

LA ASOCIACIÓN DE LOS GÉNEROS *CROIZETOCEROS*, *METACERVOCEROS* Y *EUCLADOCEROS* (CERVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) EN EL YACIMIENTO DE FONELAS P-1 (CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

THE ASSOCIATION OF THE GENERA *CROIZETOCEROS*, *METACERVOCEROS* AND *EUCLADOCEROS* (CERVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) AT THE FONELAS P-1 SITE (GUADIX BASIN, GRANADA)

Guíomar 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 describen en este trabajo los materiales atribuidos a la Familia Cervidae procedentes del yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18), recuperados durante las excavaciones paleontológicas de 2001 y 2002. Entre ellos es posible determinar tres taxones: *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp., una nueva cronosubespecie del Villafranchiense superior ibérico; *Metacervoceros rhenanus philisi*, el cual constituye el registro más moderno conocido de *M. rhenanus* en la Península Ibérica; y *Eucladoceros* sp.

PALABRAS CLAVE: *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp., *Metacervoceros rhenanus philisi*, *Eucladoceros* sp., Plioceno superior terminal, España.

ABSTRACT

This work describes material assigned to the family Cervidae recovered from the Fonelas P-1 site (MNQ-18 zone) during palaeontological excavations undertaken in 2001 and 2002. Three taxa are discernable: *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. (a new chronosubspecies from the Iberian Upper Villafranchian), *Metacervoceros rhenanus philisi* (the youngest record of *M. rhenanus* for the Iberian Peninsula), and *Eucladoceros* sp.

KEYWORDS: *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp., *Metacervoceros rhenanus philisi*, *Eucladoceros* sp., late Upper Pliocene, Spain.

INTRODUCCIÓN

En el yacimiento granadino de Fonelas P-1 (zona MNQ 18), de cronología Plioceno superior terminal, es posible constatar una asociación de tres géneros de cérvidos presente en varios yacimientos villafranquienses de Europa occidental, tales como Perrier, Coupet, Chilhac, Senèze, La Puebla de Valverde, Saint Vallier o Nogaret, entre otros. En estos enclaves aparecen representados tres taxones de cérvidos de diferente tamaño: una especie de pequeño tamaño (*Croizetoceros ramosus*), una especie de talla intermedia (*Metacervoceros rhenanus*) y un género de gran tamaño (*Eucladoceros*).

REGISTRO DE *Croizetoceros ramosus* (Croizet y Jobert, 1828)

Los antecedentes históricos de *Croizetoceros ramosus* pueden resultar algo confusos debido a que en varias ocasiones se han clasificado como "*ramosus*" fósiles de otras especies de cérvidos de pequeño tamaño. En 1828 Croizet y Jobert incluyen los cérvidos registrados en Etouaires en dos subgéneros, *Cataglochis* y *Anoglochis*, los cuales carecen totalmente de valor taxonómico ya que agrupan varias especies sin relaciones filogenéticas reconocidas. Además, estos autores jamás elaboran una descripción detallada de los mismos, por lo que es imposible identificar el ejemplar tipo de cada subgénero (Heintz, 1970). Unos años más tarde Pomel (1853) clasifica detalladamente estos materiales incluyendo *Cervus ramosus* en el subgénero *Anoglochis*, junto con las especies *Cervus ardeus* y *Cervus cladocerus*. En 1884 Depéret identifica en el Plioceno de Roussillon la variedad *Cervus ramosus* raza *pyrenaicus*, fósiles que más tarde Viret (1954) considera pertenecientes a una especie diferente, sin relación alguna con el *Croizetoceros* villafranquiense. Depéret introdujo para esta nueva variedad el subgénero *Polycladus*. Schlosser (1924) eleva el término *Polycladus* a nivel genérico, clasificando esta especie como *Polycladus ramosus*.

Por otra parte, Teilhard de Chardin y Piveteau (1930) introducen el género *Cylindrocervus* para nominar a la especie "*Cervus*" *ramosus*. Por el contrario, tanto Azzaroli (1953) como Kurtén (1968) adoptan el género *Anoglochis*, un término propuesto previamente por Croizet y Jobert (1828) como subgénero, denominando a la especie villafranquiense *Anoglochis ramosus*. Sin embargo, en años posteriores otros autores prefieren continuar utilizando la nomenclatura original, *Cervus ramosus* (Viret, 1954).

Finalmente Heintz (1970) realiza una revisión exhaustiva de los cérvidos villafranquienses de España y Francia, argumentando que la especie "*ramosus*" no guarda relación alguna con las demás especies fósiles de cérvidos conocidas, ni reconoce relaciones de parentesco con ninguno de los taxones actuales, constituyendo por tanto una rama aislada que merece un género independiente. Este autor es el primero en introducir el término *Croizetoceros*, cuya diagnosis es a su vez la diagnosis específica de *Croizetoceros ramosus*. Desde este momento queda firmemente establecida la utilización del género *Croizetoceros* para clasificar a este pequeño cérvido villafranquiense.

Sinonimias

- 1828. *Cervus ramosus* - Croizet y Jobert
- 1853. *Cervus (Anoglochis) ramosus* - Pomel
- 1920. *Cervus (Polycladus) ramosus* - Portis
- 1930. *Cylindrocervus ramosus* - Teilhard de Chardin y Piveteau
- 1941. *Cervus ramosus* - Schaub

1953. *Cervus ramosus* - Lehman
1953. *Anoglochis ramosus* - Azzaroli
1954. *Cervus ramosus* - Viret
1964. *Cervus ramosus* - Crusafont-Pairó *et al.*
1965. *Cervus ramosus* - Bolomey
1968. *Anoglochis ramosus* - Kurtén
1970. *Croizetoceros ramosus* - Heintz
1974. *Croizetoceros ramosus* - Heintz
1974. *Croizetoceros ramosus* - De Giuli y Heintz
1976. *Croizetoceros ramosus* - Heintz
1976. *Croizetoceros ramosus* - Heintz y Aguirre
1989. *Croizetoceros ramosus* - Azanza y Morales
1989-1990. *Croizetoceros ramosus* - Azanza y Menéndez
1990. *Croizetoceros ramosus* - Brugal *et al.*
1992. *Croizetoceros ramosus* - Vislobokova
1994. *Croizetoceros ramosus* - Kostopoulos y Koufos
1996. *Croizetoceros ramosus* - Vislobokova
1996. cf. *Croizetoceros ramosus* - Athanassiou
1998. *Croizetoceros ramosus* - Kostopoulos
1999. *Croizetoceros ramosus* - Jiménez *et al.*
2001. *Croizetoceros ramosus* - Arribas *et al.*
2004. *Croizetoceros ramosus* - Arribas *et al.*
2005. *Croizetoceros ramosus* - Kostopoulos y Athanassiou
2006. *Croizetoceros ramosus* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

- ? La Calera 2 (Azanza y Menéndez, 1989-1990; Alcalá, 1994)
Etouaires (Croizet y Jobert, 1828)
Viallette (Heintz, 1970)
Villarroya (Heintz, 1970; Azanza y Menéndez, 1989-1990; Jiménez *et al.*, 1999)
Montopoli (De Giuli y Heintz, 1974)
Huélago-C (Azanza y Menéndez, 1989-1990; Azanza y Morales, 1989)
La Puebla de Valverde (Crusafont-Pairó *et al.*, 1964; Heintz, 1970, 1974; Heintz y Aguirre, 1976; Azanza y Menéndez, 1989-1990)
Saint Vallier (Viret, 1954)
Pardines (Heintz, 1970)
Saint Vidal (Heintz, 1970)
La Roche-Lambert (Heintz, 1970)
Coupet (Heintz, 1970)
Podpusk-Lebyazh'e (Vislobokova, 1996)
Senèze (Heintz, 1970)
Gerakarou (Kostopoulos y Koufos, 1994; Kostopoulos y Athanassiou, 2005)
Chilhac (Heintz, 1970)
Seskleo (Athanassiou, 1996; Kostopoulos y Athanassiou, 2005)

Volaks (Kostopoulos, 1998; Kostopoulos y Athanassiou, 2005)
Nogaret (Brugal *et al.*, 1990)
Erpfinger Höhle (Lehman, 1953)

Materiales

FP1-2001-0603.- Fragmento de rama principal de asta.
FP1-2001-0665.- Fragmento basal de candil.
FP1-2001-0520.- Candil.
FP1-2001-0541.- Fragmento de hemimaxilar derecho con P³-M³.
FP1-2001-0163.- Rama horizontal de hemimandíbula derecha con P₂-M₃.
FP1-2001-0006.- Fragmento de rama horizontal de hemimandíbula izquierda con P₄-M₂.
FP1-2002-1161.- Fragmento de rama horizontal de hemimandíbula derecha con P₂-M₂.
FP1-2002-1297.- Fragmento de rama horizontal de hemimandíbula izquierda con M₂-M₃.
FP1-2001-0084.- Fragmento distal de tibia derecha.
FP1-2001-0058.- Mt III-IV derecho.

Número mínimo de individuos: 2 adultos (hemimandíbula derecha).

Paleontología sistemática

Orden ARTIODACTYLA Owen, 1848

Familia CERVIDAE Goldfuss, 1820

Subfamilia CERVINAE Goldfuss, 1820

Tribu CERVINI Goldfuss, 1820

Género *Croizetoceros* Heintz, 1970

Especie *Croizetoceros ramosus* (Croizet y Jobert, 1828)

Subespecie *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp.

Etimología. Procedente de Fonelas, localidad granadina cuyo término municipal engloba al yacimiento de Fonelas P-1, donde han sido recuperados los fósiles de este nuevo taxón.

Holotipo. FP1-2001-0058 (Mt III-IV derecho; Fig. 5). Conservado en el *Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Ministerio de Ciencia e Innovación)*, Madrid, España.

Paratipos. FP1-2001-0541 (fragmento de hemimaxilar derecho con P³-M³; Fig. 2), FP1-2001-0163 (rama horizontal de hemimandíbula derecha con P₂-M₃; Fig. 3) FP1-2001-0084 (fragmento distal de tibia derecha; Fig. 4). Conservados en el *Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Ministerio de Ciencia e Innovación)*, Madrid, España.

Localidad Tipo. Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada, España.

Nivel estratigráfico. Asociación de Facies E (*Sondeo B*), Unidad VI (*Sistema Axial*) en la Formación Guadix, de acuerdo con Viseras *et al.* (2006).

Edad geológica. Plioceno superior terminal (zona MNQ18), basado en la comparación de la asociación faunística del yacimiento con faunas más antiguas del Plioceno superior de St. Vallier (MNQ17) o de Senèze (MNQ18), y con faunas ligeramente más modernas del límite Plio-Pleistoceno (Unidad Faunística Olivola-Tasso), y del Pleistoceno inferior (MNQ19). Los nuevos datos magnetoestratigráficos (inéditos) sitúan el yacimiento de Fonelas P-1 entre Reunion y Olduvai, en una cronología de 2,0 Ma.

Diagnosis. Dentición de morfología y tamaño afín a otras poblaciones de *C. ramosus*, aunque

desprovista tanto de pliegue protoconal en los molares superiores, como de paracónido en P_2 . Esqueleto postcraneal de menor tamaño que *C. ramosus ramosus*, *C. ramosus medius*, *C. ramosus minor*, *C. ramosus pueblensis* y *C. ramosus villarroyensis*.

Descripción

Apenas se puede decir nada significativo respecto a los caracteres morfológicos de los fragmentos de asta representados. Únicamente es posible observar que muestran una sección elíptica. El único candil conservado (Fig. 1) carece del fragmento apical, aunque se puede estimar su longitud en unos 75 mm. La sección transversal es muy elíptica en la base, volviéndose más o menos cilíndrica conforme nos aproximamos a la región final. En la base presenta unas dimensiones de 19,0 x 10,2 mm. Con este registro tan fragmentario es imposible definir explícitamente la posición anatómica de este candil.

En cuanto a la dentición superior, el único fósil conservado es un fragmento de maxilar con P^3 - M^3 (Fig. 2; tabla 1) los cuales presentan un acusado grado de desgaste, por lo que resulta imposible observar algunas estructuras. Los premolares presentan, en vista oclusal, un contorno rectangular con su eje mayor dirigido labio-lingualmente. P^3 presenta una muralla externa asimétrica, con un pilar del paracono que ocupa una posición ligeramente mesial, formando un ángulo oblicuo con el eje labio-lingual del diente. Este paracono es la estructura que más se proyecta labialmente y aparece fusionado en la base con el parastilo. Lingualmente este diente presenta un solo lóbulo convexo, no observándose cíngulo basal alguno. En P^4 el desgaste no permite observar la prominencia del parastilo y del pilar del paracono, aunque sí es posible percibir una pequeña lámina de esmalte entre ambas estructuras formando una doble muralla externa en esa región que aísla en su interior una pequeña depresión cubierta de cemento. El metastilo es prominente y se proyecta ortogonalmente al eje labio-lingual del diente. Lingualmente P^4 muestra un contorno unilobulado y convexo, en cuya región mesial es posible apreciar un cíngulo basal cubierto de pequeños agregados de cemento.

Los molares presentan, en vista oclusal, un contorno cuadrangular, a excepción de M^3 , el cual muestra un hipocono más estrecho que el protocono, dándole al diente una sección trapezoidal. M^1 se encuentra fracturado en su porción lingual. Pese al



Figura 1. Fragmento de asta de *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. (FP1-2001-0520). Escala gráfica: 1cm.

acusado grado de desgaste es posible percibir en M^2 y M^3 la presencia de un parastilo bien desarrollado, un pilar del paracono asimétrico que sobresale labialmente casi tanto como el parastilo y que cae bruscamente en su región mesial mientras se une suavemente en su porción distal al resto del paracono. El mesostilo es bien visible. El pilar del metacono es el elemento de la muralla externa menos proyectado labialmente. No es posible observar el desarrollo y la proyección del metastilo debido al desgaste. En la región labial y distal de M^3 se observa un pliegue basal de esmalte de poca altura que une metastilo y mesostilo, cubriendo externamente la muralla externa en su base y dejando entre ambas estructuras una pequeña depresión cubierta de cemento.

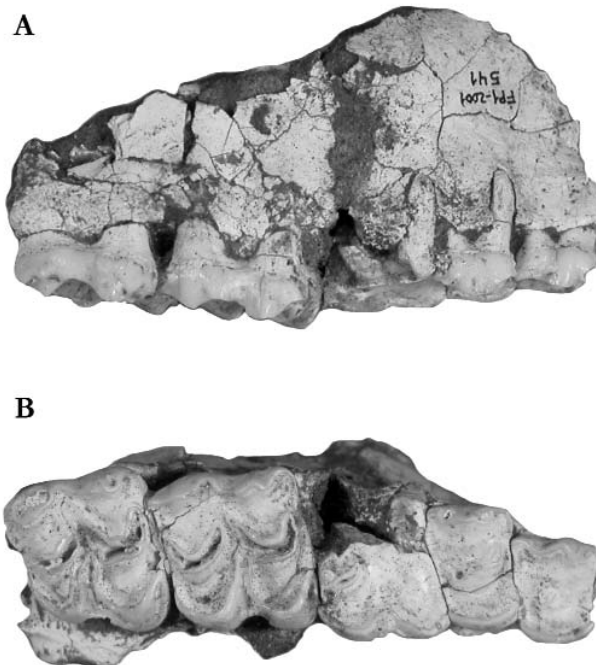


Figura 2. Fragmento de hemimaxilar derecho de *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. (Paratipo; FP1-2001-0541). **A:** vista labial; **B:** vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

Lingualmente se observa en todos los molares un valle entre protocono e hipocono ocupado en M^2 por un pequeño engrosamiento basal que continúa en la zona mesio-lingual del hipocono a modo de cingulo. En M^1 aparecen agregados de cemento adheridos a la base del diente, donde el desgaste impide observar la presencia de columnilla. En M^3 se observa una lámina de esmalte que se dispone uniendo la base de protocono e hipocono (Fig. 2B). En M^2 y M^3 se distingue un suave cingulo que recorre la base de la región mesial del protocono. El avanzado desgaste impide a su vez observar la presencia de pliegue protoconal, ya que esta estructura desaparece progresivamente conforme avanza el desgaste del diente. En la zona distal del hipocono de M^2 es posible observar un pequeño esbozo de entrante de esmalte hacia la foseta posterior que no se aprecia en el resto de elementos dentarios.

Los registros de elementos mandibulares con dentición inferior son más abundantes (Fig. 3; tabla 2). Las ramas horizontales registradas presentan un gran diastema recorrido por una aguda quilla y un foramen mandibular grande situado en la región anterior de este diastema. Al igual que se observaba en los elementos dentarios superiores, aparecen numerosos agregados dispersos de cemento en las oquedades que quedan entre los estilidos y los pilares de los cónidos labiales, y en la base de los molares entre los lóbulos labiales, en la zona que ocupa la columnilla interlobular. La rugosidad del esmalte en la dentición inferior es bastante más acusada que en la dentición superior.

P₂ es un diente simple, de sección triangular, cuyos vértices se dirigen mesial, labial y lingualmente. Se observa un parastilido agudo separado del metacónido por un valle relativamente profundo que se cierra antes de alcanzar el cuello del diente. No aparecen vestigios de paracónido en ninguno de los dos P₂ registrados. El metacónido es pequeño y aparece tumbado sobre el entocónido, observándose un valle entre ambos. El entocónido y el entostilido son indiferenciables. En vista labial se observa un surco vertical muy suave, apenas perceptible, entre protocónido e hipocónido.

P₃ presenta un parastilido y un paracónido aproximadamente del mismo tamaño, bien diferenciados entre sí, ya que se encuentran separados por un valle profundo y corto cubierto de cemento. Estas

		FP1-2001-0541
P ³	DMD	8,65
	DBL	10,98
P ⁴	DMD	8,29
	DBL	12,88
M ¹	DMD	12,59
	DBL	-
M ²	DMD	14,09
	DBL	16,28
M ³	DMD	15,06
	DBL	16,24
P ³ -M ³	DMD	59,95
M ¹ -M ³	DMD	41,17

Tabla 1. Dimensiones (en mm; DMD: diámetro mesio-distal; DBL: diámetro buco-lingual) de la dentición superior de *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. [Nota: el avanzado estadio de desgaste que muestra este ejemplar podría condicionar ligeramente sus dimensiones].

		FP1-2001-0163	FP1-2001-0006	FP1-2002-1161	FP1-2002-1297
P ₂	DMD	6,62	-	7,56	-
	DBL	4,23	-	4,63	-
P ₃	DMD	9,62	-	10,25	-
	DBL	5,56	-	5,82	-
P ₄	DMD	11,10	10,83	11,13	-
	DBL	7,74	6,79	7,44	-
M ₁	DMD	15,29	14,21	13,09	-
	DBL	9,65	8,59	8,49	-
M ₂	DMD	15,86	15,31	14,86	14,98
	DBL	9,93	9,33	9,68	9,28
M ₃	DMD	20,86	-	-	20,12
	DBL	9,78	-	-	9,15
P ₂ -M ₃	DMD	*76,23	-	-	-
P ₂ -P ₄	DMD	*27,54	~27,90	27,46	-
M ₁ -M ₃	DMD	80,11	-	-	-

Tabla 2. Dimensiones (en mm) de la dentición inferior de *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. Las medidas precedidas por un asterisco (*) están estimadas debido a la fractura fosildiagenética que presenta el ejemplar FP1-2001-0163 entre P₂ y P₃.

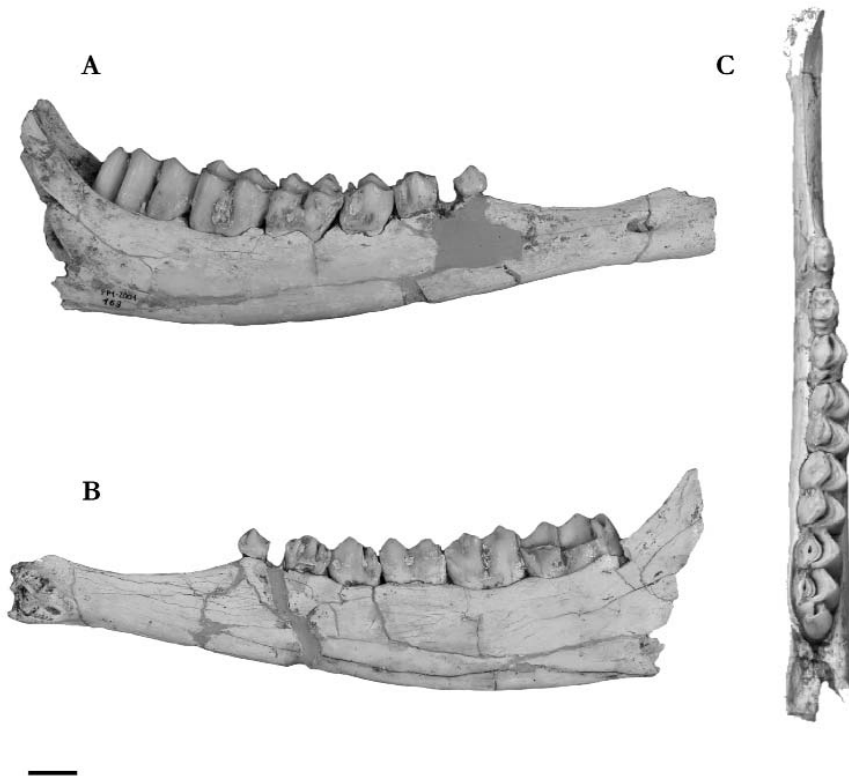


Figura 3. Rama horizontal de hemimandíbula derecha de *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. (Paratipo; FP1-2001-0163). **A:** vista labial; **B:** vista lingual; **C:** vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

cúspides se fusionan conforme avanza el desgaste del diente. Asimismo el metacónido se encuentra bien individualizado, dirigido lingualmente y separado del paracónido por una depresión ancha y profunda cubierta a su vez de agregados de cemento. Entocónido y entostílido son también perfectamente distinguibles entre sí y ambos se dirigen lingualmente. El entocónido aparece separado del metacónido por un valle en V muy profundo, al igual que el valle que separa entocónido y entostílido. Ambos valles se cierran antes de alcanzar el cuello del diente y se encuentran cubiertos de cemento. En vista labial, se observa un suave surco vertical entre protocónido e hipocónido.

P_4 se encuentra molarizado. Presenta un parastílido apenas visible y un paracónido completamente fusionado al metacónido, formando una lámina lingual continua que delimita una gran foseta central. Por tanto, en vez de observarse los cuatro valles linguales como ocurría en P_3 , únicamente aparecen dos muy profundos, que se cierran antes de alcanzar el cuello del diente. Estos valles se encuentran situados entre metacónido y entocónido el primero, y entre entocónido y entostílido el segundo. Este último valle puede aparecer desplazado, observándose en la región distal del diente. Cuando el desgaste es avanzado, entre entocónido y entostílido queda una foseta profunda de contorno circular que en algunos especímenes aparece cubierta de cemento. Al igual que en P_3 , en vista labial aparece un suave surco vertical entre entocónido e hipocónido que alcanza la base de la corona y, en la mayoría de los casos, se encuentra cubierto de cemento.

Los molares inferiores no presentan peculiaridades específicas. M_1 y M_2 son dientes típicamente bilobulados, con parastílido, metastílido y entostílido bien marcados en los molares menos desgastados, suavizándose conforme avanza este desgaste hasta desaparecer por completo. Labialmente la columnilla interlobular está reducida a un engrosamiento basal, más patente en M_1 que en el resto de los molares, estructura que suele aparecer camuflada debido a la abundancia de cemento en esta región (Fig. 3A). M_3 también presenta esta columnilla entre protocónido e hipocónido, pero no se observan vestigios de columnilla entre hipocónido e hipoconúlido. Éste hipoconúlido se encuentra orientado labio-distalmente y muestra en la cara lingual un surco vertical suave. Conforme avanza el desgaste del diente se observa en el hipoconúlido una foseta interna de contorno semilunar que recuerda a las fosetas anteriores.

En cuanto al esqueleto postcraneal, en Fonelas P-1 hasta el momento únicamente aparecen registrados un fragmento distal de tibia y un Mt III-IV completo (Figs. 4 y 5; tabla 3).

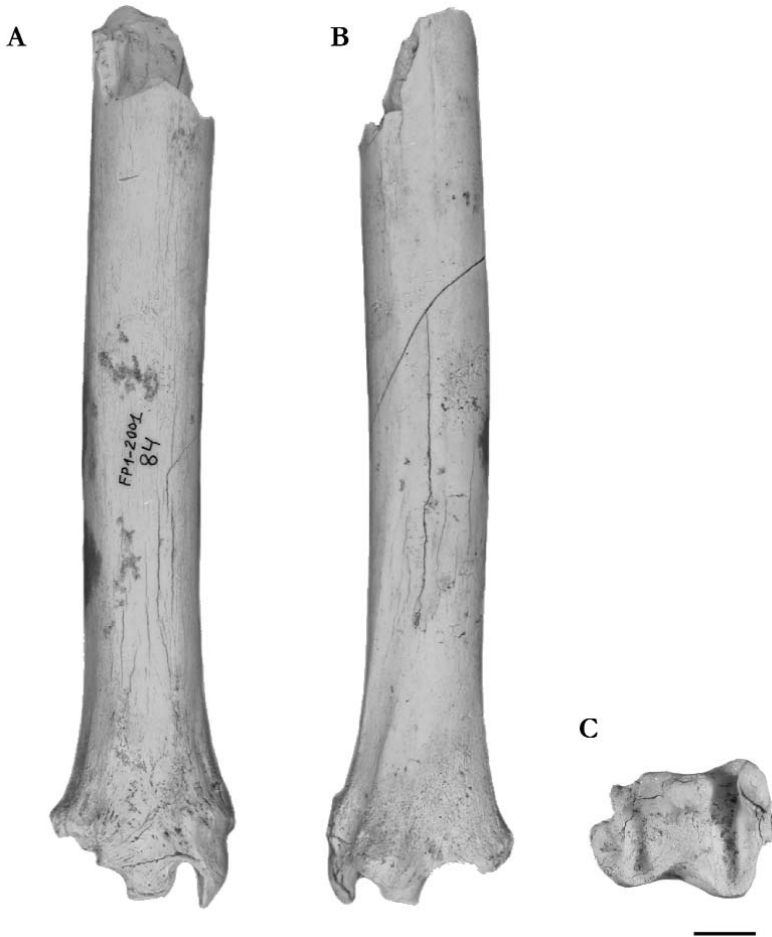


Figura 4. Fragmento distal de tibia derecha de *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. (Paratipo; FP1-2001-0084). **A:** vista dorsal; **B:** vista plantar; **C:** vista distal. Escala gráfica: 1 cm.

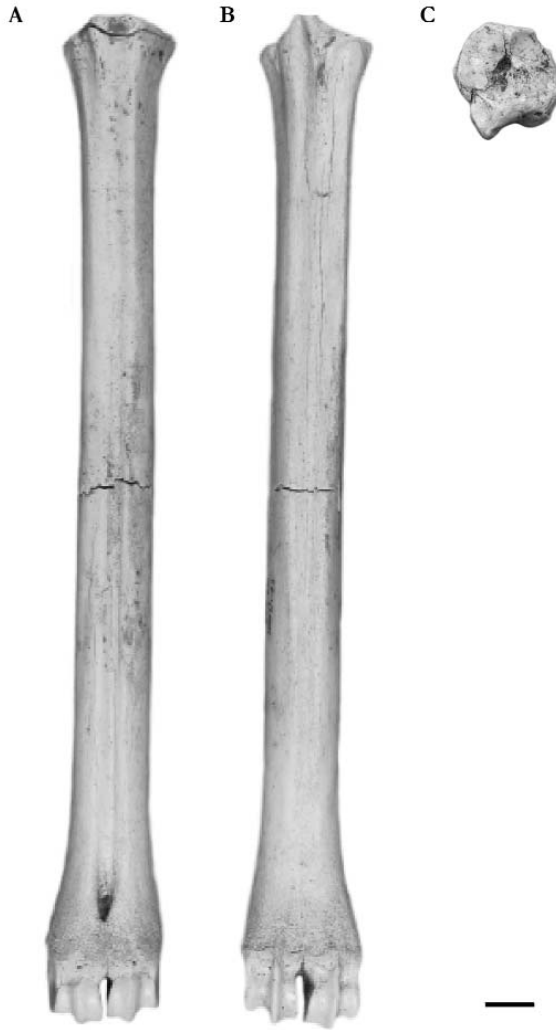


Figura 5. Mt III-IV derecho de *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. (Holotipo; FP1-2001-0058). **A:** vista dorsal; **B:** vista plantar; **C:** vista proximal. Escala gráfica: 1 cm.

	FP1-2001-0084 Tibia	FP1-2001-0058 Mt III-IV
Longitud total	-	199,5
DT proximal	-	23,01
DAP proximal	-	24,57
DT diáfisis	19,47	14,49
DAP diáfisis	14,62	17,92
DT distal	28,54	23,62
DAP distal	21,42	16,68

Tabla 3. Dimensiones (en mm) del esqueleto postcraneal de *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp.

Discusión

Tal como se avanzó anteriormente, no es posible caracterizar con detalle la posición anatómica de los fragmentos de asta registrados en Fonelas P-1, por lo que no serán tenidos en cuenta a la hora de discutir la asignación taxonómica de estos materiales.

Pese al avanzado estadio de desgaste que presenta el único fósil disponible que conserva la dentición superior, es posible observar algunas estructuras que permiten atribuirlo a *Croizetoceros* según los caracteres anatómicos apuntados por Heintz (1970). En cuanto a los premolares, la asimetría que presenta la muralla externa de P³ con un pilar del paracono situado mesialmente que converge en su base con el parastilo, la presencia en P⁴ de un segundo pliegue labial de esmalte en la base del diente, la prominencia del metastilo en P⁴ y la presencia de un suave cóngulo mesio-lingual son caracteres que aproximan el espécimen FP1-2001-0541 a *Croizetoceros ramosus*.

En referencia a los molares, la presencia de un M² y un M³ con parastilo prominente, un pilar del paracono asimétrico más grueso que el parastilo que sobresale labialmente casi tanto como el primero, un mesostilo fuertemente proyectado hacia la zona labial, un pilar del metacono que apenas se proyecta labialmente, la presencia de una débil columnilla interlobular en M² unida en su base al hipocono y un cóngulo mesio-lingual suave en la base de la corona de M² y M³ permiten a su vez atribuir el material a *Croizetoceros ramosus*. Sin embargo, el carácter diagnóstico con mayor peso es la presencia de una segunda muralla externa en la región basal de M³, formada por un pequeño pliegue de esmalte que une el mesostilo y el metastilo (Fig. 6), la cual no ha sido observada en otros taxones estudiados de Cervinae¹. Heintz (1970) cita la presencia de esta estructura en algunos M³ de *Croizetoceros*, en los cuales une basalmente todos los estilos y pilares labiales, recorrido imposible de observar completo en FP1-2001-0541 debido al desgaste, donde sólo se observa la región distal de este pliegue. Asimismo, De Giuli y Heintz (1974) citan la presencia de este carácter en los ejemplares de *Croizetoceros ramosus* procedentes de Montopoli.

El ejemplar registrado en Fonelas P-1 presenta a su vez ciertas diferencias con los ejemplares descritos por Heintz (1970), tales como la ausencia de un contorno lingual bilobulado tanto en P³ como en P⁴, carácter observado en algunos individuos procedentes de Etouaires. El material registrado en Fonelas P-1 presenta agregados de cemento dispersos entre los lóbulos linguales y en las depresiones que quedan entre los estilos labiales, estructuras no mencionadas por Heintz ni apreciables en las láminas que figura este mismo autor.

Por otra parte, en FP1-2001-0541 no es posible observar el pliegue protoconal descrito por Heintz como carácter observable en la mayoría de ejemplares de *Croizetoceros*, aunque este autor concluye, tras observar los molares superiores de varios yacimientos (Etouaires, Vialette, Saint-Vallier, Pardines, Senèze, Coupet, Villarroja y La Puebla de Valverde), que el pliegue protoconal tiende a disminuir y desaparecer con el tiempo. El molar superior procedente de Huélago-C tampoco presenta pliegue protoconal (Azanza y Morales, 1989). En la muestra de Fonelas P-1 esta estructura podría haber desaparecido debido a que representa el registro más moderno conocido de la especie, o simplemente no ser visible debido al desgaste que presentan los elementos dentarios. Futuros hallazgos de fósiles de *Croizetoceros* con dentición superior en este yacimiento permitirán corroborar una u otra hipótesis.

Métricamente, la escasa muestra de dentición recuperada por el momento en Fonelas P-1 no permite discriminar entre las diferentes subespecies reconocidas de *Croizetoceros ramosus*.

¹ La muestra de Fonelas P-1 ha sido directamente comparada con ejemplares actuales de *Dama dama*, *Cervus elaphus* y *Capreolus capreolus* (colección personal).

En cuanto a la dentición inferior, en ninguno de los dos especímenes registrados en Fonelas P-1 es posible percibir la presencia de paracónido en P_2 . Heintz (1970) sugiere una tendencia a la reducción de esta cúspide a lo largo de la evolución de esta especie, ya que en los registros más antiguos la frecuencia de aparición de paracónido en P_2 es mayor, reduciéndose en yacimientos más modernos. Se observa una excepción de esta tendencia en los materiales procedentes de Volaks (donde el 80% de los ejemplares presentan paracónido) y Gerakarou (Kostopoulos y Athanassiou, 2005). La constatación de la desaparición total de esta cúspide en la población de *Croizetoceros ramosus* más moderna conocida queda pendiente de incrementar el número de especímenes con objeto de que el tamaño muestral sea más determinante.

En cuanto al esqueleto postcraneal, la tibia de *Croizetoceros ramosus* no muestra caracteres anatómicos diagnósticos específicos (Heintz, 1970), por lo que los criterios utilizados en este trabajo son meramente métricos. La epífisis distal de la única tibia registrada en Fonelas P-1 muestra unas dimensiones afines a aquella procedente de Montopoli, y ligeramente menores que los ejemplares procedentes de los yacimientos franceses de Etouaires y Saint Vallier (Fig. 7). No se dispone de datos de *Croizetoceros ramosus minor*. Por otra parte, el rango de datos métricos para la tibia de *C. ramosus gerakarensis* procedentes de Gerakarou (diámetro transversal –DT– distal: 26-28.1 mm; diámetro antero-posterior –DAP– distal: 21.3-22.7 mm; Kostopoulos y Athanassiou, 2005) se acerca al ejemplar de Fonelas P-1.

En el Mt III-IV la ausencia de faceta diartrodial posterior en la epífisis proximal, un surco mediano dorsal que se cierra antes de alcanzar la epífisis distal, una faceta posterior para el cubonavicular larga y estrecha de contorno palmar rectilíneo y una faceta para el pequeño cuneiforme desplazada lateralmente respecto a la faceta para el gran cuneiforme son caracteres que permiten atribuir este elemento a Cervidae (Heintz, 1970). Según este mismo autor, el Mt III-IV de *Croizetoceros ramosus* no muestra particularidades morfológicas con respecto a otros cérvidos, únicamente es posible discriminar entre las diferentes especies por caracteres biométricos. Estos últimos indican la presencia en Fonelas P-1 de un cérvido de talla pequeña, sustancialmente menor que *C. ramosus ramosus* y *C. ramosus medius* (Fig. 8). Por otra parte, el ejemplar de Fonelas P-1 se aproxima métricamente al rango dado para los especímenes de *C. ramosus gerakarensis* procedentes de Gerakarou (L: 202.9 mm; DT prox: 19.5-22.7 mm; DAP prox: 21-24.9 mm; DT distal: 22.1-23.2 mm; DAP distal: 14-16 mm; Kostopoulos y Athanassiou, 2005). Esta subespecie griega muestra a su vez un esqueleto postcraneal de menor tamaño que *C. ramosus minor* (Kostopoulos y Athanassiou, 2005), por lo que es posible deducir que la población de Fonelas P-1 presenta también un esqueleto postcraneal menor que la subespecie francesa.

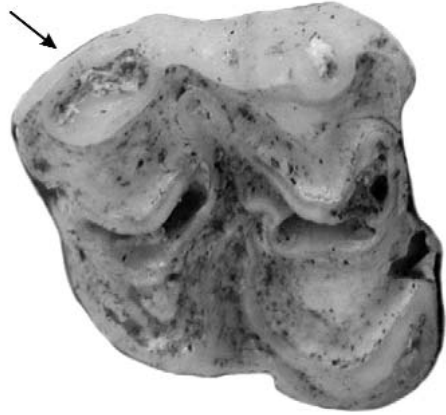


Figura 6. Detalle de M^3 en *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp. (FP1-2001-0541), donde es posible observar la presencia de una segunda capa de esmalte entre mesostilo y metastilo (señalado con una flecha).

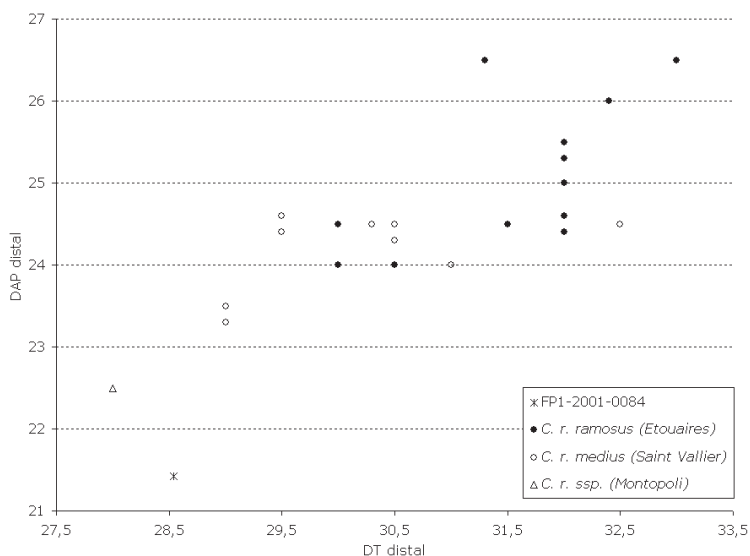


Figura 7. Representación bivalente de la epífisis distal de la tibia en *Croizetoceros ramosus*. Datos tomados de tabla 3, Heintz (1970) y De Giuli y Heintz (1974).

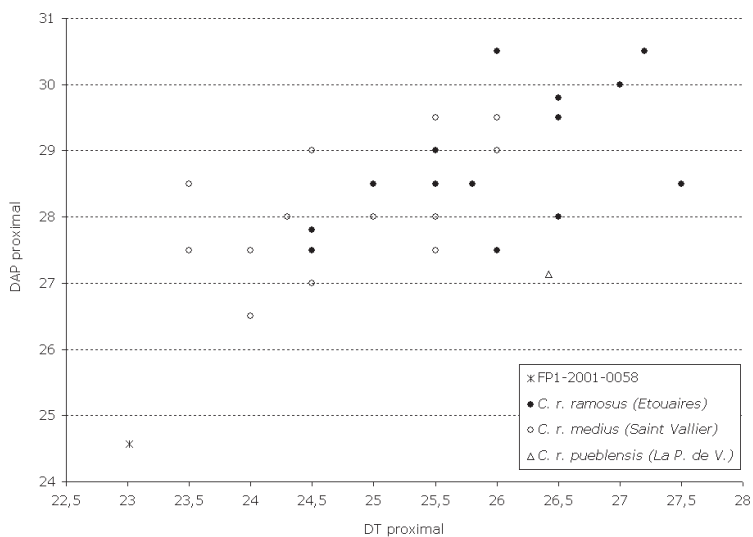


Figura 8. Representación bivalente de la epífisis proximal del Mt III-IV en *Croizetoceros ramosus*. Datos tomados de tabla 3, Heintz (1970) y De Giuli y Heintz (1974). Además se han incluido datos propios tomados de un ejemplar de *C. r. pueblensis* procedente de la Puebla de Valverde depositado en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-54677).

Conclusiones

El cérvido de pequeño tamaño registrado en Fonelas P-1 muestra una detención de morfología y tamaño afín a *Croizetoceros ramosus*. No obstante, es posible constatar la presencia en Fonelas P-1 de una población con un estado evolutivo avanzado para la especie debido a la ausencia tanto de paracónido en P₂ como de pliegue protoconal en los molares superiores, caracteres tendentes a desaparecer en las formas más modernas de *C. ramosus* [a excepción de la subespecie descrita en Grecia, *Croizetoceros ramosus gerakarensis*, la cual se ha interpretado como una población aislada geográficamente del resto en la que persisten algunos caracteres primitivos (Kostopoulos y Athanassiou, 2005)].

Según los trabajos de Heintz (1970, 1974, 1976), se reconocen en Francia y España cinco subespecies de *Croizetoceros ramosus* (Garrido, 2008). En Francia, *C. r. ramosus* es característica del Villafranquiense inferior (Etouaires y Viallette), *C. r. medius* del Villafranquiense medio (Saint Vallier, Pardines y La Roche-Lambert) y *C. r. minor* del comienzo del Villafranquiense superior (Senèze, Coupet, Chilhac). En España *C. r. villarroyensis* es característica del Villafranquiense inferior (Villarroya) y *C. r. pueblensis* del Villafranquiense medio (La Puebla de Valverde), no conociéndose hasta el descubrimiento de Fonelas P-1 registro fósil ibérico del Villafranquiense superior.

El hecho de que el registro de Fonelas P-1 represente el más moderno conocido en la Península Ibérica para la especie, junto con la ausencia de las estructuras mencionadas anteriormente y la presencia de un esqueleto postcranial de menor tamaño que las subespecies descritas hasta el momento en Francia y España, permiten determinar una nueva cronosubespecie, *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp., que completaría la secuencia propuesta por Heintz (1970, 1974, 1976) para el Villafranquiense superior ibérico.

REGISTRO DE *Metacervoceros rhenanus* Dubois, 1904

En 1904 Dubois cita la presencia de cuatro especies de cérvidos fósiles en el yacimiento holandés de Tegelen, entre las que se pueden diferenciar dos tallas: una de gran tamaño formada por las especies *Cervus sedgwickii* y *Cervus tegulensis* n. sp., y otra de talla media constituida por *Cervus (Axis) rhenanus* n. sp. y *Cervus (Axis) sp.* Un año más tarde este mismo autor reduce a tres las especies de cérvidos representadas en este yacimiento (Dubois, 1905), sinonimizando *Cervus (Axis) sp.* con *Cervus rhenanus*. Asimismo, las dos primeras especies citadas por Dubois son sinonimizadas entre sí unos años más tarde y adscritas al género *Eucladoceros* por Kortenbout van der Sluys y Zagwijn (1962), quienes citan en esta misma localidad la presencia conjunta de *Eucladoceros tegulensis* y *Cervus rhenanus*.

Por otra parte, Depéret y Mayet (1910) identifican la presencia de un cérvido de talla media en el yacimiento de Senèze, atribuyendo estos materiales a la especie *Cervus pardinensis*. Unos años más tarde, Stehlin (1923) reconoce una especie independiente de cérvido entre los fósiles de Senèze, diferente de *Cervus pardinensis*, clasificándolo provisionalmente como *Cervus (Rusa) sp.* La primera descripción de los materiales es realizada en 1941 por Schaub, quien a su vez elabora la primera diagnosis de una nueva especie a la que nombra *Cervus philisi*. Estos autores no hacen mención alguna a los trabajos de Dubois.

En 1948 Vîret, en una primera aproximación a la fauna fósil de Saint Vallier, señala la presencia de *Cervus pardinensis*, corrigiendo esta determinación en su monografía de 1954, donde asume que estos fósiles no guardan diferencias morfológicas significativas con aquellos procedentes de Senèze, aunque sí se aprecian ligeras diferencias biométricas, por lo que reclasifica los materiales de Saint Vallier como *Cervus*

cf. *philisi*. En este mismo trabajo Viret ya anota que las astas fósiles de *C. rhenanus* procedentes de Tegelen y descritas por Schreuder (1945) son idénticas que las que presenta *C. philisi*, y en el caso de que ambos fueran sinónimos *C. rhenanus* tendría prioridad.

Son varios los autores que anteriormente han sugerido la sinonimia entre "*Cervus*" *philisi* y "*Cervus*" *rhenanus*, tales como Bernsen (1934), Azzaroli (en Azzaroli *et al.*, 1988), Spaan (1992) o Kahlke (1997). Tanto Spaan (1992) como Kahlke (1997) reconocen a su vez la sinonimia de "*Cervus*" *perolensis* Azzaroli, 1952 y "*Cervus*" *rhenanus*, prevaleciendo este último por antigüedad.

Recientemente Croitor (2006) realiza una revisión sobre los cérvidos del Pleistoceno inferior de Europa, reclasificando 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. A *Metacervoceros pardinensis*, representante más primitivo de esta línea evolutiva, le sucedieron *Metacervoceros rhenanus valliensis* y *Metacervoceros rhenanus philisi*, los cuales fueron remplazados a su vez por *Metacervoceros rhenanus rhenanus* y *Metacervoceros rhenanus perolensis* (= "*Cervus*" *ischnoceros*) durante el Pleistoceno inferior (Garrido, 2008).

Sinonimias

- 1853. *Cervus ambiguus* - Pomel
- 1892. *Cervus pardinensis* - Boule
- 1904a. *Cervus (Axis) rhenanus* n. sp. - Dubois
- 1904b. *Cervus (Axis) rhenanus* n. sp. - Dubois
- 1905. *Cervus rhenanus* - Dubois
- 1910. *Cervus pardinensis* - Depéret y Mayet
- 1923. *Cervus pardinensis* - Mayet y Roman
- 1923. *Cervus (Rusa)* sp. - Stehlin
- 1938. *Cervus (Rusa) rhenanus* - Van der Vlerk
- 1939. *Rusa* sp. - Pilgrim y Schaub
- 1941. *Cervus philisi* n. sp. - Schaub
- 1943. *Cervus philisi* - Schaub
- 1945. *Cervus (Rusa)* sp. - Piveteau
- 1945. *Cervus rhenanus*. - Schreuder
- 1948. *Cervus pardinensis* - Viret
- 1952. *Cervus perolensis* - Bout y Azzaroli
- 1954. *Cervus* cf. *philisi* - Viret
- 1962. *Cervus rhenanus* - Kortenbout van der Sluys y Zagwijn
- 1968. *Cervus etuerarium* - Kurtén
- 1970. *Cervus philisi* - Heintz
- 1983. *Cervus rhenanus* - Germonpré
- 1990. *Cervus philisi* - Geraads
- 1992. *Cervus philisi* - Brugal *et al.*
- 1992. *Cervus ischnoceros* - Boeuf *et al.*
- 1994. *Cervus philisi* - Kostopoulos y Koufos
- 1996. « *Cervus* » *philisi* - Kostopoulos

1996. « *Cervus* » *philisi* cf. *valliensis* - Kostopoulos
 1996. *Cervus* sp. (gr. « *pardinensis-philisi-perolensis* ») - Kostopoulos
 1996. Cervidae indet. (ex gr. « *Cervus* » *philisi*) - Athanassiou
 1997. *Cervus rhenanus* - Kahlke
 1998. *Pseudodama rhenanus* - Di Stefano y Petronio
 1998. « *Cervus* » *philisi* - Kostopoulos
 2001. *Metacervoceros rhenanus* - Croitor y Bonifay
 2001. *Dama* sp. cf. *Dama nestii* - Arribas *et al.*
 2001. *Cervus* sp. cf. *Cervus perrieri* - Arribas *et al.*
 2004. *Metacervoceros rhenanus* - Kaiser y Croitor
 2004a. "*Cervus*" *rhenanus philisi* - Arribas *et al.*
 2004b. *Dama* sp. cf. *Dama nestii* - Arribas *et al.*
 2004b. *Cervus* sp. cf. *Cervus perrieri* - Arribas *et al.*
 2005. *Metacervoceros rhenanus* - Kostopoulos y Athanassiou
 2006. "*Cervus*" *rhenanus philisi* - Garrido
 2006. *Metacervoceros rhenanus* - Croitor

Otros yacimientos con registro fósil

- ? Huélago (Azanza y Morales, 1989)
 La Puebla de Valverde (Heintz, 1970; Azanza y Menéndez, 1989-1990)
 Peyrolles (Bout y Azzaroli, 1952)
 Saint Vallier (Viret, 1954; Heintz, 1970)
 Varshets (Spassov, 2000)
 Pardines (Schaub, 1943; Heintz, 1970)
 Coupet (Heintz, 1970)
 Senèze (Schaub, 1941; Heintz, 1970)
 Gerakarou (Kostopoulos, 1996; Kostopoulos y Athanassiou, 2005)
 Chilhac (Schaub, 1943; Beden, 1970 ; Heintz, 1970)
 Nogaret (Brugal *et al.*, 1990)
 Dafnero (Kostopoulos y Koufos, 1994; Kostopoulos y Athanassiou, 2005)
 Sesklo (Athanassiou, 1996; Kostopoulos y Athanassiou, 2005)
 Volaks (Kostopoulos 1996, 1998; Kostopoulos y Athanassiou, 2005)
 Tegelen (Dubois, 1904, 1905; Kortenboud van der Sluys y Zagwijn, 1962; Spaan, 1992)
 Fonelas SCC-1 (Arribas *et al.*, 2004a)
 Blassac-La-Girondie (Boeuf *et al.*, 1992)
 Ceysaguet (Geraads, 1990 ; Croitor y Bonifay, 2001)
 La Campine (Germonpré, 1983)

Materiales

- FP1-2001-0921.- Fragmento de asta.
 FP1-2001-0102.- Fragmento de hemimaxilar derecho con DP²-DP³.
 FP1-2001-0253.- Fragmento de hemimaxilar izquierdo con DP²-DP⁴, M¹-M².
 FP1-2001-0005.- Serie dentaria superior derecha P²-M³.
 FP1-2001-0242.- Fragmento de hemimaxilar derecho con la serie P²-M³.
 FP1-2001-0901.- Fragmento de hemimaxilar izquierdo con M¹-M³.

- FP1-2001-0920.- Fragmento de hemimaxilar izquierdo con P³-M².
FP1-2001-0919.- M³ derecho aislado.
FP1-2001-0488.- Corona de I₂ izquierdo aislada.
FP1-2001-0090.- Fragmento de mandíbula con I₁-I₃, P₂-M₃ derechos y P₂-M₃ izquierdos.
FP1-2002-1474.- Fragmento de hemimandíbula derecha con P₂-M₃.
FP1-2001-0279.- Fragmento de hemimandíbula derecha con P₂-M₃.
FP1-2001-0066.- Fragmento de hemimandíbula izquierda con P₃-M₁.
FP1-2002-1133.- Fragmento de escápula derecha.
FP1-2001-0369.- Fragmento distal de tibia izquierda.
FP1-2002-1032.- Mc III-IV derecho.
FP1-2002-1444.- Falange primera.

Número mínimo de individuos: 3 adultos (series P₂-M₃ derechas).

Descripción

Apenas es posible realizar observación alguna sobre la anatomía del único fragmento de asta registrado en Fonelas P-1, ya que se trata de una pequeña porción de la región de la segunda horquilla, apareciendo fracturados tanto su extremo inferior (rama principal), como los segmentos que continúan tras la bifurcación (ápice de la rama principal y segundo candil)².

La dentición decidua conservada en Fonelas P-1 está compuesta únicamente de elementos dentarios superiores (Fig. 9; tabla 4). DP² presenta un parastilo agudo y un paracono muy prominente que sobresale labialmente casi tanto como el metastilo. El metacono apenas está desarrollado. Lingualmente el contorno de DP² es fuertemente bilobulado, con protocono e hipocono de similares dimensiones (Fig. 9A). DP³ presenta un pliegue anterior desarrollado, un esbozo de columnilla interlobular lingual y un cingulo lingual de desarrollo variable, mejor marcado en las regiones mesial y distal del diente. DP⁴ es molariforme, con columnilla y cingulo linguales bien desarrollados, dos pequeñas fosetas centrales y un entrante de esmalte distal en el hipocono muy desarrollado (Fig. 9B).

La dentición superior permanente conservada pertenece a un cérvido adulto de talla media (Fig. 10; tabla 4), del cual aparecen registrados cuatro fragmentos de hemimaxilar que conservan, en mayor o menor medida, la dentición superior en sus alvéolos correspondientes.

Es importante destacar que el esmalte de todos los elementos dentarios permanentes muestra estrías verticales bien visibles, más marcadas en la cara lingual, y que aparecen, en algunos casos, pequeños agregados de cemento aislados cubriendo surcos y oquedades.

P² presenta una muralla externa asimétrica, con un parastilo mesio-labial orientado según un eje oblicuo al eje mesio-distal del diente, y un pilar del paracono que ocupa una posición ligeramente mesial, el cual se encuentra también orientado según un eje oblicuo al eje mesio-distal del diente. El parastilo y el pilar del paracono se encuentran fusionados en la base de la corona. El metastilo, situado en posición labio-distal y orientado según un eje oblicuo al eje mesio-distal del diente, es la estructura que más se proyecta hacia la región labial, y se encuentra separado del pilar del paracono por un suave y amplio surco

² Durante la campaña de excavación sistemática llevada a cabo en julio de 2004 se registró la presencia de un neurocráneo de cérvido (FP1-2004-2002) con ambas astas roídas en su zona apical atribuible a *Metacervoceros rhenanus* ssp.. Este material se encuentra en proceso de restauración, por lo que se hace imposible incluirlo en este trabajo. Futuros estudios permitirán corroborar su asignación taxonómica y caracterizar con detalle la anatomía craneal de este cérvido extinto.

vertical. La muralla interna muestra un contorno bilobulado, con un suave surco vertical que separa protocono e hipococono.



Figura 9. Dentición decidua superior de *Metacervoceros rhenanus philisi*. **A:** DP²-DP³ derechos (FP1-2001-0102); **B:** Fragmento de hemimaxilar izquierdo con DP²-DP⁴, M¹-M² (FP1-2001-0253). Escala gráfica: 1 cm.

La morfología de P³ es muy similar a la de P², aunque presenta ligeras diferencias como un contorno más subcuadrangular, un parastilo más prominente y orientado ortogonalmente al eje mesio-distal del diente y un pilar del paracono ligeramente más centralizado. La cara lingual es también bilobulada, aunque esta lobulación es más ligera que en P² y se va perdiendo conforme nos acercamos a la base del diente.

Tanto en P² como en P³ la base de la cara lingual aparece ligeramente engrosada, aunque este engrosamiento no llega a formar un verdadero cíngulo.

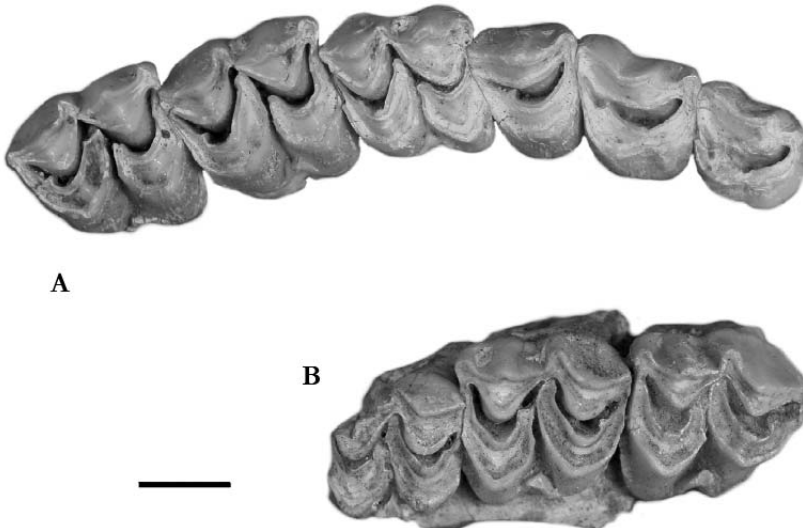


Figura 10. Dentición superior de *Metacervoceros rhenanus philisi*. **A:** P²-M³ derechos (FP1-2001-0005); **B:** Fragmento de hemimaxilar con M¹-M³ izquierdos (FP1-2001-0901). Escala gráfica: 1 cm.

P⁴ es un diente de contorno subrectangular, con una cara labial provista de un parastilo y un metastilo prominentes y ligeramente oblicuos al eje mesio-distal del diente y un pilar del paracono poco prominente y situado en posición central. En la muralla interna no se observa diferenciación alguna entre protocono e hipocono y el engrosamiento basal es más acusado que en el resto de premolares, formando un verdadero cingulo en posición linguo-distal.

M¹ y M² muestran un contorno subcuadrangular, mientras en M³ este contorno se acerca más a una forma trapezoidal. Todos estos elementos presentan en su cara labial un parastilo prominente, orientado oblicuamente al eje mesio-distal del diente en M¹ y ortogonal en M³, pasando en M² por un estadio intermedio. Este parastilo se encuentra en su base fusionado al pilar del paracono. El mesostilo también se encuentra muy desarrollado en todos los molares y se orienta según un eje perpendicular al eje mesio-distal del diente. El metastilo, sin embargo, apenas se encuentra desarrollado en M¹ y M², algo más en M³, y en

todos los casos se encuentra orientado según un eje oblicuo al eje mesio-distal del elemento dentario. En los molares que muestran un avanzado estadio de desgaste éstos estilos se encuentran suavizados, sobre todo el mesostilo y el metastilo, tal como se observa en algunos primeros molares superiores de la muestra.

En todos los elementos el pilar del paracono está muy desarrollado y se proyecta labialmente tanto como el parastilo y el mesostilo, mientras el pilar del metacono apenas es visible, por lo que la región distal de la muralla externa es prácticamente rectilínea entre mesostilo y metastilo, sobre todo en M¹ y M², sin embargo en M³ este pilar del metacono se encuentra algo más desarrollado. Cabe destacar en este punto que en ninguno de los ejemplares estudiados se observa esbozo de doble muralla.

Lingualmente el protocono presenta un contorno más agudo que el hipocono. En M¹ ambos pilares se proyectan por igual, mientras en M², y sobre todo en M³, el protocono aparece proyectado lingualmente sobre el hipocono.

		FP1-2001-0102	FP1-2001-0253	FP1-2001-0005	FP1-2001-0242	FP1-2001-0901	FP1-2001-0920	FP1-2001-0919
DP ²	DMD	13,49	12,93	-	-	-	-	-
	DBL	10,20	10,02	-	-	-	-	-
DP ³	DMD	15,31	15,65	-	-	-	-	-
	DBL	12,02	12,92	-	-	-	-	-
DP ⁴	DMD	-	14,90	-	-	-	-	-
	DBL	-	15,22	-	-	-	-	-
P ²	DMD	-	-	13,18	13,18	-	-	-
	DBL	-	-	11,21	12,41	-	-	-
P ³	DMD	-	-	13,42	12,99	-	12,94	-
	DBL	-	-	13,95	14,10	-	14,66	-
P ⁴	DMD	-	-	11,80	11,48	-	11,18	-
	DBL	-	-	14,41	14,72	-	14,94	-
M ¹	DMD	-	18,62	16,02	15,38	-	12,93	-
	DBL	-	17,07	15,89	17,01	16,86	17,31	-
M ²	DMD	-	20,23	18,32	-	18,49	-	-
	DBL	-	17,05	17,73	-	20,12	~18,33	-
M ³	DMD	-	-	17,92	18,32	19,47	-	18,59
	DBL	-	-	17,82	18,73	20,10	-	19,21
P ² -P ⁴	DMD	-	-	36,54	37,05	-	-	-
M ¹ -M ³	DMD	-	-	50,15	49,94	~52,77	-	-
P ² -M ³	DMD	-	-	83,28	85,61	-	-	-

Tabla 4. Dimensiones (en mm) de la dentición superior decidua y permanente de *Metacervoceros rhenanus philisi*.

En todos los molares aparece una columnilla interlobular lingual de desarrollo variable, encontrándonos desde especímenes en los cuales el desarrollo de esta estructura es muy grande (Fig. 10B), hasta elementos donde la columnilla apenas es visible (Fig. 10A). En ningún caso se observa fusión entre esta columnilla y el lóbulo posterior del diente. Aparece además un cingulo lingual más o menos desarrollado observable en todos los molares, que suele partir desde el punto medio basal de la cara mesial del diente, recorre la región basal de la cara lingual incluyendo a la columnilla interlobular, y finaliza en la mitad de la cara distal. El desarrollo de esta estructura está a su vez sujeto a variaciones individuales.

En vista oclusal, es posible observar un suave pliegue protoconal en los elementos menos desgastados (Fig. 9B), estructura que se pierde conforme avanza este desgaste (Fig. 10 A y B). Asimismo se observa en los elementos menos desgastados un pliegue de esmalte distal en el hipocono que se introduce en la foseta posterior (Figs. 9B y 10 A y B). En uno de los especímenes sin apenas desgaste es posible observar además un pliegue interno mesial en el protocono de M² (Fig. 9B).

En cuanto a la dentición inferior destaca la presencia de una mandíbula que conserva íntegras las ramas horizontales y la dentición al completo (Fig. 11). A su vez aparecen varios restos fragmentarios que conservan, en mayor o menor medida, elementos de la dentición inferior (Tabla 5). Las ramas horizontales conservadas muestran un gran diastema con una quilla superior muy aguda y un gran foramen mentoniano muy adelantado, situándose próximo a la región de inserción de los caninos (Fig. 11A). Además aparece un segundo foramen de pequeño tamaño situado bajo P₂.

P₂ es un diente de contorno oclusal ameboide, con un parastilido muy desarrollado aunque poco proyectado hacia la región mesial. La presencia de paracónido es variable en la muestra de Fonelas P-1, ya que encontramos desde individuos en los cuales se encuentra totalmente ausente (FP1-2001-0090, FP1-2002-1474), hasta ejemplares en los cuales es posible observar una cúspide mesio-lingual unida al metacónido por un engrosamiento de esmalte basal (FP1-2001-0279). Asimismo, en este último ejemplar el metacónido se encuentra más individualizado que en otros especímenes. El entocónido y el entostilido son bien visibles y diferenciables entre sí. Labialmente se observa un surco vertical más o menos acusado entre protocónido e hipocónido. En general, es posible percibir que el ejemplar FP1-2001-0279 presenta P₂ más similares a P₃ que el resto de ejemplares.

P₃ muestra un parastilido y un paracónido diferenciables entre sí, aunque fusionados en su base. El metacónido se dirige linguo-distalmente, fusionándose al entocónido en la base de la corona. Asimismo, el entocónido y el entostilido son diferenciables en elementos poco desgastados, mientras que se encuentran fusionados si el grado de desgaste es mayor. Por tanto, en este diente se observan tres valles linguales: entre paracónido y

		FP1-2001-0090	FP1-2002-1474	FP1-2001-0279	FP1-2001-0066
P ₂	DMD	9,39	10,28	11,84	-
	DBL	5,69	6,55	7,56	-
P ₃	DMD	13,64	13,37	14,33	13,34
	DBL	8,07	8,15	9,36	8,09
P ₄	DMD	14,23	14,05	15,59	13,79
	DBL	9,74	9,38	9,85	8,75
M ₁	DMD	16,15	15,87	16,72	~16,44
	DBL	10,64	10,87	11,31	~10,72
M ₂	DMD	17,38	18,19	18,85	-
	DBL	12,13	12,31	12,53	-
M ₃	DMD	22,35	22,72	25,97	-
	DBL	11,03	11,08	12,14	-
P ₂ -P ₄	DMD	35,88	~36,41	41,57	-
M ₁ -M ₃	DMD	56,56	59,61	60,67	-
P ₂ -M ₃	DMD	90,24	~95,15	101,47	-

Tabla 5. Dimensiones (en mm) de la dentición inferior de *Metacervoceros rhenanus phillisi*.

metacónido, entre metacónido y entocónido y entre entocónido y entostílido. El primero de ellos es muy amplio y se cierra antes de alcanzar la base de la corona, mientras los otros dos son muy estrechos y profundos, desapareciendo en elementos con avanzado grado de desgaste. Labialmente se observa un valle vertical suave que separa protocónido e hipocónido y se cierra antes de alcanzar el cuello del diente.

P₄ presenta, en individuos con dentición poco desgastada, un pequeño valle de pocos milímetros entre parastílido y paracónido, por lo que ambas estructuras son diferenciables entre sí. Entre el paracónido y el metacónido se observa un surco profundo en forma de saco. El metacónido se encuentra bien individualizado y muestra un contorno bilobulado, cuyo lóbulo anterior se dirige mesialmente y el posterior se orienta hacia la región distal. El lóbulo posterior del metacónido se fusiona al entocónido más tempranamente de lo que lo hace el lóbulo anterior con el paracónido, dejando entre ambas estructuras una pequeña foseta central que puede terminar fusionándose a la foseta existente entre entocónido y entostílido. Estas fusiones entre cúspides terminan por darle a la porción distal del diente la forma típica de un molar inferior, con dos cúspides, labial y lingual, y una foseta semilunar entre ambas (Fig. 11B). En ningún caso se observa la fusión del metacónido y el paracónido hasta estadios muy avanzados de desgaste. El entocónido es grande y prominente, siendo la cúspide que más se proyecta lingualmente. Entre esta cúspide y el entostílido se abre un valle estrecho y muy profundo de recorrido curvo. Al igual que el resto de premolares, protocónido e hipocónido aparecen separados por un surco vertical relativamente profundo que se cierra antes de alcanzar la base de la corona del diente.



Figura 11. Fragmento de mandíbula de *Metacervoceros rhenanus philisi* (FP1-2001-0090). **A:** vista labial; **B:** vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

Los molares inferiores muestran estílicos bien visibles en individuos con dentición poco desgastada. El parastílido se encuentra dirigido según un eje perpendicular al eje longitudinal del diente, y debido a que mesialmente continúa con el cíngulo labial, se observa una estructura similar a un esbozo del *pliegue caprino* presente en ciertos bóvidos. El metastílido es a su vez bien visible, parte del metacónido y se dirige linguo-distalmente. El entostílido, menos desarrollado, se encuentra también dirigido linguo-distalmente

excepto en M₃, donde se encuentra orientado según un eje ortogonal al eje longitudinal del diente. El pilar del metacónido se encuentra más desarrollado y más proyectado lingualmente que el pilar del entocónido. Labialmente se observan un protocónido y un hipocónido de similar desarrollo. Entre ambas cúspides aparece una columnilla interlobular bien desarrollada de contorno circular (Fig. 11 A y B). El protocónido se encuentra recorrido por un cingulo basal de desarrollo variable que parte de la cara mesial del diente. Por el contrario, en ningún caso se observa cingulo labial en el hipocónido. En M₃ el hipoconúlido presenta un contorno subcircular, carece de estilido distal y porta una gran foseta intermedia también de contorno subcircular. En este mismo diente puede aparecer una segunda columnilla interlobular entre hipocónido e hipoconúlido de menor tamaño que la primera.

En el yacimiento se encuentra además registrado un fragmento de tibia (Tabla 6), conservando la mitad distal de la misma, en donde es posible observar la porción terminal de la cresta tibial. Además, este elemento muestra una cresta lateral muy aguda y bien marcada, la cual se pierde antes de entrar en contacto con una gran tuberosidad subarticular dorsal, desplazada hacia la región lateral. Asimismo, la tuberosidad dorso-medial se encuentra muy desarrollada, precediendo a un gran maléolo medial. Las crestas de inserción muscular de la cara plantar están muy acusadas en la región subarticular, donde se desplazan hacia la región medial, dejando entre ambas un surco bien marcado en forma de U abierta. Lateralmente el surco maleolar se encuentra muy desarrollado, delimitado por dos gruesas crestas. En la superficie articular distal se observa una gran diferencia de tamaño entre el diámetro antero-posterior de una y otra faceta articular, siendo la situada en posición medial bastante mayor. La faceta para el labio externo del astrágalo se encuentra ligeramente ensanchada en la región posterior, con un límite lateral de contorno sinuoso provocado por dos suaves depresiones laterales. La gran profundidad del surco maleolar provoca, en vista distal, una separación muy acusada entre ambas facetas de inserción con el hueso maleolar, encontrándose la situada en posición anterior muy desarrollada y bien individualizada.

El metacarpiano III-IV (Fig. 12; tabla 6) muestra una cara proximal de contorno semicircular, con una cresta corta que separa las dos facetas de articulación para el magnotrapezoide y el unciforme. Esta cresta no alcanza más de 1/3 del diámetro antero-posterior de la epífisis proximal. La foseta sinovial es grande, de contorno ovalado, y se encuentra cerrada en la cara posterior por un puente óseo. En la cara dorsal de la epífisis proximal se observa una tuberosidad medial muy pronunciada. La diáfisis presenta un diámetro transversal bastante constante a lo largo de su recorrido y no se observa estrangulamiento alguno entre la diáfisis y la epífisis distal. En la cara dorsal de esta diáfisis es posible observar un surco vascular mediano muy suave (Fig. 12A). La cara plantar de la diáfisis muestra un gran surco amplio y profundo que es visible en los 2/3 proximales del elemento. Este surco se encuentra flanqueado por dos grandes crestas de desarrollo similar, siendo ligeramente mayor la situada en posición medial (Fig. 12B). En las regiones proximal y distal de la cara plantar de la diáfisis se abren sendos canales vasculares. Las poleas distales no sobrepasan lateral ni medialmente la porción subarticular de la diáfisis (Fig. 12 A y B).

	FP1-2001-0369 (Tibia)	FP1-2002-1032 (Mc III-IV)	FP1-2002-1444 (Falange primera)
Longitud total	-	241,30	53,45
DT proximal	-	33,14	18,23
DAP proximal	-	23,91	25,27
DT diáfisis	25,76	21,91	13,15
DAP diáfisis	20,01	21,43	20,27
DT distal	38,15	34,71	14,63
DAP distal	32,32	21,71	15,06

Tabla 6. Dimensiones (en mm) del esqueleto postcraneal de *Metacervoceros rhenanus philisi*.

La única falange primera registrada (Tabla 6) presenta los caracteres anatómicos típicos de Cervidae, tal como se comenta en el apartado de *Discusión*.

Discusión

Tal como se avanzó anteriormente los cérvidos de talla media del Villafranquiense europeo han sido atribuidos durante décadas a diferentes taxones sin existir, en la mayoría de los casos, criterios anatómicos fidedignos para discriminar morfológicamente unos de otros. En estos casos, la biometría ha jugado un papel importante ya que ha constituido la razón fundamental para establecer esta discriminación. Sin embargo, estos análisis biométricos carecen tanto de contrastación con especies actuales como de la consiguiente evaluación de la variabilidad específica existente en ellas, requisitos necesarios para fundamentar las diferentes categorías taxonómicas instauradas.

Por otra parte, entre las especies de cérvidos fósiles las astas constituyen los elementos considerados más relevantes en las diagnósticas examinadas. Curiosamente, las astas son estructuras enormemente variables en función del desarrollo ontogenético del individuo y de numerosos factores tanto fisiológicos como ambientales. A estas imprecisiones taxonómicas habría que sumar la gran homogeneidad existente, tanto en el esqueleto craneodental como postcraneal, entre los representantes de la familia Cervidae. Todas estas limitaciones han conducido desde tiempos históricos a la creación de un número excesivo de especies de cérvidos de talla media, entre las cuales se hace imposible su discriminación anatómica. Entre ellas se encuentran las especies "*Cervus*" *rhenanus*, "*Cervus*" *philisi*, "*Cervus*" *ischnoceros* y "*Cervus*" *perolensis*, consideradas en este trabajo especies sinónimas de aquella que fue descrita con anterioridad, "*Cervus*" *rhenanus* y clasificada recientemente por Croitor (2006) en el género *Metacervoceros*.

La morfología observada tanto en la dentición como en los escasos elementos postcraneales registrados en Fonelas P-1 nos permite atribuir este cérvido al linaje de *Metacervoceros rhenanus philisi* - *Metacervoceros rhenanus perolensis* (= "*Cervus*" *ischnoceros*) (Heintz, 1970), pudiendo excluir la especie *Metacervoceros pardinensis* ya que, como se ha citado anteriormente, presenta caracteres algo primitivos en relación con los demás representantes del linaje, como es la presencia de fuertes cíngulos linguales en los molares superiores. Por el contrario, las diferencias anatómicas en la dentición son imperceptibles en



Figura 12. Mc III-IV derecho de *Metacervoceros rhenanus philisi* (FP1-2002-1032). **A:** vista dorsal; **B:** vista plantar; **C:** vista proximal. Escala gráfica: 1 cm.

el resto de taxones (Heintz, 1970; Boeuf *et al.*, 1992), ya que éstos se encuentran principalmente fundamentados en diferencias en la morfología de las astas.

Los caracteres anatómicos dentarios que nos llevan a relacionar los fósiles de Fonelas P-1 con *Metacervoceros rhenanus* y con el linaje de *Metacervoceros rhenanus philisi* - *Metacervoceros rhenanus perolensis* son los siguientes (Viret, 1954; Heintz, 1970; Spaan, 1992; Boeuf *et al.*, 1992):

1. La longitud de DP³ supera la longitud de DP⁴ (Tabla 4).
2. Presencia de un contorno lingual bilobulado en P² y P³ (Fig. 10A).
3. P² y P³ son siempre más largos que P⁴ (Tabla 4).
4. P⁴ carece de cingulo lingual desarrollado.
5. Molares superiores desprovistos de doble muralla labial, con un pliegue protoconal y un pliegue distal de esmalte en elementos poco desgastados (Figs. 9B y 10).
6. Presencia y variabilidad en el desarrollo de un cingulo lingual en los molares superiores que parte de la mitad mesial y finaliza en la mitad distal del diente.
7. Presencia y desarrollo variable en los molares superiores de una columnilla interlobular que en ningún caso se une al lóbulo posterior del diente.
8. Ausencia de paracónido en la mayoría de P₂.
9. Presencia de un paracónido bastante reducido en P₃ y P₄ (Fig. 11).
10. Ausencia de fusión entre paracónido y metacónido hasta estadios muy avanzados de desgaste en P₄, tal como ocurre en *Metacervoceros rhenanus rhenanus* (Spaan, 1992), *Metacervoceros rhenanus philisi* (Heintz, 1970) y *Metacervoceros rhenanus perolensis* (= "*Cervus*" *ischnoceros*) (Boeuf *et al.*, 1992). En *Dama nestii* por el contrario el paracónido y el metacónido aparecen fusionados tempranamente (figuras presentadas por De Giuli y Masini, 1986; De Giuli, 1986; De Giuli *et al.*, 1986).
11. Presencia de un entostílido más o menos desarrollado en los molares inferiores.
12. Presencia de un cingulo basal en la región anterior de los molares inferiores que forma, junto con el parastílido, un esbozo de "pliegue caprino".

Presencia de columnilla interlobular labial bien desarrollada en los molares inferiores (Fig. 11).

Por otra parte, los análisis biométricos de algunos elementos dentarios muestran una afinidad mayor entre el cérvido registrado en Fonelas P-1 y *Metacervoceros rhenanus philisi* (Fig. 13).

En cuanto a los metacarpianos III-IV, la presencia de una cresta corta que separa las facetas articulares en la cara proximal y no alcanza más de 1/3 del diámetro antero-posterior de la epífisis, el gran surco longitudinal que recorre la cara plantar de la diáfisis, la presencia de un suave surco vascular longitudinal mediano en la cara dorsal y unas poleas distales que no sobrepasan, lateral o medialmente, el cuerpo de la diáfisis, nos permiten atribuir estos elementos a un cérvido de talla media. Dado que no es posible diferenciar anatómicamente los Mc III-IV de los cérvidos villafranquienses (Heintz, 1970), la determinación de este elemento está sujeta a criterios biométricos (Fig. 14).

La morfología de la epífisis distal de la tibia de un cérvido es muy similar a aquella que muestra *Gazellospira torticornis*, especie representada en el yacimiento por abundante material. Uno de los caracteres que permite diferenciar ambos taxones, ya sugerido por Heintz en 1970, es la longitud que alcanza la cresta tibial, siendo en cérvidos 1/3 de la longitud total de la tibia, mientras en bóvidos (incluido *G. torticornis*) esta longitud es de 1/4. En el fragmento registrado en Fonelas P-1 es posible observar la porción terminal de esta cresta, siendo su longitud algo mayor que la observada en *Gazellospira*. El gran desarrollo de las tuberosidades dorso-lateral y dorso-medial que presenta la región distal de la tibia de cérvido registrada en Fonelas P-1 no se observa en *G. torticornis*. Asimismo el gran desarrollo que

muestran las crestas maleolares y la profundidad que alcanza el surco maleolar acercan este espécimen a la morfología observada en Cervidae, a diferencia de bóvidos como *G. torticornis* donde este surco se encuentra mucho menos marcado. Sin embargo, el carácter más inequívoco de la superficie articular distal, y como consecuencia de la profundidad que alcanza el surco maleolar, es el gran desarrollo lateral y la

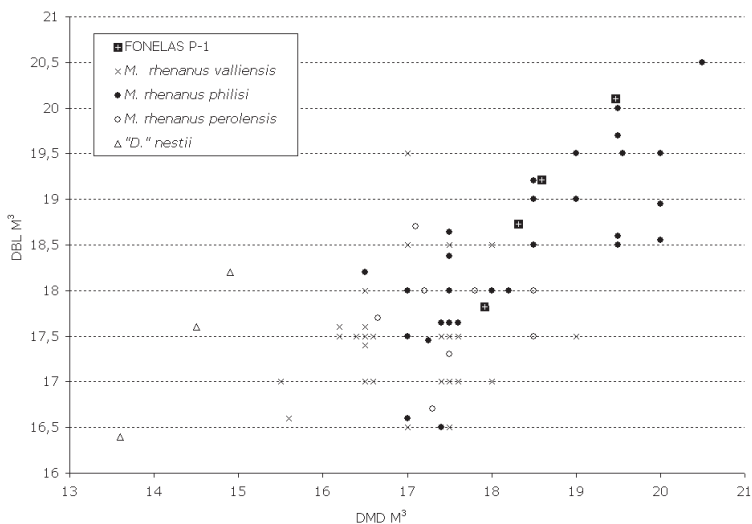


Figura 13. Representación bivalente del diámetro mesio-distal frente al diámetro buco-lingual del tercer molar superior en algunos cérvidos villafranquenses. Datos tomados de tabla 4, Azzaroli (1947) y Heintz (1970).

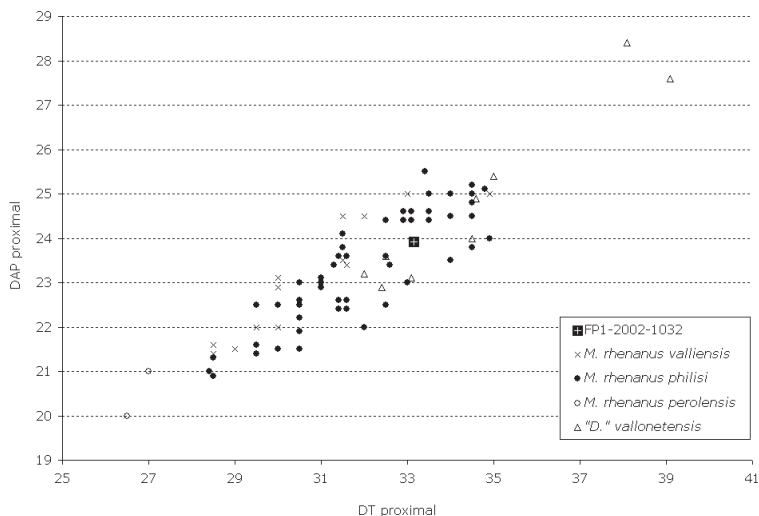


Figura 14. Representación bivalente de las dimensiones proximales del Mc III-IV en distintos cérvidos villafranquenses. Datos tomados de tabla 6, Heintz (1970) y Kahlke (1997).

extremada individualización de la faceta anterior de articulación con el hueso maleolar, característica que permite diferenciar netamente esta región de aquella observada en *Gazellospira*. Además, la presencia de unas crestas postero-mediales de inserción muscular muy prominentes, el gran desarrollo del maléolo medial, una faceta para el labio externo del astrágalo ensanchada posteriormente, permiten distinguir *Metacervoceros rhenanus* de *Gazellospira torticornis*. Por otra parte, las dimensiones del ejemplar atribuido a *Metacervoceros rhenanus* son ligeramente mayores que aquellas que presenta *Gazellospira* sp. y afines a la subespecie *Metacervoceros rhenanus philisi* (Fig. 15).

La falange primera presenta una serie de caracteres anatómicos atribuibles a un cérvido de talla media, tales como la forma cuadrangular de articulación con el sesamoideo externo, la fuerte tuberosidad del borde interno de la cara ventral y la presencia de una tuberosidad en la región medial y proximal de la cara dorsal (Heintz, 1970), por lo que es también atribuida a *Metacervoceros rhenanus philisi*.

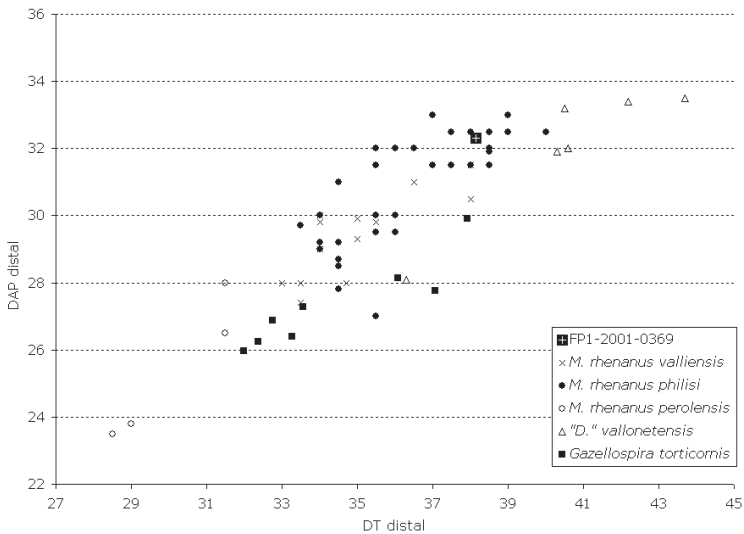


Figura 15. Representación bivalente de las dimensiones de la epifisis distal de la tibia en distintos cérvidos villafranquienses y en los especímenes de *Gazellospira torticornis* procedentes de Fonelas P-1. Datos tomados de tabla 6, Heintz (1970), Kahlke (1997) y Garrido (2006).

Conclusiones

Los materiales del cérvido de talla media localizados en Fonelas P-1 son atribuidos a la subespecie *Metacervoceros rhenanus philisi*. Esta determinación constituye la cita más moderna conocida de *Metacervoceros rhenanus* en la Península Ibérica.

Por otra parte, y tras la revisión realizada, nos parece infinitamente más parsimonioso aceptar la sinonimia entre *Metacervoceros rhenanus* y *Cervus philisi*, tal como proponen Spaan (1992) o Kahlke (1997). Por tanto, durante el villafranquiense europeo se diferenciarían las siguientes subespecies o cronosubespecies:

- *Metacervoceros rhenanus valliensis* (Heintz, 1970)
- *Metacervoceros rhenanus philisi* (Schaub, 1941)
- *Metacervoceros rhenanus rhenanus* Dubois, 1904

En este trabajo se añade una cuarta subespecie: *Metacervoceros rhenanus perolensis* (Bout y Azzaroli, 1952) en la que se encontrarían incluidos los materiales atribuidos por Boeuf *et al.* (1992) a "*Cervus*" *ischnoceros*.

REGISTRO DE *Eucladoceros* sp.

En la primera lista faunística preliminar elaborada de este yacimiento no se hace mención alguna a la presencia de *Eucladoceros* en Fonelas P-1 (Arribas *et al.*, 2001). Sin embargo, en una revisión posterior de los fósiles registrados durante 2001 se localiza una tibia perteneciente a un cérvido de gran talla atribuido por el momento a *Eucladoceros* sp. (Arribas *et al.*, 2004a).

Sinonimias

- 1898-1899. *Euctenoceros* - Trouessart
- 2004a. *Eucladoceros* sp. - Arribas *et al.*
- 2006. *Eucladoceros* sp. - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

Debido a que no es posible determinar por el momento la especie registrada en Fonelas P-1 tampoco se citan otros yacimientos con registro fósil. Futuros hallazgos permitirán identificar específicamente este gran cérvido.

Materiales

FP1-2001-0158.- Fragmento distal de tibia derecha.

Número mínimo de individuos: 1 adulto.

Descripción

El fragmento de tibia registrado en Fonelas P-1 conserva la mitad distal y parte de la cara medial y posterior de la mitad proximal de la diáfisis, la cual aparece fracturada (Fig. 16). Debido a esta fractura es imposible observar la longitud que alcanza la cresta tibial. La arista dorso-lateral de inserción muscular se encuentra poco marcada. Sin embargo, se observa una cresta prominente y aguda de inserción muscular en posición postero-medial que recorre la mitad distal de la diáfisis, a la que se une una segunda cresta menos prominente en el tercio distal, la cual discurre de forma paralela a la primera. Ambas crestas se acentúan sustancialmente en la región subarticular distal para dejar entre ellas un suave surco en U bien delimitado. El surco maleolar es muy profundo, bordeado por dos crestas gruesas y muy desarrolladas. El maléolo medial se encuentra fracturado, por lo que es imposible observar su proyección. En la superficie distal se percibe una diferencia de longitud entre las poleas de articulación con el astrágalo, ya que la polea medial presenta un diámetro antero-posterior mayor, ensanchándose además en su porción posterior. La gran profundidad del surco maleolar provoca, en vista distal, una fuerte individualización de las facetas de inserción con el hueso maleolar (Fig. 16C). Las dimensiones de la epífisis distal de este elemento son DT: 61,21 mm y DAP: 46,90 mm.



Figura 16. Fragmento distal de tibia derecha de *Eucladoceros* sp (FP1-2001-0158).
A: vista dorsal; **B:** vista plantar; **C:** vista distal. Escala gráfica: 1 cm.

Discusión

Los caracteres presentes en el único elemento registrado que permiten reconocer la familia Cervidae son, entre otros, el gran desarrollo que muestran las crestas postero-mediales de inserción muscular en la

región distal de la diáfisis, la prominencia de las crestas maleolares y la profundidad que alcanza el surco maleolar, el gran desarrollo lateral y la extremada individualización de la faceta anterior de articulación con el hueso maleolar, así como la presencia de una faceta para el labio externo del astrágalo ensanchada posteriormente y más corta que la faceta para el labio interno. Los caracteres morfológicos presentes en esta región anatómica no permiten discriminar entre las distintas especies descritas de *Eucladoceros*.

El análisis biométrico pone de manifiesto que este elemento presenta unas dimensiones mayores que *Eucladoceros senezensis* y *Eucladoceros tetraceros* (Fig. 17), menores que *Eucladoceros giulii* y semejantes a *Eucladoceros dicranios*. Esta afinidad biométrica ha de ser tomada con cautela, ya que la muestra es extremadamente escasa, por lo que no permite realizar una clasificación más detallada.

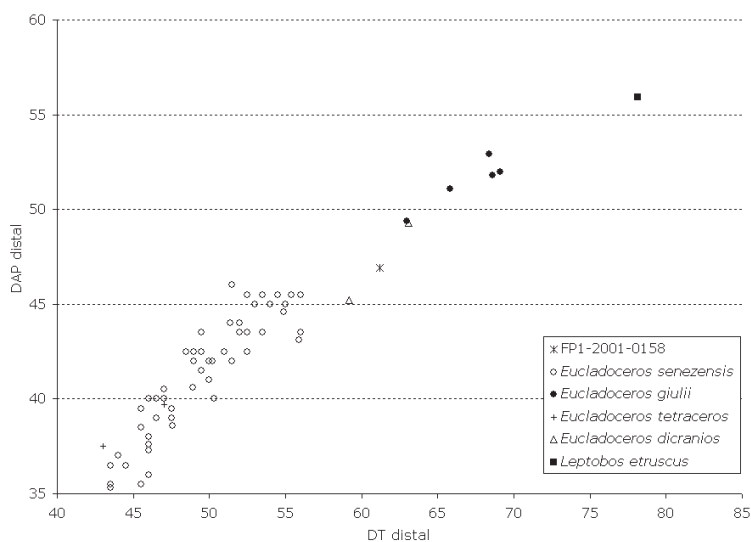


Figura 17. Representación bivariante de las dimensiones distales de tibias de *Eucladoceros*. Datos tomados de Heintz (1970), De Giuli (1986) y Kahlke (1997). En el análisis comparativo se ha incluido además el ejemplar FP1-2001-0038 perteneciente a *Leptobos etruscus*.

Conclusiones

El único elemento representado por el momento en Fonelas P-1 pertenece a un cérvido de gran tamaño identificado como *Eucladoceros* sp., aunque este material no permite identificar a nivel específico este taxón. Métricamente, el ejemplar de Fonelas P-1 es afín a la especie registrada en algunos yacimientos italianos del Villafranchense superior, *Eucladoceros dicranios*.

CONCLUSIONES GENERALES

El estudio de los cérvidos registrados en Fonelas P-1 (zona MNQ18) permite: i) proponer una nueva cronosubespecie de *C. ramosus*, *Croizetoceros ramosus fonelensis* n. ssp., para el Villafranchense superior ibérico, completándose de esta forma la secuencia planeada inicialmente por Heintz para el grupo; ii) identificar y caracterizar a la población peninsular más moderna de la especie *Metacervoceros rhenanus philisi*; y iii) reconocer la presencia del género *Eucladoceros* en la asociación fósil del yacimiento.

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*”). Agradecemos al resto del equipo del Proyecto Fonelas su esfuerzo y entusiasmo durante las arduas campañas de excavación paleontológica sistemática.

REFERENCIAS

- Alcalá, L. 1994. *Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses- Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 554pp.
- Arribas, A., Baeza, E., Bermúdez, D., Blanco, S., Durán, J.J., Garrido, G., Gumiel, J.C., Hernández, R., Soria, J.M., y Viseras, C. 2004a. Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plio-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3), 567-581.
- Arribas, A., Baeza, E., Carrión, J.S., Cortés, M., De Renzi, M., Durán, J.J., Esquivel, J.A., Garrido, G., Gumiel, P., Gumiel, J.C., Hernández, R., Laplana, C., López-Martínez, J., Lozano, R.P., Martín-Lagos, I., Martínez, A., Palmqvist, P., Pérez-Claros, J.A., Riquelme, J.A., Robles, F., Soria, J.M., Torregossa, V. y Viseras, C. 2004b. El yacimiento villafranquiense de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada): resultados de la primera campaña de investigación (2001). *Anuario Arqueológico de Andalucía*. Dirección General de Bienes Culturales. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, 15-23.
- Arribas, A., Riquelme, J.A., Palmqvist, P., Garrido, G., Hernández, R., Laplana, C., Soria, J.M., Viseras, C., Durán, J.J., Gumiel, P., Robles, F., López-Martínez, J. y Carrión, J. 2001. Un nuevo yacimiento de grandes mamíferos villafranquienses en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): Fonelas P-1, primer registro de una fauna próxima al límite Plio-Pleistoceno en la Península Ibérica. *Boletín Geológico y Minero*, 112 (4), 3-34.
- Athanasiou, A. 1996. *Contribution to the study of the fossil mammals of Thessaly (Greece)*. Tesis Doctoral, Universidad de Atenas. 353 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 Huélago, Huéscar-1 y Cúllar de Baza-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada). *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 289-316.
- 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., 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.
- Beden, M. 1970. Découverte d'un squelette de *Cervus philisi* Schaub, 1941 dans le gisement villafranchien de Chilhac (Haute-Loire). *Bulletin des Sciences de la Terre, Université de Poitiers*, 11, 1-10.
- Bernsen, J.J.A. 1934. Eine Revision der fossilen Saugetierfauna aus den Tonen von Tegelen. *Natuurhistorisch Maandblad*, 19-23.
- Boeuf, O., Geraads, D. y Guth, C. 1992. Cervidés Villafranchiens de Blassac-La-Girondie (Haute-Loire, France). *Annales de Paléontologie*, 78 (3), 159-187.
- Bout, P. y Azzaroli, A. 1952. Stratigraphie et faune du creux de Peyrolles. *Annales de Paléontologie*, 38, 35-56.
- Brugal, J.P., Ambert, P., Bandet, Y., Leroy, S., Roiron, P., Suc, J.P. y Vernet, J.L. 1990. Mammifères et végétaux du maar Pliocène final de Nogaret (Escandorgue : Hérault, France). *Geobios*, 23 (2), 231-247.
- Croitor, R. y Bonifay, M.F. 2001. Étude préliminaire des cerfs du gisement Pléistocène inférieur de Ceysseguet (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-Pairó, M., Hartenberger, J.L. y Heintz, E. 1964. Un nouveau gisement de Mammifères fossiles d'âge villafranchien à la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 258 (9), 2869-2871.
- 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. 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.
- Depéret, C. 1884. Nouvelles études sur les Ruminants pliocènes et quaternaires d'Auvergne. *Bulletin de la Société Géologique de France, sér. 3*, 12, 247-284.
- Depéret, C. y Mayet, L. 1910. Le gisement de Senèze et sa faune paléomammalogique. *Association Française pour l'avancement des Sciences, Comptes Rendus 39^e Session*, Toulouse 1910, Notes et Mémoires II, 261-263.
- Dubois, E. 1904. On an equivalent of the Cromer Forest Bed in The Netherlands. *Proceedings Kon. Nederland Akademie Wetenschappen. Section Sciences*, 7 (3), 214-222.
- Dubois, E. 1905. L'âge de l'argille de Tegelen et les espèces de Cervides qu'elle contient. *Archives du Musée Teyler*, 2 (9), 605-615.
- 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. 2008. Generalidades sobre los artiodáctilos del Villafranchiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. En este volumen.
- Geraads, D. 1990. Contribution des cervidés à la chronologie des débuts de l'occupation humaine en Europe occidentale. *Quaternaire*, 3-4, 167-174.
- Germonpré, M. 1983. Les mammifères de la Formation de la Campine. *Bulletin van de Belgische Vereniging voor Geologie*, 92 (2), 111-123.
- 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. 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.
- Jiménez, S., Martín, S. y Jiménez, E. 1999. Primeros resultados de las excavaciones "Villarroya 88-89" (La Rioja, España). *Studia Geológica Salmanticensis*, 35, 41-56.
- 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.
- Kortenbout van der Sluys, G. y Zagwijn, W.H. 1962. An introduction to the stratigraphy and geology of the Tegelen claypits. *Mededelingen van de Geologische Stichting, N.S.*, 15, 31-37.
- Kostopoulos, D.S. 1996. *The Plio-Pleistocene Artiodactyles from Macedonia, Greece. Systematics, Palaeoecology, Biochronology, Biostratigraphy*. Tesis Doctoral. Universidad de Salónica, 532 pp.
- Kostopoulos, D.S. 1998. The Plio-Pleistocene Artiodactyls of Macedonia 2. The fossiliferous site of Volakas (Volakas basin, Drama, NE Greece). *Paleontologia I Evolució*, 30-31, 111-120.

- 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.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London, 317 pp.
- Lehmann, U. 1953. Eine Villafranchiano-Fauna von der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 10, 437-464.
- Pomel, A. 1853. *Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier*. J.B. Baillière, Paris, 103-112.
- Schaub, S. 1941. Die kleine Hirschart aus dem Oberpliocaen von Senèze (Haute-Loire). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 34 (2), 264-271.
- Schaub, S. 1943. Die oberpliocaene Säugtierfauna von Senèze (Haute-Loire) und ihre verbreitungs geschichtliche Stellung. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 36 (2), 270-289.
- Schlosser, M. 1924. Über die systematische Stellung jungtertiärer Cerviden. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Jahrg.*, 634-640.
- Schreuder, A. 1945. The Tegelen fauna, with a description of new remains of its rare components (*Leptobos*, *Archidiskodon meridionalis*, *Macaca*, *Sus strozzii*). *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 7, 153-204.
- 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.
- Stehlin, H.G. 1923. Die oberpliocaene Fauna von Senèze (Haute-Loire). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 28 (2), 268-281.
- Teilhard de Chardin, P. y Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19, 3-134.
- Viret, J. 1948. La faune de Mammifères du loess durci de Saint Vallier (Drôme) et ses conséquences stratigraphiques. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 227 (14), 684-686.
- 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.
- Vislobokova, I. 1996. The Pliocene Podpusk-Lebyazh'e mammalian faunas and assemblage, Western Siberia. *Palaeontographia Italica*, 83, 1-23.