

GENERALIDADES SOBRE LOS ARTIODÁCTILOS DEL VILAFRANQUIENSE SUPERIOR EN RELACIÓN CON EL REGISTRO FÓSIL DE FONELAS P-1

REFLECTIONS ON THE ARTIODACTYLS OF THE UPPER VILAFRANCHIAN REPRESENTED IN THE FOSSIL RECORD OF THE FONELAS P-1 SITE

Guiomar Garrido

Área de Investigación en Patrimonio Geológico, Departamento de Investigación en Recursos Geológicos.
Instituto Geológico y Minero de España. Ríos Rosas, 23. 28003 Madrid. g.garrido@igme.es

RESUMEN

Se presenta una síntesis bibliográfica de los aspectos generales más relevantes relacionados con los géneros de artiodáctilos recuperados en el yacimiento del Plioceno superior terminal de Fonelas P-1 (zona MNQ18). Entre estos encontramos taxones pertenecientes a la familia Suidae (*Potamochoerus*), Cervidae (*Croizetoceros*, *Metacervoceros* y *Eucladoceros*), Giraffidae (*Mitilanotherium*) y Bovidae (*Gazellospira*, *Capra*, *Praeovibos* y *Leptobos*).

PALABRAS CLAVE: Suidae, Cervidae, Giraffidae, Bovidae, Plioceno superior terminal.

ABSTRACT

This work discusses the most important general features of the artiodactyl genera recovered from the late Upper Pliocene site of Fonelas P-1 (MNQ18 zone), among which are found taxa belonging to the family Suidae (*Potamochoerus*), Cervidae (*Croizetoceros*, *Metacervoceros* and *Eucladoceros*), Giraffidae (*Mitilanotherium*) and Bovidae (*Gazellospira*, *Capra*, *Praeovibos* and *Leptobos*).

KEYWORDS: Suidae, Cervidae, Giraffidae, Bovidae, late Upper Pliocene.

INTRODUCCIÓN

El orden Artiodactyla Owen, 1848, del griego *ártios* (par) y *dáktylos* (dedo), engloba a aquellos mamíferos con un número par de dedos¹, entre los que se encuentran la gran mayoría de herbívoros terrestres. Los artiodáctilos son unguilgrados (caminan sobre la punta de sus dedos cubiertos por pezuñas) y paraxónicos, es decir, el eje de simetría de cada extremidad pasa entre los dedos III y IV (Fig. 1). Estos dedos centrales están más desarrollados que el resto y sus metápodos correspondientes tienden a alargarse y fusionarse entre sí formando el *hueso canon*. En ciertos artiodáctilos muy primitivos se

¹ A excepción del género *Tayassu*, el cual muestra tres dedos en su extremidad posterior.

mantiene la presencia del dedo I, ausente en todos los representantes actuales y en la mayoría de las especies fósiles. En los suidos, hipopótamos, y en las formas primitivas de artiodáctilos los dedos laterales II y V se encuentran presentes, aunque reducidos en relación con los dedos III y IV, siendo muy vestigiales o habiendo desaparecido por completo en los grupos más avanzados. El estilópodo (húmero o fémur) es normalmente más corto que el zeugópodo (radio-ulna o tibia-peroné), el cual ha perdido la capacidad de rotación entre sus elementos. El fémur carece de tercer trocánter y el astrágalo presenta una doble polea, mostrando una tróclea que articula distalmente con el cuboide y el navicular, éstos últimos fusionados en los grupos más especializados (formando el cubonavicular).

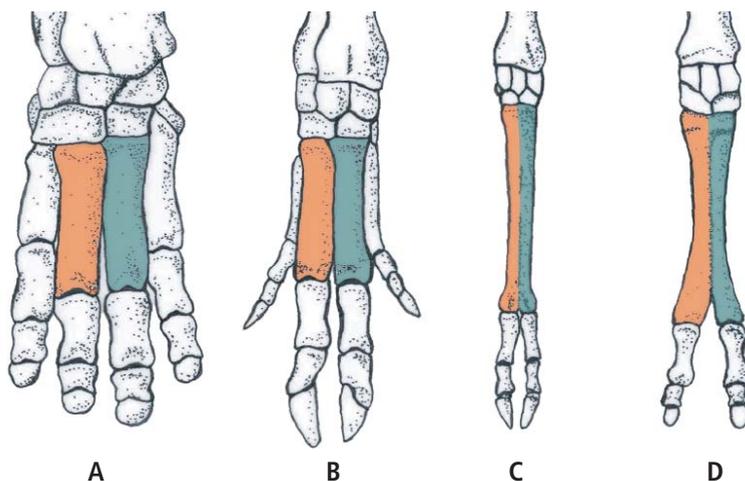


Figura 1. Extremidad delantera derecha de algunos artiodáctilos en donde aparecen coloreados los metacarpios III (verde) y IV (naranja). **A:** *Hippopotamus*; **B:** *Sus*; **C:** *Cervus*; **D:** *Camelus*. Redibujado de Howell (1944).

El cráneo de los artiodáctilos no presenta canal aliesfenoides y los nasales no se proyectan hacia la región posterior. Muchas especies de artiodáctilos portan sobre su cráneo un par de apéndices frontales, bien en forma de osiconos (Giraffidae), cuernos (Bovidae), o astas (Cervidae). En cuanto a la dentición, los artiodáctilos sufren grandes variaciones a lo largo de su evolución, con una fórmula dentaria completa 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M en las formas más primitivas. En las formas actuales los incisivos superiores están reducidos o ausentes en la mayoría de las familias, al igual que los caninos superiores (a excepción de los Suiformes y ciertas especies de cévidos que muestran caninos superiores muy desarrollados en forma de sable). La dentición yugal es variable, observándose dientes braquiodontos de patrón tribosfénico en las primeras formas de artiodáctilos y bunodontos en Suiformes, para adquirir posteriormente formas bunoselenodontas y finalmente presentar unos elementos yugales selenodontos y más o menos hipsodontos en Tylopoda y Ruminantia. Los artiodáctilos se caracterizan además por no desarrollar el primer premolar decíduo.

El estómago de los artiodáctilos puede estar formado por dos, tres o cuatro cámaras. Entre los artiodáctilos no rumiantes se encuentran estómagos con dos (Suidae y Tayassuidae) y tres cámaras (Hippopotamidae), mientras en aquellos rumiantes el estómago puede contener tres (Camelidae y Tragulidae) o cuatro cámaras (Giraffidae, Moschidae, Cervidae, Antilocapridae y Bovidae).

El registro fósil más antiguo conocido del orden Artiodactyla procede del Eoceno inferior en Norteamérica y Eurasia, originado a partir de un ancestro condilartro (Van Valen, 1971; Rose, 1996). Estos primeros artiodáctilos fueron formas de pequeño tamaño y dentición tribosfénica, lo que sugiere un régimen omnívoro o frugívoro. Hacia el Eoceno superior u Oligoceno inferior se originan los primeros rumiantes, especializándose hacia hábitos alimenticios estrictamente herbívoros y aumentando de tamaño. Los artiodáctilos se diversifican exitosamente durante el Mioceno (Savage y Long, 1991). El rango actual de distribución natural ocupa todas las áreas continentales del planeta excepto las Indias Occidentales, Nueva Guinea, Australia, Nueva Zelanda, la Antártida y la mayoría de los territorios insulares oceánicos (Nowak, 1999).

La clasificación sistemática de los representantes fósiles del orden Artiodactyla es muy variable en función de los autores consultados (Mathew, 1929; Simpson, 1945; Viret, 1961; Thenius, 1969; Romer, 1971; Morales y Soria, 1995; McDonald, 1999). En la actualidad, los artiodáctilos se encuentran representados por 221 especies englobadas en 86 géneros y 10 familias (Janis y Scott, 1987; Nowak, 1999). Una de las propuestas recientes de clasificación sistemática del Orden Artiodactyla es la siguiente (McKenna y Bell, 1997):

Suborden Suiformes Jaeckel, 1911

†Familia Raoellidae Sahni *et al.*, 1981

†Familia Choeropotamidae Owen, 1845

Superfamilia Suoidea Gray, 1821

Familia Suidae Gray, 1821

Familia Tayassuidae Palmer, 1897

†Familia Sanitheriidae Simpson, 1945

Familia Hippopotamidae Gray, 1821

†Familia Dichobunidae Turner, 1849

†Familia Cebochoeridae Lydekker, 1883

†Familia Mixtotheriidae Lydekker, 1883

†Familia Helohyidae Marsh, 1877

†Superfamilia Anthracotherioidea Leidy, 1869

†Familia Haplobunodontidae Sudre, 1978

†Familia Anthracotheriidae Leidy, 1869

†Superfamilia Anoplotherioidea Gray, 1821

†Familia Dacrytheriidae Depéret, 1917

†Familia Anoplotheriidae Gray, 1821

†Familia Cainotheriidae Cope, 1881

†Superfamilia Oreodontoidea Leidy, 1869

†Familia Agriochoeridae Leidy, 1869

†Familia Oreodontidae Leidy, 1869

†Superfamilia Entelodontoidea Lydekker, 1883

†Familia Entelodontidae Lydekker, 1883

Suborden Tylopoda Illiger, 1811

†Familia Xiphodontidae Flower, 1884

Superfamilia Cameloidea Gray, 1821

Familia Camelidae Gray, 1821

- †Familia Oromerycidae Gazin, 1955
- †Superfamilia Protoceratoidea Marsh, 1891
 - †Familia Protoceratidae Marsh, 1891
- Suborden Ruminantia Scopoli, 1777**
 - †Familia Amphimerycidae Stehlin, 1910
 - †Familia Hypertragulidae Cope, 1879
 - Familia Tragulidae Milne-Edwards, 1864
 - †Familia Leptomerycidae Zittel, 1893
 - †Familia Bachitheriidae Janis, 1987
 - †Familia Lophiomerycidae Janis, 1987
 - †Familia Gelocidae Schlosser, 1886
- Superfamilia Cervoidea Goldfuss, 1820
 - Familia Moschidae Gray, 1821
 - Familia Antilocapridae Gray, 1866
 - †Familia Palaeomerycidae Lydekker, 1883
 - †Familia Hoplitomerycidae Leinders, 1983
 - Familia Cervidae Goldfuss, 1820
- Superfamilia Giraffoidea Gray, 1821
 - †Familia Climacoceratidae Hamilton, 1978
 - Familia Giraffidae Gray, 1821
- Superfamilia Bovoidea Gray, 1821
 - Familia Bovidae Gray, 1821

†: Taxón extinto.

En el yacimiento de Fonelas P-1 aparecen representantes fósiles de 4 familias de artiodáctilos, una perteneciente al Suborden Suiformes (Suidae) y tres pertenecientes al Suborden Ruminantia (Giraffidae, Cervidae y Bovidae). El número total de restos hallados hasta el momento en Fonelas P-1 pertenecientes al Orden Artiodactyla es de 361, lo que supone un porcentaje del 60,5% sobre el total de elementos identificables recuperados (Garrido, 2006).

FAMILIA SUIDAE Gray, 1821

Generalidades

La familia Suidae agrupa a cerdos y jabalíes del Viejo Mundo. Pertenecen al suborden Suiformes Jaekel, 1911, incluyéndose en la superfamilia Suoidea Gray, 1821 junto con Tayassuidae (pécari)², Hippopotamidae (hipopótamos) y varias familias extintas. Los suidos son artiodáctilos de talla media, cráneo alargado, cuello corto y cuerpo macizo (Fig. 2). La principal característica craneal de los representantes de esta familia es la elevación e inclinación de la cresta occipital y el alargamiento progresivo del esplanocráneo. El exoccipital también se alarga hasta unirse con el escamoso cubriendo la

² Incluidos por Oliver (1993, 1995) en la familia Dicotylidae.

apófisis mastoides [tipo "amastoides" de Morales y Soria (1995)]. Las órbitas se desplazan hacia la región posterior y permanecen abiertas.

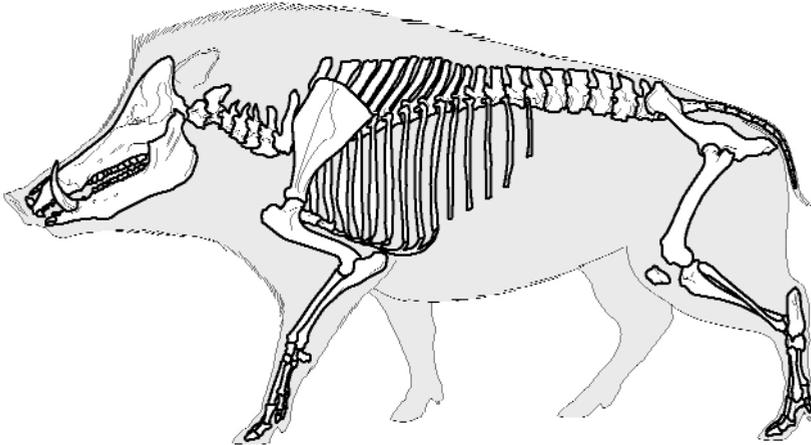


Figura 2. Esqueleto y contorno de jabalí, *Sus scrofa*. Tomado de Coutureau, modificado de Pales y García (1981). (<http://www.archeozoo.org/fr.>)

La fórmula dental en los representantes actuales de Suidae es variable en cuanto al número de incisivos y premolares, con una fórmula dental generalizada 1-3/3 I, 1/1 C, 2-4/2-4 P, 3/3 M. Los suidos muestran además un gran desarrollo de los caninos superiores (llamados también colmillos o defensas). A excepción del género actual *Babryrousa*, estas defensas crecen hacia los laterales y hacia atrás, tendiendo a formar un círculo completo, aunque la fricción con los caninos inferiores provoca su desgaste y la consiguiente aparición de bordes afilados y cortantes. Los elementos yugales son bunodontos, típicamente adaptados a un régimen omnívoro, pudiendo desarrollar numerosas cúspides secundarias. Los premolares suelen ser sencillos, y los segundos y terceros molares tienden a aumentar longitudinalmente de tamaño.

En el zeugópodo los elementos permanecen libres, sin observarse fusión alguna entre radio-ulna o tibia-peroné. El autópodo tampoco muestra fusión de sus elementos. Los suidos son tetradáctilos, careciendo de dedo I. Los dedos III y IV se encuentran uniformemente desarrollados y portan grandes pezuñas, mientras los dedos II y V son más cortos, localizados por encima y detrás de los anteriores, y presentan pezuñas reducidas (Fig. 1).

En las formas actuales el hocico se encuentra formado por un cartílago en forma de disco, fortalecido por un hueso prenasal que se sitúa bajo el margen anterior de los nasales. Los orificios nasales se localizan frontalmente. La capacidad de movilidad de este hocico permite rastrear la superficie del suelo en busca de alimento. Los ojos son pequeños y las orejas relativamente largas, frecuentemente cubiertas por un penacho de pelo terminal. Ciertos miembros de esta familia presentan verrugas o surcos en la región facial, los cuales son resultado del crecimiento de la piel en esa zona y no de regiones engrosadas del cráneo. Los machos son mayores que las hembras y portan defensas más desarrolladas.

El origen de la familia Suidae parece remontarse hasta el Oligoceno en Eurasia, desde donde alcanzan el continente africano durante el Mioceno inferior (Simpson, 1984). La presencia de esta familia no es conocida en el Nuevo Mundo. Existen numerosos géneros de suidos extintos, englobados en 7 subfamilias de las cuales únicamente Suinae ha alcanzado la época actual. En la actualidad la familia Suidae está

representada por unas 14 especies (Groves y Grubb, 1993; Oliver, 1995) incluidas en 5 géneros (*Sus*, *Potamochoerus*, *Hylochoerus*, *Phacochoerus* y *Babyrousa*), los cuales habitan naturalmente en el sur de Eurasia (bajo el paralelo 48° N), en territorios insulares del sudeste asiático como Filipinas y Sulawesi, y en el continente africano (Nowak, 1999).

Durante los años 2001 y 2002 en Fonelas P-1 se han recuperado 10 fósiles pertenecientes a esta familia, lo que constituye un 2,8% de los artiodáctilos identificados y un 1,7% del total de elementos identificables registrados (Garrido, 2006).

Género *Potamochoerus* Gray, 1854

El género *Potamochoerus* agrupa a los jabalíes de río o matorral, también llamados potamóqueros, los cuales, al igual que el resto de suidos modernos, pertenecen a la subfamilia Suinae Zittel, 1893, cuyo origen se remonta hasta el final del Mioceno medio cuando se escinde de la subfamilia extinta Hyotheriinae Cope, 1888. Los Suinae se caracterizan por el gran desarrollo de la proyección ósea prezigomática o cresta facial, la cual separa la musculatura necesaria para la masticación de la musculatura del hocico, sugiriendo unos hábitos alimenticios orientados a desenterrar rizomas, bulbos y tubérculos (Pickford, 1993). Los suinos presentan a su vez premolares semicortantes, tendencia a la pérdida del primer premolar y desarrollo de grandes caninos en los machos.

Los potamóqueros actuales son suidos de tamaño medio (58-96 cm de altura en la cruz), con un peso que varía entre los 46 y los 130 Kg. Las orejas son largas y puntiagudas, portando frecuentemente un largo penacho de pelos blancos o amarillentos. Los machos pueden presentar verrugas delante de los ojos, aunque frecuentemente se encuentran tapadas por pelo. El hábitat de *Potamochoerus* puede ser muy variable, aunque siempre se encuentran en zonas con alto grado de humedad y vegetación densa. Además de ser buenos nadadores, sus adaptaciones les capacitan para una rápida carrera. Los potamóqueros son de hábitos fundamentalmente nocturnos, descansando durante el día en oquedades que realizan ellos mismos. Su dieta está compuesta principalmente de raíces y frutos, aunque ocasionalmente también se alimentan de reptiles, huevos y aves. Son animales gregarios, viviendo en grupos de hasta 60 individuos. Su territorio oscila entre 3,8 y 10 Km² (Nowak, 1999).

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El registro fósil más antiguo conocido de *Potamochoerus* procede del este de África, donde se ha identificado la especie *Potamochoerus afarensis* en los yacimientos pliocenos de Hadar (Etiopía)³. Se considera que el género *Potamochoerus* debió estar aislado evolutivamente en África durante un largo periodo de tiempo, debido a la alta conservación de caracteres primitivos que presenta (Cooke y Wilkinson, 1978), aunque registros como el de Fonelas P-1 parecen indicar que estos animales se aventuraron a poblar nuevos territorios más allá del continente austral (Arribas y Garrido, 2008a).

Históricamente, al encontrarse aceptado que el material registrado en Hadar pertenecía al género *Kolpochoerus*, el registro fósil de *Potamochoerus* se restringía a unos pocos yacimientos arqueológicos del Pleistoceno superior, distribución que se ha considerado posteriormente como una artificialidad del registro

³ La especie *Potamochoerus afarensis* fue en un principio descrita como *Kolpochoerus afarensis* Cooke, 1978. Posteriormente, algunos autores han puesto de manifiesto la semejanza entre estos fósiles y los representantes actuales del género *Potamochoerus* (Harris y White, 1979; Cooke, 1997).

fósil (White, 1995). Por el contrario, y como se acepta en este trabajo, si estos fósiles se incluyen en el género *Potamochoerus* la distribución bioestratigráfica del mismo se ampliaría hasta el Plioceno inferior, hace unos 3,5 Ma, perdurando hasta la actualidad. En este caso, pese a la amplia distribución temporal de *Potamochoerus*, existirían grandes hiatos en su registro fósil, interpretados por algunos autores como causa de su peculiar ecología, teniendo en cuenta que los representantes actuales habitan únicamente en zonas selváticas con densa cobertura vegetal (Cooke y Wilkinson, 1978).

Caracteres anatómicos genéricos básicos

El género *Potamochoerus* representa a uno de los jabalíes actuales más generalistas, debido a la presencia de una dentición bunodontia primitiva, así como unos miembros y un tracto digestivo poco especializados. El cráneo ostenta fuertes crestas óseas sobre los caninos (Fig. 3), más desarrolladas en machos, y las crestas laterales pueden encontrarse engrosadas. Los caninos superiores son desgastados en su cúspide por abrasión con los caninos inferiores, una condición primitiva a diferencia del desgaste único en la cara anterior que se observa en otros géneros más evolucionados como *Hylochoerus* y *Phacochoerus*. La arquitectura craneodental es muy similar a aquella observada en el género *Sus*, aunque *Potamochoerus* muestra, entre otros caracteres, premolares más robustos con cíngulos más bajos, molares ligeramente más hipsodontos y pliegues más marcados que *Sus* (Cooke y Wilkinson, 1978).



Figura 3. Réplica del cráneo de *Potamochoerus porcus*.

Especies actuales y fósiles

En la actualidad, este género sobrevive en áreas boscosas por debajo de la banda del Sahel, habiendo sido descritas dos especies diferentes (Groves y Grubb, 1993):

Potamochoerus porcus (Linnaeus, 1758).- Jabalí de río. Habita en zonas boscosas desde Senegal hasta Zaire. La coloración del pelaje varía de anaranjado a rojizo y ostenta una cresta dorsal, bigotes y penachos en las orejas de color blanco (Nowak, 1999).

Potamochoerus larvatus (Cuvier, 1822). Jabalí de matorral. Se distribuye desde Etiopía hasta Angola y Sudáfrica. La coloración varía de rojo a pardo rojizo o negro y es más uniforme que en la especie anterior (Nowak, 1999).

Según Groves y Grubb (1993) ambas especies son alopátricas y resultan morfológicamente distintas. Además, no muestran signos de hibridación cuando sus territorios se solapan. Otros autores, sin embargo, no encuentran entre ellas diferencias sustanciales más allá de su área de distribución o la coloración del pelaje, clasificándolas como subespecies del jabalí de río *Potamochoerus porcus* (Corbert y Hill, 1991; Bellani, 1998; McDonald, 1999).

El registro fósil de *Potamochoerus* es extremadamente escaso. La especie "*Potamochoerus*" *provincialis* (Gervais, 1848-1852) o potamóquero europeo, a menudo incluida en el género *Propotamochoerus* Pilgrim, 1926 definido en el Mioceno superior de Siwaliks (Guérin, 1996b) o en el género *Korynochoerus* del Mioceno superior europeo (Made y Moyà-Solà, 1989), está bien representada en Perpignan y sobre todo en Montpellier, donde fue definida la especie (Guérin y Faure, 1985). También está presente en yacimientos de Moldavia, de Ucrania y del Cáucaso como Kvabébi (Gromova y Baranova, 1981). *Propotamochoerus provincialis* fue un suido de grandes dimensiones, pudiendo alcanzar hasta 150 Kg de peso (Agustí y Antón, 2002). Otros fósiles identificados como *Propotamochoerus* aparecen registrados en China [*Propotamochoerus parvulus* (Chang, 1974); *Propotamochoerus hyotheroides* (Zhai y Cai, 1984)], o Pakistán (Siwaliks), donde aparece la especie *Propotamochoerus hysudricus* (Brunet y White, 2001). Esta última especie también ha sido citada en el Mioceno superior de Macedonia y en la isla de Samos en Grecia (Bonis y Bouvain, 1996). Bishop y Hill (1999) citan también la presencia de *P. cf. hysudricus* en depósitos miocenos de Emiratos Árabes Unidos. El género *Propotamochoerus* desaparece del registro fósil durante el Plioceno, hace unos 3,2 Ma, probablemente debido al enfriamiento climático acaecido durante el Rusciniense (Agustí y Antón, 2002).

Por otra parte, en 1978 Cooke percibe las afinidades anatómicas existentes entre la especie descrita por él mismo en el Plioceno de Hadar, *Kolpochoerus afarensis*, y el jabalí de río actual, *Potamochoerus porcus*, incidiendo en lo altamente conservativa que resulta ser la dentición de la especie actual. Sin embargo, Cooke mantiene la identidad del género *Kolpochoerus* debido a la presencia de fuertes arcos cigomáticos proyectados lateralmente. En función de las similitudes en la dentición, en 1979 Harris y White atribuyen a la especie *Potamochoerus porcus* los fósiles que Cooke había determinado previamente como *Kolpochoerus afarensis*. Posteriormente, estos fósiles se han mantenido dentro del género *Kolpochoerus* (Geraads, 1993; White, 1995; Brunet y White, 2001), tal y como los había clasificado Cooke. No obstante, este mismo autor reconsidera más tarde su inclusión en el género *Potamochoerus* clasificando estos materiales como *Potamochoerus afarensis* (Cooke, 1997).

Las semejanzas anatómicas entre el suido de Fonelas P-1 y los representantes actuales y fósiles de *Potamochoerus* confirman la identificación de este género en el Plioceno superior terminal de Europa occidental. Los numerosos caracteres propios de su anatomía, diferentes a los descritos para las especies *P. afarensis*, *P. porcus*, *P. larvatus*, *S. strozzii* y *Sus scrofa*, junto a su gran talla han permitido plantear su pertenencia a una nueva especie, *Potamochoerus magnus* n. sp. (Aribas y Garrido, 2008a). A excepción de los registros pliocenos africanos y de Fonelas P-1, el resto de fósiles conocidos de *Potamochoerus* proceden de yacimientos del Pleistoceno superior y pertenecen a la especie actual *Potamochoerus porcus* (White, 1995).

Origen y relaciones filogenéticas

Durante el Mioceno superior aparecen en Europa los géneros *Propotamochoerus*, *Microstonyx* y *Sus*. Sin embargo, en el continente africano la subfamilia Suinae no aparecería representada hasta el Plioceno, con los géneros *Kolpochoerus* y *Potamochoerus* (Pickford, 1993), los cuales remplazan a los últimos representantes de la subfamilia Tetraconodontinae (los géneros *Nyanzachoerus* y *Notochoerus*). Los suidos africanos evolucionan rápidamente en dos linajes principales: la tribu Phacochoerini Gray, 1868 y la tribu Suini Gray, 1821. Phacochoerini está representada por formas de gran tamaño y terceros molares muy hipsodontos, multicuspidados y provistos de cemento, que incluye los géneros extintos *Metridiochoerus* (= *Afrochoerus*, *Stylochoerus*) y *Potamochoeroides* y el actual *Phacochoerus*. La tribu Suini, por el contrario, conserva caracteres anatómicos primitivos, y en ella se incluyen los géneros *Sus*, *Kolpochoerus* (= *Mesochoerus*), *Potamochoerus* e *Hylochoerus*, y probablemente también los géneros asiáticos *Celebochoerus* y *Babyroussa* (Pickford, 1993), aunque otros autores proponen una nueva tribu independiente denominada Potamochoerini Gray, 1873 que incluiría a los géneros extintos *Propotamochoerus*, *Kolpochoerus*, y *Celebochoerus*, y los géneros actuales *Potamochoerus* e *Hylochoerus* (McKenna y Bell, 1997).

Existen propuestas que sugieren que *Potamochoerus* representa un descendiente directo de las formas asiáticas de *Propotamochoerus* (Groves y Grubb, 1993), aunque otras admiten una relación más estrecha con el género africano *Kolpochoerus* (Cooke y Wilkinson, 1978; Made y Moyá-Solá, 1989; Geraads, 1993), hipótesis mantenida en este trabajo.

FAMILIA CERVIDAE Goldfuss, 1820

Generalidades

Los cérvidos son artiodáctilos rumiantes, la mayoría provistos de apéndices craneales caducos de renovación periódica anual (Fig. 4). El cráneo presenta unos parietales desarrollados, una caja craneal pequeña en relación a la región facial y unas fosas nasales espaciosas. El lacrimal se encuentra extendido hacia la región facial, donde se abren dos fosetas⁴ separadas por un puente óseo (Bouvrain *et al.*, 1989). Estas fosetas albergan en vida las glándulas preorbitales, utilizadas para el marcaje del territorio. Las bullas timpánicas son pequeñas y se encuentran débilmente unidas al cráneo (Viret, 1961).

Los machos poseen normalmente un par de apéndices frontales, aunque algunos géneros no desarrollan nunca estas estructuras (p.ej. el actual ciervo acuático chino *Hydropotes*). Las hembras son de menor tamaño y más gráciles que los machos y, a excepción de los renos (*Rangifer*), nunca portan astas. Estos apéndices craneales presentes en machos están formados por una región basal corta y cilíndrica, el *pedículo*, el cual forma parte del hueso frontal y se encuentra cubierto de piel de forma permanente durante la vida del animal, y una región distal o *rama principal* que generalmente se bifurca en dos o más ramas secundarias denominadas *candiles* (Fig. 5). Estos candiles pueden estar unidos entre sí formando una estructura palmeada. Entre el pedículo y la rama principal aparece una estructura engrosada en forma de anillo denominada *roseta*. Pese a su gran variabilidad intraespecífica, la morfología de las astas constituye el primer criterio de clasificación en cérvidos fósiles.

⁴ Excepto en el género *Alces*, donde sólo aparece una foseta.

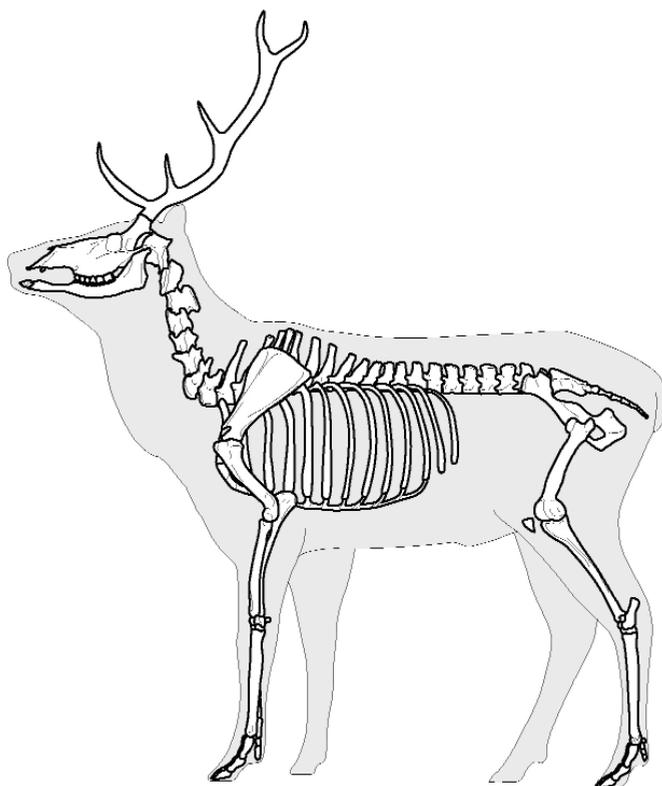


Figura 4. Esqueleto y contorno de ciervo, *Cervus elaphus*. Tomado de J.G. Ferrié (2004), modificado de C. Beauval y M. Coutureau, C. Bellier y P. Semal, y E. David (1999). (<http://www.archezoo.org/fr/>).

En climas templados las astas comienzan a crecer a principios del verano, cuando una fina capa de piel de apariencia aterciopelada nutre el hueso. A finales del verano las astas se encuentran ya completamente desarrolladas, alcanzando su tamaño máximo. Es entonces cuando el plexo vascular va degenerando y retrocediendo hacia la base de las mismas, provocando que la capa de piel se seque y se desprenda al rozar voluntariamente con las cortezas de los árboles. Estas estructuras sirven entonces tanto de ornamentos sexuales como de defensas durante los combates entre machos. Después de la época de apareamiento las cuernas se desprenden por la roseta, la cual ha perdido ya el riego sanguíneo. Estos apéndices se desarrollan por primera vez entre los 1-2 años de edad, normalmente formados por una única punta, para ir incrementando anualmente el número de candiles en ramificaciones adicionales. Cuando el individuo alcanza la madurez el incremento de puntas cesa, adquiriendo entonces la forma y el número de candiles característico de cada especie.

En estas estructuras es frecuente encontrar malformaciones, siendo abundantes en individuos seniles, ya que su correcto desarrollo requiere una dieta adecuada y está sometido a un control hormonal anual. Además de la variabilidad ontogenética, existe una gran variabilidad intraespecífica, mayor incluso que la observada en la dentición o en el esqueleto postcranial. En muchos casos ni siquiera existe una simetría total entre ambos apéndices, y las astas de un año pueden diferir notablemente de las astas generadas al

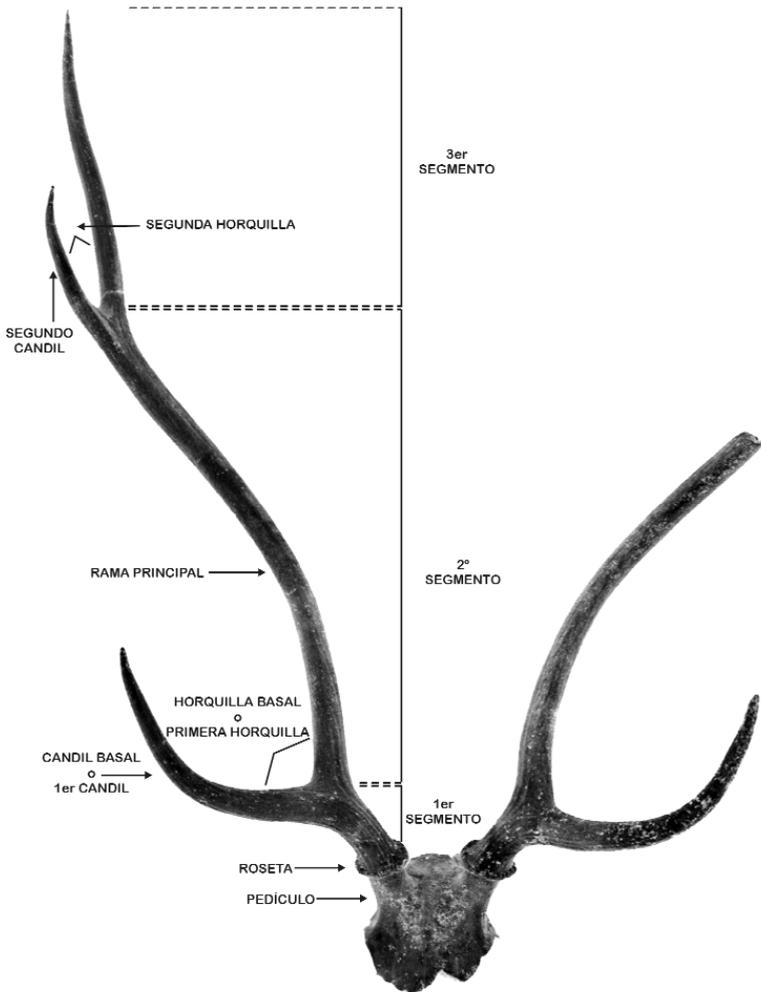


Figura 5. Terminología empleada para las diferentes estructuras presentes en las astas de cérvidos (modificado de Heintz, 1970).

año siguiente. Considerar la morfología de las astas como criterio principal de clasificación en las formas fósiles induce, en algunos casos, a cierta ambigüedad taxonómica (Simpson, 1945; Viret, 1961, Heintz, 1970).

La dentición de Cervidae es braquiódonta, con tendencia al aislamiento de los elementos principales. El esmalte presenta estrías verticales más o menos pronunciadas. La fórmula dental es 0/3 I, 0-1/1 C, 3/3 P, 3/3 M. Algunas especies desarrollan además grandes caninos superiores, como los géneros actuales *Hydropotes*, *Muntiacus*, *Elaphodus* y otros tantos fósiles. Sin embargo, los representantes de Cervinae presentan caninos superiores reducidos o ausentes. Los caninos inferiores son incisiviformes.

En cuanto al esqueleto postcraneal, los Cervinae son *plesiometa carpales*, esto es, los vestigios de los metacarpianos II y V se encuentran fusionados a la región proximal del Mc III-IV (Viret, 1961; Delpech y

Guérin, 1996). Por el contrario, los cérvidos *telemetacarpales* (como aquellos clasificados en la subfamilia Odocoileinae) presentan los Mc II y V unidos a la región distal de Mc III-IV. En este último caso las falanges de los dedos laterales II y V son poco funcionales aunque se conservan en su posición. El grado de reducción de los metacarpianos laterales es también considerado un criterio taxonómico (Brooke, 1878), aunque difícil de reconocer en formas fósiles (Morales y Soria, 1995).

Los metatarsianos están provistos de un fuerte surco dorsal que se cierra antes de alcanzar la epífisis distal, formando un canal cerrado que se abre distalmente entre las dos poleas articulares, en el punto medio entre las caras dorsal y plantar (Heintz, 1963).

Parece comúnmente aceptado que el centro de origen de los cérvidos se sitúa en Eurasia, donde se conocen "cervoides" primitivos desde el Oligoceno (Jehenne, 1977). Los Cervidae propiamente dichos se originaron durante el Mioceno inferior euroasiático, alcanzando su mayor éxito durante el Pleistoceno (Azanza, 1989). La subfamilia Cervinae se originó a finales del Mioceno, probablemente a partir de representantes de Palaeomerycidae (Kurtén, 1968; Janis y Scott, 1987), aunque algunos autores sugieren un origen a partir de Moschidae (Bouvrain *et al.*, 1989). Durante el Plioceno se extendieron a Norteamérica y, más recientemente, durante el Pleistoceno, cruzaron el istmo de Panamá para alcanzar Sudamérica (Webb, 1976). Fue también durante el Pleistoceno cuando los miembros de esta familia alcanzan por vez primera el norte del continente africano. Curiosamente, la historia paleobiogeográfica de este grupo parece indicar que su distribución fue, desde el Oligoceno hasta el Plioceno, exclusivamente euroasiática (Heintz *et al.*, 1990).

La familia Cervidae comprende cuatro subfamilias: Cervinae, Hydropotinae, Muntiacinae y Odocoileinae (McKenna y Bell, 1997; Nowak, 1999). Algunos autores incluyen una quinta subfamilia, Moschinae (Viret, 1961), aunque ésta es normalmente clasificada como una familia independiente. Bubenik (1990), tras realizar un análisis detallado del desarrollo y evolución de las astas, propone que todas estas subfamilias deberían ser tratadas como familias independientes, incluyendo las formas clasificadas comúnmente en Cervinae como únicos representantes de una nueva familia, Eucervidae. En este trabajo se adopta la clasificación más común, considerando la validez de Cervidae.

Por otra parte, Cervinae se divide en tres tribus (McKenna y Bell, 1997), dos de ellas ya extinguidas, Pliocervini y Megacerini, y una tercera que ha permanecido hasta nuestros días, Cervini, con algunos representantes extintos (*Eucladoceros* y *Croizetoceros*) y otros géneros actuales (*Cervus*, *Axis*, *Elaphurus* y *Dama*).

Actualmente, la familia Cervidae está formada por 17 géneros y 41 especies, ocupando el continente americano, Eurasia y el norte de África. Recientemente algunas especies han sido introducidas en regiones insulares (Australia, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Cuba), donde sobreviven en estado salvaje.

Durante las campañas de excavación paleontológica llevadas a cabo en Fonelas P-1 durante 2001 y 2002, se han recuperado 28 fósiles pertenecientes a Cervidae, lo que constituye un 7,7% de los artiodáctilos identificados y un 4,7% del total de elementos identificables registrados (Garrido, 2006).

Género *Croizetoceros* Heintz, 1970

Croizetoceros representa un cérvido extinto de talla pequeña incluido en la subfamilia Cervinae Goldfuss, 1820 y en la tribu Cervini Goldfuss, 1820. El género *Croizetoceros* fue creado en 1970 por Heintz para la especie "*Cervus*" *ramosus*, descrita por vez primera en 1828 en el yacimiento francés de Etouaires por Croizet y Jobert, constituyendo a su vez el registro más antiguo conocido de este taxón.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

Este género se encuentra ampliamente registrado a lo largo del Villafranchiense europeo, aunque sus primeras poblaciones aparecen durante el Rusciniense. El registro fósil parece indicar que *Croizetoceros* únicamente pobló territorios occidentales de Eurasia.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Croizetoceros presentó un tamaño pequeño, ligeramente mayor que un corzo actual (*Capreolus capreolus*), y una constitución muy grácil. Sus astas tienen forma de lira, con una rama principal ligeramente comprimida, de sección ovoide. Del margen anterior de la rama principal parten 5 o 6 candiles, situados prácticamente en el mismo plano y recurvados hacia arriba. El primer candil es simple, y a partir del segundo decrece tanto la talla de los siguientes candiles como la distancia entre los mismos (Heintz, 1970). El foramen supraorbitario se abre en el extremo anterior de un surco que se remonta hasta la base de los pedículos (Viret, 1954; De Giuli y Heintz, 1974). Los molares superiores pueden presentar o no pliegue protoconal y los molares inferiores carecen en todos los casos de pliegue paleomerídico. El cuarto premolar inferior se encuentra bastante molarizado (Heintz, 1970). La posición de los Mc II y V es proximal (plesiometacarpal).

Durante el Villafranchiense *Croizetoceros* experimentó diversas transformaciones evolutivas: el pedículo se reduce progresivamente y desaparece la curvatura de la rama principal entre el primer y el segundo candil, los premolares también se reducen, al igual que el tamaño corporal en general, con un acortamiento paulatino de los huesos de las extremidades.

Especies fósiles

No se conocen especies actuales relacionadas con *Croizetoceros*, ya que este género desaparece del registro fósil a finales del Villafranchiense sin dejar descendencia conocida.

Durante el Plioceno y el Pleistoceno conviven en Europa varias especies de cérvidos cuya atribución genérica resulta en ocasiones problemática debido a la disparidad de los criterios taxonómicos existentes. Hoy por hoy, el magnífico trabajo de Heintz (1970) continua siendo una referencia fundamental a la hora de entender la historia evolutiva de esta familia a lo largo del Villafranchiense. Hasta 1996 únicamente se reconocía una especie: *Croizetoceros ramosus*. En este año Dong (1996) identifica una nueva especie en el Plioceno del Roussillon, a la que nombra *Croizetoceros pramosus*.

La variedad descrita en 1884 por Depéret, *Cervus ramosus* raza *pyrenaicus*, muestra características anatómicas propias y un tamaño sustancialmente mayor que *Croizetoceros ramosus*, siendo renombrada posteriormente como *Cervus pyrenaicus* (Viret, 1954; Dong, 1996), registrada tanto en el Roussillon como en el yacimiento mioceno de Venta del Moro (Morales, 1981). Otros autores han incluido esta especie en el género *Croizetoceros*, reconociendo la especie *Croizetoceros pyrenaicus* (Azanza y Menéndez, 1989-1990; Alcalá, 1994) e identifican *Croizetoceros* sp. en el yacimiento turolense de La Gloria 4 y *Croizetoceros ramosus* en La Calera y Orrios, ambos de cronología rusciniense. Estos nuevos registros atribuidos en los últimos años al género *Croizetoceros* quedan por el momento pendientes de confirmación taxonómica, por lo que en este trabajo únicamente se reconocen dos especies:

Croizetoceros pramosus Dong, 1996.- Procedente de depósitos del Plioceno inferior.

Croizetoceros ramosus (Croizet y Jobert, 1828).- Procedente del Plioceno superior europeo, alcanzando cronologías próximas al límite Plioceno-Pleistoceno en el yacimiento de Fonelas P-1 (Garrido, 2008a).

Las diferentes poblaciones reconocidas de *Croizetoceros ramosus* presentan variaciones de tamaño sustanciales, además de ligeras diferencias morfológicas que son entendidas, hasta el momento, como resultado de una gran variabilidad intraespecífica. Heintz (1970) propuso una evolución subespecífica de *Croizetoceros ramosus* en función de cambios morfológicos en las astas, dientes y esqueleto postcraneal, distinguiendo varias subespecies en base a las diferencias de tamaño. Primeramente Heintz (1970) reconoce tres subespecies:

- *Croizetoceros ramosus ramosus*.- Presenta un esqueleto postcraneal de mayor tamaño que el resto, apareciendo registrada en Etouaires y Vialette.
- *Croizetoceros ramosus minor*.- Su esqueleto postcraneal es sustancialmente menor que la subespecie anterior y aparece registrada en Senèze, Coupet y Chilhac.
- *Croizetoceros ramosus medius*.- De tamaño intermedio entre las dos subespecies anteriores, se encuentra registrada en los yacimientos de Saint Vallier, Pardines y La Roche-Lambert.

En cuanto a los fósiles procedentes de la Península Ibérica, Heintz (1970) clasifica en un principio los fósiles de Villarroya como *C. ramosus medius* y los de La Puebla de Valverde como *C. ramosus minor*. Sin embargo, este autor observa una diferencia entre las formas de Francia y las de España: en las formas españolas la evolución del esqueleto postcraneal no sigue la misma línea que la dentición en relación con las formas francesas. Así, la forma de Villarroya presenta unas astas y unos dientes en un estado evolutivo de *C. ramosus ramosus*, al igual que los especímenes registrados en Etouaires, pero el esqueleto postcraneal muestra un estadio evolutivo de *C. ramosus medius*, esto es, su esqueleto es pequeño en relación con la dentición. Esta misma tendencia se observa en el material procedente de La Puebla de Valverde, donde astas y dientes presentan un estadio evolutivo de *C. ramosus medius*, mientras el esqueleto postcraneal es del tamaño de *C. ramosus minor*. Tras las observaciones realizadas, este autor concluye que la reducción de los huesos de los miembros se produce más rápidamente en España que en Francia, atribuyendo esta variación a diferencias de orden climático. Este fenómeno, denominado generalmente *ley de Bergmann*, ya había sido observado previamente en distintas poblaciones de ciervos actuales (*Cervus elaphus*), las cuales muestran diferencias sustanciales de tamaño en su esqueleto postcraneal en función del clima de la región donde habitan. Así, las poblaciones de ciervos que habitan en regiones cálidas muestran en general tamaños corporales medios menores que aquellos que habitan en climas más fríos (Beninde, 1937).

Unos años más tarde el mismo Heintz (1974) reclasifica los especímenes de Villarroya y La Puebla de Valverde como subespecies independientes debido a que presentan unos caracteres biométricos propios, denominándolas *Croizetoceros ramosus villarroyensis* y *Croizetoceros ramosus pueblensis*, respectivamente. En 1976, tras el descubrimiento de nuevos materiales, Heintz y Aguirre confirman esta clasificación.

En varias ocasiones Heintz (1970, 1974, 1976) hace especial mención a la relación entre la clasificación subespecífica y la cronología de los registros estudiados (Tabla 1). Así, en Francia *C. r. ramosus* es característica del Villafranchiense inferior (Etouaires y Vialette), *C. r. medius* del Villafranchiense medio (Saint Vallier, Pardines y La Roche-Lambert) y *C. r. minor* del comienzo del Villafranchiense superior (Senèze, Coupet, Chilhac). En España *C. r. villarroyensis* es característica del Villafranchiense inferior (Villarroya) y *C. r. pueblensis* del Villafranchiense medio (La Puebla de Valverde), no conociéndose hasta el descubrimiento de Fonelas P-1 registro fósil ibérico del Villafranchiense superior [*Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. Garrido, 2008a)].

Por otra parte, Kostopoulos y Koufos (1994) citan la presencia de una nueva subespecie en el yacimiento macedonio de Gerakarou, *Croizetoceros ramosus gerakarensis* Kostopoulos, 1996, la cual

presenta un esqueleto postcranial de menor tamaño que otras formas registradas previamente en yacimientos de Francia, Italia o España (Kostopoulos y Athanassiou, 2005) y afín a los registros de Fonelas P-1. Esta subespecie griega parece conservar ciertos caracteres primitivos en su dentición (como es la presencia de paracónido en P_2), los cuales no se observan en otras formas del Villafranquiense superior (ni en los fósiles de Fonelas P-1). Esta retención de caracteres primitivos se ha interpretado como resultado de su aislamiento geográfico (Kostopoulos y Athanassiou, 2005).

CRONOLOGÍA	FRANCIA	ESPAÑA
Villafranquiense superior	<i>Croizetoceros ramosus minor</i> , (Senèze)	Desconocido hasta el hallazgo de Fonelas P-1 <i>Croizetoceros ramosus fonelensis</i> n. ssp.
Villafranquiense medio	<i>Croizetoceros ramosus medius</i> , (Saint-Vallier)	<i>Croizetoceros ramosus pueblerensis</i> , (La Puebla de Valverde)
Villafranquiense inferior	<i>Croizetoceros ramosus ramosus</i> , (Etbouaires)	<i>Croizetoceros ramosus villarroyensis</i> , (Villarroya)

Tabla 1. Distribución espacio-temporal de las distintas subespecies descritas de *Croizetoceros ramosus* en Francia y España [modificado de Heintz (1974)].

Por último, también existen numerosos registros de *C. ramosus* cuya atribución subespecífica resulta por el momento imposible, debido fundamentalmente a la escasez de fósiles o de registros simpátricos comparativos.

Origen y relaciones filogenéticas

Azzaroli (1953) avanza la posibilidad de que la especie *C. ramosus* descienda directamente del linaje de los pliocervinos del Plioceno, en concreto del género *Damacerus*, hipótesis mantenida por Kurtén (1968). Las relaciones filogenéticas entre las dos especies descritas de *Croizetoceros* permanecen por el momento sin resolver, aunque probablemente *Croizetoceros proramosus* represente un ancestro directo de *Croizetoceros ramosus* (Dong, 1996).

Género *Metacervoceros* Dietrich, 1938

Hasta el reciente trabajo de Croitor (2006) muchos de los cérvidos villafranquienses, pese a estar descritos y anatómicamente caracterizados, conservaban una atribución genérica dudosa. Tal es el caso de *Cervus* s.l o "*Cervus*" en la especie "*Cervus*" *rhenanus* y en la línea evolutiva propuesta por Heintz (1970) "*Cervus*" *pardinensis* → "*Cervus*" *philisi* → "*Cervus*" *perolensis*. Croitor (2006) realiza una revisión sobre los cérvidos del Pleistoceno inferior europeo, incluyendo a las especies "*Cervus*" *pardinensis*, "*Cervus*" *rhenanus* y "*Cervus*" *warthae* en el género *Metacervoceros*, clasificación que ya avanzaban Croitor y Bonifay (2001). Croitor retoma el nombre de *Metacervoceros*, propuesto por Dietrich en 1938 como subgénero, para designar a aquellas especies de ciervos fósiles europeos con astas provistas de tres puntas. *Metacervoceros pardinensis* (Croizet y Jobert, 1828) es elegida como especie tipo del género.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

La distribución bioestratigráfica de *Metacervoceros* es exclusivamente villafranquiense. Al representante más primitivo de esta línea evolutiva, *Metacervoceros pardinensis*, le sucedieron las formas

Metacervoceros rhenanus valliensis y *Metacervoceros rhenanus philisi*, las cuales fueron remplazadas a su vez por *Metacervoceros rhenanus rhenanus* y *Metacervoceros rhenanus perolensis* (= "*Cervus ischnoceros*") durante el Villafranchiense final, ya en el Pleistoceno inferior. Estos últimos han sido utilizados en varias ocasiones como marcadores bioestratigráficos (Heintz, 1970; Geraads, 1990), por lo que son entendidos en este trabajo como cronosubespecies de *Metacervoceros rhenanus*. El registro fósil localizado hasta la actualidad parece indicar que este linaje pobló exclusivamente la región occidental de Eurasia. Por el contrario, la especie *Metacervoceros warthae* ha sido registrada únicamente en yacimientos del Plioceno del este de Europa.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los representantes del género *Metacervoceros* se caracterizan por presentar un neurocráneo alargado y desprovisto de inflexión alguna, y una región orbital corta. Las bullas timpánicas son anchas y de contorno redondeado y el basioccipital se encuentra ensanchado. Los molares superiores muestran un cíngulo que puede encontrarse muy desarrollado en unas formas o ser rudimentario en otras. No se desarrollan los caninos superiores. En los molares inferiores no aparece pliegue paleomerídico, y la morfología del cuarto premolar inferior es simple. En cuanto a las astas, el pedículo es largo y se encuentra inclinado hacia la región posterior del cráneo, el primer candil se sitúa a una distancia considerable de la roseta y se orienta en el mismo plano que la horquilla distal (Croitor, 2006).

En la línea *Metacervoceros pardinensis*→*Metacervoceros rhenanus* se reconocen una serie de tendencias evolutivas a lo largo del tiempo (Heintz, 1970), tales como la reducción de la longitud del pedículo, incremento del ángulo que forma la horquilla basal, reducción progresiva del cíngulo lingual en la dentición superior, disminución de la longitud relativa de la serie premolar, disminución general de la anchura relativa en la dentición, y por último, se observa una tendencia generalizada a la disminución de la talla entre las formas de Etouaires (*Metacervoceros pardinensis*) y Saint Vallier (*Metacervoceros rhenanus valliensis*), un incremento de la misma entre la forma de Saint Vallier (*Metacervoceros rhenanus valliensis*) y la de Senèze (*Metacervoceros rhenanus philisi*), y de nuevo una disminución entre los fósiles de Senèze (*Metacervoceros rhenanus philisi*) y de Peyrolles (*Metacervoceros rhenanus perolensis*). Esta sucesión supondría por tanto una inversión, ya que primero se observa una disminución generalizada de tamaño, para luego revertir y aumentar, y más tarde disminuir de nuevo, lo que pone en duda una relación de descendencia directa entre los distintos taxones que componen esta sucesión.

Especies actuales y fósiles

Es difícil precisar las afinidades filogenéticas entre las formas de cérvidos fósiles y aquellas existentes en la actualidad. Las aproximaciones realizadas entre el linaje *Metacervoceros pardinensis*→*Metacervoceros rhenanus* y las especies actuales se encuentran fundamentadas principalmente en la morfología de las astas. Según este criterio, *Metacervoceros rhenanus* podría estar relacionado con el chital actual (*Axis* sp.), mientras que si tenemos en consideración la anatomía craneodental, estas formas se aproximan más al sambar [*Cervus (Rusa)* sp.] o al ciervo sika [*Cervus (Sika)* sp.], todos ellos con una distribución actual exclusivamente asiática.

Croitor (2006) advierte las similitudes existentes entre *Metacervoceros rhenanus* y las formas actuales de *Axis*, destacando que comparten unas proporciones craneales similares, así como la presencia de largos pedículos y bullas timpánicas anchas y redondeadas. No obstante, este autor también observa importantes

diferencias, como la existencia de unos nasales que se extienden caudalmente en *Metacervoceros rhenanus*, carácter que considera derivado y no aparece en *Axis* sp.

En la actualidad, el género *Axis* engloba 4 especies (Groves y Grubb, 1987; Nowak, 1999), divididas en dos subgéneros:

Axis (Axis) axis: chital común de India, Nepal y Sri Lanka.

Axis (Hyalaphus) porcinus: ciervo porcino de Pakistán e Indochina.

Axis (Hyalaphus) kuhlii: endémico de la Isla Bawean, en el Mar de Java.

Axis (Hyalaphus) calamianensis: endémico de las Islas Calamian, en Filipinas.

Son varios los autores que históricamente han relacionado las formas fósiles de esta línea evolutiva con los cérvidos actuales del continente asiático. En la clasificación del cérvido de Tegelen, *Metacervoceros rhenanus*, Dubois (1904a, b y c) lo adscribe en origen al subgénero asiático *Axis*. Sin embargo, Kunst (1937) atribuye estos mismos materiales al subgénero *Rusa*. Viret (1954) percibe ciertas afinidades anatómicas entre *Metacervoceros philisi* de Saint Vallier y el ciervo rojo actual de la región de los Cárpatos, *Cervus elaphus hippelaphus*. Heintz (1970) hace referencia a las semejanzas entre *Metacervoceros philisi* y el ciervo sika de la región china de Manchuria, denominado previamente *Cervus (Pseudaxis) mantchuricus*, y más tarde clasificado como *Cervus (Sika) nippon mantchuricus* (Nowak, 1999).

Existen formas fósiles en el continente asiático que han sido atribuidas al género *Axis* (Vislobokova, 1992; Vislobokova *et al.*, 1995). Sin embargo, a excepción del trabajo de Dubois (1904a, b y c), este género no ha sido nunca citado en Europa occidental, aunque se ha sugerido su presencia en varios documentos inéditos, bien clasificando *Metacervoceros rhenanus* como *Axis rhenanus* o bien reconociendo las especies *Axis nestii*, *Axis eurygonos* y *Axis lyra*, previamente incluidas en el género *Dama*, *Pseudodama* o *Euraxis*.

En cuanto a las formas fósiles conocidas del género *Metacervoceros* encontramos parte de la sucesión propuesta en 1970 por Heintz para agrupar algunos cérvidos villafranquienses de talla media provistos de astas con tres puntas (a excepción de *Cervus perrieri*) y una especie restringida al este de Europa (Croitor y Bonifay, 2001; Croitor, 2006):

- *Metacervoceros pardinensis* (Croizet y Jobert, 1828).- Descrita en el Villafranquiense inferior de Etouaires como *Cervus pardinensis*, estando también presente en los yacimientos de Vialette (Heintz, 1970), Triversa (Piémont) y Montopoli (Delpéch y Guérin, 1996). Se trata de un cérvido de talla media cuyos machos portan unas astas de sección circular con una rama principal más o menos rectilínea y dos candiles, también de sección circular, insertados en el margen anterior de la rama principal. El candil basal es corto y macizo, y el segundo candil se ubica hacia la mitad del recorrido de la rama principal. Los molares superiores presentan un pliegue protoconal desarrollado y un fuerte cíngulo lingual continuo. P⁴ también muestra este cíngulo lingual, aunque algo menos pronunciado. Los molares inferiores no presentan pliegue paleomerídico. La molarización de P₄ es muy variable y los premolares inferiores muestran, en general, una tendencia a la reducción del paracónido, estando totalmente ausente en P₂ (Heintz, 1970; Delpéch y Guérin, 1996). Croitor y Bonifay (2001) consideran *M. pardinensis* como especie tipo del género *Metacervoceros*.
- *Metacervoceros rhenanus* (Dubois 1904).- Especie descrita en el yacimiento holandés de Tegelen bajo la forma *Cervus (Axis) rhenanus*. Se trata de un cérvido de talla media cuyas astas están provistas de una rama principal de sección cilíndrica y dos candiles, los cuales parten del margen anterior de la rama principal. El candil basal es largo y algo retorcido, mientras el segundo parte a unos 2/3 de la longitud de la rama principal, es más corto que el primero y más corto a su vez que la punta terminal de la rama principal. En vista frontal las ramas principales son fuertemente

divergentes hasta alcanzar el segundo candil, mientras las puntas terminales son más bien paralelas al plano sagital del cráneo. En vista lateral la rama principal es convexa entre los candiles y cóncava en el lugar donde se ubican éstos. Los molares inferiores no presentan pliegue paleomericido. P_4 está ligeramente molarizado. P_2 nunca muestra paracónido, que sin embargo se encuentra presente, aunque reducido, en P_3 y P_4 . La disposición de los metacarpianos laterales es plesiometacarpal y sus falanges laterales se encuentran muy reducidas (Schaub, 1941; Heintz, 1970; Delpéch y Guérin, 1996). Recientemente esta especie ha sido citada en el yacimiento francés de Ceyssegues (Croitor y Bonifay, 2001; Kaiser y Croitor, 2004) y en Fonelas P-1 (Arribas *et al.*, 2004; Garrido, 2006; Garrido, 2008a). En este trabajo se considera que las especies "*Cervus philisi*" y "*Cervus perolensis*" representan sinónimos recientes de *Metacervoceros rhenanus*, tal como sugirieron previamente autores como Spaan (1992) o de Vos *et al.* (1995), entendiéndose como cronosubespecies sucesivas. *Metacervoceros rhenanus philisi* (Schaub, 1941) fue descrita en el Villafranquiense superior de Senèze como *Cervus philisi*. Se encuentra también representada en los yacimientos de Chilhac (Boeuf, 1983), La Puebla de Valverde (Heintz, 1970), Huélago-C (Azanza y Morales, 1989), Dafnero (Kostopoulos y Koufos, 1994) y Fonelas P-1 (Garrido, 2008a). Se considera independiente de la subespecie *Metacervoceros rhenanus valliensis* (Heintz, 1970) registrada en los yacimientos de Pardines, Coupet y Saint Vallier. Por otra parte, *Metacervoceros rhenanus perolensis* (Bout y Azzaroli, 1952) fue descrita como *Cervus perolensis* en el Villafranquiense terminal de Peyrolles. Se trata de una especie muy similar a *Metacervoceros rhenanus philisi*. Las astas de Peyrolles únicamente están representadas por dos fragmentos proximales y se diferencian de *Metacervoceros rhenanus philisi* por poseer un pedículo más corto y una horquilla basal algo más abierta. Los dientes presentan a su vez la misma morfología que *Metacervoceros rhenanus philisi* aunque son significativamente más pequeños. La especie descrita por Boeuf *et al.* (1992) en el Villafranquiense final de Blassac-la-Girondie, "*Cervus ischnoceros*", no muestra diferencias anatómicas ni biométricas con los fósiles atribuidos a *Metacervoceros rhenanus perolensis*, por lo que, pese a que los materiales son escasos, se propone aquí su sinonimia. "*Cervus ischnoceros*" presentaría un tamaño similar a *Metacervoceros rhenanus philisi*, cuyas astas presentan a su vez una forma muy similar, aunque con ligeras diferencias: el pedículo y el primer segmento son más cortos, el segundo segmento es más largo y bastante curvo, el ángulo que forma la horquilla del primer candil es recto u obtuso, la segunda horquilla es más o menos simétrica, con puntas de longitud muy similar, y por último, quizá la diferencia más patente, es la extremada gracilidad que muestran las astas de "*C. ischnoceros*" en relación con *Metacervoceros rhenanus philisi*. En cuanto a la dentición, P_2 nunca muestra paracónido y P_3 presenta casi la misma longitud que P_4 . Pese a que "*Cervus ischnoceros*" es anatómicamente idéntico a "*Cervus perolensis*", Boeuf *et al.* (1992) prefieren definir una nueva especie debido a que los fósiles de *Metacervoceros rhenanus perolensis* son escasos, se encuentran restringidos al yacimiento tipo de Peyrolles y su descripción es insuficiente. Debido a que "*Cervus ischnoceros*" no muestra características anatómicas propias distinguibles de *Metacervoceros rhenanus perolensis*, en este trabajo se consideran sinónimas, prevaleciendo esta última por antigüedad.

- *Metacervoceros warthae* Especie registrada en el Plioceno de Europa del este, similar a *M. rhenanus* en cuanto a su morfología dental, forma y talla de las bullas timpánicas, ensanchamiento del basioccipital, posición de los pedículos y forma de los huesos frontales, aunque difiere netamente en el tamaño general, siendo esta especie mayor que *M. rhenanus* (se ha estimado su peso en unos 120 Kg) y en la forma de sus astas, las cuales son más complejas (Croitor, 2006).

Independientemente de las especies citadas, en los yacimientos villafranquienses europeos se encuentran registrados otros taxones de cérvidos de talla media provistos de cuatro puntas en cada una de sus astas sobre los que se ciernen varias incógnitas taxonómicas. Pese a que por el momento estas formas no aparecen registradas en Fonelas P-1, creemos conveniente resumir en este punto la historia taxonómica de estos registros ya que, debido a los numerosos cambios nomenclaturales que han sufrido a lo largo del tiempo, podrían inducir a confusiones. En 1879 Forsyth Major cita la presencia en el Valdarno superior de una nueva especie de cérvido, *Cervus nestii*, la cual reemplazaría a las especies pliocenas durante el Pleistoceno inferior. Posteriormente, tanto Schlosser (1924) como Azzaroli (1947) atribuyen estos fósiles al género *Dama*, aunque esta nomenclatura no ha dejado desde entonces de tener detractores. Sea cual sea su atribución genérica, "*Cervus*" *nestii* presenta una talla muy similar a *Metacervoceros rhenanus*, sus astas son estrechas y portan cuatro puntas en lugar de tres. La bifurcación apical está formada por dos ramas de igual tamaño y se encuentran orientadas transversalmente al plano sagital del cráneo.

En 1947 Azzaroli diferencia dos subespecies basándose en la morfología de las astas:

- *Dama nestii nestii*, con una horquilla terminal orientada en un plano perpendicular al eje sagital del cráneo, cuyas puntas son de la misma longitud y divergentes entre sí.
- *Dama nestii eurygonos*, cuyas puntas terminales son largas, subparalelas, y se dirigen oblicuamente al plano sagital del cráneo hacia delante y hacia dentro. Además, *D. nestii eurygonos* muestra una horquilla basal más abierta y un primer segmento más corto que *Dama nestii nestii* (Geraads, 1990).

Las subespecies propuestas por Azzaroli han sido consideradas estadios ontogenéticos diferentes del mismo taxón, ya que la coexistencia de estas dos subespecies sería biológicamente imposible (Geraads, 1990). Por el contrario, Croitor (2001) reconoce la identidad específica de ambos taxones, reclasificándolos como especies independientes, *Dama nestii* y *Dama eurygonos*. Esta última poseería unas astas similares a *Dama nestii* aunque bastante más robustas y divergentes. Unos años más tarde este mismo autor reclasifica la primera de estas especies en el género *Cervus* (Croitor, 2006), reconociendo así dos especies de cérvidos en el Pleistoceno inferior italiano: *Cervus nestii* y *Dama eurygonos*.

En 1988 Lumley *et. al* describen en el Pleistoceno medio de Le Vallonnet la subespecie "*Cervus*" *nestii vallonnetensis*, generalmente citada como *Dama nestii vallonnetensis*. Ésta se caracteriza por presentar unas astas con solo tres puntas, un pedículo corto y un candil basal largo más grueso que la rama principal, el cual parte de la roseta y cuyo ápice se encuentra fuertemente recurvado hacia el interior. Kahlke (1997) atribuye a esta subespecie los registros de Untermassfeld, Casa Frata, Selvella y Pirro Nord. También esta subespecie es identificada en los niveles TD4, TD 6 y TD 8 de Atapuerca (Made, 1998, 1999a). Croitor (2001, 2006) es partidario de dar a este taxón una identidad específica propia, reconociendo la especie *Dama vallonnetensis*.

En 1992 Azzaroli incluye las especies "*Cervus*" *pardinensis*, "*Cervus*" *rhenanus*, "*Cervus*" *perolensis* y "*Cervus*" *nestii* en un nuevo género, *Pseudodama*, a las que considera próximas a los géneros actuales *Dama* y *Axis*. Este autor además describe dos nuevas especies, *Pseudodama farnetensis*, procedente de Farneta, y *Pseudodama lyra*, presente en Triversa y Montopoli, la cual daría lugar durante el Villafranquiense superior a *Pseudodama nestii* (Azzaroli, 1992). De Vos *et al.* (1995) consideran al taxón *Pseudodama lyra* como un sinónimo reciente de *Cervus rhenanus*, conservando en género *Cervus* para aquellas formas provistas de astas de 3 puntas y *Pseudodama* para aquellas con cuatro puntas. Pfeifer (1997) utiliza *Pseudodama* como subgénero, identificando en el yacimiento alemán de Mosbach la especie propuesta en 1996 por Kahlke, *Dama (Pseudodama) reichenau*. Made (1998), al igual que Croitor (2001, 2006), considera inválido el nombre genérico de *Pseudodama*, sinonimizándolo de nuevo con el género *Dama*. Por el contrario, otros autores discrepan sobre la atribución genérica de estas formas de cérvidos

ya que los ejemplares fósiles no guardarían suficientes afinidades con los gamos actuales, por lo que optan por nominar a este taxón como "*Cervus*" *nestii* hasta que se esclarezcan sus relaciones filogenéticas (Delpech y Guérin, 1996).

Pseudodama lyra es considerada por Croitor (2001) un sinónimo reciente de *Pseudodama nestii*, taxón que representaría para este autor un linaje independiente del resto de cérvidos villafranquienses, incluyéndolo unos años más tarde en el género *Cervus* (Croitor, 2006). Este autor reconoce además un segundo linaje formado por las especies *Dama eurygonos* y *Dama vallonnetensis*, incluyendo la subespecie registrada en Farneta y Selvella, *Dama eurygonos farnetensis* (De Giuli, 1986).

Di Stefano y Petronio (1998) reconocen la proximidad filogenética entre las formas fósiles italianas atribuidas al género "*Dama*" y los representantes actuales del género *Axis*, e introducen otro nuevo género para clasificar estas formas fósiles, *Euraxis*, eligiendo *Euraxis nestii* como especie tipo. Estos autores reclasifican las formas atribuidas previamente a *Cervus* s.l. o "*Cervus*" en el género *Pseudodama*, reconociendo las especies *Pseudodama pardinensis* y *Pseudodama rhenanus*. Para Made (1999b), apelando al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, *Euraxis* representaría por definición un sinónimo reciente de *Pseudodama*. Anteriormente Petronio y Sardella (1997) citaban la presencia de *Euraxis eurygonos* en Ponte Galeria. Recientemente Croitor (2006) incluye las formas descritas como *Pseudodama* y como *Euraxis* en el género *Cervus*.

Además del Valdarno superior y Olivola, la especie "*Cervus*" *nestii* ha sido citada en otros yacimientos pleistocenos, tales como Forest Bed (Azzaroli, 1953), Erpfingen-2 (Lehmann, 1957), Fintina lui Mitilan (Radulesco y Samson, 1990), Dmanisi (Vekua, 1996), Slivnitsa (Spasov, 2000) y Poggio Rosso (Mazza *et al.*, 2004), entre otros. Los fósiles de Forest Bed son atribuidos por Geraads (1990) a "*Cervus*" *perolensis* (*Metacervoceros rhenanus perolensis*). De la misma forma, los registros de ciertos yacimientos del Pleistoceno inferior en los cuales la identificación original del cérvido de talla media fue *Dama nestii*, han sido posteriormente revisados y clasificados de diferente forma. Tal es el caso de Casa Frata (De Giuli y Masini, 1986), Selvella (De Giuli, 1986), Pirro Nord (De Giuli *et al.*, 1986), Ponte Galeria (Capasso-Barbato y Petronio, 1986) y Untermassfeld (Kahlke, 1997, 2001). Los registros de Casa Frata y Selvella son clasificados por Geraads (1990) como *Dama nestii eurygonos*, y Colucci (1993) identifica los fósiles de Pirro Nord como *Pseudodama farnetensis*. Los fósiles de Ponte Galeria son posteriormente adscritos a *Euraxis eurygonos* (Petronio y Sardella, 1997). Por último, Kahlke (1997, 2001) clasifica los registros de Pirro Nord, Selvella y Casa Frata, junto con los fósiles de Untermassfeld, como *Cervus nestii vallonnetensis*, taxón que Croitor (2001) eleva a *Dama vallonnetensis*.

La única cita de *Cervus nestii* en la Península Ibérica procede del yacimiento de Casablanca-1 (Menéndez, 1987), material que fue asignado en un principio a *Cervus* cf. *philisi* (Soto y Morales, 1985). Geraads (1990) es de la opinión que los criterios utilizados por Menéndez (1987) no son suficientes para distinguir una especie de otra, por lo que de momento el cérvido de talla media de Casablanca-1 permanece sin determinar con certeza. En el yacimiento granadino de Venta Micena aparece también registrado un cérvido de talla media, atribuido por Menéndez (1987) al taxón inválido "*Cervus*" *elaphoides*. Martínez *et al.* (2003) reclasifican los fósiles de Fuente Nueva-3 (en origen atribuidos a *Cervus* sp.) como *Pseudodama* sp., citando también este género en Barranco León-5.

Origen y relaciones filogenéticas

Los cérvidos del Villafranquiense euroasiático de la línea de *Metacervoceros pardinensis*-*Metacervoceros rhenanus* muestran una estructura craneal altamente conservativa y comparten la presencia de astas provistas de tres puntas. Se encuentra generalmente aceptado que los representantes

más modernos de este linaje derivarían de *Metacervoceros pardinensis*, mostrando una reducción de tamaño progresiva de los elementos dentarios (Heintz, 1970), aunque esta tendencia implicaría una inversión en los fósiles de Senèze, los cuales presentan denticiones de mayores dimensiones que aquellos procedentes de Saint Vallier, para luego volver a disminuir de tamaño en *Metacervoceros rhenanus perolensis* (= "*C.*" *ischnoceros*).

Boeuf *et al.* (1992) intentan una aproximación filogenética de este linaje basándose en 15 variables observadas en las astas y en la dentición. Estos autores reflejan una tendencia en el tiempo marcada por la reducción del pliegue protoconal y el acortamiento del pedículo. Sin embargo, la línea *Metacervoceros pardinensis*-*Metacervoceros rhenanus philisi*-*Metacervoceros rhenanus perolensis* implicaría una reducción de la molarización de P₄, una hipótesis poco verosímil. Por el contrario, si se admitiera una tendencia de disminución de la talla, *Metacervoceros rhenanus philisi* no posee para estos autores los caracteres plesiomórficos necesarios para representar un ancestro de *Metacervoceros rhenanus perolensis*.

En cuanto a las formas más modernas, Azzaroli (1947) apunta que las astas de "*Cervus*" *nestii nestii* son muy similares a las de el actual sika, *Cervus nippon*, ya que ambos están provistos de cuatro puntas, por lo que podrían estar filogenéticamente relacionadas, aunque la especie fósil es sustancialmente más grácil que la actual. Otros autores son de la opinión de que los caracteres que comparten los taxones fósiles clasificados en algún momento como *Dama* o *Pseudodama* y los cérvidos asiáticos actuales no suponen más que una retención de caracteres primitivos en estos últimos, sin implicar relación filogenética alguna (Made, 1998). Geraads (1990) plantea además la posibilidad de que "*Cervus*" *nestii* descienda de *Cervus perrieri*. Croitor (2001) postula que "*Cervus*" *nestii* forma parte de un linaje independiente del género *Dama*, estando evolutivamente más próximo a los géneros actuales *Axis* y *Cervus*, sugiriendo una estrecha relación entre *Pseudodama nestii* y las formas primitivas de *Cervus elaphus* de la zona mediterránea occidental, tales como *Cervus aretinus*, *Cervus elaphus corsicanus*, *Cervus elaphus barbarus* y *Cervus elaphus hispanicus*. De hecho, es Croitor quien reclasifica *Pseudodama nestii* en el género *Cervus* (Croitor, 2006).

Según los análisis genéticos llevados a cabo por Ludt *et al.* (2003) el centro de origen de *Cervus elaphus* se localizaría en Asia central, bajo las formas *Cervus elaphus bactrianus* y *Cervus elaphus yarkandensis*. Croitor (2006) encuentra grandes afinidades en las proporciones craneales de *Cervus elaphus bactrianus* y *Cervus nestii*, proponiendo una radiación desde Asia hacia Europa durante en Villafranquiense medio-superior del género *Cervus* s.s. El primer inmigrante, *Cervus nestii*, daría lugar a las formas circummediterráneas (*C. elaphus aretinus* y *C. elaphus palmidactyloceros*).

Respecto a los cérvidos actuales, han sido numerosos autores los que han propuesto diferentes hipótesis para relacionar filogenéticamente los representantes del género *Cervus*. Esta variabilidad de criterios es patente a la hora de observar las distintas nomenclaturas utilizadas a lo largo de los años, las cuales varían considerablemente de un autor a otro.

Groves y Grubb (1987), tras analizar cladísticamente varios caracteres morfológicos presentes en la familia, concluyen que los géneros *Axis* y *Dama* representan un linaje hermano de *Elaphurus* y *Cervus*. Las afinidades evolutivas de *Axis* no fueron resueltas por los autores, aunque se ha sugerido la posibilidad de que deriven de formas próximas a *Metacervoceros rhenanus* (Valli, 2001) o, por el contrario, de formas atribuidas a los géneros *Dama*, *Pseudodama*, *Euraxis* o *Cervus* tales como "*Cervus*" *nestii*, "*Dama*" *eurygonos* o "*Pseudodama*" *lyra* (Di Stefano y Petronio, 1998). El análisis genético elaborado por Emerson y Tate (1993) sugiere que los géneros actuales *Axis* y *Dama* se encuentran estrechamente relacionados con las especies *Cervus unicolor* y *Cervus timorensis*, en un clado separado de *Cervus nippon*, *Cervus elaphus* y *Elaphurus*.

La disparidad de criterios filogenéticos y taxonómicos existente lleva a Randi *et al.* (2001) a elaborar un nuevo análisis genético utilizando datos moleculares procedentes de 25 especies y subespecies de cérvidos actuales. En la figura aportada por estos autores es posible observar la temprana separación de los géneros *Axis* y *Dama* en relación con el resto de taxones.

Género *Eucladoceros* Falconer, 1868

El género *Eucladoceros* Falconer, 1868 (= *Euctenoceros* Trouessart, 1898-1899) agrupa varias especies de grandes cérvidos provistos de enormes y complejas cornamentas.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

Las distintas especies descritas de *Eucladoceros* se encuentran, en mayor o menor medida, bien representadas en los yacimientos europeos de edad Villafranchiense. Este género alcanzó Europa occidental desde Asia en el evento de dispersión faunística *Elephant-Equus*, acaecido hace unos 2,5 Ma (Azzaroli *et al.*, 1988) y fue remplazado durante el Pleistoceno inferior por los grandes cérvidos megacerinos.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los caracteres anatómicos de *Eucladoceros* son los típicos de un cérvido de gran tamaño, destacando la morfología de sus astas, las cuales, dependiendo de la especie que se trate, pueden ostentar formas muy complejas, con gran número ramificaciones o candiles muy desarrollados y paralelos formando un gran rastrillo. La distribución de sus metacarpianos laterales es plesiometacarpal (Delpech y Guérin, 1996).

Especies fósiles

No se conocen representantes actuales de *Eucladoceros*, ya que este género se extingue hacia finales del Pleistoceno inferior.

Entre las especies fósiles descritas de *Eucladoceros* se encuentran:

- *Eucladoceros senezensis* (Depéret, 1910) [sin: *Eucladoceros ctenoides vireti*].- Especie descrita en el yacimiento francés de Senèze y representado en Saint Vallier, Roccaneyra, La Puebla de Valverde, Varshets y Slivitsa, Dafnero, Gerakarou, Volax y Krimni (Viret, 1954; Spassov, 2000; Koufos, 2001). Se trata de un cérvido de grandes dimensiones (1,7 m de altura en la cruz; Agustí y Antón, 2002). Las astas de *E. senezensis* se caracterizan por la presencia de una rama principal curvada hacia la región posterior, de cuyo margen anterior parten 4 candiles dirigidos hacia la zona superior y ligeramente curvados hacia el interior.
- *Eucladoceros tegulensis* (Dubois, 1904).- Descrita en el yacimiento holandés de Tegelen y citada también en Costa San Giacomo y Bélgica (Germonpré, 1983). Sus astas se encuentran dirigidas hacia la región posterior y están provistas de 6 candiles.
- *Eucladoceros dicranios* (Nesti, 1879) [sin: *Eucladoceros ctenoides*].- Descrita en Olivola y presente también en Il Tasso, Farneta y probablemente en Selvella (De Giuli, 1986).
- *Eucladoceros giulii* Kahlke, 1997.- Especie descrita en el yacimiento alemán de Untermassfeld y citada en Venta Micena, Akhalkalaki y Atapuerca TD 6 (Kahlke, 1997; Made, 1999a).

– *Eucladoceros tetraceros* (Dawkins, 1878).- Descrita en el Villafranquiense terminal de Peyrolles.

Además, han sido descritas otras especies como *Eucladoceros sedgwincki* Falconer, 1868 en el Reino Unido, *Eucladoceros falconeri* Dawkins, 1868 en el Reino Unido y Bélgica (Germonpré, 1983) o *Eucladoceros mediterraneus* Bonifay, 1969 en el yacimiento francés de Lunel-Viel, pendientes por el momento de confirmación taxonómica.

Finalmente, se localizan citas de *Eucladoceros* sp. en yacimientos como Pirro Nord (De Giuli *et al.*, 1986) o Casa Frata (De Giuli y Masini, 1986), entre otros. La determinación específica de estos materiales no ha sido posible por el momento debido a la ausencia de astas completas. De igual forma, en FoneLas P-1 se ha identificado *Eucladoceros* sp. pues la muestra fósil es mínima (Garrido, 2008a).

Origen y relaciones filogenéticas

Es difícil establecer tanto el origen como las relaciones filogenéticas entre las distintas especies descritas de *Eucladoceros*, ya que el principal criterio para discriminar unas especies de otras es el tamaño general y la morfología que presentan las astas, caracteres por los cuales no es posible establecer con veracidad las correspondientes relaciones de parentesco.

FAMILIA GIRAFFIDAE Gray, 1821

Generalidades

Los jiráfidos son artiodáctilos clasificados en el suborden Ruminantia Scopoli, 1777, pertenecientes a la superfamilia Giraffoidea Gray, 1821.

Los representantes más antiguos conocidos de esta familia proceden del Mioceno inferior africano, con géneros como *Canthumeryx* en Libia o *Climacoceras* en Kenia. En Eurasia los jiráfidos se encuentran bien representados durante la mayor parte del Neógeno. En la actualidad la familia Giraffidae está representada únicamente por dos especies: la jirafa (*Giraffa camelopardalis*) y el okapi (*Okapia johnstoni*), ambas restringidas al continente africano.

Los miembros de la familia Giraffidae están caracterizados por presentar una talla mediana a grande y normalmente un par, ocasionalmente dos pares, de protuberancias frontales o fronto-parietales simples o palmeadas denominadas *osiconos*. El cráneo es alargado y se encuentra muy neummatizado. Los dientes yugales son desde braquiodontos a mesohipsodontos y los caninos inferiores están bilobulados. Carecen de caninos superiores. Los metápodos laterales están atrofiados y el radio y la ulna se encuentran fusionados (Crusafont, 1961).

La estructura de los osiconos en los jiráfidos fósiles, un carácter muy utilizado en la determinación taxonómica de géneros extintos, no es bien conocida en muchos de los taxones. Aunque se asume que debería ser similar a la presente en los géneros actuales *Giraffa* y *Okapia*, la homología entre estos apéndices y los que se encuentran en formas fósiles es ampliamente discutida (Geraads, 1986a). En las especies actuales se trata de una estructura ósea cubierta de piel y vascularizada que se encuentra ya en el recién nacido como una protuberancia cartilaginosa débilmente unida al cráneo (Nowak, 1999). Este núcleo cartilaginoso representa un punto de osificación independiente, separado del cráneo por una matriz fibrocartilaginosa. El cartílago del núcleo se osifica rápidamente y más tarde termina por osificar también la matriz fibrocartilaginosa. El osicono queda por fin fusionado completamente al cráneo y continúa creciendo a lo largo de toda la vida del animal.

En *Giraffa* los osiconos se encuentran presentes en ambos sexos y están cubiertos de piel. Aparecen situados sobre las órbitas, por detrás de la sutura coronal, sobre la región anterior de los parietales, pudiendo aparecer un segundo par de cuernos más pequeños tras los primeros y un tercer apéndice impar en posición fronto-nasal más desarrollado en machos que en hembras. Así, se encuentran jirafas con 2, 3, 4 o 5 apéndices. Además, el cráneo de los machos de avanzada edad puede presentar estructuras irregulares producidas por exostosis (Dagg, 1971).

Okapia, sin embargo, presenta solamente un par de osiconos sobre las órbitas, en el margen posterior de los frontales. Estos suelen aparecer únicamente en los machos, aunque en ocasiones las hembras también pueden presentar osiconos de menor tamaño (Lankester, 1907). Hasta épocas recientes se creía que en *Okapia* los osiconos podían estar desprovistos en su ápice de cubierta epidérmica (Fraipont, 1908; Bodmer y Rabb, 1992), aflorando por tanto la estructura ósea, criterio utilizado por Churcher (1978) para presuponer una estructura similar en paleotraguinos fósiles como *Palaeotragus*. En contra de lo aceptado comúnmente, los osiconos de *Okapia* están protegidos por una epidermis cubierta de pelo, aunque este último puede faltar en el ápice, dejando la cubierta epidérmica expuesta (Nowak, 1999).

Por tanto, los apéndices craneales de *Palaeotragus* (un par de puntas supraorbitales simples) no guardan mayor afinidad con los osiconos de los jiráfidos actuales que otros tipos de cuernos, por lo que podrían no tener homólogos actuales y representar un tipo particular de estructura (Geraads, 1986a). Los apéndices craneales podrían haber aparecido en varias ocasiones a lo largo de la evolución de la familia.

Se encuentra ampliamente aceptado que en los paleotraguinos fósiles las hembras son de menor tamaño que los machos, pudiendo carecer de apéndices craneales o presentar un tamaño menor que en los machos de la misma especie (Crusafont, 1961). Es importante destacar aquí que en el actual okapi, *Okapia johnstoni*, las hembras son más altas y unos 25-50 Kg más pesadas que los machos (Hart, 1992), aunque presentan apéndices más pequeños, pudiendo incluso estar completamente ausentes.

Tradicionalmente se ha aceptado la subdivisión de la familia Giraffidae en tres subfamilias: Palaeotraginae, Giraffinae y Sivatheriinae, proponiéndose los siguientes caracteres distintivos para cada una de ellas (Simpson, 1945, Singer y Boné, 1960; Crusafont, 1952, 1961; Churcher, 1978; Morales y Soria, 1995):

La subfamilia Palaeotraginae Pilgrim, 1911 se registra por primera vez en el Mioceno inferior de Libia (Hamilton, 1973). Comprende aquellos géneros de tamaño medio que portan un par de osiconos sencillos sobre los frontales, aunque en ocasiones puede aparecer un segundo par sobre el margen anterior de estos huesos. Estos osiconos presentan una forma cónica, de ápices generalmente puntiagudos, orientados hacia los laterales o hacia la región posterior, o bien una combinación de ambas direcciones. Los osiconos suelen ser más largos en machos y estar reducidos o ausentes en las hembras. El cráneo de los paleotraguinos es dolicocefalo, con la región facial alargada y la caja craneal neummatizada por pequeños senos. La dentición yugal es braquiodonta, aunque puede ser ligeramente hipsodonta. En los premolares se observa una tendencia a la molarización y el esmalte está recorrido por gruesos pliegues dándole un aspecto rugoso. El cuello y las extremidades son relativamente largos, con miembros anteriores y posteriores de similar tamaño o cuartos traseros ligeramente más largos. Entre los paleotraguinos se encuentran, entre otros, los géneros *Palaeotragus* y *Samotherium* del Mioceno medio y superior del Viejo Mundo y el género actual *Okapia*. Autores como Bohlin (1926), Crusafont (1961) o Solounias y Moelleken (1991) sugieren que el okapi actual, *Okapia johnstoni*, debería ser clasificado en una subfamilia independiente, Okapiinae.

La subfamilia Giraffinae Gray, 1821 aparece en el Mioceno. Comprende formas más evolucionadas de jiráfidos, de mediano a gran tamaño, con un cráneo braquicefalo fuertemente neummatizado. Los osiconos son sencillos, de ápices redondeados. Se encuentran cubiertos de piel y se sitúan bien

pareados sobre la sutura fronto-parietal, o bien puede aparecer un único osicono medial sobre los nasales. Los dientes yugales son braquiodontos, con esmalte fuertemente rugoso. Los premolares inferiores están muy molarizados. Las extremidades y el cuello se alargan considerablemente, siendo los miembros delanteros más largos que los traseros. Esta subfamilia comprende formas euroasiáticas y africanas como *Bohlinia* y *Giraffa*.

La subfamilia Sivatheriinae Bonaparte, 1850 agrupa formas muy robustas y de gran tamaño, con osiconos bien desarrollados, frecuentemente palmeados y provistos de tubérculos en sus márgenes. Normalmente presentan dos pares de osiconos, el primero en posición supraorbital sobre los frontales y el segundo muy retrasado en el cráneo, situado sobre los parietales, el cual puede llegar a alcanzar enormes dimensiones. En géneros como *Helladotherium*, del Mioceno superior de Grecia, los osiconos están presentes únicamente en los machos. El cráneo es dolicocefalo o braquicefalo y se encuentra muy neumatizado en las formas más avanzadas. Las formas primitivas presentan fosa lacrimal. Los dientes yugales son moderadamente hipsodontos y presentan un esmalte muy rugoso. Las extremidades, a diferencia de otros jiráfidos, no están alargadas. Entre los sivaterinos encontramos géneros como *Polybitherium*, *Giraffokeryx*, *Deccenatherium* y *Sivatherium*.

La sistemática de este grupo ha sido revisada por Geraads (1986a), quien distingue únicamente dos subfamilias, Giraffinae y Sivatheriinae, e incluye a los paleotraguinos en Giraffinae.

Asimismo McKenna y Bell (1997) distinguen dos tribus dentro de la subfamilia Giraffinae, Palaeotragini y Giraffini, independientes de la subfamilia Sivatheriinae. En la tribu Palaeotragini diferencian dos subtribus, Palaeotragina, con los géneros *Praepalaeotragus*, *Palaeotragus*, *Samotherium*, *Giraffokeryx*, *Sogdianotherium* y *Macedonitherium*; y la subtribu Okapiina, con los géneros *Csakvarotherium* y *Okapia*. Estos autores incluyen el género *Mitilanootherium* en la tribu Giraffini.

Geraads (1986a), en su revisión filogenética de la familia Giraffidae, postula que el grupo de los paleotraguinos constituye un *cajón de sastre*, donde se habrían incluido diversos taxones de caracteres primitivos entre los cuales existiría un único carácter en común: la presencia de un par de apéndices craneales supraorbitarios, simples, de contorno cónico, rectos o ligeramente curvados hacia la región posterior y de ápices puntiagudos. Este tipo de osicono ya se encuentra presente en la especie *Palaeotragus primaevus* del Mioceno medio africano (Hamilton, 1978), por lo que ha sido considerado como un carácter primitivo que derivaría hacia el osicono de las subfamilias Giraffinae y Sivatheriinae, donde se habría ido desplazando paulatinamente hacia una zona posterior, alargándose o acortándose en un plano sagital y cambiando de forma.

Previamente Hamilton (1978) concluía que los paleotraguinos constituyen un grupo parafilético. En este grupo, de apéndices craneales primitivos, se encontrarían incluidos los géneros *Macedonitherium*, *Sogdianotherium* y *Mitilanootherium*.

Para Geraads (1986a), por el contrario, los paleotraguinos podrían ser considerados como un grupo monofilético, aunque podrían ser todos incluidos en el género *Paleotragus*. *Samotherium* no sería más que un género parafilético que incluiría a los *Palaeotragus* de mayor tamaño, con el cual debería ser agrupado. Este autor prefiere no incluir en su clasificación a *Sogdianotherium* y *Macedonitherium* ya que no son géneros bien conocidos, y no hace mención alguna sobre el género *Mitilanootherium*. Para este mismo autor el género *Okapia* no guardaría relación con los paleotraguinos, sino que se situaría filogenéticamente próximo a *Giraffa*.

En el yacimiento de Foneles P-1 se han recuperado, durante 2001 y 2002, 5 fósiles pertenecientes a Giraffidae, lo que constituye un 1,4% de los artiodáctilos identificados y un 0,8% del total de elementos identificables registrados (Garrido, 2006).

Género *Mitlanotherium* Samson y Radulesco, 1966

El género *Mitlanotherium* representa a un jiráfido de talla media probablemente relacionado con los jiráfidos paleotraguinos del Mioceno y Plioceno. En 1996 Kostopoulos propone la sinonimia de los géneros *Macedonitherium* y *Sogdianotherium* con *Mitlanotherium*. Por el momento el conocimiento sistemático de este jiráfido dista mucho de ser preciso, dado que su registro fósil es extremadamente escaso y su clasificación taxonómica provoca ciertas controversias.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El género *Mitlanotherium* se registraba, hasta el descubrimiento de Fonelas P-1 (Garrido y Arribas, 2008), en yacimientos del Plioceno superior y Pleistoceno inferior del este de Europa y Asia occidental. El hallazgo de este género en el nuevo yacimiento granadino amplía la distribución paleobiogeográfica de *Mitlanotherium* hasta la zona atlántica del continente europeo.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Dado que se trata de un género pobremente conocido y por el momento no se dispone de información fidedigna sobre la existencia de una o más especies, resulta difícil establecer una diagnosis genérica precisa de *Mitlanotherium*. En la diagnosis original, Samson y Radulesco (1966) citan los siguientes caracteres: “*Jiráfido de talla media. Molares inferiores mesodontos, con esmalte moderadamente rugoso. Talónido de M₃ alargado. Tuberosidad externa del radio poco desarrollada; ulna reducida y fusionada fuertemente al radio excepto en la extremidad proximal. Metápodos con surcos longitudinales dorsales poco marcados. La cara proximal de los metacarpianos presenta una fosa sinovial abierta, ancha y profunda. Astrágalo alargado, labios de la tróclea proximal con diferencia de altura reducida. El cubonavicular presenta una expansión postero-interna muy fuerte sin surco para el tendón del peroneus longus. El diámetro transversal de la epifisis proximal del metatarsiano sobrepasa el diámetro anteroposterior.*”

La diagnosis genérica revisada de Kostopoulos y Athanassiou (2005) es la siguiente: “*Jiráfido de tamaño medio, perteneciente probablemente a la subfamilia Paleotraginae. Cráneo alargado con una región opistocraneal muy robusta, techo craneal plano y cóndilos occipitales muy desarrollados. Largos osíconos de sección elíptica alargada, situados inmediatamente por encima de las órbitas, inclinados hacia la región anterior en su base y dirigidos al final de su recorrido hacia la zona posterior. P⁴ grande y ancho provisto de un fuerte pliegue hipoconal. M³ con un lóbulo distal reducido y oblicuo. M₃ con talónido alargado. Postcraneal alargado y relativamente grácil, con proporciones intermedias entre Palaeotragus y Samotherium*”.

Especies fósiles

No se conocen especies actuales del género. En cuanto a las formas fósiles se desconoce por el momento la existencia de una o más especies, aunque es probable que registros paleogeográficamente tan distanciados representen endemismos locales que pueden ser entendidos como taxones diferentes (Garrido y Arribas, 2008). Kostopoulos y Athanassiou (2005) plantean, aunque no sin ciertas dudas debido a la dificultad de comparar ciertos especímenes, la posibilidad de que existieran durante el Plioceno superior y el Pleistoceno inferior tres especies de *Mitlanotherium*:

- *Mitilanotherium inexpectatum* Samson y Radulesco, 1966.- Representaría la especie tipo del género. Fue descrita en el yacimiento villafranquiense superior de Fintîna lui Mitilan, en Rumania sobre un tercer molar inferior. Samson y Radulesco atribuyen a esta misma especie los materiales procedentes de Valea Graunceanului que Bolomey (1965) había clasificado previamente como *Pliotragus ardeus*.
- *Mitilanotherium martinii* (Sickenberg, 1967).- Especie descrita bajo el género *Macedonitherium*, sinonimizado por Kostopoulos (1996) con *Mitilanotherium*. Este taxón ha sido registrado en varias localidades de Grecia (Volaks, Dafnero, Sesklo, Libakos y Vatera) y se trata por tanto de la especie del género mejor conocida. Kostopoulos y Athanassiou (2005) no excluyen la posibilidad de que esta especie represente un sinónimo reciente de *M. inexpectatum*, aunque debido a que la escasez de materiales impide una comparación taxonómicamente consistente, prefieren mantener *M. martinii* como especie independiente.
- *Mitilanotherium kuruksaense* (Sharapov, 1974).- Taxón descrito en el yacimiento tayiko de Kuruksay bajo el género *Sogdianotherium*. Dentro del género se trata del registro con la dentición de mayor tamaño conocida hasta el momento (un 20% mayor que los fósiles procedentes de yacimientos griegos atribuidos a *M. martinii*), lo que ha llevado a su distinción específica. Por otra parte, el jiráfido indeterminado citado por Geraads (1986b) en el yacimiento israelí de Ubeidiyah presenta una morfología y un tamaño similares a *M. kuruksaense* (Kostopoulos y Athanassiou, 2005).

Origen y relaciones filogenéticas

Se desconoce por el momento tanto en origen como las relaciones filogenéticas de *Mitilanotherium*, aunque probablemente se encuentre estrechamente emparentado con el género mioceno *Palaeotragus*. En trabajos anteriores *Mitilanotherium* ha sido relacionado tanto con la subfamilia Giraffinae (Samson y Radulesco, 1966) como con Paleotraginae (Sickenberg, 1967; Sharapov, 1974; Kostopoulos y Athanassiou, 2005).

FAMILIA BOVIDAE Gray, 1821

Generalidades

Los bóvidos son artiodáctilos rumiantes incluidos en la superfamilia Bovoidea Gray, 1821, la mayoría provistos de un par de protuberancias frontales formadas por un núcleo óseo cubierto por una vaina córnea permanente, la cual no fosiliza. La orientación y la morfología de estos núcleos óseos suele ser un criterio fundamental a la hora de clasificar taxonómicamente los bóvidos extintos. En la mayoría de los géneros se observan estas estructuras tanto en machos como en hembras, aunque en algunos grupos primitivos únicamente el macho porta cuernos.

Los representantes de esta familia carecen de caninos e incisivos superiores y de primer premolar, tanto superior como inferior. Los incisivos inferiores se suelen proyectar hacia la región anterior. Los molares son selenodontos y más o menos hipsodontos. La fórmula dentaria general es 0/3 I, 0/1 C, 3/2-3 P, 3/3 M. En el esqueleto postcranial (Fig. 6) la ulna y el peroné se encuentran reducidos y sus metápodos III y IV están fusionados formando el *hueso canon*. Los dedos II y V, en caso de conservarse, están reducidos a pequeñas pezuñas vestigiales.

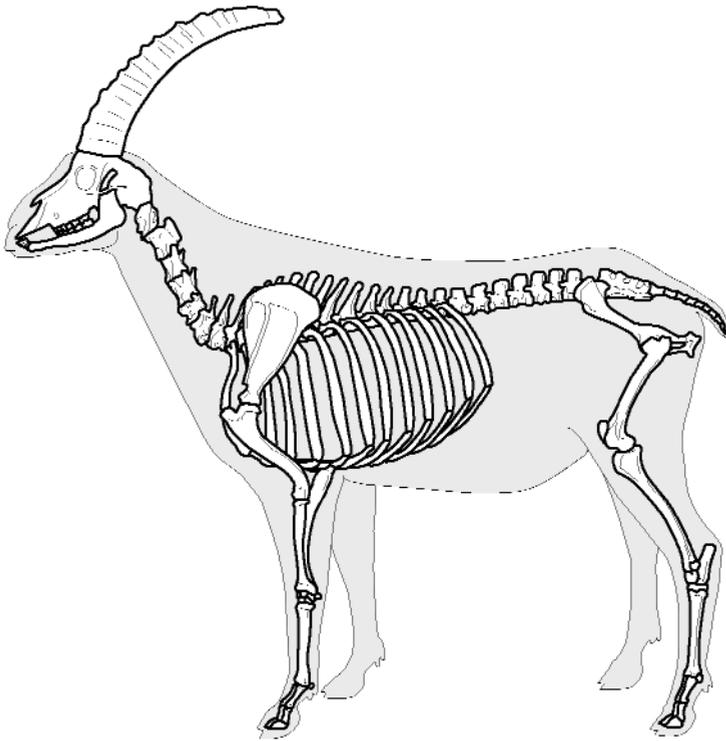


Figura 6. Esqueleto y contorno de íbice, *Capra ibex*. Tomado de J.G. Ferrié (2005), modificado de M. Coutureau y R. Barone (1976). (<http://www.archeozoo.org/fr>).

Los primeros bóvidos se originaron probablemente durante el Oligoceno en Asia (McKenna y Bell, 1997; Meng y McKenna, 1998), con géneros como *Hanhaicerus*. Esta familia debió poblar el continente africano durante finales del Oligoceno o principios del Mioceno, ya que se conocen citas de bóvidos del Mioceno inferior africano, tales como *Namibiomyx* (Morales y Soria, 1995). En Europa el representante más antiguo conocido de esta familia procede del Mioceno medio. Se trata de *Eotragus*, un pequeño bóvido de origen asiático (Solounias *et al.*, 1995), cuernos sencillos y dentición braquiodonta, el cual ha sido a su vez localizado en la Península Ibérica (Alfárez *et al.*, 1980; Badiola *et al.*, 2001).

El registro fósil de esta familia es más abundante durante el Mioceno superior, cuando sus representantes protagonizan una enorme diversificación, habiendo sido referida en ocasiones como una gran explosión (Crégut-Bonnoure y Guérin, 1996), probablemente relacionada con la aparición de las grandes sabanas africanas (Nowak, 1999). El centro de origen de la mayoría de los bóvidos es africano o asiático. Los análisis genéticos sugieren que la mayor parte de los linajes actuales se originaron en el Mioceno inferior, hace unos 16-17 Ma. (Allard *et al.*, 1992).

La clasificación de los representantes de la familia Bovidae suele hacerse en función de la morfología de los núcleos óseos y los dientes yugales. Aunque tradicionalmente se ha utilizado la morfología de P_4 como carácter diagnóstico a la hora de clasificar taxonómicamente los rumiantes fósiles (Crégut-Bonnoure y Guérin, 1996), se ha observado que este diente muestra una gran variabilidad intraespecífica (Janis y Lister, 1985), por lo que su anatomía ha de ser tomada con cierta precaución.

En 1904 Schlosser distingue dos grupos de bóvidos en función de su dentición: unos "boodontos", de caracteres primitivos, y otros "aegodontos", de caracteres más avanzados. La dentición boodonta se caracteriza por presentar unos molares braquiodontos y de contorno cuadrangular, como la observada en aquellos bóvidos que habitan en ambientes cerrados y húmedos (Boselaphini, Bovini, Tragelaphini, Reduncini, Hippotragini y Cephalophini). Por el contrario, una dentición aegodonta muestra unos molares más hipsodontos y comprimidos, típica de aquellos animales de ambientes abiertos y generalmente áridos (Alcelaphini, Antilopini y Caprini).

La sistemática de esta familia ha sido objeto de numerosos cambios debido a profusas controversias entre los diferentes autores (p.ej. Schlosser, 1904; Simpson, 1945; Viret, 1961; Ansell, 1971; Gentry, 1978, 1992; Kingdon, 1982, 1997; Thomas, 1984; Simpson, 1984; Lowenstein, 1986; Grubb, 1993b, 2001; Groves y Shields, 1996), las cuales permanecen abiertas hoy en día dada la escasa resolución de las relaciones entre distintos géneros debida a la enorme diversificación de este grupo durante el Mioceno (Allard *et al.*, 1992) y a las numerosas homoplasias observadas en sus representantes (Vrba, 1985).

En este trabajo se acepta la clasificación sugerida por Gentry (1992), en la cual los bóvidos se encontrarían divididos en 5 subfamilias con sus correspondientes tribus, cada una con características anatómicas particulares (Morales y Soria, 1995; McKenna y Bell, 1997; Nowak, 1999):

Subfamilia Bovinae Gray, 1821

Tribu Boselaphini Knottnerus-Meyer, 1907.- Formas primitivas cuyos núcleos óseos son de sección subtriangular y su dentición muestra caracteres muy conservativos. Son originarios de Asia, donde en la actualidad todavía subsisten dos géneros (*Boselaphus* y *Tetracerus*), aunque durante el Mioceno medio y superior numerosas formas extintas poblaron los ecosistemas circunmediterráneos (*Eotragus*, *Tragocerus*, *Miotragocerus*, *Tragoptax*, etc.).

Tribu Bovini Gray, 1821.- Las quillas de los núcleos óseos se atenúan en relación con la tribu anterior. Probablemente su origen sea asiático, apareciendo en Europa y África durante el tránsito Mioceno-Plioceno. Actualmente son cosmopolitas, habiendo sido introducidos por el hombre en todos los continentes. Esta tribu comprende las especies fósiles *Hemibos*, *Parabos* o *Leptobos*, entre otros, y las actuales *Anoa*, *Syncerus*, *Bos*, *Bison* y *Bubalus*.

Tribu Tragelaphini Blyth, 1863.- Los núcleos óseos de los tragelafinos presentan un recorrido en espiral, con dos o tres quillas, y la dentición es similar a la observada en Bovini. Representantes de esta tribu se conocen desde el Mioceno superior del Viejo Mundo, habiendo alcanzado la época actual con géneros como *Tragelaphus* o *Taurotragus*.

Tribu Cephalophini Blyth, 1863.- Presentan núcleos óseos simples y pequeños que se sitúan muy retrasados con respecto a las órbitas y dentición boodonta. Tanto sus formas fósiles desde el Mioceno superior como las especies actuales (*Cephalophus* y *Sylvicapra*) se encuentran restringidas al continente africano.

Subfamilia Antilopinae Gray, 1821

Tribu Neotragini Sclater y Thomas, 1894.- Grupo compuesto principalmente por formas africanas. Aparece hacia el Mioceno medio (*Homoidorcas*) y alcanza la actualidad con géneros como *Neotragus*, *Oreotragus*, *Madoqua* o *Raphicerus*, entre otros.

Tribu Antilopini Gray, 1821: Comprende formas desde el Mioceno inferior (*Gazella*) hasta la actualidad, con una distribución geográfica repartida a lo largo del Viejo Mundo. Entre las formas fósiles encontramos géneros como *Gazellospira*, *Hispanodorcas*, *Prostrepsicerus* o *Nisidorcas*, y entre los representantes actuales se agrupan los géneros *Gazella*, *Litocranius*, *Antidorcas* o *Antilope*.

Subfamilia Hippotraginae Sundevall en Retzius y Lovén, 1845

Tribu Reduncini Knottnerus-Meyer, 1907.- Agrupa bóvidos de núcleos óseos divergentes, sin quillas y de sección redondeada. Aparecen durante el Mioceno superior en África, donde han permanecido hasta la actualidad, aunque sus fósiles se encuentran también en yacimientos del Mioceno superior y Plioceno de India (*Dorcadoxa*, *Cambayella*, *Kobikerix*). En la actualidad únicamente se reconocen dos géneros de Reduncini: *Redunca* y *Kobus*.

Tribu Hippotragini Sundevall en Retzius y Lovén, 1845.- Se originan durante el Mioceno superior en África (ha sido citado *Hippotragus* en el yacimiento de Sahabi; Boaz, 1996), permaneciendo en este continente hasta la actualidad (*Hippotragus*, *Oryx* y *Addax*). Existen además formas fósiles de *Hippotragus* y *Oryx* citadas en el continente asiático.

Subfamilia Alcelaphinae Brooke en Wallace, 1876

Tribu Aepycerotini Gray, 1872.- El único género conocido de esta tribu es *Aepyceros*, cuyo registro fósil se remonta al Plioceno inferior, alcanzando la actualidad únicamente en el continente africano (*Aepyceros melampus*, impala).

Tribu Alcelaphini Brooke en Wallace, 1876.- Comprende formas de talla grande con núcleos óseos generalmente desprovistos de quillas, senos pediculares y, en ocasiones, con la base de los mismos extremadamente desarrollada. Su dentición es boodontia bastante hipsodonta. Aparecen registrados a partir del Plioceno inferior en África (*Parmularius*), donde han quedado restringidos en la actualidad con formas como *Alcelaphus*, *Connochaetes*, *Damaliscus* y *Sigmoceros*. Existen además formas fósiles asiáticas como *Damalops* o citas de *Alcelaphus* en el Pleistoceno superior de este continente.

Subfamilia Caprinae Gray, 1821

Tribu Ovibovini Gray, 1872.- Presentan un fuerte desarrollo de la base de los núcleos óseos, los cuales pueden llegar a formar una placa basal continua. Se conocen ovibovinos desde el Mioceno medio en África y Asia, abundando sus formas durante el Mioceno superior (*Damalavus*, *Urmiatherium*, *Tsaidamotherium*, *Palaeoreas*, etc.) y el Plioceno (*Lyrocerus*, *Makapania*, *Megalovis*). Se conocen además formas del Pleistoceno en Norteamérica (*Bootherium*, *Symbos*, *Euceratherium* y *Soergelia*) y Europa (*Praeovibos* y *Soergelia*). Los ovibovinos aparecen en la actualidad representados únicamente por dos géneros: *Ovibos* y *Budorcas*.

Tribu Caprini Gray, 1821.- Muestran núcleos óseos carenados, ligeramente torsionados y frecuentemente espiralados. Se originan durante el Mioceno inferior (*Sinopalaeoceros*, *Oioceros*), encontrándose numerosas formas fósiles durante el Mioceno y Plioceno. En la actualidad persisten los géneros *Capra*, *Ovis*, *Hemitragus*, *Ammotragus* y *Pseudois*.

Tribu indeterminada, que incluye los géneros *Pantholops*, *Oreamnos*, *Capricornis*, *Naemorhaedus* y *Rupicapra*, en ocasiones denominada Tribu Rupicaprini (Groves y Shields, 1996).

En 2001 Grubb revisa la nomenclatura de los diferentes taxones descritos de Bovidae, añadiendo con respecto a Gentry (1992) una nueva subfamilia: Peleinae Gray, 1872. Grubb además crea una nueva tribu para el género *Pseudoryx* (*Pseudorygini* Grubb, 2001), incluida en Bovinae, y reconoce una tribu independiente de Antilopinae para el género *Pantholops* (*Pantholopini* Gray, 1872). Este mismo autor eleva los taxones Cephalophinae, Reduncinae y Aepycerotinae a la categoría de subfamilia y reconoce la distinción de las tribus Rupicaprini Brookes, 1828 y Naemorhaedini Brooke in Wallace, 1876 en Caprinae.

En 2002 Crégut-Bonnoure reconoce las afinidades anatómicas entre los géneros *Budorcas* y *Ovis*, proponiendo la inclusión de ambos en una nueva tribu de Caprinae: la tribu Ovini (Crégut-Bonnoure, 2006).

Existen varias propuestas filogenéticas para la familia Bovidae, bien fundamentadas en caracteres anatómicos (Simpson, 1945; Kingdon, 1982; Gentry, 1978, 1992) o bien basadas en análisis moleculares

(Georgiadis *et al.*, 1991; Allard *et al.*, 1992; Gatesy *et al.*, 1992, 1997; Hassanin y Douzery, 1999; Matthee y Davis, 2001). Las distintas sugerencias difieren sustancialmente unas de otras (ver figura 1 de Allard *et al.*, 1992).

En la actualidad la familia Bovidae la conforman unas 140 especies clasificadas en 49 géneros (Nowak, 1999), cuya distribución natural cubre el continente africano, Eurasia y Norteamérica, además de algunas islas del Ártico y las Indias Orientales. Los bóvidos de Oceanía han sido introducidos por el ser humano en épocas relativamente recientes. La mayoría de los bóvidos actuales son gregarios y no territoriales, habitando en praderas, monte bajo o desiertos, aunque ciertos géneros pueden vivir en bosques, pantanos e incluso en la tundra ártica (Nowak, 1999).

En tan solo dos campañas de excavación sistemática (2001 y 2002), en Fonelas P-1 se han recuperado 318 fósiles pertenecientes a esta familia, lo que constituye un 88,1% de los artiodáctilos identificados y un 53,3% del total de elementos identificables registrados (Garrido, 2006).

Género *Gazellospira* Pilgrim y Schaub, 1939

El género *Gazellospira* se incluye en la Tribu Antilopini Gray, 1821, englobada en la Subfamilia Antilopinae Gray, 1821. Representa un bóvido de talla media y núcleos óseos espiralados, cuya especie tipo es *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854).

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El registro fósil de los Antilopinae es abundante en África y Eurasia, incluyendo formas de cuernos espiralados desde el Mioceno superior. *Gazellospira* aparece registrada en yacimientos del Plioceno superior y Pleistoceno inferior. La distribución paleobiogeográfica de la especie *Gazellospira torticornis* alcanza prácticamente toda Eurasia, desde China hasta la Península Ibérica. Por el contrario, la única cita conocida de *Gazellospira gromovae* procede de Tayikistán.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Debido a que no ha resultado posible acceder a la diagnosis original de *Gazellospira gromovae* Dmitrieva, 1975, los caracteres anatómicos mencionados serán aquellos descritos para la especie tipo del género, *Gazellospira torticornis*. La primera diagnosis de esta especie es esbozada en 1939 por Pilgrim y Schaub, la cual es más tarde revisada por Duvernois y Guérin (1989) en un trabajo en el que, curiosamente, se citan ciertos caracteres como diagnósticos cuando no se observan en la mayoría de ejemplares de *G. torticornis*, incluyendo aquellos especímenes figurados en la diagnosis original de Pilgrim y Schaub (1939). La lectura del trabajo de Duvernois y Guérin (1989) hace suponer que la diagnosis genérica se ha establecido en base a los ejemplares figurados, los cuales corresponden en la mayoría de los casos a un único individuo que, además, muestra un estadio avanzado de desgaste dentario, por lo que las estructuras mencionadas en el texto no son en absoluto extrapolables a otros registros. Por tanto, estas observaciones nos inducen a tener mucha precaución a la hora de afrontar los caracteres citados por los autores como diagnósticos del género.

En cuanto a aquellos caracteres que sí parecen ser diagnósticos de *G. torticornis* cabe citar unos núcleos óseos que parten de la superficie posterior de los frontales, son divergentes entre sí y se dirigen hacia la región posterior del cráneo. En vista frontal presentan una torsión en espiral bastante suave en

sentido horario desde la base hasta el ápice en el núcleo derecho y en sentido antihorario en el izquierdo, dando hasta dos vueltas completas. De su superficie sobresale una única quilla de desarrollo variable que parte en la base de la región posterior o postero-lateral del núcleo. En algunos ejemplares puede aparecer una segunda quilla que acompaña a la anterior, normalmente de desarrollo más débil. Parece ser que los individuos juveniles y/o hembras de *Gazellospira* poseen cuernos de menor talla, quilla más atenuada e implantación más vertical (Azanza y Morales, 1989). La morfología de la dentición en *Gazellospira* puede presentar grandes variaciones intraespecíficas, tal como apuntaron en 1939 Pilgrim y Schaub. En cuanto a la dentición superior, *Gazellospira* muestra un P² provisto de un parastilo mesial y un metastilo labio-distal, un P³ con un parastilo mesio-labial bien desarrollado, un paracono dirigido hacia la región mesio-labial según un ángulo oblicuo al plano mesio-distal del diente, y un metastilo labio-distal prominente. P⁴ es más simétrico que los anteriores premolares, con parastilo y metastilo bien desarrollados y un protocono que normalmente no es diferenciable del hipocono. Los molares muestran un lóbulo anterior más corto que el lóbulo posterior y unos estilos labiales bien desarrollados. A diferencia de lo indicado en la diagnosis revisada de Duvernois y Guérin (1989), la presencia de columnilla interlobular entre protocono e hipocono es muy variable, pudiendo estar completamente ausente o ser muy robusta, pasando por estadios intermedios de desarrollo (Garrido, 2006, 2008b).

En la dentición inferior P₃ presenta un parastilido y un paracónido bien individualizados en ejemplares con ligero desgaste, y el metacónido se proyecta linguo-distalmente permaneciendo independiente en todo su recorrido. Mientras en la diagnosis revisada de *Gazellospira* se cita un P₄ con un parastilido y un paracónido prácticamente indistinguibles entre sí y un paracónido y un metacónido independientes separados por un profundo valle (Duvernois y Guérin, 1989), la observación de los ejemplares figurados por Pilgrim y Schaub (1939) de *Gazellospira torticornis* no confirma ninguna de estas dos apreciaciones, ya que éstos muestran un P₄ con un parastilido y un paracónido independientes y un paracónido fusionado muy tempranamente al metacónido, aunque recientemente se ha puesto de manifiesto la gran variabilidad intraespecífica que existe en las poblaciones de *Gazellospira torticornis* para este último carácter (Garrido, 2006, 2008b). El entocónido y el entostilido se encuentran fusionados en fases muy tempranas de desgaste, dejando entre ambos una pequeña foseta subcircular.

Los molares inferiores muestran estilidos poco prominentes y un fuerte pliegue caprino. El hipoconúlido en M₃ es de sección semilunar y muestra un estilido en su extremo linguo-distal que desaparece en elementos muy desgastados. Según Duvernois y Guérin (1989) no se observan columnillas interlobulares en los molares inferiores, aunque esta columnilla puede aparecer tanto en M₁ como en M₂, tal como evidencian tanto los ejemplares figurados por Pilgrim y Schaub (1939) como aquellos observados directamente procedentes de Villarroja y Fonelas P-1. Por tanto, en *Gazellospira torticornis* la presencia/ausencia de columnilla interlobular en los molares parece ser bastante variable (Garrido, 2006, 2008b).

Especies fósiles

No se conoce ningún representante de *Gazellospira* actual. En cuanto a las especies fósiles, hasta 1975 únicamente se tenía constancia de la presencia de una especie: *Gazellospira torticornis*. Sin embargo, en este año Dmitrieva nombra una nueva especie de *Gazellospira* procedente del Plioceno superior de Kuruskay (Tayikistán), *Gazellospira gromovae*, la cual muestra una talla algo menor y núcleos óseos más gráciles que la especie tipo (Dmitrieva, 1977). Esta segunda especie resulta ciertamente problemática debido a la dificultad de acceso a la publicación donde se describe el nuevo taxón, por lo que ha sido

imposible contrastar las diferencias con *G. torticornis* y formar un criterio sólido en cuanto a la existencia real de esta nueva especie.

El yacimiento de Fonelas P-1 aporta la población más grácil y moderna, y la muestra más completa de la especie, lo que ha permitido clasificar la cronosubespecie *Gazellospira torticornis hispanica* n. ssp. (Garrido, 2008b), en el Plioceno superior terminal.

Origen y relaciones filogenéticas

Tanto el origen como las afinidades filogenéticas de *Gazellospira* son por el momento algo oscuras. Ciertos autores han relacionado el material procedente del Plioceno de China con la subfamilia Tragelaphinae (Teilhard de Chardin y Trassaert, 1938; Gromova y Baranova, 1981), habiendo sido incluido en los géneros *Antilospira* e incluso *Tragelaphus* (Depéret y Mayet, 1911; Schaub, 1923, 1928, 1932; Carvajal, 1928; Depéret *et al.*, 1923). Sin embargo, la mayoría de los autores siguen la clasificación propuesta por Pilgrim y Schaub (1939) incluyendo *Gazellospira* en la subfamilia Antilopinae (Schaub, 1943; Viret, 1961; Guérin, 1965; Heintz, 1966; Geraads, 1986b; Duvernois y Guérin, 1989; Athanassiou, 2005).

Es posible constatar en *Gazellospira* la presencia de ciertos caracteres anatómicos afines a la Subfamilia Tragelaphinae, como unos núcleos óseos espiralados. Por el contrario, los núcleos óseos de la mayoría de los antilopinos actuales no muestran este recorrido espiral, a excepción de la especie asiática *Antilope cervicapra*, en la cual sólo los machos portan cuernos que pueden dar hasta 5 vueltas completas. Existen además antilopinos fósiles con núcleos óseos espiralados, tales como *Oioceros* o *Pontoceros*, entre otros. *Gazellospira* muestra una única quilla bien desarrollada en sus núcleos óseos, pudiendo aparecer una segunda de menor definición, a diferencia de los traguelafinos que presentan dos o tres quillas prominentes situadas anterior, postero-medial y postero-lateralmente (Gentry, 1978).

En cuanto a la dentición, P_4 en *Gazellospira* muestra una gran variabilidad (Garrido, 2006). En la diagnosis específica se describe un P_4 con paracónido y metacónido independientes (Duvernois y Guerin, 1989). Sin embargo, existen ejemplares en los que estas cúspides aparecen fusionadas, tales como algunos especímenes procedentes de Villarroya, Fonelas P-1, o aquellos figurados por Pilgrim y Schaub (1939) procedentes de Roccaneyra y Pardines. Asimismo, el grado de fusión de paracónido y metacónido en este diente es muy variable en *Tragelaphus*, tanto en taxones fósiles como actuales⁵ (Gentry, 1978). Esta misma variabilidad en P_4 se ha observado en algunos representantes de la subfamilia Antilopinae, como por ejemplo en el género *Gazella*, donde se puede percibir una progresión en el tiempo hacia la fusión de estas cúspides (Chen, 1997). En estos bóvidos es posible constatar la variabilidad supuesta para este diente en otras familias de rumiantes (Janis y Lister, 1985).

Por otra parte, en la diagnosis de *Gazellospira* se cita la ausencia de columnilla interlobular en los molares superiores, aunque curiosamente en ciertos ejemplares figurados en la diagnosis original se observa esta estructura (Pilgrim y Schaub, 1939; lám. 2, fig. 2). Los especímenes estudiados de Villarroya ilustran esta variabilidad en cuanto a la presencia o no de columnilla, existiendo individuos en los que esta estructura es casi imperceptible, o aquellos en los que se muestra gruesa y bien visible. Esta misma variabilidad se observa en los molares superiores de *Tragelaphus*, en los cuales puede aparecer una pequeña columnilla interlobular o, por el contrario, estar ausente. No obstante, *Gazellospira* presenta

⁵ Gentry (1978) describe los fósiles de *Tragelaphus strepsiceros maryanus* procedentes de Olduvai, anotando como curiosidad que de siete P_4 registrados, cinco de ellos presentaban fusión del metacónido y paracónido, mientras que en los otros dos esta fusión no se había producido o era incipiente en un estadio medio de desgaste. Este mismo autor subraya además que en el gran kudú actual (*Tragelaphus strepsiceros*) la fusión del metacónido y paracónido se observó tan sólo en 13 de 24 individuos estudiados.

siempre un pliegue caprino en sus molares inferiores, estructura que no aparece en *Tragelaphus* (Gentry, 1978).

Por último, la presencia de una única quilla bien desarrollada en los núcleos óseos y el fuerte pliegue caprino presente en los molares inferiores de *Gazellospira* parece relacionar más estrechamente este género con los antilopinos que con los tragelafinos.

Género *Capra* Linneo, 1758

El género *Capra* agrupa a aquellos bóvidos denominados comúnmente íbices o cabras incluidos en la tribu Caprini Gray, 1821 (subfamilia Caprinae Gray, 1821) junto con los géneros *Hemitragus* (tahrs), *Ammotragus* (arruis), *Pseudois* (bharales) y *Ovis* (muflones y ovejas), los cuales suelen habitar generalmente en áreas montañosas.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El registro más antiguo conocido de este género procedía del Villafranquiense norteafricano, donde Arambourg (1979) cita la presencia de la especie *Capra primaeva* en el yacimiento tunecino de Aïn Brimba. Recientemente Bukhsianidze y Vekua (2006) han descrito una nueva especie de *Capra* en el yacimiento Plio-Pleistoceno de Dmanisi, *Capra dalii*. En la Península Ibérica se han identificado representantes del género, *Capra alba*, en los yacimientos del Pleistoceno inferior (Epivillafranquiense) de Venta Micena (Moyà-Solà, 1987) y de Quibas (Montoya *et al.*, 1999; Carlos-Calero *et al.*, 2006). Al margen de estas citas, no se conocían nuevos hallazgos del género hasta el Pleistoceno medio final (Crégut-Bonnoure, 1992 a y b). El escaso registro fósil anterior al Pleistoceno medio conocido hasta el momento de *Capra* impide realizar una aproximación fidedigna de su distribución paleobiogeográfica original. Si es reseñable que los registros más antiguos del género se encuentran en la Península Ibérica, el Cáucaso y, probablemente, en el norte de África.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los representantes del género *Capra* muestran un cráneo con una región maxilo-facial corta y ancha, y un neurocráneo provisto de dos núcleos óseos divergentes hacia la región externa y posterior, presentes en ambos sexos aunque más desarrollados en machos (Fig. 7). La sección de estos núcleos suele ser ovalada o subtriangular, portando una quilla más o menos desarrollada en la región postero-interna. El margen basal del occipital es paralelo a los parietales. La dentición es muy hipsodonta, con molares superiores anchos en la base y un M³ de metastilo bien desarrollado, con una cara linguo-distal oblicua carente de engrosamiento basal [estos caracteres del M³ parecen ser derivados (Arribas y Garrido 2008b), y habrían de ser excluidos de la diagnosis genérica]. P₄ presenta un metacónido muy desarrollado que entra en contacto con el entocónido y M₃ muestra un lóbulo distal estrecho y divergente (Crégut-Bonnoure y Guérin, 1996).

Especies actuales y fósiles

Entre los representantes actuales se reconocen 8 especies del género *Capra* (Nowak, 1999), de las cuales se tiene constancia de su registro fósil a partir del Pleistoceno medio o superior:



Figura 7. Cráneo de cabra hispánica, *Capra pyrenaica*.

- *Capra aegagrus* Erxleben, 1777 (Cabra salvaje de Oriente Medio o cabra bezoar).- Habita en áreas montañosas de Asia menor, Afganistán, Pakistán, Omán, Creta y varias islas del Egeo. La actual cabra doméstica (*Capra hircus*), de distribución cosmopolita asociada a poblaciones humanas, se originó hace unos 9000 años a partir de *Capra aegagrus*.
- *Capra ibex* Linneo, 1758 (Íbice o cabra montés alpina).- En la actualidad habita en los Alpes y en territorios montañosos de Siria, Egipto, Etiopía, Sudán, Península Arábiga, Afganistán, Pakistán, India o China. Su registro fósil más antiguo se remonta hasta finales del Pleistoceno medio en Europa, alcanzando su máxima expansión en el Pleistoceno superior (Crégut-Bonnoure y Guérin, 1996).
- *Capra walie* Rüpell, 1835 (Íbice de Walia o íbice etíope).- Se encuentra únicamente en las montañas de Simien (Etiopía). Por el momento se desconoce su presencia en el registro fósil.
- *Capra caucasica* Gldenstaedt y Pallas, 1783 (Tur del Cacaso occidental).- En la actualidad su hbitat se restringe a territorios del oeste del Cacaso. Sus registros ms antiguos proceden del Pleistoceno superior, siendo considerado el ancestro de la cabra hispnica *Capra pyrenaica* (Crgut-Bonnoure y Gurin, 1996).
- *Capra cylindricornis* (Blyth, 1841) (Tur del Cacaso oriental o kuban).- Habita hoy da nicamente en zonas del este del Cacaso.
- *Capra pyrenaica* Schinz, 1838 (Cabra hispnica o íbice hispnico).- Restringida en la actualidad a la Pensula Ibrica, se conoce la existencia de pequeas poblaciones extintas que habitaron el

Pirineo francés. Su registro fósil más antiguo procede de finales del Pleistoceno superior, habiendo evolucionado a partir de la especie *Capra caucasica* (Crécut-Bonnoure y Guérin, 1996).

- *Capra falconeri* (Wagner, 1839) (Markhor).- Habita en la actualidad en territorios montañosos de Turkmenistán, Uzbekistán, Tayikistán, Afganistán, Pakistán y norte de la India.

Ciertos autores reconocen además otras dos especies, consideradas por Nowak (1999) subespecies de *Capra ibex*:

- *Capra nubiana* Cuvier, 1825 (Íbice nubio).- Se localiza en desiertos rocosos de Judea (Israel), en la costa del mar de Rea (Egipto y Sudán), Sinaí y Arabia. En 2002 Crécut-Bonnoure clasifica el íbice etíope como una subespecie del íbice nubio, introduciendo el taxón *Capra nubiana walie*.
- *Capra sibirica* (Pallas, 1776) (Íbice siberiano o del Altai).- Habita en zonas montañosas de Asia central.

En cuanto al registro fósil, además de las especies ya mencionadas, existen las siguientes especies sin representantes actuales:

- *Capra primaeva* Arambourg, 1979, procedente del Pleistoceno inferior de Aïn Brimba (Túnez). Su atribución genérica ha planteado ciertas dudas (Crécut-Bonnoure, 1992b), ya que estos fósiles podrían pertenecer a otro género. Esta especie se caracteriza por tener unos núcleos sin senos, con compresión medio-lateral y más estrechos en la cara anterior que en la cara posterior.
- *Capra alba* Moyà-Solà, 1987, identificada en el Pleistoceno inferior (Epivillafranchiense) de Venta Micena (Granada). Esta especie ha sido tentativamente atribuida al género *Hemitragus* (*H. albus*; Crécut-Bonnoure, 1999), adscripción con la que estamos en desacuerdo. *C. alba* de Venta Micena se caracteriza por tener: i) unos núcleos óseos lateralmente comprimidos y con dos quillas, estando la postero-medial más pronunciada que la antero-lateral; y ii) un M³ sin ala metastilar. El género *Capra* ha sido también determinado en el Pleistoceno inferior (Epivillafranchiense) de Quibas (*Capra* sp. aff. *Capra alba*; Montoya *et al.*, 1999, 2001), clasificándose estos registros con posterioridad como *Capra alba* por su afinidad con el caprino de Venta Micena (Carlos-Calero *et al.*, 2006; ver Arribas y Garrido, 2008b).
- *Capra* sp., ha sido citada en los yacimientos de Huéscar y Cúllar de Baza (Azanza *et al.*, 1989). El material procedente de Cueva Victoria, atribuido en origen al género *Capra* (Moyà-Solà y Menéndez, 1986), ha sido posteriormente reclasificado como *Hemitragus bonali* (Crécut-Bonnoure, 1999).
- *Capra dalii* Bukhsianidze y Vekua, 2006, ha sido recientemente descrita en el yacimiento del Plio-Pleistoceno de Dmanisi. Esta especie presenta unos núcleos óseos provistos de senos en su tercio basal, masivos y sin torsión espiral, situados inmediatamente por encima de las órbitas, muy próximos entre sí en su base y divergentes. La mayor parte del contorno anterior de estos núcleos se sitúa en el mismo plano que el perfil del frontal, a excepción del ápice que se dirige hacia la región posterior. La sección transversal es piriforme en su base, volviéndose más ovalada conforme avanza hacia el ápice, con una ligera extensión postero-lateral. No se observan quillas en la base del núcleo, aunque en la región superior aparecen sendas quillas romas situadas anterior y posteriormente. La divergencia entre ambos núcleos forma un ángulo prácticamente recto. Los frontales son anchos y planos (Bukhsianidze y Vekua, 2006).
- *Capra baetica* Arribas y Garrido, 2008, del Villafranchiense superior (zona MNQ18; ca 20 Ma), cuya localidad tipo es Fonelas P-1 (Arribas y Garrido, 2008b). Esta especie tiene un frontal corto y plano que se presenta en el mismo plano que los núcleos óseos. Los núcleos óseos están insertados detrás de la órbita, su sección es piriforme en la base y subtriangular en el ápice. No tienen torsión y están neumatizados en todo su trazado (se conservan 2/3 del total del núcleo). Dichos núcleos se

encuentran separados entre sí, tienen gran diámetro y están comprimidos antero-posteriormente. En la base la cara anterior es ancha de superficie plana, mientras que en el ápice la cara anterior es más estrecha que la posterior, que es plana. Son poco divergentes en la base, carecen de quillas y presentan profundos surcos longitudinales en todo su perímetro. Es observable una fuerte discontinuidad entre pedículos y núcleos óseos. La cresta nugal del occipital se encuentra engrosada en los laterales y los procesos mastoideos están poco desarrollados lateralmente. El lóbulo distal de M³ presenta un ensanchamiento basolingual y carece del ala metastilar. Este descubrimiento representa la cita más antigua conocida del género (Arribas y Garrido, 2008b).

En cuanto al género *Hemitragus*, frecuentemente confundido en el registro fósil con el género *Capra*, en la actualidad está representado únicamente por tres especies de distribución exclusivamente asiática (Nowak, 1999):

- *Hemitragus jemlahicus* (Smith, 1826) (Tahr del Himalaya).- Habita únicamente en la cordillera del Himalaya, desde Kashmir hasta Bhután.
- *Hemitragus hylocrius* (Ogilby, 1838) (Tahr de Nilgiri).- Sus poblaciones se encuentran restringidas al sur de India.
- *Hemitragus jayakari* Thomas, 1894 (Tahr de Arabia).- Se localiza en territorios de Omán.

Sin embargo, el registro fósil del género *Hemitragus* es relativamente abundante, reconociéndose las siguientes especies:

- *Hemitragus bonali* Harlè y Stehlin, 1913.- Especie descrita en origen en la cueva francesa de Harlè y localizada posteriormente en varios yacimientos del Pleistoceno medio francés, tales como L'Escalé y Aldène (Bonifay, 1974-1975), L'Arago (Crégut, 1979), L'Eglise (Laville *et al.*, 1972), Terra Amata (Mourer-Chauviré y Renault-Miskovsky, 1980), Baraluc VII (Crégut-Bonnoure, 1988), Le Vallonnet (Lumley *et al.*, 1988) o Abîmes de La Fage (Mourer-Chauviré *et al.*, 2003), entre otros. En el resto de Europa la especie *H. bonali* se encuentra presente en Austria (Hundsheim; Daxner y Thenius, 1965) y probablemente también en el yacimiento de Isernia la Pineta en Italia (Caloi *et al.*, 1986). En la Península Ibérica esta especie ha sido citada en Cueva Victoria (Crégut-Bonnoure, 1999) y en los niveles TD 10-11 de Gran Dolina en Atapuerca (Made, 2001).
- *Hemitragus cedrensis* Crégut-Bonnoure, 1989.- Descrita en los niveles del Pleistoceno medio de la cueva de Les Cèdres y citada también en el Pleistoceno superior de Cueva Rigabe, Cimay, Ardèche, Vaucluse y en el Pleistoceno superior de L'Arago (Crégut-Bonnoure, 2002).
- *Hemitragus orientalis* Crégut-Bonnoure y Spassov, 2002.- Descrita en los yacimientos pliocenos de Slivitsa en Bulgaria y Villany y Csarnota 2 en Hungría [materiales previamente atribuidos por Schaub (1932) a *H. bonali*]. Probablemente esta especie se encuentra también presente en los yacimientos de Apollonia 1, Vólos o Le Vallonnet (Crégut-Bonnoure, 2002), donde fue identificada previamente como *Hemitragus* sp. o *Hemitragus bonali*. *H. orientalis* ha sido propuesta como ancestro de la supuesta especie del Pleistoceno inferior "*Hemitragus albus*" (Crégut-Bonnoure y Spassov, 2002). *Hemitragus* cf. *albus* ha sido recientemente citado en los yacimientos granadinos de Barranco León-5 y Fuente Nueva-3 (Martínez *et al.*, 2003).

Por último, el género *Ammotragus* Blyth, 1840 está únicamente representado en la actualidad por el arri, *Ammotragus lervia* (Pallas, 1777). Este caprino habita de forma natural en zonas montañosas del norte de África, aunque ha sido introducido en áreas del sur de los Estados Unidos así como en el sur de la Península Ibérica (Sierra Espuña, Murcia), donde progresa exitosamente. El registro fósil del género *Ammotragus* era desconocido hasta la reciente publicación del descubrimiento de un nuevo taxón en el Pleistoceno inferior de Le Vallonnet (Moullé *et al.*, 2004), donde ha sido descrita la especie *Ammotragus*

europaeus, a la cual se adscriben también ciertos materiales procedentes del yacimiento granadino de Fuente Nueva-3, previamente clasificados como *Soergelia minor* por Martínez-Navarro *et al.* (1997).

Origen y relaciones filogenéticas

El origen del género *Capra* permanece por el momento sin determinar, aunque ha sido propuesto un centro de origen asiático (Pilgrim, 1947; Gentry, 1971; Crégut-Bonnoure, 1992b) a partir de géneros como *Sivacapra* o *Pachytragus*, desde donde se produciría una radiación durante el Plio-Pleistoceno (Hartl *et al.*, 1990; Pidancier *et al.*, 2006). La escasez de fósiles anteriores al Pleistoceno medio, probablemente debida al hábitat montañoso de estos animales (lo que dificulta la fosilización de sus restos), ha provocado una gran imprecisión a la hora de determinar el origen de *Capra*. Pilgrim (1947) ya proponía un origen del género relativamente antiguo, durante el Plio-Pleistoceno, idea que se vió rechazada debido a la ausencia de fósiles de estas cronologías. Recientemente, los análisis moleculares llevados a cabo por Manceau *et al.* (1999) sostienen que la divergencia del género *Capra* comenzó hace unos 3 Ma, hipótesis ratificada por la presencia del género en el Plioceno superior terminal de España.

En cuanto a las relaciones filogenéticas del género *Capra*, los análisis morfológicos plantean ciertas discrepancias con los análisis moleculares, ya que mientras algunos resultados apuntan que los géneros *Capra*, *Ovis* y *Rupicapra* son evolutivamente equidistantes entre sí y comparten un ancestro común (Randi *et al.*, 1991), otros autores son de la opinión de que los géneros *Capra* y *Ovis* se encuentran más distantes entre sí de lo que lo estarían cada uno del género *Rupicapra* (Hartl *et al.*, 1990). Las conclusiones planteadas por Groves y Shields (1996) parecen un tanto contradictorias, por lo que no serán tenidas en cuenta en este trabajo.

Género *Praeovibos* Staudinger, 1908

El género *Praeovibos* se clasifica en la tribu Ovibovini Gray, 1872, incluida a su vez en la subfamilia Caprinae Gray, 1821 (Kurtén y Anderson, 1980; Neas y Hoffmann, 1987; Lent, 1988; McKenna y Bell, 1997), aunque algunos autores proponen una subfamilia independiente: Ovibovinae (Guérin, 1996a), ya que la sistemática de este grupo y las relaciones filogenéticas con Caprinae son por el momento bastante confusas. En 1977 Harington divide los Ovibovini en dos subtribus: "Alticornis" y "Depressicornis", haciendo referencia a aquellos que presentan cuernos dirigidos hacia arriba y hacia abajo, respectivamente. Los bueyes almizcleros son taxonómicamente equivalentes a la subtribu "Depressicornis", en la que se incluirían tres géneros: *Ovibos* de Blainville, 1816 (*sin.* *Bosovis* Kowarzik, 1911); *Bootherium* (Harlan, 1825) (*sin.* *Symbos* Osgood, 1905; *Scaphoceros* Osgood, 1905; *Liops* Gidley, 1906; *Gidleya* Cossman, 1907; *Lissops* Gidley, 1908) y *Praeovibos* Staudinger, 1908 (*sin.* *Ovibos fossilis* Kowarzik, 1909; *Parovibos* Kretzoi, 1942). Dentro de la tribu "Depressicornis" *Praeovibos* es considerado el representante más antiguo del grupo, cuya especie tipo es *Praeovibos priscus* Staudinger, 1908.

Aunque actualmente sólo existen dos especies de ovibovinos, el buey almizclero norteamericano (*Ovibos moschatus*) y el takín del Himalaya (*Budorcas taxicolor*), durante el Cuaternario se registran numerosos taxones incluidos en esta tribu, tanto en Eurasia (*Praeovibos*, *Megalovis*, *Soergelia*), como en África (*Makapania*) o Norteamérica (*Praeovibos*, *Bootherium*, *Euceratherium*, *Soergelia*).

El aspecto general de *Praeovibos* debió ser similar a aquel que muestran los actuales bueyes almizcleros, con excepción de las adaptaciones a un clima ártico que exhiben estos últimos. Además, los

fósiles evidencian que las extremidades de *Praeovibos* serían más largas y esbeltas que las de la especie actual *Ovibos moschatus*, con la cual podría estar estrechamente emparentado.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

Hasta el descubrimiento de Fonelas P-1 se aceptaba que el género *Praeovibos* aparecería en Europa durante el Pleistoceno inferior, en un intervalo de tiempo comprendido entre 1,5 y 1,2 Ma, y se extendería hacia la región paleártica hacia el final del Pleistoceno inferior o principios del Pleistoceno medio, entre hace 1,2 y 0,8 Ma (McDonald *et al.*, 1991). Ciertos autores postulan que *Praeovibos* formaría parte de un evento de dispersión faunística acaecido hace 1,6 Ma y denominado *Tasso Event*, ya que queda evidenciado en el yacimiento italiano de Il Tasso (Torre *et al.*, 1992). Made y Mazo (2001) proponen una fecha aproximada de 1,2 Ma para la dispersión de *Praeovibos* hacia Europa occidental junto con otras especies de bóvidos adaptadas a un ecosistema glacial (*Bison*, *Soergelia* y *Capra alba*). Recientemente Agustí *et al.* (2001) cifran la primera aparición de *Praeovibos* en Europa occidental a principios del Pleistoceno, en la biozona MQ1, junto con los géneros *Canis* y *Pachycrocuta*. Los registros localizados en Fonelas P-1 ponen de manifiesto la presencia de este género en Europa occidental en cronologías del Plioceno superior terminal (Garrido, 2006; Garrido, 2008c). Por otra parte, la mayoría del registro fósil conocido de *Praeovibos* procede de yacimientos del Pleistoceno medio (Crégut-Bonnoure, 1984), y de momento no existen evidencias convincentes de que el género alcanzara el Pleistoceno superior. La distribución paleogeográfica de *Praeovibos* alcanzó desde Europa occidental hasta Beringia oriental, esto es, prácticamente toda la región Paleártica.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los ovibovinos se caracterizan por presentar una región facial alargada, nasales abombados, premaxilares cortos, *foramen magnum* de reducidas dimensiones y cóndilos occipitales anchos provistos de apófisis laterales suplementarias que articulan con el atlas (Crégut-Bonnoure y Guérin, 1996). Los núcleos óseos son cortos, estando muy especializados en algunos géneros. En comparación con otros grandes ovibovinos el cráneo de *Praeovibos* es estrecho, siendo la anchura de la constricción postorbital aproximadamente igual a la anchura entre parietales. Los senos fronto-parietales son poco profundos y las órbitas se proyectan lateralmente. La superficie dorsal de los frontales continúa hacia los laterales formando un ángulo recto a nivel de la constricción postorbital, entre las órbitas y los núcleos óseos. Los núcleos óseos parten desde el ángulo dorso-lateral del cráneo y están fuertemente comprimidos en dirección dorsocaudal-ventrorostral. Se encuentran dirigidos hacia fuera en dirección ventro-lateral y pueden ser completamente rectos o formar un amplio arco rostral. Estos apéndices craneales están provistos de quillas de longitud variable, pudiendo observarse en el extremo anterior, posterior, o en ambos a la vez. La superficie dorsal de los núcleos presenta una base rostro-caudalmente convexa. No se observa exostosis (hueso rugoso asociado al desarrollo de las vainas de queratina en la base de los núcleos) o, de existir, es muy leve y ocupa un área pequeña (McDonald *et al.*, 1991).

Praeovibos comparte a su vez numerosos caracteres anatómicos con los géneros *Ovibos* (Pleistoceno medio-Reciente en las regiones Paleártica y Neártica) y *Bootherium* (Pleistoceno medio y superior de Norteamérica), aunque el cráneo de *Ovibos* es sustancialmente más ancho, con una superficie dorsal recta o ligeramente cóncava y una anchura postorbital relativamente mayor. Los extremos rostrales de las órbitas en *Ovibos* alcanzan el nivel de M³ y la superficie dorsal de los núcleos a lo largo del plano rostro-caudal

es plana en hembras y cóncava en machos. A diferencia de *Praeovibos*, *Ovibos* presenta exostosis sobre la base de los núcleos óseos, los cuales se encuentran comprimidos dorso-ventralmente, alcanzando la verticalidad en las proximidades del arco zigomático. Por el contrario, *Bootherium* presenta una fuerte flexión en la superficie dorsal del cráneo, las órbitas se proyectan levemente hacia los laterales hasta el margen postorbital de la superficie dorsal de los frontales y los núcleos óseos son largos y delgados, presentan una fuerte compresión en el eje dorso-ventral y están dirigidos ventro-latero-rostralmente. Al igual que ocurre en *Ovibos*, la superficie dorsal de los núcleos de *Bootherium* a lo largo del plano rostro-caudal es plana en hembras y cóncava en machos. Además en los machos aparece exostosis en la mayor parte de la superficie dorsal del cráneo y en la base de los núcleos óseos (McDonald *et al.*, 1991).

El esqueleto postcraneal de *Praeovibos* no ha sido nunca localizado en conexión anatómica con elementos craneales, por lo que, aunque las asociaciones de cráneo/dentición/postcraneal son convincentes en muchos yacimientos y las identificaciones a partir de elementos aislados son, en la mayoría de los casos, razonables, no han sido apenas especificados los caracteres anatómicos diagnósticos de su esqueleto postcraneal.

Especies fósiles

No se conocen especies actuales del género *Praeovibos*, aunque este podría estar estrechamente emparentado con el actual buey almizclero *Ovibos moschatus*, el cual habita territorios árticos desde Groenlandia hasta Canadá.

En cuanto al registro fósil, hasta el año 2002 habían sido descritas tres especies del género (McDonald *et al.*, 1991):

- *Praeovibos priscus* Staudinger, 1908.- Constituye la especie tipo del género y fue descrita en el yacimiento alemán de Bad Frankenhausen sobre un fragmento craneal. Además ha sido citada en varios yacimientos de Gran Bretaña (Forest Bed, West Runton; Dawkins, 1883), Alemania (Mosbach; Schertz, 1937; Kurtén, 1968), Francia (L'Arago y Lot; Crégut y Guérin, 1979; Phillippe *et al.*, 1980), República Checa (Koneprusy, Stránska Skála; Fejfar, 1961; Kurtén, 1968) y Rusia. La cita más moderna de *Praeovibos priscus* procede del Pleistoceno medio de Bad Frankenhausen. Una especie sinónima de *P. priscus*, *Praeovibos schmidtgeni*, fue descrita por Schertz en 1937 a partir de un fragmento de cráneo procedente de Mosbach en Alemania. Los criterios anatómicos utilizados por Schertz para diferenciar esta especie de *P. priscus* no parecen ser demasiado sólidos, por lo que actualmente no se considera una especie diferente (Kahlke, 1961, 1964; Sher, 1974; McDonald *et al.*, 1991). En *P. priscus* el cráneo presenta una superficie dorsal de las órbitas engrosada en machos, superando el nivel de los frontales, al igual que ocurre en la especie actual *Ovibos moschatus*. Los núcleos óseos son prácticamente rectos y en su base se encuentran fuertemente comprimidos en dirección dorsorostral-ventrocaudal, formando una sección ovalada. La superficie dorsal de estos núcleos sobrepasa ampliamente el nivel de la superficie dorsal del cráneo, presentando una altura máxima en la base de los mismos, próxima al extremo medial. Los pedículos se sitúan únicamente sobre los frontales y se encuentran rodeados por un surco circular bien marcado. La sección de mayor diámetro de estos núcleos muestra una dirección dorsocaudal-ventrorostral. Parece ser que las hembras presentan núcleos similares a los machos aunque ligeramente más pequeños y gráciles.
- *Praeovibos recticornis* (Ryziewicz, 1933).- Descrita en el Pleistoceno medio de la República Checa sobre un fragmento craneal atribuido en un principio al género *Ovibos*. Kretzoi (1942) asigna estos materiales al género monotípico *Parovibos* y Crégut-Bonnoure (1984) lo atribuye a la especie actual

Ovibos moschatus. Son McDonald *et al.* (1991) quienes identifican por primera vez este material como perteneciente al género *Praeovibos*. En esta especie la base de los núcleos óseos se alarga rostro-caudalmente, ocupando casi todo el espacio que queda entre las órbitas y el occipital. Al igual que se observa en el actual *O. moschatus* el pedículo se encuentra camuflado debido a la acumulación de hueso secundario (exostosis) en esa región. La base de los núcleos ocupa, además de los frontales, parte de los parietales y presenta una sección triangular. La sección de mayor diámetro rostro-caudal se localiza en la base y el mayor diámetro dorso-ventral se encuentra próximo al extremo rostral, también en la base de los núcleos. La superficie dorsal en la base es rostro-caudalmente convexa, estando la zona que alcanza dorsalmente mayor altura en el extremo medial. No se conoce la anatomía craneal de las hembras.

- *Praeovibos beringiensis* Sher, 1971.- Descrita en el Pleistoceno inferior de Kolyma Lowlands (Siberia) sobre un cráneo prácticamente completo. Esta especie ha sido a su vez citada en el Pleistoceno medio de Süssenborn, materiales que fueron identificados en origen como *Ovibos moschatus* (Soergel, 1941) o como *Ovibos moschatus süssenbornensis* (Kahlke, 1961), clasificados más tarde como *Praeovibos* (De Giuli y Masini, 1983) y atribuidos a la especie *Praeovibos beringiensis* (McDonald *et al.*, 1991). En esta especie la base de los núcleos se encuentra rodeada por un surco bien marcado y presenta una sección triangular. El pedículo se ubica sobre los frontales y ocupa aproximadamente de la mitad a dos tercios de la distancia entre las órbitas y el occipital. El diámetro máximo de la base de los núcleos se orienta en dirección dorsocaudal-rostroventral y la altura máxima dorso-ventral se encuentra próxima al extremo rostral de los mismos. La superficie dorsal de la base del núcleo es rostro-caudalmente convexa. La altura máxima dorsal se encuentra a poca distancia de la base, pero no en la misma. Los extremos distales de los núcleos se sitúan a nivel del basicráneo. No se conoce la anatomía de las hembras de esta especie.

Además de las especies mencionadas, se reconocía una cuarta en el registro fósil del Pleistoceno inferior europeo a partir de materiales que no habían permitido la determinación específica del taxón presente, por lo que habían sido atribuidos de forma preliminar a *Praeovibos sp.* Este es el caso del material proveniente de los yacimientos italianos de Il Tasso (Torre *et al.*, 1992) y Casa Frata (De Giuli y Masini, 1983, 1986), de los fósiles registrados en Apollonia 1 (Kostopoulos, 1996, 1997) o de la cita de Venta Micena (Moyà-Solà, 1987). Además, también había sido citada la presencia de cf. *Praeovibos* en Quibas (Montoya *et al.*, 1999). En Almenara 1 y 3 se han identificado escasos restos dentarios como pertenecientes a un ovibovino indeterminado de morfología más primitiva que *Praeovibos priscus* (Moyà-Solà y Menéndez, 1986). Por otra parte, en el Barranco de los Conejos (Granada) se ha hallado un núcleo óseo muy similar, aunque de menor talla, que el asignado a *Praeovibos sp.* procedente de Venta Micena (Moyà-Solà y Menéndez, 1986). La localización geográfica de estos registros y su antigüedad parecían indicar que se trataba de una especie diferente, anterior a la aparición de *P. priscus* y *P. recticornis* y contemporánea de la especie siberiana *P. beringensis*, por lo que era denominada por ciertos autores como “el *Praeovibos* del Sur” (Sher, 1992).

En el año 2002 Crégut-Bonnoure nomina esta nueva especie como *Praeovibos mediterraneus*, reconocida en los yacimientos de Apollonia-1, Casa Frata, Venta Micena, Quibas y Le Vallonet (Crégut-Bonnoure, 2002, 2006). *P. mediterraneus* presenta unos núcleos óseos más gráciles y con caras dorso-ventrales más convergentes que *P. priscus*, además de carecer de quilla caudal. M³ presenta lóbulos comprimidos mesio-distalmente y una cara mesial interestilar convexa, además de un metastilo recto y proyectado hacia la región distal, aunque no llega a formar un ala metastilar. Los metápodos son de longitud similar a aquellos atribuidos a *Megalovis*, aunque muestran diáfisis más anchas y caras laterales

y mediales más o menos rectas. Las quillas distales de los metacarpianos III-IV son paralelas en su cara dorsal y divergentes en su cara plantar. En el metatarsiano III-IV se observa un único tubérculo proximal lateral como en *Ovibos* (Crégut-Bonnoure, 2006).

Origen y relaciones filogenéticas

El origen del género *Praeovibos* parece estar estrechamente ligado al origen de *Ovibos*. El género mioceno *Mesembriacerus* ha sido propuesto como ancestro de ambos géneros (Agustí y Antón, 2002). Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre *Praeovibos* y *Ovibos* han sido controvertidas a lo largo de la historia del género. Mientras Staudinger (1908), a pesar del nombre genérico elegido para clasificar los materiales fósiles, evita hacer consideraciones sobre el posible parentesco entre *Praeovibos* y *Ovibos*, otros autores postulan una relación de descendencia directa (Thenius y Hofer, 1960). También ha sido propuesta la hipótesis de que ambos compartan un ancestro asiático común (Kahlke, 1964), siendo *Praeovibos* un estadio conservativo de esta forma ancestral (Kurtén y Anderson, 1980).

Género *Leptobos* Rüttimeyer, 1877

El género *Leptobos* se incluye en la subfamilia Bovinae Gill, 1872, tribu Bovini Gray, 1821 y subtribu Bovina Sokolov, 1953. Este gran bóvido presentaba un menor tamaño y unas constitución más esbelta que la mayoría de los grandes bovinos actuales. Los machos portaban grandes cuernos divergentes y en algunas especies también las hembras poseían estas estructuras. *Leptobos falconeri* Rüttimeyer, 1877 representa la especie tipo del género.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

A lo largo del Villafranquiense manadas de grandes bóvidos colonizan los ecosistemas del Viejo Mundo. Entre ellos se encuentra el género *Leptobos*, un bovino de origen asiático que se dispersa hacia Europa occidental durante el Plioceno superior (*Leptobos elatus*) remplazando al género *Parabos*. Los registros más modernos de *Leptobos* proceden del Pleistoceno inferior, no conociéndose cita alguna del Pleistoceno medio, cuando los grandes bóvidos están representados por los géneros actuales *Bos* y *Bison*.

La distribución paleobiogeográfica de *Leptobos* se encuentra restringida a Eurasia, ya que este género no llegó nunca a alcanzar el continente americano y, si se confirma que la cita de *Leptobos syrticus* en el Mioceno de Libia corresponde en realidad a un ejemplar perteneciente al género *Syncerus* (Duvernois, 1990), el registro fósil indicaría que sus poblaciones tampoco habrían llegado a ocupar nunca el continente africano.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

El género *Leptobos* agrupa a aquellos grandes bovinos del Plioceno euroasiático cuya morfología general recuerda vagamente a los representantes actuales del género *Bos*. El cráneo es alargado y se encuentra provisto de fuertes núcleos óseos de sección subcircular o comprimida dorso-ventralmente y muy divergentes en su base, implantados muy próximos a las órbitas (Duvernois y Guérin, 1989). Parece que en algunas especies las hembras no portan estas defensas, ya que se registran cráneos sin cuernos tanto de *Leptobos falconeri* y *Leptobos elatus* como de *Leptobos etruscus*. La dentición es hipsodonta y

presenta una gran variabilidad intraespecífica (Garrido y Arribas, 2003; Garrido, 2006). Los metápodos se caracterizan por su gran fragilidad, adaptación orientada a la locomoción sobre sustratos duros.

Especies fósiles

No se conocen en la actualidad representantes del género *Leptobos*, considerándose extinguido durante el Pleistoceno inferior. Entre los taxones fósiles son reconocidas varias especies:

- *Leptobos falconeri* Rüttimeyer, 1877.- Representa la especie tipo del género, descrita por Rüttimeyer (1877-1878) tras estudiar el material registrado en los depósitos del Villafranchense inferior de las colinas de Siwaliks (Pakistán). Se trata de una especie provista de núcleos óseos divergentes y débil curvatura, frontales anchos, forámenes supraorbitarios a nivel de las órbitas, parietales unas 4 veces más largos que los frontales, supraoccipital muy inclinado hacia el plano occipital y límites posteriores de las fosas temporales agudos y muy próximos entre sí (Pilgrim, 1939).
- *Leptobos elatus* Croizet (Pomel, 1853).- La primera descripción precisa de esta especie es realizada en 1884 por Depéret. *L. elatus* ha sido citado en los yacimientos franceses de Etouaires (Croizet y Jobert, 1828) y Saint Vallier (Viret, 1954) y en el yacimiento español de Villarroja (Villalta, 1952). El cráneo de *Leptobos elatus* apenas sobresale por detrás de los núcleos óseos, presenta unas crestas temporales poco desarrolladas, una cresta occipital estrecha y unas fosas temporales poco profundas. Los núcleos óseos muestran una compresión dorso-ventral y siguen una doble curvatura, estando en su primer tramo dirigidos ligeramente hacia la base para continuar orientados hacia delante y hacia arriba. Estos núcleos presentan surcos longitudinales a lo largo de todo su recorrido. La dentición de *L. elatus* es poco hipsodonta. P₄ presenta unos estilos gruesos y un pliegue del paracono neto aunque menos pronunciado que los estilos. El pliegue del paracono en los molares superiores destaca sobre el pliegue del metacono. P₄ muestra un metacónido cónico independiente del paracónido, un surco anterior abierto que alcanza el cuello del diente y otro posterior que se cierra antes de llegar al mismo, y un hipocónido bien marcado. Los molares inferiores presentan los pliegues linguales muy convexos y separados por un surco vertical estrecho (Duvernois 1989, 1990). En 1989 Duvernois propone la existencia de dos subespecies: *Leptobos (Leptobos) elatus elatus* (Croizet, Pomel, 1853), típica del Villafranchense inferior y presente en los yacimientos de Etouaires, Dusino y Villarroja, y *Leptobos elatus merlai* De Giuli, 1986, representada en Saint Vallier. La primera de estas subespecies presentaría una talla menor y una constitución más grácil que la segunda, aunque los caracteres anatómicos propuestos no parecen ser suficientemente diagnósticos para discriminar entre ambas subespecies.
- «*Leptobos bravardi*» Duvernois, 1989.- Especie descrita sobre ciertos materiales clasificados previamente como *L. elatus*. Correspondería, según Duvernois (1989), a una segunda especie típica del Villafranchense inferior presente en Etouaires y en Villarroja, coexistiendo en ambas localidades con *L. elatus*. Las diferencias anatómicas con éste último podrían resumirse en la presencia de unas crestas temporales y mastoideas más gruesas, unos núcleos óseos más robustos dirigidos en su base hacia arriba y hacia el exterior, y ligeros matices en la dentición inferior, caracteres que se muestran insuficientes para sustentar una nueva especie (Garrido, 2006). Los materiales sobre los cuales se describe este nuevo taxón podrían corresponder a machos de *L. elatus*, dado que muestran proporciones más robustas y mayores dimensiones generales. Futuras revisiones de los materiales clasificados por Duvernois permitirán esclarecer la presencia de una o más especies de *Leptobos* en los yacimientos mencionados.

– *Leptobos etruscus* (Falconer, 1868).- Se trata de la especie típica del Villafranchiense superior, representada por el abundante material procedente del Senèze, Fonelas P-1 (Garrido, 2008d), Valdarno superior y Olivola. *L. etruscus* presenta una constitución más robusta que *L. elatus* y en su conjunto es una forma más evolucionada y parecida al género *Bison* (Kurtén, 1968). El cráneo de *L. etruscus* muestra unas crestas temporales bien desarrolladas y unas fosas temporales relativamente bajas. Los núcleos óseos son largos y de sección subcircular, están situados en el plano que forma el perfil del frontal, divergen en su base unos 100° y se encuentran dirigidos hacia atrás y hacia el exterior, con sus puntas recurvadas ligeramente hacia el interior. P³ presenta un metastilo dirigido hacia la región distal a lo largo de toda la corona. P⁴ está provisto de un parastilo desarrollado que sobresale hacia la cara labial. Los molares superiores portan fuertes estilos. M³ porta al menos un entrante de esmalte en el borde posterior de la postfoseta. P₄ presenta un metacónido aplanado independiente del paracónido, los surcos anterior y posterior se cierran antes de alcanzar el cuello del diente, el surco posterior de la cara labial es ancho y profundo y el hipocónido está bien desarrollado. Los molares inferiores portan un débil metastilido, sus cúspides linguales son poco convexas y se encuentran separadas por dos surcos verticales. Estilópodo y zeugópodo son robustos, mientras que los metápodos son alargados (Duvernois y Guérin, 1989). En 1989 Duvernois reconoce otra especie de *Leptobos* entre los bovinos del Villafranchiense superior: «*Leptobos furtivus*». Esta nueva especie estaría presente, según la autora, en Senèze, Valdarno y en otras localidades de este periodo, habiendo sido clasificadas erróneamente a lo largo del tiempo como *L. etruscus*. Las diferencias con este último se resumen en un menor tamaño y mayor gracilidad, unos núcleos óseos más comprimidos dorso-ventralmente, dirigidos transversalmente hacia arriba y hacia fuera, cuyas puntas se encuentran orientadas hacia delante, y ligeras variaciones en la dentición, como la presencia de un metacónido en P₄ algo más desarrollado. Estas diferencias anatómicas, además de no ser suficientes para sustentar una nueva especie ya que podrían deberse al dimorfismo sexual de *L. etruscus*, no se mantienen en todos los ejemplares, observándose una gran variabilidad entre los mismos, por lo que la validez de “*Leptobos furtivus*” no ha sido reconocida en posteriores trabajos (Garrido y Arribas, 2003; Garrido, 2006).

Existen otras citas del género *Leptobos* que, tras ser revisadas, bien se han sinonimizado con alguna de las especies anteriormente mencionadas o bien se encuentran todavía pendientes de una determinación taxonómica precisa:

- ?*Leptobos stenometopon*, descrito por Sismonda como *Bos stenometopon* y considerado por Pilgrim (1939) como una especie independiente del género *Leptobos*. Viret (1954) identifica esta especie en Saint Vallier, planteando ya su sinonimia con *L. elatus*. Otros autores no ven en *L. stenometopon* más que una posible subespecie de *L. elatus* (Kurtén, 1968). La clasificación de los materiales de Saint Vallier es puesta en duda por Azzaroli (1977) y modificada por De Giuli (1986), quien crea una nueva especie para estos fósiles: *Leptobos merlai*. Duvernois y Guérin (1989) sinonimizan finalmente *L. stenometopon* con *L. elatus*, matizando que los fósiles de Saint Vallier presentan diferencias de orden subespecífico con *L. elatus*, transformando así la especie descrita por De Giuli en *Leptobos elatus merlai* y dejando para el espécimen de Etouaires la subespecie nominal *Leptobos elatus elatus*. Por el contrario, otros autores no reconocen la sinonimia entre *L. elatus* y *L. stenometopon* (Geraads, 1992).
- ?*Leptobos vallisarni* es descrito por primera vez en 1949 por Merla entre los fósiles registrados en estratos pertenecientes al Villafranchiense superior y terminal del Valdarno superior. Recientemente esta especie ha sido también citada en el yacimiento italiano de Casa Frata (De Giuli y Masini, 1986).

Según Duvernois (1990) representaría un sinónimo reciente de *L. etruscus*.

- *Leptobos ? syrticus*, descrito por Petrocchi (1956) en el Mioceno superior de Sahabi (Libia). De ser correcta su determinación genérica representaría la especie más antigua conocida de *Leptobos*, aunque la pertenencia a este género ha sido puesta en duda, ya que los materiales presentan cierta afinidades morfológicas con el género africano *Syncerus*, con el cual podría guardar una estrecha relación de parentesco (Duvernois, 1990; Geraads, 1992).

Además, las especies citadas a continuación fueron originalmente atribuidas al género *Leptobos* y reclasificadas con posterioridad en otros géneros, clasificación ésta última mayoritariamente aceptada:

"*Leptobos frazeri*" fue descrito por Rüttimeyer (1877-1878) en Narbadda (India) y clasificado unos años más tarde como una hembra de *Bos namadicus* (Pilgrim, 1939).

"*Leptobos strozzii*" fue también descrito por Rüttimeyer (1877-1878) entre los fósiles del Valdarno superior y atribuido posteriormente a un ejemplar hembra de *Leptobos etruscus* (Stehlin, 1923).

"*Leptobos groeneveldtii*" y "*Leptobos dependicornus*" son descritos en 1908 por Dubois en depósitos del Pleistoceno inferior de Java. El primero será incluido más tarde en el género *Epileptobos*, mientras *L. dependicornus* es reclasificado como individuos hembra de *Bibos paleosondaicus* (Hooijer, 1958). Según Pilgrim (1939) *L. dependicornus* presenta caracteres intermedios entre *Leptobos* y *Bibos* y debería ser clasificado como un género nuevo.

"*Leptobos cosigni*" es descrito por Von Koenigswald (1934) en depósitos del Pleistoceno inferior de la isla de Java sobre fósiles clasificados por Pilgrim (1939) como *Leptobos groeneveldtii*, y por tanto incluido actualmente en el género *Epileptobos*.

Por último, ha sido citada la presencia de este género en el yacimiento israelí de Ubeidiyah (Eisenmann *et al*, 1983; Geraads, 1986b) sobre fósiles que de momento no permiten una atribución específica precisa.

Origen y relaciones filogenéticas

Parece que el género *Leptobos* podría haber derivado de poblaciones asiáticas de *Proamphibos* (Duvernois, 1990).

En general, las relaciones filogenéticas entre los representantes fósiles y actuales de la tribu Bovini distan mucho de estar completamente esclarecidas. Algunos autores hacen referencia al grupo de los Leptobovinos, el cual agruparía a *Leptobos* junto con los géneros fósiles *Proleptobos*, *Ioribos* y *Epileptobos* (Dubrovo y Burchak-Abramovitch, 1986).

Por otra parte, el género *Leptobos* ha sido históricamente relacionado con los géneros actuales *Bos* (Brugal, 1983) y *Bison* (Kurtén, 1968; Flerov, 1979; Geraads, 1992), cuya línea evolutiva se vería definitivamente completada con la especie descrita en el Villafranchiense superior de Dmanisi, *Dmanisibos georgicus* Burchak-Abramovitch y Vekua, 1992 (Crégut-Bonoure y Guérin, 1996).

En 1990 Duvernois diferencia dos subgéneros de *Leptobos*:

1. *Leptobos*, que agruparía a las especies provistas de núcleos óseos comprimidos dorso-ventralmente con una doble curvatura en su recorrido, esto es, orientados en la base hacia el exterior, curvados primero hacia la región superior y después hacia delante, con dentición poco hipsodonta. A este subgénero pertenecerían las especies *L. elatus* y "*L. furtivus*".
2. *Smertiobos*, en los que se incluirían aquellas especies con cuernos de curvatura simple y dentición muy hipsodonta como *L. etruscus* y "*L. bravardi*".

En este estudio no se incluyen fósiles de *L. falconeri*, aunque en base a especímenes figurados se concluye que pertenecería a un tercer subgénero que podría estar relacionado con *Bibos* y *Epileptobos*.

Probablemente el subgénero *Leptobos* estaría emparentado con *Bison* (*Eobison*), mientras el subgénero *Smertiobos* no dejaría descendencia (Duvernois, 1990).

En 1992 Geraads realiza un análisis filogenético de algunos representantes de la tribu Bovini utilizando 49 variables craneales y 7 variables dentales. Los fósiles de *Leptobos* que utiliza en este estudio proceden de Siwaliks (*L. falconeri*), Saint Vallier ("*L. stenometopon*"), Senèze (*L. etruscus*) y Valdarno superior ("*L. vallisarni*"). Los resultados obtenidos indican un origen polifilético para *Leptobos*. "*Leptobos*" *syrticus* se encontraría incluido en Syncerina, mientras que *L. etruscus* (sinónimo de "*L. vallisarni*") aparece incluido en el género *Smertiobos* que, junto con los géneros *Epileptobos*, *Bos* y *Bison*, se clasifican en Bovina. Finalmente *Leptobos falconeri* y "*Leptobos*" *stenometopon* figuran como *incertae sedis*. Geraads (1992) propone a *Smertiobos* como ancestro del actual *Bison*.

Si bien es cierto que en los cladogramas figurados por Geraads (1992) los fósiles que históricamente habían sido clasificados como *L. etruscus* y *L. elatus* ("*L. stenometopon*") no parecen guardar relación filogenética entre sí, este autor únicamente se basa en caracteres craneales, cuando la principal característica que comparten estas dos especies es la gracilidad de sus metápodos, no observada en ningún otro representante de la tribu. Por tanto, debido a la falta de información resolutive, continuaremos utilizando el nombre genérico de *Leptobos* para *Leptobos etruscus*, y no *Smertiobos* como proponía Geraads.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es financiado por los proyectos de investigación IGME 2001-016, IGME 2005-009, y por la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía (proyecto: "*Estudio estratigráfico, taxonómico, tafonómico y paleoecológico del yacimiento de macromamíferos de Fonelas (Granada) en el marco faunístico y ambiental del Plio-Pleistoceno europeo*"). La revisión taxonómica de los géneros representados en el yacimiento de Fonelas P-1 fue realizada por la autora durante el disfrute de una beca de Tesis doctoral (2001-2004) concedida por el Instituto Geológico y Minero de España.

REFERENCIAS

- Agustí, J. y Antón, M. 2002. *Mammoths, Sabertooths and Hominids*. Columbia University Press. 313 pp.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Krijgsman, W., Oms, O. y Parés, J.M. 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth-Science Reviews*, 52, 247-260.
- Alcalá, L. 1994. *Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses- Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 554 pp.
- Alfárez, F., Villalta, J.F. y Moyá, S. 1980. Primera cita en España del antílope más antiguo de Europa, *Eotragus artensis*, GINSBURG y HEINTZ, 1968 (Mammalia, Bovidae), procedente del Orleanense de Córcoles (Guadalajara). *Coloquios de Paleontología*, 36, 41-51.
- Allard, M.W., Miyamoto, M.M., Jarecki, L., Kraus, F. y Tennant, M.R. 1992. DNA systematics and evolution of the artiodactyls family Bovidae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 89 (9), 3972-3976.
- Ansell, W.F.H. 1971. Artiodactyla. En: *The Mammals of Africa: an Identification Manual*, vol 15 (Ed. Meester y Setzer). Smithsonian Institution Press.
- Arambourg, C. 1979. *Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles et Oiseaux)*. Fondation Singer Polignac, 141pp.
- Arribas, A. y Garrido, G. 2008a. Un nuevo jabalí del género *Potamochoerus* (Suidae, Artiodactyla, Mammalia) en el Plioceno superior terminal euroasiático (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). En este volumen.

- Arribas, A. y Garrido, G. 2008b. Los representantes más antiguos del género *Capra* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) en el registro euroasiático (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). En este volumen.
- Athanasiou, A. 1996. Contribution to the study of the fossil mammals of Thessaly (Greece). Tesis Doctoral, Universidad de Atenas. 353 pp.
- Athanassiou, A. 2005. *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854) from the late Pliocene locality of Sésklo (Thessaly, Greece). *Quaternaire*, Hors-Série 2, 137-144.
- Aymard, A. 1854. Ossements fossiles trouvés dans les brèches volcaniques de Sainzelle, Commune de Polignac. *Annales de la Société d'Agriculture, Science, et Arts Commerce du Puy*, 18, 51-54.
- Azanza, B. 1989. *Los Cervidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno de las cuencas del Duero, Tajo, Calatayud-Teruel y Levante*. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza. 387 pp.
- Azanza, B. y Menéndez, E. 1989-1990. Los ciervos fósiles del neógeno español. *Paleontología i Evolució*, 23, 75-82.
- Azanza, B. y Morales, J. 1989. Los artiodáctilos de Huélagu, Huéscar-1 y Cúllar de Baza-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada). *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 289-316.
- Azzaroli, A. 1947. I Cervi fossili della Toscana con particolare riguardo alle specie villafranchiane. *Palaeontographia Italica*, 43, 45-82.
- Azzaroli, A. 1953. The deer of the Weybourn Crag and Forest bed of Norfolk. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 2 (1), 4-96.
- Azzaroli, A. 1977. The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary. *Giornale di Geologia*, 41 (1-2), 61-79.
- Azzaroli, A. 1992. The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany. *Palaeontographia Italica*, 79, 1-41.
- Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G. y Torre, D. 1988. Late Pliocene to early mid- Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 77-100.
- Badiola, A., Astibia, H., Morales, J., Soria, D., Murelaga, X. y Pereda-Suberbiola, X. 2001. Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, Provincia de Zaragoza). *Estudios Geológicos*, 57, 71-88.
- Barone, R. 1976. *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. T.I. Ostéologie. Paris, Vigot Freres, 762 pp.
- Bellani, G.G. 1998. *Los Mamíferos Africanos*. Grijalbo, 320 pp.
- Beninde, J. 1937. Der Merkmalswert des Hirschgeweihes für die paläontologische Systematik der Gattung Cervus. *Paläontologische Zeitschrift*, 19, 52-56.
- Bishop, L., y Hill, A. 1999. Fossil Suidae from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. En: *Fossil Vertebrates of Arabia* (Eds. P. J. Whybrow y A. Hill). Yale University Press, 254-270.
- Boaz, N. 1996. Vertebrate paleontology and terrestrial paleoecology of As Sahabi and the Sirt Basin. En: *The Geology of Sirt Basin Vol I* (Eds. M.J. Salem, A.J. Mouzoughi y O.S. Hammuda), 531-539.
- Bodmer, R.E. y Rabb, G.B. 1992. *Okapia johnstoni*. *Mammalian Species*, 422, 1-8.
- Boeuf, O. 1983. Le site villafranchien de Chilhac (Haute-Loire), France. Étude paléontologique et biostratigraphique. Tesis Doctoral. Universidad de París, 253 pp.
- Boeuf, O., Geraads, D. y Guth, C. 1992. Cervidés Villafranchiens de Blassac-La-Girondie (Haute-Loire, France). *Annales de Paléontologie*, 78 (3), 159-187.
- Bohlin, B. 1926. Die Familie Giraffidae mit besonderer Berücksichtigung der fossilen Formen aus China. *Palaeontologia Sinica*, ser. C, 4, 1-179.
- Bolomey, A. 1965. Contribution à la connaissance de la morphologie de *Pliotragus ardeus*. *Revue Roumaine de Biologie, Série de Zoologie*, 10 (5), 319-323.
- Bonifay, M.F. 1974-1975. "*Hemitragus bonali*" Harlé et Stehlin, « Caprinae » de la Grotte de L'Escale (Saint-Estève-Janson, Bouches-du-Rhône). *Quaternaria*, 18, 215-302.

- Bonis, L. y Bouvrain, G. 1996. Suidae du Miocène supérieur de Grece. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 18, s. C, 1. 107-132.
- Bout, P. y Azzaroli, A. 1952. Stratigraphie et faune du creux de Peyrolles. *Annales de Paléontologie*, 38, 35-56.
- Bouvrain, G., Geraads, D. y Jehenne, Y. 1989. Nouvelles données relatives à la classification des Cervidae (Artiodactyla, Mammalia). *Zoologischer Anzeiger*, 223 (1/2), 82-90.
- Brooke, V. 1878. On the classification of the Cervidae with a synopsis of the existing species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 883-928.
- Brugal, J.P. 1983. *Applications des Analyses Multidimensionnelles à L'étude Squelettique des Membres des Grands Bovidés Pléistocènes (Grottes de Lunel-Viel, Hérault) : Perspectives Evolutives*. Tesis Doctoral, Universidad Aix-Marseille II.
- Brunet, M. y White, T. D. 2001. Deux nouvelles espèces de Suini (Mammalia, Suidae) du continent Africain (Éthiopie, Tchad). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 332, 51-57.
- Bubenik, A.B. 1990. Epigenetical, morphological, physiological and behavioural aspects of evolution of horns, pronghorns, and antlers. En: *Horns, pronghorns, and antlers* (Eds. G.A Bubenik y A.B. Bubenik). Springer-Verlag, 3-113.
- Bukhsianidze, M. y Vekua, A. 2006. *Capra dalii* nov. sp. (Caprinae, Bovidae, Mammalia) at the limit of Plio-Pleistocene from Dmanisi (Georgia). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 256, 159-171.
- Caloi, L., Gliozzi, E., Kotsakis, T., Malatesta, A. y Palombo, M.R. 1986. Osservazioni sulla paleobiogeografia dei mammiferi del Pleistocene Italiano. *Hystrix*, 1, 7-23.
- Capasso-Barbato, L. y Petronio, C.M. 1986. Nuovi resti di Mammiferi del Pleistocene medio-inferiore di Ponte Galeria (Roma). *Bollettino del Servizio Geologico Italiano*, 104, 157-176.
- Carlos-Calero, J.A., Made, J. van der, Mancheño, M.A., Montoya, P. y Romero, G. 2006. *Capra alba* Moyà-Solà, 1987 del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Murcia, España). *Estudios Geológicos*, 62 (1-2), 571-578.
- Carvajal, E. 1928. Nota sobre un yacimiento de fósiles vertebrados en el Plioceno de la provincia de Logroño. V *Congreso Geológico Internacional*, Madrid 1926.
- Chen, G. 1997. The genus *Gazella* Blainville, 1816 (Bovidae, Artiodactyla) from the Late Neogene of Yushe Basin, Shanxi, Province, China. *Vertebrata Palasiatica*, 35 (4), 233-249.
- Churcher, C.S. 1978. Giraffidae. En: *Evolution of African Mammals* (Eds. V.J. Maglio y H.B.S. Cooke). Harvard University Press, 509-535.
- Colucci, A.P. 1993. *Pseudodama farnetensis* piccolo cervide del tardo Villafranchiano proveniente dai riempimenti carsici dell'area fra Apricena e Poggio Imperiale (Fg). Tesis Doctoral. Universidad de Florencia.
- Cooke, H.B.S. 1997. The status of the african fossil suids *Kolpochoerus limnetes* (Hopwood, 1926), *K. phacochoeroides* (Thomas, 1884) and "*K. afarensis*" (Cooke, 1978). *Geobios*, 30 (1), 121-126.
- Cooke, H.B.S. y Wilkinson, A.F. 1978. Suidae and Tayassuidae. En: *Evolution of African Mammals* (Eds. V.J. Maglio y H.B.S. Cooke). Harvard University Press, 435-482.
- Corbert, G.B. y Hill, J.E. 1991. *A World List of Mammalian Species*. Oxford University Press, 243 pp.
- Crégut, E. 1979. La faune de mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales). *Travaux du Laboratoire de Paléontologie Humaine. Préhistoire*, 3 (1), 381 pp.
- Crégut, E. y Guérin, C. 1979. Première découverte en Europe Sud-Occidentale de *Praeovibos priscus* (Mammalia, Artiodactyla, Ovisovinae) dans le gisement Pleistocene moyen Ante-Rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrenees-orientales, France). *Geobios*, 12 (3), 459-465.
- Crégut-Bonnoure, E. 1984. The Pleistocene Ovisovinae of Western Europe : temporo-spatial expansion and paleoecological implications. *Biological Papers of the University of Alaska, Spec. Rept.*, 4, 136-144.
- Crégut-Bonnoure, E. 1988. Balaruc VII (Sète, Hérault), un nouveau gisement à *Hemitragus* Hodgson, 1841 (Mammalia, Bovidae). Intérêt biostratigraphique du genre et de *Capra* Linné, 1758. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 306, sér II, 255-258.

- Crégut-Bonnoure, E. 1992a. Les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène d'Europe : intérêt biostratigraphique, paléocéologique et archéozoologique. *Mémoires de la Société Géologique de France*, n.s., 160, 85-93.
- Crégut-Bonnoure, E. 1992b. Dynamics on bovid migration in Western Europe during the Middle and Late Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 177-185.
- Crégut-Bonnoure, E. 1999. Les petits Bovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia). En: *The Hominids and their environment during the lower and middle Pleistocene of Eurasia*. Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology, Orce 1995 (Eds. J. Gibert, F. Sánchez, L. Gibert y F. Ribot), 191-228.
- Crégut-Bonnoure, E. 2002. *Les Ovibovini, Caprini et Ovis (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pléistocène d'Europe: systématique, évolution et biochronologie*. Tesis Doctoral. Université Claude Bernard, Lyon.
- Crégut-Bonnoure, E. 2006. European Ovibovini, Ovis and Caprini (Caprinae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene: new interpretations. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 256, 139-158.
- Crégut-Bonnoure, E. y Guérin, C. 1996. Famille des Bovidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 62-106.
- Crégut-Bonnoure, E. y Spassov, N. 2002. *Hemitragus orientalis* nov. sp. (Mammalia, Caprinae), un nouveau taxon d'Europe orientale. *Revue de Paléobiologie*, 21 (2), 553-573.
- Croitor, R.V. 2001. Functional morphology of small-sized deer from the Early and Middle Pleistocene of Italy : implication for paleolandscape reconstruction. En: *The World of Elephants, Proceedings of the 1st International Congress* (Eds. G. Cavaretta, P. Giola, M. Mussi y M.R. Palombo), 97-102.
- Croitor, R. 2006. Early Pleistocene small-sized deer of Europe. *Hellenic Journal of Geosciences*, 41, 89-117.
- Croitor, R. y Bonifay, M.F. 2001. Étude préliminaire des cerfs du gisement Pléistocène inférieur de Ceysaguet (Haute-Loire). *Paléo*, 13, 129-144.
- Croizet, J.B. y Jobert, A. 1828. *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Clermont-Ferrand, Paris, 226 pp.
- Crusafont, M. 1952. Los Jiráfidos fósiles de España. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico de Barcelona*, 8.
- Crusafont, M. 1961. Super-Familie Giraffoidea Simpson, 1931. En: *Traité de Paléontologie*. Tome VI (Ed. J. Piveteau), 1022-1037.
- Dagg, A.I. 1971. *Giraffa camelopardalis*. *Mammalian Species*, 5, 1-8.
- Dawkins, W. B. 1883. On the alleged existence of *Ovibos moschatus* in the Forest Bed and its range in space and time. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 39, 575-581.
- Daxner, G. y Thenius, E. 1965. Ergebnisse der Revision der altquartären wildziegen (Mammalia, Bovidae) von Hundsheim in Niederösterreich. *Anzeiger Mathem.-Naturw. Akademie der Wissenschaften*, 6, 97-103.
- De Giuli, C. 1986. Late Villafranchian faunas of Italy: the Selvella Local Fauna in the southern Chiana Valley - Umbria. *Palaeontographia Italica*, 74, 11-50.
- De Giuli, C. y Heintz, E. 1974. *Croizetoceros ramosus* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) de Montopoli, nouvel élément de la faune villafranchienne d'Italie. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, sér. A*, 81, 241-251.
- De Giuli, C. y Masini, F. 1983. A new element of the Late Villafranchian (Tasso Unit) faunas of Italy : occurrence of Ovibovini (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) in the fauna of Casa Frata (Upper Valdarno, Tuscany). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 22 (3), 271-280.
- De Giuli, C. y Masini, F. 1986. Late Villafranchian faunas in Italy: the Casa Frata Local Fauna (Upper Valdarno, Tuscany). *Palaeontographia Italica*, 74, 1-9.
- De Giuli, C., Masini, F. y Torre, D. 1986. The Latest Villafranchian Faunas in Italy: the Pirro Nord Fauna (Apricena, Gargano). *Palaeontographia Italica*, 74, 51-62.

- Delpéch, F. y Guérin, C. 1996. Famille des Cervidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Pathou-Mathis). Masson, 47-62.
- Depéret, C. y Mayet, L. 1911. Le gisement de mammifères pliocènes de Senèze (Haute-Loire). *Association Française pour l'avancement des Sciences, Comptes Rendus Congrès de Dijon*, 14 pp.
- Depéret, C., Mayet, L. y Roman, F. 1923. Les éléphants pliocènes. *Annales de l'Université de Lyon Sciences Médecine*, 42, 221 pp.
- Di Stefano, G. y Petronio, C. 1998. Origin of and relationships among *Dama*-like cervids in Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 207, 37-55.
- Dmitrieva, E.L. 1977. Neogene antelopes of Mongolia and adjacent territories. The joint Soviet-Mongolian Paleontological expedition. *Transaction*, 6.
- Dong, W. 1996. Les Cervidae (Artiodactyla) rusciniens (Pliocène) du Languedoc et du Roussillon (France). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, sér. 4, 18, sec. C (1), 133-163.
- Dubois, E. 1904a. Over een equivalent van het Cromer Forest-Bed in Nederland. *Kon. Academie van Wetenschappen, Verslag van de Gewone Vergadering der Wisen Naturukwrdige Afcleeling*, 13, 243-251.
- Dubois, E. 1904b. On an equivalent of the Cromer Forest Bed in The Netherlands. *Proceedings Kon. Nederland Akademie Wetenschappen. Section Sciences*, 7 (3), 214-222.
- Dubois, E. 1904c. Corrigenda en addenda bij de mededeeling van den Heer Eugène Dubois: "Over een equivalent van het Cromer Forest-Bed in Nederland". *Kon. Academie van Wetenschappen, Verslag van de Gewone Vergadering der Wisen Naturukwrdige Afcleeling*, 13, 453-454.
- Dubrovo, I.A. y Burchak-Abramovich, N. I. 1986. New data on the evolution of Bovine of the tribe Bovini. *Quartärpaläontologie*, 6, 13-21.
- Duvernois, M. P. 1989. Les *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien inférieur d'Europe occidentale. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 309, sér. II, 767-775.
- Duvernois, M.P. 1990. Les *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien d'Europe occidentale. Systématique, évolution, biostratigraphie, paléoécologie. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 113, 213 pp.
- Duvernois, M.P. y Guérin, C. 1989. Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, 22 (5), 339-379.
- Eisenmann, V., Ballezio, R., Beden, M., Faure, M., Geraads, D., Guérin, C. y Heintz, E. 1983. Nouvelle interprétation biochronologique des grands mammifères d'Ubeidiya, Israel. *Geobios*, 16 (5), 629-633.
- Emerson, B.C. y Tate, M.L. 1993. Genetic analysis of evolutionary relationships among deer (subfamily Cervinae). *Journal of Heredity*, 84, 266-273.
- Fejfar, O. 1961. Review of Quaternary Vertebrata in Czechoslovakia. *Instytut Geologiczny*, 36.
- Flerov, K.K. 1979. Systematics and evolution. En: *European bison. Morphology, Systematics, Evolution, Ecology* (Ed. E.V. Sokolov). Nauka Publ., Moscú, 9-127.
- Fraipont, J. 1908. L'okapi. Ses affinités avec les giraffides vivant et fossiles. *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique*, 12, 1097-1130.
- Garrido, G. 2006. Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranchiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. 2008a. La asociación de los géneros *Croizetoceros*, *Metacervoceros* y *Eucladoceros* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) en el yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). En este volumen.
- Garrido, G. 2008b. La muestra más moderna y completa conocida de *Gazellospira torticornis* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Europa occidental (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). En este volumen.
- Garrido, 2008c. *Praeovibos* sp. (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia): la primera cita del género en el Plioceno superior Terminal de Eurasia (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). En este volumen.

- Garrido, G. 2008d. Primera cita de *Leptobos etruscus* (Falconer, 1868) (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) en la Península Ibérica (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). En este volumen.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2003. Primer registro de *Leptobos etruscus* (Falconer, 1868) (Mammalia, Artiodactyla) en la Península Ibérica: aportaciones a la taxonomía de los bovinos villafranquienses. *Geotemas*, 5, 85-86.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2008. Sobre la única población conocida del jiráfido *Mitilanotherium* (Giraffidae, Artiodactyla, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Europa occidental (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). En este volumen.
- Gatesy, J., Amato, G., Vrba, E., Schaller, G. y DeSalle, R. 1997. A cladistic analysis of mitochondrial ribosomal DNA from Bovidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 7, 303-319.
- Gatesy, J., Yelon, D., DeSalle, R. y Vrba, E. 1992. Phylogeny of the Bovidae (Artiodactyla, Mammalia), based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 9, 433-446.
- Gentry, A.W. 1970. Revised classification for *Makapania broomi* Wells and Cooke (Bovidae, Mammalia). *Palaeontologia Africana*, 13, 63-67.
- Gentry, A.W. 1971. The earliest goats and other antelopes from the Samos Hipparion Fauna. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 20 (6), 229-296.
- Gentry, A.W. 1978. Bovidae. En: *Evolution of African Mammals*. (Eds. V.J. Maglio y H.B.S.Cooke). Harvard University Press, 540-572.
- Gentry, A.W. 1992. The subfamilies and tribes of the family Bovidae. *Mammal Review*, 22 (1), 1-32.
- Georgiadis, N.J., Kat, P.W., Oketch, H. y Patton, J. 1991. Allozyme divergence within the Bovidae. *Evolution*, 44, 2135-2149.
- Geraads, D. 1986a. Remarques sur la systématique et la phylogénie des Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia). *Geobios*, 19 (4), 465-477.
- Geraads, D. 1986b. Les Ruminants du Pléistocène d'Oubéidiyeh (Israël). En: *Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jordain a Oubeidiyeh* (Ed. E. Tchernov). Mémoires et Travaux du Centre de Recherche Français de Jérusalem n° 5, Association Paleorient. Paris, 169-170.
- Geraads, D. 1990. Contribution des cervidés à la chronologie des débuts de l'occupation humaine en Europe occidentale. *Quaternaire*, 3-4, 167-174.
- Geraads, D. 1992. Phylogenetic analysis of the Bovini (Mammalia: Artiodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 104, 193-207.
- Geraads, D. 1993. *Kolpochoerus phacochoeroides* (Thomas, 1884) (Suidae, Mammalia), du Pliocène supérieur de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 26 (6), 731-743.
- Germonpré, M. 1983. Les mammifères de la Formation de la Campine. *Bulletin van de Belgische Vereniging voor Geologie*, 92 (2), 111-123.
- Gromova, I.M. y Baranova, G. I. 1981. *Catalogue des Mammifères de l'URSS du Pliocène à l'Actuel*. Nauka édit., Leningrad, 455 pp.
- Groves, C.P. y Grubb, P. 1987. Relationships of living deer. En: *Biology and management of the Cervidae* (Ed. C.M. Wemmer). Smithsonian Institution Press, Washington, 21-59.
- Groves, C.P. y Grubb, P. 1993. The Suborder Suiformes. En: *Pigs, peccaries, and hippos: status survey and conservation action plan* (Ed. W.L.R. Oliver). IUCN, Gland, Switzerland, 202 pp.
- Groves, P. y Shields, G.F. 1996. Phylogenetics of the Caprinae based on Cytochrome b sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5 (3), 467-476.
- Grubb, P. 1993a. The Afrotropical suids: *Potamochoerus*, *Hylochoerus* and *Phacochoerus*. En: *Pigs, peccaries, and hippos: status survey and conservation action plan* (Ed. W.L.R. Oliver). IUCN, Gland, Switzerland, 202 pp.
- Grubb, P. 1993b. Order Artiodactyla. En: *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference* (Eds. D.E. Wilson y D.M. Reeder). Smithsonian Institution Press, Washington, 377-414.

- Grubb, P. 2001. Review of family-group names of living bovids. *Journal of Mammalogy*, 82 (2), 374-388.
- Guérin, C. 1965. *Gallogoral* (nov. gen.) *meneghinii* (Rütimeyer, 1878) un rupicapriné du Villafranchien d'Europe occidentale. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 11, 353 pp.
- Guérin, C. 1996a. Ordre des Artiodactyles I, Generalités. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 33-40.
- Guérin, C. 1996b. Famille des Suidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 40-43.
- Guérin, C. y Faure, M. 1985. Les Suidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pliocene de la Formation de Perpignan (Roussillon). *Abstracts du Colloque Hommage à Charles Depéret*, Perpignan, 22.
- Hamilton, W.R. 1973. The Lower Miocene Ruminants of Gebel Zelten, Libya. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, 21 (3), 75-150.
- Hamilton, W.R. 1978. Fossil giraffes from the Miocene of Africa and a revision of the phylogeny of the Giraffoidea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 283 (996), 165-229.
- Harington, C.R. 1977. *Pleistocene mammals of the Yukon Territory*. Tesis Doctoral. Universidad de Alberta, Edmonton, 1060 pp.
- Harris, J.M. y White, T. D. 1979. Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Transactions of the American Philosophical Society*, 69 (2), 1-128.
- Hart, J.A. 1992. Forage selection, forage availability, and use of space by okapi (*Okapia johnstoni*), a rainforest giraffe in Zaire. En: *Ongulés/Ungulates 91* (Eds. F. Spitz, G. Janeau, G. González y S. Aulagnier). S.F.E.P.M.-I.R.G.M. Paris-Toulouse, 217-221.
- Hartl, G.B., Burger, H., Willing, R. y Suchentruck, F. 1990. On the biochemical systematics of the Caprini and Rupicaprini. *Biochemical Systematic Ecology*, 18, 175-182.
- Hassanin, A. y Douzery, E.J.P. 1999. The tribal radiation of the Family Bovidae (Artiodactyla) and the evolution of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13 (2), 227-243.
- Heintz, E. 1963. Les caractères distinctifs entre métatarses de Cervidae et Bovidae actuels et fossiles. *Mammalia*, 27, 200-209.
- Heintz, E. 1966. La présence de *Gazellospira torticornis* Aymard (Ruminant) dans le gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). Essai de répartition géographique et stratigraphique. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7 (8), 25-30.
- Heintz, E. 1970. Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. C*, 22, 1-303.
- Heintz, E. 1974. Les populations de *Croizetoceros ramosus* (Cervidae, Mammalia) dans le temps et dans l'espace. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 16, 411-417.
- Heintz, E. 1976. Le bois de *Croizetoceros ramosus pueblensis*, Cervidé de la faune villafranchienne de la Puebla de Valverde, Teruel (Espagne). *Estudios Geológicos*, 32, 569-572.
- Heintz, E. y Aguirre, E. 1976. Le bois de *Croizetoceros ramosus pueblensis*, cervidé de la faune villafranchienne de la Puebla de Valverde, Teruel (Espagne). *Estudios Geológicos*, 32, 569-572.
- Heintz, E., Brunet, M., Battail, B. y Jehenne, Y. 1990. The main features of the Cervid palaeobiogeography. *Quartärpaläontologie*, 8, 79-82.
- Hooijer, D.A. 1958. An early Pleistocene mammalian fauna from Bethlehem. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 3, 265-292.
- Howell, A.B. 1944. *Speed in Animals*. University of Chicago Press. 270 pp.
- Janis, C.M y Lister, A. 1985. The morphology of the lower fourth premolar as a taxonomy character in the Ruminantia (Mammalia: Artiodactyla), and the systematic position of Triceromeryx. *Journal of Paleontology*, 59 (2), 405-410.

- Janis, C.M. y Scott, K.M. 1987. The interrelationships of higher ruminant families with special emphasis on the members of the Cervoidea. *American Museum Novitates*, 2893, 1-85.
- Jehenne, Y. 1977. Description du premier crâne du genre *Prodremotherium* FILHOL, 1877 (Ruminant primitif de l'Oligocène eurasiatique). *Geobios*, mem. esp. 1, 233-239.
- Kahlke, H.D. 1961. Revision der Säugetierfaunen der klassischen deutschen Pleistozän-Fundstellen von Süssenborn, Mosbach und Taubach. *Geologie*, 10, 493-532.
- Kahlke, H.D. 1964. Early middle Pleistocene (Mindel/Elster) *Praeovibos* and *Ovibos*. *Commentationes Biologicae*, 26 (5), 1-17.
- Kahlke, H.D. 1997. Die Cerviden-Reste aus dem Untepleistozän von Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)* 1. (Ed. R.D. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 181-276.
- Kahlke, H.D. 2001. Neufunde von Cerviden-resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)* 2. (Ed. R.D. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 461-482.
- Kaiser, T.M. y Croitor, R. 2004. Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceysaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas*, 26 (4), 661-674.
- Kingdon, J. 1982. *East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa*, vol III. Academic Press, London.
- Kingdon, J. 1997. *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Academic Press, London.
- Kostopoulos, D.S. 1996. *The Plio-Pleistocene Artiodactyles from Macedonia, Greece. Systematics, Palaeoecology, Biochronology, Biostratigraphy*. Tesis Doctoral. Universidad de Salónica, 532 pp.
- Kostopoulos, D. 1997. The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrate, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site "Apollonia-1", Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas*, 19 (4), 845-875.
- Kostopoulos, D.S y Athanassiou, A. 2005. In the shadow of bovids: suids, cervids and giraffids from the Plio-Pleistocene of Greece. *Quaternaire*, Hors-Série 2, 179-190.
- Kostopoulos, D.S. y Koufos, G.D. 1994. The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance, preliminary report. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 318, sér. 2, 1267-1272.
- Koufos, G. 2001. The Villafranchian mammalian faunas and biochronology of Greece. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 40 (2), 217-223.
- Kretzoi, M. 1942. Der Moschusochs in Ungarn. *Földtani Közlöny*, 72, 357-363.
- Kunst, C.E. 1937. *Die Niederländischen Pleistozänen Hirsche*. Tesis Doctoral. Universidad de Leiden, 126 pp.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London, 317 pp.
- Kurtén, B. y Anderson, E. 1980. *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press, New York, 442 pp.
- Lankester, R.E. 1907. On the existence of rudimentary antlers in the okapi. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1907, 126-135.
- Laville, H., Prat, F. y Thibault, C. 1972. Un gisement à faune du Quaternaire moyen : la grotte de l'Eglise à Cénat-et-Saint-Julien (Dordogne). *Quaternaria*, 16, 71-119.
- Lehmann, U. 1957. Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb.). *Mitteilungen der Geologischen Staatsinst. Hamburg*, 26, 60-99.
- Lent, P. C. 1988. *Ovibos moschatus*. *Mammalian Species*, 302, 1-9.
- Lowenstein, J.M. 1986. Bovid relations based on serum immunology. *South African Journal of Science*, 82, 77-78.
- Ludt, C., Schroeder, W, Rottmann, O. y Kuehn, R. 2004. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 1064-1083.

- Lumley, H. de, Kahlke, H.D., Moigne, A.M. y Moulle, P.E. 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie*, 92 (2), 465-496.
- Made, J. van der 1998. Ungulates from Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternaire*, 9 (4), 267-281.
- Made, J. van der 1999a. Ungulates from Atapuerca TD 6. *Journal of Human Evolution*, 37, 389-413.
- Made, J. van der 1999b. On *Euraxis*, on the rules of the ICZN, on methodology. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte*, 11, 676-678.
- Made, J. van der 2001. Les Ongulés d'Atapuerca. Stratigraphie et biogéographie. *L'Anthropologie*, 105 (1), 95-113.
- Made, J. van der y Moyà-Solà, S. 1989. European Suinae (Artiodactyla) from the Late Miocene onwards. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 28 (2-3), 329-339.
- Made, J. van der y Mazo, A.V. 2001. Spanish Pleistocene Proboscidean diversity as a function of climate. En: *The World of Elephants, Proceedings of the 1st International Congress* (Eds. G. Cavaretta, P. Giola, M. Mussi y M.R. Palombo), 214-218.
- Manceau, V., Despres, L., Bouvet, J. y Taberlet, P. 1999. Systematics of the genus *Capra* inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13 (3), 504-510.
- Martínez, B., Espigares, M.P. y Ros, S. 2003. Estudio preliminar de las asociaciones de grandes mamíferos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Orce, Granada, España) (Informe de las campañas de 1999-2002). En: *El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria científica campañas 1999-2002*. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía. 115-136.
- Martínez-Navarro, B., Turq, A., Agustí, J. y Oms, O. 1997. Fuente Nueva-3 (Orce, Granada, Spain) and the first human occupation of Europe. *Journal of Human Evolution*, 33, 611-620.
- Mathee, C.A. y Davis, S.K. 2001. Molecular insights into the evolution of the Family Bovidae: a nuclear DNA perspective. *Molecular Biology and Evolution*, 18 (7), 1220-1230.
- Matthew, W.D. 1929. Reclassification of the Artiodactyls families. *Bulletin of the Geological Society of America*, 40, 403-408.
- Mazza, P.P.A., Bertini, A. y Magi, M. 2004. The Late Pliocene site of Poggio Rosso (Central Italy): taphonomy and palaeoenvironment. *Palaios*, 19, 227-248.
- McDonald, D. 1999. *The Encyclopedia of Mammals*. Barnes y Noble Books, 895 pp.
- McDonald, J.N., Clayton E. R. and Harington, C. R.. 1991. Taxonomy and zoogeography of the musk ox genus *Praeovibos* Staudinger, 1908. *Illinois State Museum Scientific Papers*, 23, 285-314.
- McKenna, M. y Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press. 631 pp.
- Menéndez, E. 1987. Cérvidos del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena-2, Orce (Granada, España). *Paleontología i Evoució*, mem. esp. 1, 129-181.
- Meng, J. y McKenna, M.C. 1998. Faunal turnovers of Palaeogene mammals from the Mongolian Plateau. *Nature*, 394, 364-367.
- Merla, G. 1949. I Leptobos italiani. *Palaeontographia Italica*, 46, 41-155.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbado, L.J., Fumanal, M.P., Made, J. van der, Marín, J.M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. y Szyndlar, Z. 1999. La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos*, 55, 127-161.
- Morales, J. 1981. *Venta del Moro, su macrofauna de mamíferos, bioestratigrafía continental del Mioceno final mediterráneo*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 340 pp.
- Morales, J. y Soria, D. 1995. Artiodáctilos. En: *Paleontología 3* (Vol. 2), Mamíferos (2ª parte) (Ed. B. Meléndez). Paraninfo, 27-90.
- Moullé, P.E., Echassoux, A. y Martínez-Navarro, B. 2004. *Ammotragus europaeus*: une nouvelle espèce de Caprini (Bovidae, Mammalia) du Pléistocène inférieur à la grotte du Vallonet (France). *Comptes Rendus Palevol*, 3, 663-673.

- Mourer-Chauviré, C. y Renault-Miskovsky, J. 1980. Le paléoenvironnement des chasseurs de Terra Amata (Nice, Alpes-Maritimes) au Pléistocène moyen. La flore et la faune de grands mammifères. *Geobios*, 13, 279-287.
- Mourer-Chauviré, C., Philippe, M., Quinif, Y., Chaline, J., Debard, E., Guérin, C. y Hugueney, M. 2003. Position of the palaeontological site Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), in the European Pleistocene chronology. *Boreas*, 32 (3), 521–531.
- Moyà-Solà, S. 1987. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontología i Evolució*, mem. esp. 1, 181-235.
- Moyà-Solà, S. y Menéndez, E. 1986. Los Artiodáctilos (Bovidae y Cervidae, Mammalia) del Pleistoceno inferior de Europa occidental: ensayo de síntesis. *Paleontología i Evolució*, 20, 289-295.
- Neas, J.F. y Hoffmann, R.S. 1987. *Budorcas taxicolor*. *Mammalian Species*, 277, 1-7.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Vols. I y II. Johns Hopkins University Press.
- Oliver W.L.R. (ed.). 1993. *Pigs, Peccaries and Hippos: Status Survey and Conservation Action Plan*, IUCN, 202 pp.
- Oliver, W.L.R. 1995. Taxonomy and conservation status of the Suiformes, an overview. *Ibex J.M.E.*, 3, 3-5.
- Pales, L. y Garcia, M. 1981. *Atlas ostéologique pour servir à l'identification des mammifères du Quaternaire*. 2 vol. 252 p.
- Petrocchi, C. 1956. I *Leptobos* di Sahabi. *Bolletino della Società Geologica Italiana*, 75 (1), 206-238.
- Petronio, C. 1979. *Dama nestii eurygonos* Azz. di Capena (Roma). *Geologica Romana*, 18, 105-125.
- Petronio, C. y Sardella, R. 1997. Remarks on the biochronology of the mammal fauna from Ponte Galeria (Rome, Italy). *Geitalia*, 1(2), 258-260.
- Pfeifer, T. 1997. *Dama (Pseudodama) reichenau* (Kahlke, 1996) (Artiodactyla, Cervidae, Cervini) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden-Biebrich). *Mainzer Naturwiss. Arch.*, 35, 31-59.
- Phillippe, M., Mourer-Chauviré, C. y Evin, J. 1980. Les gisements paléontologiques quaternaires des Causses de Martel et de Gramat (Corrèze et Lot) : faunes et chronologie. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle*, 18, 57-67.
- Pickford, M. 1993. Old World Suoid: systematics, phylogeny, biogeography and biostratigraphy. *Paleontología i Evolució*, 26-27, 237-269.
- Pilgrim, G.E. 1939. The fossil Bovidae of India. *Memories of the Geological Survey of India*, n.s., 26 (1), 356pp.
- Pilgrim, G.E. y Schaub, S. 1939. Die schraubenhörnige Antilope des europäischen Oberpliocaens und ihre systematische Stellung. *Abhandlungen Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, 62, 1-30.
- Radulesco, C. y Samson, P. 1990. The Plio-Pleistocene mammalian succession of the Oltet Valley, Dacic Basin, Romania. *Quartärpaläontologie*, 8, 225-232.
- Randi, E., Fusco, G., Lorenzini, R., Toso, S. y Tosi, G. 1991. Allozyme divergence and phylogenetic relationships among *Capra*, *Ovis* and *Rupicapra* (Artiodactyla, Bovidae). *Heredity*, 67, 281-286.
- Randi, E., Mucci, N., Claro-Hergueta, F., Bonnet, A. y Douzery, J.P. 2001. A mitochondrial DNA control region phylogeny of the Cervinae: speciations in *Cervus* and implications for conservation. *Animal Conservation*, 4, 1-11.
- Romer, A.S. 1971. *Vertebrate Palaeontology*. University of Chicago Press. 468 pp.
- Rose, K.D. 1996. On the origin of the order Artiodactyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 93, 1705-1709.
- Rüttimeyer, L. 1877-1878. Die Rinder der Tertiär Epoche nebst Vorstudien zu einer Natürlichen Geschichte der Antilopen. *Abhandlungen Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, 4-5, 208 pp.
- Samson, P. y Radulesco, C. 1966. Sur la présence des Girafidés dans le Villafranchien supérieur de Roumanie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte*, 588-594.
- Savage, R.J.G. y Long, M.R. 1991. *Evolución de los Mamíferos. Guía Ilustrada*. Akal, 258 pp.
- Schaub, S. 1923. Neue und wenig bekannte Cavicornier von Senèze. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 18, 281-295.

- Schaub, S. 1928. Die Antilopen des Toskanischen Oberpliocäns. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 21, 259-266.
- Schaub, S. 1932. Die Ruminantier des ungarischen Praeglacialis. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 25, 319-330.
- Schaub, S. 1941. Die kleine Hirschart aus dem Oberpliocäen von Senèze (Haute-Loire). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 34 (2), 264-271.
- Schaub, S. 1943. Die oberpliocäene Säugtierfauna von Senèze (Haute-Loire) und ihre verbreitungs geschichtliche Stellung. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 36 (2), 270-289.
- Scherz, E. 1937. *Praeovibos* aus dem Mosbacher Sanden (*Praeovibos schmidtgeni* nov. sp.). *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereins*, 26, 79-87.
- Schlosser, M. 1904. Die fossilen Cavicornia von Samos. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients*, 17, 21-118.
- Schlosser, M. 1924. Über die systematische Stellung jungtertiärer Cerviden. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Jahrg.*, 634-640.
- Sharapov, S. 1974. *Sogdianotherium*, a new genus of the family Giraffidae from the Upper Pliocene of Tadzhikistan. *Paleontological Journal*, 4, 517-521.
- Sher, A.V. 1974. Pleistocene mammals and stratigraphy of the far northeast USSR and North America. *Internat. Geological Review*, 16 (7-10), 284 pp.
- Sher, A. 1992. Beringian fauna and early Quaternary mammalian dispersal in Eurasia: ecological aspects. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 125-133.
- Sickenberg, O. 1967. Die Unterpleistozäne fauna von Wolacks (Griech-Mazedonien). I.-Eine neue giraffe (*Macedonitherium martinii* nov. gen. nov. spec.) aus dem unteren pleistozän von griechenland. *Annales Geologiques des Pays Helleniques*, 18, 314-330.
- Simpson, C.D. 1984. Artiodactyls. En: *Orders and families of Recent mammals of the world* (Eds. S. Anderson y J.K. Jones). John Wiley y Sons, 563-588.
- Simpson, G.G. 1945. The principle of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 85, 350 pp.
- Singer, R. y Boné, E.L. 1960. Modern giraffes and the fossil giraffids of Africa. *Annals of the South African Museum*, 45 (4), 375-603.
- Soergel, W. 1941. Der Moschusochse aus den altdiluvialen Kiesen von Süßenborn. *Beiträge zur Geologie von Thüringen*, 6 (3/4), 138-149.
- Solounias, N. y Moelleken. 1991. Evidence for the presence of ossicones in *Giraffokeryx punjabiensis* (Giraffidae, Mammalia). *Journal of Mammalogy*, 72, 215-217.
- Solounias, N., Barry, J.C., Bernor, R.L., Lindsay, E.H. y Raza, S.M. 1995. The oldest bovid from the Siwaliks, Pakistan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(4), 806-814.
- Soto, E. y Morales, J. 1985. Grandes mamíferos del yacimiento Villafranchiense de Casablanca-1, Almenara (Castellón). *Estudios Geológicos*, 41, 243-249.
- Spaan, A. 1992. A revision of the deer from Tegelen (province of Limburg, The Netherlands). *Scripta Geologica*, 98, 1-85.
- Spassov, N. 2000. Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of Bulgaria and South Europe. *Historia Naturalis Bulgarica*, 12, 89-128.
- Staudinger, W. 1908. *Praeovibos priscus* nov. gen. et nov. sp., ein Vertreter einer *Ovibos* nahestehenden Gattung aus dem Pleistocän Thüringens. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 481-502.
- Stehlin, H.G. 1923. Die oberpliocäene Fauna von Senèze (Haute-Loire). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 28 (2), 268-281.
- Teilhard de Chardin, P. y Trassaert, M. 1938. Cavicornia of South-Eastern Shansi. *Palaeontologica Sinica*, C, 6.
- Theniuss, E. 1969. *Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere*. Berlin.

- Thenius, E y Hofer, H. 1960. *Stammesgeschichte der Säugetiere. Eine Uebersicht über Tatsachen und Probleme der Evolution der Säugetiere*. Springer-Verlag, Berlin. 322 pp.
- Thomas, H. 1984. Les origines africaines des Bovidae Miocènes des lignites de Grosseto (Toscane, Italie). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 4 (6C), 81-101.
- Torre, D., Ficarelli, G., Masini, F., Rook, L. y Sala, B. 1992. Mammal dispersal events in the Early Pleistocene of Western Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 51-58.
- Valli, A. 2001. *Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme): nouvelles donees paleontologiques (Cervidae, Bovinae) et taphonomiques. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 153, 275 pp.
- Van Valen, L.M. 1971. Toward the origin of artiodactyls. *Evolution*, 25, 523-529.
- Vekua, A. 1996. Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, 42, 77-180.
- Villalta, J.F. 1952. Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villarroya (Logroño). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 64, 3-204.
- Viret, J. 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 4, 200 pp.
- Viret, J. 1961. Artiodactyla. En: *Traité de Paleontologie*. Tomo VI, vol. I. (Ed. J. Piveteau). Masson, 887-1084.
- Vislobokova, I. 1992. Neogene deer in Eurasia. *Paleontologia i Evolució*, 24-25, 149-154.
- Vislobokova, I., Dmitrieva, E. y Kalmykov, N. 1995. Artiodactyls from the Late Pliocene of Udunga, western Trans-Baikal, Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15 (1), 146-159.
- Von Koenigswald, G.H.R. 1934. Zur stratigraphie des javanischen Pleistocän. *De ingenieur in Nederlandsch-Indië*, 1 (4), 185-201
- Vos, J. de, Mol, D. y Reumer, J.W.F. 1995. Early Pleistocene Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Oosterschelde (the Netherlands), with a revision of the cervid genus *Eucladoceros* Falconer, 1868. *Deinsea*, 2, 95-121.
- Vrba, E. 1985. African Bovidae: Evolutionary events since the Miocene. *South African Journal of Science*, 81, 263-266.
- Webb, S.D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. *Paleobiology*, 2 (3), 220-234.
- White, T.D. 1995. African omnivores: global climatic change and Plio-Pleistocene Hominids and Suids. En: *Paleoclimate and Evolution, with emphasis on Human Origins* (Eds. E.S.Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge y L.H. Burckle). Yale University Press, 369-384.
- Zhai, Y. y Cai, T. 1984. The Tertiary System of Gansu Province. *Gansu Geology*, 1-40.

