *P. aguirrei* recuperados durante las nuevas excavaciones (1995-2012) en Venta del Moro posee importancia debido a la nueva información que nos aportan para la caracterización de la especie.

Por lo que se refiere a la dentición, una de las características diagnósticas del género *Paracamelus*, que lo diferencia del género actual *Camelus*, es la presencia de tercer premolar “p3” (Likius *et al.*, 2003). Una de las piezas más emblemáticas de la colección de *P. aguirrei* es la única hemimandíbula inferior conocida, la cual cuenta con la serie premolar-molar completa (p3-m3), en la que se puede observar dicho elemento dentario. Cabe destacar que el p3 fue la única pieza de la dentición inferior descrita previamente por Morales (1984) cuando se realizó la descripción e identificación de la especie. Actualmente contamos con un número mucho mayor de elementos, lo cual nos permite conocer la totalidad de la dentición inferior de la especie. De esta forma, se observa que *P. aguirrei* contaba con una dentición inferior de tres incisivos (i1, i2 e i3), un canino (c), tres premolares (p1, p3 y p4) y tres molares (m1, m2 y m3). La desaparición de uno de los premolares, en este caso el p2, es algo común tanto en camélidos como en otros grandes herbívoros (Janis, 1990; Honey *et al.*, 1998). Además, se observó que el primer premolar inferior (p1) y el canino inferior (c) presentan ambos una morfología caniniforme, tal como ocurre en las especies actuales.

Parte de la dentición superior ya fue estudiada por Morales (1984) al contar con una serie molar completa (M1-M3) además de un M2 y un M3 aislados, pero hasta ahora no se conocían los premolares superiores (P3 y P4). Con respecto al resto de dentición superior (tercer incisivo superior (I3), canino superior (C) y primer premolar superior (P1)) no se han estudiado en detalle ya que no ha sido posible asignar con total seguridad a qué posición dentaria pertenece cada una de estas piezas. Esto se debe a que estos tres dientes, junto con el p1 y el c inferiores, muestran todos ellos una morfología caniniforme y, por tanto, ofrecen una gran dificultad de identificación. Por este motivo, a efectos metodológicos, se ha creado un grupo de dientes que hemos denominado “caniniformes” en el que se engloban estos 5 elementos dentarios. La única diferencia apreciable entre los caninos propiamente dichos y el resto de elementos de esta categoría es el tamaño. Presumiblemente, los caninos serían de un tamaño bastante mayor que el resto de elementos caniniformes, tal como ocurre en los camellos actuales, pero al desconocer en *P. aguirrei* las diferencias entre el canino superior y el inferior, no se han podido determinar estos elementos dentarios.

La dentición de *P. aguirrei* es en general bastante simple y con poca ornamentación. Los incisivos inferiores tienen forma típica de cuchara, mientras que el único incisivo superior posee morfología caniniforme. Los caninos son grandes. Los primeros premolares inferiores y superiores (p1 y P1) son caniniformes, el tercer y cuarto premolares inferiores (p3 y p4) y el tercer premolar superior (P3) están poco molarizados; por el contrario, el cuarto premolar superior (P4) se encuentra

muy molarizado. Los molares, tanto superiores como inferiores, son típicamente selenodontos, presentando el tercer molar inferior (m3) tres lóbulos. Desde el punto de vista biométrico, los elementos dentarios de *P. aguirrei* suelen tener unas dimensiones similares o incluso mayores a las de las especies actuales del género *Camelus*.

Con referencia al esqueleto postcraneal, en general, no se aprecian grandes diferencias anatómicas con respecto a otros camélidos, pero, desde un punto de vista biométrico, todos los elementos óseos estudiados suelen mostrar una talla mayor que las de las especies actuales, e incluso algunos huesos, como el calcáneo, el astrágalo o el metacarpiano, son de un tamaño muy superior al de los elementos homólogos del actual género *Camelus*.

Mediante la comparación con otras especies de camélidos encontradas en la bibliografía se ha observado que algunos de los elementos postcraneales de *P. aguirrei* muestran tamaños similares o incluso mayores que los de las especies gigantes como *Camelus knoblochi*, *Paracamelus gigas* y *Megacamelus merriami*. La dentición suele presentar unos tamaños relativamente más pequeños en comparación con el esqueleto postcraneal, aunque siguen siendo piezas de talla considerable.

Agradecimientos

Los trabajos de campo en Venta del Moro han sido subvencionados, desde 1995 a 2012 por la Conselleria de Cultura de la Generalitat Valenciana, con la autorización del Ministerio de Fomento y la compañía ADIF. También se contó con la financiación del proyecto GV06/304 de la Conselleria d'Empresa, Universitat i Ciència (Generalitat Valenciana). Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto del Ministerio de Ciencia e Innovación (PGC2018-094122-B-I00).

Bibliografía

- Aguirre, E., Robles, F., Thaler, L., López-Martínez, N., Alberdi, M. T. & Fuentes, C. 1973. *Venta del Moro, nueva fauna finimiocena de Moluscos y Vertebrados*. Estudios geológicos. 59: 205-212.
- Agustí, J., Garcés, M. & Krijgsman, W. 2006. *Evidence for African-Iberian exchanges during the Messinian in the Spanish mammalian record*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 238: 5-14.
- Alba, D. M., Montoya, P., Pina, M., Rook, L., Abella, J., Morales, J. & Delson, E. 2015. *First record of Mesopithecus (Cercopithecidae, Colobinae) from the Miocene of the Iberian Peninsula*. Journal of Human Evolution. 88: 1-14.
- Alberdi, M. T., Morales, J., Moyà, S. & Sanchiz, B. 1981. *Macrovertebrados (Reptilia y Mammalia) del yacimiento finimioceno de Librilla (Murcia)*. Estudios geológicos. 37: 307-312.
- Barone, R. 1986. *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome premier: Osteologie*. Vigot Freres, Paris.
- Belinchón, M., Peñalver, E., Montoya, P. & Gascó, F. 2009. *Crónicas de fósiles. Las colecciones paleontológicas del Museo de Ciencias Naturales de Valencia*. Ajuntament de València, Valencia.

- Caballero, Ó., Crespo, V. D. & Montoya, P. 2018 a. *Upper dentition of Paracamelus aguirrei (Camelidae, Mammalia) from Venta del Moro (Valencia, Spain)*. En V. D. Crespo, E. Manzanares, R. Marquina-Blasco, M. Suñer, J. L. Herraiz, A. Gamonal, F. A. M. Arnal, H. G. Ferrón, F. Gascó & C. Martínez-Pérez (Eds.) Abstract book of the 1st Palaeontological Virtual Congress (p. 81). Valencia, España.
- Caballero, Ó., Crespo, V. D., Fagoaga, A., Marquina R., Abella, J., Morales, J. & Montoya, P. 2018 b. *Study of the lower dentition of the camelid Paracamelus aguirrei from Venta del Moro (Valencia, Spain)*. En M. Marzola, O. Mateus & M. Moreno-Azanza (Eds.), Abstract book of the XVI Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontology (p. 36). Caparica, Portugal.
- Caballero, Ó., Montoya, P., Crespo, V. D., Abella, J. & Morales, J. 2019. *Biometrical study of the autopodial skeleton of Paracamelus aguirrei (Tylopoda, Mammalia) from Venta del Moro (Valencia, Spain)*. En F. Blanco, P. M. Carro-Rodríguez, A. C. Domínguez, S. Gamboa, I. Menéndez, D. M. Martín, M. Martínez, S. Martínez, G. Navalón, L. Porras, I. Prieto, T. A. Püschel & A. Ruiz-Galván (Eds.), Abstract book of the 4th International Meeting of Early-Stage Researches in Palaeontology (p. 10). Cuenca, España.
- Casas-Gallego, M., Lassaletta, L., Barrón, E., Bruch, A. A. & Montoya, P. 2005. *Vegetation and climate in the Eastern of the Iberian Peninsula during the pre-evaporitic Messinian (latest Miocene). Palynological data from the upper Turolian of Venta del Moro (Spain)*. Review of Paleobotany and Palynology. 215: 85-99.
- Colombero, S., Bonelli, E., Pavia, M., Repetto, G. & Carnevale, G. 2016. *Paracamelus (Mammalia, Camelidae) remains from the late Messinian of Italy: insights into the last camels of western Europe*. Historical Biology. 29 (4): 509-518. DOI 10.1080/08912963.2016.1206539
- Crespo, V. D., Sevilla, P., Mansino, S., Montoya, P. & Ruiz-Sánchez, F. J. 2018. *Bats from the classical site of Venta del Moro (late Miocene, Eastern Spain)*. Historical Biology. 30 (3): 317-326. DOI 10.1080/08912963.2016.1277995
- Dam, J. A. van. 1997. *The small mammals from the Upper Miocene of the Teruel-Alfambra región (Spain): paleobiology and paleoclimatic reconstructions*. Geol. Ultraiectina. 156: 1-204.
- Gibert, L., Scott, G. R., Montoya, P., Ruiz-Sánchez, F. J., Morales, J., Luque, L., Abella, J. & Lería, M. 2013. *Evidence for an African-Iberian mammal dispersal during the pre-evaporitic Messinian*. Geology. 41 (6): 691-694.
- Grubb, P. 2005. Artiodactyla. En D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic Reference* (3rd ed.) (pp. 637-722). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Hare, J. 2008. *Camelus ferus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T63543A12689285. DOI 10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T63543A12689285.en.
- Harris, J. M., Geraads, D. & Solounias, N. 2010. Camelidae. En L. Werdeilen & J. Sanders (Eds.), *Cenozoic Mammals of Africa* (pp. 823-828). University of California Press, California.
- Heintz, E. 1970. *Les cervidés Villafranchiens de France et d'Espagne*. Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris. 22: 1-206.
- Honey, J. G., Harrison, J. A., Prothero, D. R. & Stevens, M.S. 1998. Camelidae. En C. M. Janis, K. M. Scott & L. L. Jacobs (Eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume I: Terrestrial carnivores, ungulates and ungulatelike mammals* (pp. 439-462). Cambridge University Press, Cambridge.
- Janis, C. M. 1990. *Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of Macropodoids and Ungulates*. Memoires of the Queensland Museum. 28 (1): 349-366.
- Likius, A., Brunet, M., Geraads, D. & Vignaud, P. 2003. *The oldest Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) of Africa: new finds from the Mio-Pliocene boundary, Chad*. Bulletin de la Société géologique de France. 174 (2): 187-193.
- Loring, S. H. & Wood, A. E. 1969. *Deciduous premolars of some North American Tertiary camels (Family Camelidae)*. Journal of Paleontology. 43 (5): 1199-1209.
- Made, J. van der. & Morales, J. 1999. Family Camelidae. En G. E. Rössner & K. Heissig (Eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe* (pp. 221-224). F. Pfeil.

- Made, J. van der., Morales, J., Sen, S. & Aslan, F. 2002. *The first camel from the Upper Miocene of Turkey and the dispersal of the camels into the Old World*. Comptes Rendus Palevol. 1: 117-122
- Mansino, S., García-Alix, A., Ruiz-Sánchez, F.J., and Montoya, P. 2015. *A new Eliomys from the Late Miocene of Spain and its implications for the phylogeny of the genus*. Acta Paleontologica Polonica. 60 (3): 577-588.
- Mansino, S., Ruiz-Sánchez, F. J., Freudenthal, M. & Montoya, P. 2014. *A new approach to the Late Miocene-Early Pliocene forms of the genus Apocricetus*. Apocricetus alberti (Rodentia, Mammalia) from Venta del Moro (Cabriel Basin, Spain). Proceedings of the Geologists' Association. 125: 392-405. DOI 10.1016/j.pgeola.2014.07.002
- Mansino, S., Ruiz-Sánchez, F. J. & Montoya, P. 2017. *Muridae from the late Miocene site of Venta del Moro (Eastern Spain)*. Historical Biology. 29 (5): 677-691.
- Mansino, S., Ruiz-Sánchez, F. J. & Montoya, P. 2018. *Sciuridae (Rodentia, Mammalia) from the late Miocene of Venta del Moro (Cabriel Basin, Spain): biostratigraphical, phylogenetic and palaeoecological inferences*. Historical Biology. 30 (3): 297-304.
- Marín, M. D. 2000. *Estudio tafonómico del yacimiento mioceno de vertebrados de Venta del Moro (Valencia)*. Tesis de Licenciatura, Universitat de València.
- Marín, M. D., Santisteban, C. de., Merino, L. & Montoya, P. 2002. Petrographic study of macrovertebrate fossil bones from the Upper Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain). En M. de Renzi, M. V. Pardo Alonso, M. Belinchón, E. Peñalver, P. Montoya & A. Márquez-Aliaga (Eds.), *Current topics on Taphonomy and Fossilization* (pp. 345-352). Ajuntament de València, Valencia.
- Mathisen, M. & Morales, J. 1981. *Stratigraphy, facies and depositional environments of the Venta del Moro vertebrate locality, Valencia, Spain*. Estudios Geológicos. 37: 199-207.
- Montoya, P. 2004. *Descobrint la fauna terciària de la Comunitat Valenciana*. Mètode. 42: 71-77.
- Montoya, P., Morales, J. & Abella, J. 2009. *Eucyon debonisi n. sp., a new Canidae (Mammalia, Carnivora) from the latest Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain)*. Geodiversitas. 31 (4): 709-722.
- Montoya, P., Morales, J. & Abella, J. 2011. *Musteloidea (Carnivora, Mammalia) from the Late Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain)*. Estudios Geológicos. 67 (2): 193-206.
- Montoya, P., Morales, J., Robles, F., Abella, J., Benavent, J. V., Marín, M. D. & Ruiz-Sánchez, F. J. 2006. *Las nuevas excavaciones (1995-2006) en el yacimiento del Mioceno final de Venta del Moro, Valencia*. Estudios Geológicos. 62 (1): 313-326.
- Montoya, P. & Ruiz-Sánchez, F.J. 2019. Colecciones de Vertebrados Continentales del Cenozoico. En García-Fornier (Ed.), *Colecciones de Historia Natural de la Universitat de València* (pp. 70-73). Publicacions de la Universitat de València, València.
- Morales, J. 1984. *Venta del Moro: su macrofauna de mamíferos y biostratigrafía continental del Mioceno terminal mediterráneo*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Morales, J. & Aguirre, E. 1976. *Carnívoros de Venta del Moro*. Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario. 5: 31-81.
- Morales, J., Montoya, P. & Abella, J. 2011. *Venta del Moro: un yacimiento clave para conocer la historia del límite Mio-Plioceno en el área mediterránea*. Isurus. 4: 60-71.
- Morales, J., Peláez-Campomanes, P., Abella, J., Montoya, P., Gibert, L., Scott, G., Cantalapiedra, J. L. & Sanisidro, O. 2013. *The Ventian mammals age (Latest Miocene): present state. [La edad de mamíferos ventienenses (Mioceno terminal): estado actual]*. Spanish Journal of Palaeontology. 28 (2): 149-160.
- Morales, J., Soria, D. & Aguirre, E. 1980. *Camélido finimioceno en Venta del Moro. Primera cita para Europa occidental*. Estudios Geológicos. 86: 139-142.
- Pérez-Lorente, F., Herrero, C., Herrero, E. & Montoya, P. 2009. *Paracamelichnum jumillensis n. ichnogen. N. ichosp., Upper Miocene Camelidae ichnites from the Hoya de la Sina site (Murcia, Spain)*. Ichnos. 16: 208-219.
- Pickford, M., Morales, J. & Soria, D. 1993. *First fossil camels from Europe*. Nature. 365 (6448): 701.
- Pickford, M., Morales, J. & Soria, D. 1995. *Fossil camels from the Upper Miocene of Europe: implications for biogeography and faunal change*. Geobios. 28 (5): 641-650.
- Prothero, D. R. & Schoch, R. M. 2002. *Horns, Tusks and Flippers: The evolution of Hoofed mammals*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.

- Prothero, D. R. 2009. *Evolutionary transitions in the Fossil Record of terrestrial hoofed mammals*. *Evo Edu Outreach*. 2: 289-302.
- Robles, F. 1970. *Estudio estratigráfico y paleontológico del Neógeno del río Júcar*. Tesis Doctoral. Universitat de València, València.
- Robles, F. 1974. Levante. En E. Aguirre & J. Morales (Eds.), *Coloquio internacional sobre Biostratigrafía Continental del Neógeno Superior y Cuaternario inferior. Libro-Guía* (pp 87-133). Madrid.
- Robles, F., Acuña, J. D., Gutiérrez, G. & Nieto, M. 1983. *Lugares de interés geológico de la provincia de Valencia*. Diputació Provincial de València, València.
- Rybczynski, N., Gosse, J. C., Harrington, C. R., Wogelius, R. A., Hidy, A. J. & Buckley, M. 2013. *Mid-Pliocene warm-period deposits in the High Arctic yield insights into camel evolution*. *Nature communications*. 4: 1550. DOI: 10.1038/ncomms2516
- Titov, V. V. & Logvynenko, V. N. 2006. *Early Paracamelus (Mammalia, Tylopoda) in Eastern Europe*. *Acta zoologica cracoviensia*. 49 (1-2): 163-178.
- Webb, D. 1965. *The osteology of Camelops*. *Bulletin of the Los Angeles County Museum*. 1: 1-54.



Figura 2: Fotografía del yacimiento de Venta del Moro durante la campaña de excavación de 2006.



Figura 3: Fósiles de macrovertebrados *in situ* durante la campaña de excavación de 2008 en el yacimiento de Venta del Moro. A la derecha metacarpiano del camélido *Paracamelus aguirrei*, a la izquierda radio de hipopótamo.



Figura 4: A la izquierda, primera falange de *Paracamelus aguirrei* durante la campaña de excavación de 2004. A la derecha, metacarpiano de *Paracamelus aguirrei* durante su preparación en el laboratorio del Museu de la Universitat de València d'Història Natural.