

LOS PERISODÁCTILOS [*EQUUS* CF. *MAJOR* DEPÉRET, 1893 Y *STEPHANORHINUS ETRUSCUS* (FALCONER, 1859)] DEL YACIMIENTO PLIOCENO SUPERIOR TERMINAL DE FONELAS P-1 (CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

THE PERISSODACTYLS (*EQUUS* CF. *MAJOR* DEPÉRET, 1893 AND *STEPHANORHINUS ETRUSCUS* FALCONER, 1859) OF THE LATE UPPER PLIOCENE FONELAS P-1 SITE (GUADIX BASIN, GRANADA)

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

En este trabajo se describen los fósiles del équido representado en Fonelas P-1 (zona MNQ18) y se discute la disparidad de criterios existente en cuanto a la clasificación de équidos del Plioceno-Pleistoceno. El équido de Fonelas P-1 representa una forma del linaje de *Equus major* - *Equus suessenbornensis* y es clasificado de forma preliminar como *Equus* cf. *major* a la espera de una puesta en común de los criterios mencionados. Por otra parte se presentan los restos fósiles del rinocerótido *Stephanorhinus etruscus* recuperados durante 2001 y 2002 en este yacimiento.

PALABRAS CLAVE: *Equus* cf. *major*, *Stephanorhinus etruscus*, Perissodactyla, Plioceno superior terminal, España.

ABSTRACT

This work describes the fossil remains of an equid discovered at the Fonelas P-1 site (MNQ18 zone; Granada, Spain), and discusses the differences in the criteria for classifying such Pliocene-Pleistocene animals. The described equid represents a form of the *Equus major* - *Equus suessenbornensis* lineage and in a preliminary fashion (i.e., until the mentioned criteria are unified) is here classified as *Equus* cf. *major*. The fossil remains of a rhinocerotid, *Stephanorhinus etruscus*, discovered during the 2001 and 2002 campaigns at Fonelas P-1, are also described.

KEYWORDS: *Equus* cf. *major*, *Stephanorhinus etruscus*, Perissodactyla, late Upper Pliocene, Spain.

INTRODUCCIÓN

Los perisodáctilos, en concreto los representantes de la familia Equidae, son un grupo de grandes mamíferos excepcionalmente representados en el registro continental europeo. Tal es así, que las muestras

fósiles de équidos suelen presentar los más altos valores tanto del número mínimo de individuos como del número mínimo de restos en los yacimientos del Plioceno y del Pleistoceno. Este no es el caso en la muestra del yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18) donde abundan más los restos fósiles de taxones de artiodáctilos, como *Gazellospira*, que los de équidos. A pesar de ello, la muestra fósil de *Equus* recuperada hasta el momento en Fonelas P-1 es grande, estando registradas casi todas las regiones del esqueleto craneal y postcraneal. Por otra parte, los fósiles de rinocerontes son relativamente poco frecuentes en estos tipos de yacimientos, verificándose, como ocurre en Fonelas P-1, una mayor abundancia de elementos del esqueleto postcraneal en relación con los restos pertenecientes al cráneo o la dentición.

REGISTRO DE *Equus cf. major* Depéret, 1893

La especie *Equus major* ha sido citada en varios yacimientos de Francia, Holanda o Alemania, aunque su posible presencia en la Península Ibérica no era conocida hasta el descubrimiento de Fonelas P-1 (Arribas *et al.*, 2004a). Aun así, la determinación de esta especie permanece abierta por el momento, ya que quedan pendientes de esclarecer sus relaciones o posibles sinonimias con la especie *Equus bressanus*.

Sinonimias

- 1853. *Equus robustus* - Pomel
- 1891. *Equus stenorhis* race *major*? - Boule
- 1891. *Plesippus (Allohippus) major major* - Boule
- 1893. *Equus major* - Depéret
- 1949. *Equus stenorhis* var. *major* - Gromova
- 1954. *Equus bressanus* - Viret
- 1972. *Equus bressanus* - De Giuli
- 1975. *Plesippus (Allohippus) major euxinicus* - Samson
- 2001. *Equus* sp. cf. *stenorhis* - Arribas *et al.*
- 2004a. *Equus* sp. cf. *E. major* - Arribas *et al.*
- 2004b. *Equus* sp. cf. *E. major* - Arribas *et al.*
- 2006. *Equus* sp. cf. *E. major* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

- Malusteni (Samson, 1975)
- Chagny (Viret, 1954)
- Schernfeld (Musil, 1992)
- Khapry (Gromova, 1949)
- Pardines (Prat, 1980)
- Le Coupet (Prat, 1980)
- Senèze (Prat, 1980)
- Tegelen (Viret, 1954; Alberdi *et al.*, 1988)
- Fonelas SCC-1 (Arribas *et al.*, 2004a)
- Blassac la Girondie (Prat, 1980)
- Oasele (Samson, 1975)

Materiales

INFANTILES/JUVENILES:

- FP1-2001-0160.- Fragmento de hemimaxilar derecho con DP³ y DP⁴.
- FP1-2001-0515.- Fragmento de hemimaxilar izquierdo con DP³ y DP⁴.
- FP1-2001-0288.- DI¹ izquierdo.
- FP1-2001-0656.- DI² izquierdo.
- FP1-2001-0577.- DI² derecho.
- FP1-2002-1226.- DP² derecho.
- FP1-2001-0838.- DP³⁻⁴ izquierdo.
- FP1-2001-0572.- DP³⁻⁴ derecho.
- FP1-2001-0871.- DP³⁻⁴ derecho.
- FP1-2002-1177.- DP³⁻⁴ derecho.
- FP1-2002-1254.- DP³⁻⁴ derecho.
- FP1-2002-1542.- DP³⁻⁴ izquierdo.
- FP1-2001-0322.- Fragmento de DP³⁻⁴ derecho.
- FP1-2001-0071.- Sínfisis mandibular con DI₃ en ambos lados.
- FP1-2001-0045.- Fragmento de hemimandíbula izquierda con DP₂ y DP₃.
- FP1-2001-0835.- Fragmento de hemimandíbula izquierda con DP₂ y DP₃.
- FP1-2001-0121.- Fragmento de hemimandíbula derecha con DP₂ y DP₃.
- FP1-2001-0833.- Fragmento de hemimandíbula derecha con DP₃ y DP₄.
- FP1-2002-1039.- DI₃ izquierdo.
- FP1-2002-1182.- DP₃₋₄ izquierdo.
- FP1-2001-0114.- Fragmento de DP₃₋₄ izquierdo.
- FP1-2001-0057.- Fragmento proximal de Mc III izquierdo.
- FP1-2001-0719.- Fragmento de pelvis derecha.
- FP1-2001-0538.- Fragmento distal de tibia izquierda.
- FP1-2001-0328.- Calcáneo izquierdo.
- FP1-2001-0842.- Fragmento proximal de calcáneo derecho.
- FP1-2002-1083.- Fragmento proximal de calcáneo izquierdo.
- FP1-2002-1145.- Conjunto de falanges 1^a, 2^a y 3^a en conexión anatómica.
- FP1-2001-0532.- Fragmento distal de falange tercera.

ADULTOS:

- FP1-2001-0371.- Cráneo con I², C, DP¹, P²-P⁴, M¹-M³ derechos y C, P²-P⁴, M¹-M³ izquierdos.
- FP1-2002-1178.- Fragmento de hemimaxilar derecho con parte de P³, P⁴ y M³.
- FP1-2001-0316.- I² izquierdo.
- FP1-2001-0325.- P³⁻⁴ derecho.
- FP1-2001-0268.- Fragmento de P³⁻⁴ izquierdo.
- FP1-2001-0831.- Fragmento de molariforme superior.
- FP1-2001-0338.- Fragmento de hemimandíbula izquierda con la serie yugal completa.
- FP1-2001-0826.- Fragmento de hemimandíbula derecha con P₂-M₁.
- FP1-2001-0775.- Fragmento de atlas.
- FP1-2001-0629.- Fragmento de atlas.

- FP1-2001-0639, 0640, 0641, 0642 y 0649.- Conjunto de vértebras lumbares (II-VI) en conexión anatómica.
- FP1-2001-0765.- Fragmento proximal de escápula izquierda.
- FP1-2001-0036.- Fragmento distal de húmero derecho.
- FP1-2001-0083.- Fragmento distal de húmero derecho.
- FP1-2001-0648.- Fragmento distal de húmero izquierdo.
- FP1-2001-0847.- Fragmento distal de húmero izquierdo.
- FP1-2002-1310.- Fragmento distal de húmero izquierdo.
- FP1-2002-1309.- Diáfisis de húmero derecho.
- FP1-2001-0087.- Radio-ulna derecho.
- FP1-2001-0088.- Radio izquierdo.
- FP1-2001-0187.- Radio izquierdo.
- FP1-2001-0632.- Fragmento proximal de radio izquierdo.
- FP1-2001-1126.- Fragmento distal de radio izquierdo.
- FP1-2002-1104.- Fragmento distal de radio derecho.
- FP1-2001-0633.- Fragmento proximal de ulna izquierda.
- FP1-2001-0290.- Escafoides derecho.
- FP1-2001-0720.- Escafoides izquierdo.
- FP1-2001-0832.- Escafoides izquierdo.
- FP1-2001-0142.- Sesamoideo proximal.
- FP1-2002-1284.- Sesamoideo proximal.
- FP1-2002-1510.- Sesamoideo proximal.
- FP1-2001-0787.- Mc II derecho.
- FP1-2002-1171.- Mc II derecho.
- FP1-2002-1122.- Mc II derecho.
- FP1-2002-1218.- Mc II derecho.
- FP1-2002-1388.- Fragmento proximal de Mc II izquierdo.
- FP1-2001-0101.- Mc III izquierdo.
- FP1-2001-0250.- Mc III derecho.
- FP1-2001-0336.- Mc III izquierdo.
- FP1-2001-0729.- Mc II y Mc III izquierdos.
- FP1-2002-1217.- Mc III derecho.
- FP1-2001-0618.- Fragmento proximal de Mc III izquierdo.
- FP1-2002-1038.- Fragmento proximal de Mc III derecho.
- FP1-2001-1184.- Mc IV derecho.
- FP1-2002-1356.- Mc IV derecho.
- FP1-2002-1252.- Mc IV derecho.
- FP1-2001-0830.- Falange primera izquierda.
- FP1-2001-0834.- Falange primera izquierda.
- FP1-2001-0836.- Falange primera izquierda.
- FP1-2002-1172.- Falange primera derecha.
- FP1-2002-1224.- Falange primera izquierda.
- FP1-2002-1280.- Falange primera derecha.
- FP1-2001-0085.- Falange segunda.

- FP1-2001-0839.- Falange segunda.
- FP1-2002-1175.- Falange segunda.
- FP1-2001-0079.- Falange tercera.
- FP1-2001-0335, FP1-2001-0534.- Falange tercera.
- FP1-2001-0626.- Falange tercera.
- FP1-2002-1074.- Falange tercera.
- FP1-2002-1467.- Falange tercera.
- FP1-2001-0370.- Fragmento proximal de tibia derecha.
- FP1-2002-1212.- Fragmento proximal de tibia izquierda.
- FP1-2001-0153.- Fragmento distal de tibia derecha.
- FP1-2001-0779.- Fragmento distal de tibia izquierda.
- FP1-2001-0840.- Fragmento distal de tibia derecha.
- FP1-2001-0845.- Fragmento distal de tibia derecha.
- FP1-2001-0846.- Fragmento distal de tibia derecha.
- FP1-2002-1037.- Fragmento distal de tibia derecha.
- FP1-2002-1272.- Fragmento distal de tibia derecha.
- FP1-2002-1360.- Fragmento distal de tibia izquierda.
- FP1-2001-0028.- Astrágalo derecho.
- FP1-2001-0589.- Astrágalo izquierdo.
- FP1-2001-0635.- Astrágalo izquierdo.
- FP1-2002-1441.- Astrágalo izquierdo.
- FP1-2002-1361.- Astrágalo izquierdo.
- FP1-2001-0828.- Fragmento de astrágalo derecho.
- FP1-2001-0829.- Calcáneo izquierdo.
- FP1-2002-1362.- Calcáneo izquierdo.
- FP1-2001-0078.- Fragmento proximal de calcáneo izquierdo.
- FP1-2001-0627.- Fragmento proximal de calcáneo izquierdo.
- FP1-2001-0837.- Fragmento distal de calcáneo derecho.
- FP1-2002-1468.- Navicular derecho.
- FP1-2001-0881.- Fragmento de navicular izquierdo.
- FP1-2002-1227.- Gran cuneiforme izquierdo.
- FP1-2001-0655.- Pequeño cuneiforme derecho.
- FP1-2001-0074.- Mt II izquierdo.
- FP1-2001-0790.- Fragmento proximal de Mt II izquierdo.
- FP1-2001-0236/0239/0471/0472.- Mt III y Mt IV izquierdos.
- FP1-2001-0264.- Mt III izquierdo.
- FP1-2001-0306.- Mt III izquierdo.
- FP1-2001-0307.- Mt III derecho.
- FP1-2001-0354.- Mt III izquierdo.
- FP1-2001-0545.- Mt III derecho.
- FP1-2001-0844.- Mt III izquierdo.
- FP1-2001-0123.- Fragmento proximal de Mt III izquierdo.
- FP1-2001-0563.- Fragmento proximal de Mt III derecho.
- FP1-2002-1285.- Fragmento proximal de Mt III derecho.

- FP1-2001-0294.- Fragmento de diáfisis de Mt III.
 FP1-2001-0786.- Fragmento proximal de Mt IV izquierdo.
 FP1-2001-0843.- Fragmento proximal de Mt IV izquierdo.
 FP1-2001-0841.- Fragmento proximal de Mt IV derecho.
 FP1-2002-1207.- Mt IV derecho.
 FP1-2001-0820.- Fragmento distal de metápodo III.
 FP1-2001-0855.- Fragmento distal de metápodo III.
 FP1-2001-0876.- Fragmento distal de metápodo III.
 FP1-2002-1248.- Fragmento distal de metápodo lateral.
 FP1-2001-0604.- Fragmento distal de metápodo lateral.

Número mínimo de individuos: 4 infantiles (DP³-DP⁴ derecho) y 7 adultos (Mc III derecho).

Descripción

Entre los elementos pertenecientes a individuos infantiles se hallan varios maxilares y mandíbulas con dentición decidua (Fig. 1 A y B), así como algunos fragmentos del esqueleto postcraneal pertenecientes a individuos inmaduros. Debido a que estos ejemplares no resultan relevantes a la hora de determinar taxonómicamente los équidos fósiles (Eisenmann *et al.*, 1988), no se incluye una descripción detallada de los mismos.

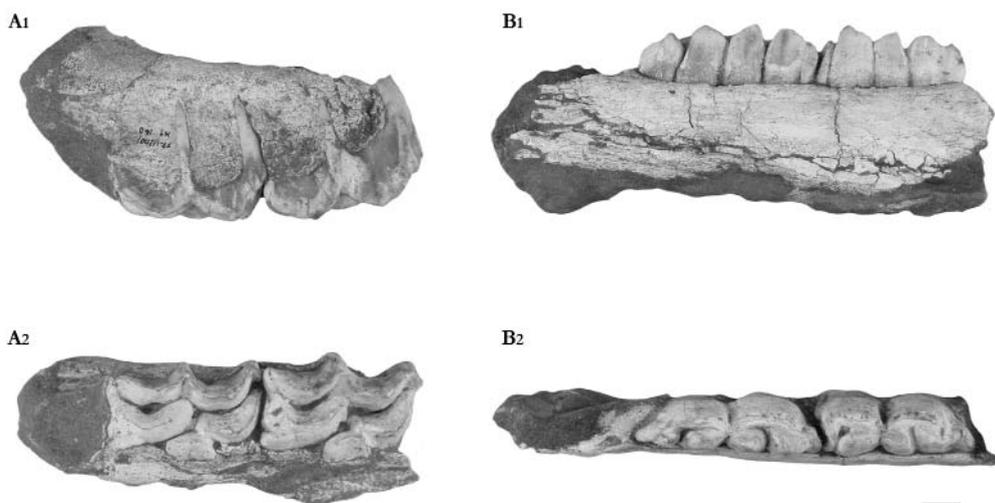


Figura 1. Dentición decidua de *Equus cf. major*. **A:** fragmento de hemimaxilar derecho con DP³ y DP⁴ (FP1-2001-0160). A₁: vista labial; A₂: vista oclusal. **B:** fragmento de hemimandíbula derecha con DP₂ y DP₃ (FP1-2001-0121). B₁: vista lingual; B₂: vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

Los elementos pertenecientes a individuos adultos permiten afirmar que en Fonelas P-1 se registra la presencia de un équido de gran tamaño representado por abundantes fósiles pertenecientes tanto al

esqueleto craneal como al postcraneal. Entre los primeros, destaca el hallazgo durante 2001 de un cráneo completo, probablemente perteneciente a un macho, ya que conserva dos grandes caninos incluidos en sus alvéolos correspondientes (Fig. 2).



Figura 2. Cráneo de *Equus* cf. *major* (FP1-2001-0371).
A: vista oblicua lateral derecha; **B:** vista oblicua ventral izquierda. Escala gráfica: 5 cm.

Este cráneo se encuentra parcialmente comprimido por presión de sedimento y presenta numerosas marcas de mordeduras de carnívoros que apuntan a que fue devorado por hiénidos, por lo que carece de determinadas regiones anatómicas, tales como el extremo anterior de los nasales o la porción posterior de los premaxilares. El occipital se encuentra desplazado, probablemente debido a la presión ejercida por el sedimento durante la etapa fosildiagenética. El lado izquierdo del cráneo aparece muy comprimido, mientras que el lado derecho apenas se encuentra deformado, por lo que tanto las observaciones anatómicas como las dimensiones incluidas en la tabla 1 hacen referencia a este último.

Debido a que el cráneo carece de la mayor parte de los nasales, no es posible determinar el lugar y la forma que presentó la escotadura nasoincisiva, aunque sí se aprecia un suave surco entre ambos nasales.

Tampoco es posible observar las coanas, ya que únicamente se conserva el borde anterior de las mismas en el lado izquierdo, el cual se sitúa en la recta que une la parte media de la corona de ambos M². La cresta facial se encuentra bien desarrollada, situándose su extremo anterior a la altura del borde posterior de P⁴. En vista dorsal el ángulo que forma el extremo anterior de la cresta facial con el maxilar está muy marcado. El extremo posterior del foramen infraorbitario se sitúa a la altura del límite entre P⁴ y M¹, pudiéndose por tanto trazar una línea recta imaginaria entre P⁴ y M¹, el extremo anterior de la cresta facial y el extremo posterior del foramen infraorbitario. La órbita se encuentra muy retrasada (Fig. 2). El basioccipital presenta dos crestas longitudinales muy desarrolladas, dejando entre ellas un surco relativamente profundo, sobre todo en su región posterior.

En cuanto a la dentición superior permanente (Fig. 3; tabla 2), el ejemplar FP1-2001-0371 conserva el segundo incisivo del lado derecho y ambos caninos, los cuales se encuentran muy desarrollados y separados de la dentición yugal por un gran diastema. El *diente de lobo* o DP¹ también se encuentra presente. Éste es un diente pequeño y de contorno ovalado, y aparece inmediatamente por delante de P². Ambas series yugales se encuentran completas. En la descripción de la dentición yugal superior se ha empleado la terminología clásica utilizada por los especialistas para este grupo de perisodáctilos (Eisenmann *et al.*, 1988; Forsten, 1998), tal como se esquematiza en la figura 4.

	FP1-2001-0371
Longitud palatina	*315
Longitud del hocico	*172
Diastema desde DP ¹	68,97
Diastema desde P ²	74,72
Longitud de la serie premolar (sin DP ¹)	109,21
Longitud de la serie molar	90,82
Longitud de la serie yugal	196,50
Anchura facial	12,80
Anchura del premaxilar	*68,18
Longitud máxima	*670
Altura infraorbitaria	13,41
Diámetro orbitario antero-posterior	69,26
Diámetro orbitario dorso-ventral	57,16
Longitud línea ocular anterior	*485
Altura facial entre P ⁴ -M ¹	*133,81
Altura facial tras M ³	126,51
Anchura occipital bicondilar	88,31
Anchura <i>foramen magnum</i>	30,59

Tabla 1. Dimensiones craneales (en mm) del cráneo de *Equus cf. major* de Fonelas P-1 (según Eisenmann, 1980). Las medidas precedidas de un asterisco (*) pueden verse ligeramente modificadas por la deformación que presenta el fósil. NOTA: La altura facial ha sido tomada desde el borde distal de M³ hasta la parte superior del nasal formando una línea perpendicular al eje longitudinal del cráneo que no pasa por el borde anterior de la órbita como indica Eisenmann (1980), ya que la órbita se encuentra muy retrasada.



Figura 3. Dentición yugal superior derecha de *Equus cf. major* (FP1-2001-0371). Escala gráfica: 2 cm.

Lingualmente se observa, en los elementos yugales superiores, la presencia de un protocono grande con un lóbulo mesial sustancialmente más corto que el lóbulo distal (Fig. 3). El surco postprotoconal es profundo, pudiendo bifurcarse en algunos casos, en los cuales el lóbulo mesial queda próximo al pliegue anterior del protocono. El pliegue caballino es simple en todos los casos, alargado en los premolares y algo más reducido en los molares. La constricción hipoconal únicamente es visible en los premolares, en los cuales se observa una suave escotadura que se suaviza conforme se avanza en la serie yugal hasta desaparecer por completo en los molares (Fig. 3). El hipocono forma un lóbulo de contorno subrectangular en premolares y de perfil más redondeado en los molares. El hipoglifo o surco hipoconal se encuentra bien desarrollado y dirigido hacia la región labio-mesial en premolares, mientras en los molares se dirige hacia la región mesial, prácticamente paralelo al eje mesio-distal del diente. Debido al desgaste, en P³ el hipoglifo se encuentra aislado formando un islote. En M³ no se observa hipoglifo.

En la cara oclusal se observan una prefoseta y una postfoseta de contorno labial semilunar y provistas de numerosos pliegues en su cara lingual. La abundancia de estos pliegues representa un carácter que Eisenmann *et al.* (1988) sugieren incluir en las descripciones de los representantes de Equidae (Tabla 3), considerando un verdadero pliegue aquel que supera en longitud el grosor del esmalte. En caso contrario se interpretan como "rugosidades del esmalte".

Labialmente aparecen un parastilo y un mesostilo bien desarrollados en todos los elementos yugales observados, provistos de un ligero surco longitudinal en los premolares que no se observa en los molares, en los cuales los estilos son algo más estrechos.

También en la descripción de los elementos yugales inferiores (Tabla 4) se ha empleado la terminología más común para este grupo (Eisenmann *et al.*, 1988; Forsten, 1998; etc.), esquematizada en la figura 5.

		FP1-2001-0371	
P ²	DMD oclusal	41,25	
	DMD protocono	9,41	
	DBL oclusal	29,97	
		Índice protocónico	22,81
P ³	DMD oclusal	34,59	
	DMD protocono	12,28	
	DBL oclusal	30,62	
		Índice protocónico	35,5
P ⁴	DMD oclusal	34,39	
	DMD protocono	13,04	
	DBL oclusal	30,78	
		Índice protocónico	37,92
M ¹	DMD oclusal	27,96	
	DMD protocono	10,79	
	DBL oclusal	28,27	
		Índice protocónico	38,59
M ²	DMD oclusal	29,39	
	DMD protocono	11,84	
	DBL oclusal	28,16	
		Índice protocónico	40,28
M ³	DMD oclusal	27,46	
	DMD protocono	11,98	
	DBL oclusal	24,54	
		Índice protocónico	43,63

		FP1-2001-0325	FP1-2001-0268
P ³ -P ⁴	DMD oclusal	34,95	-
	DMD protocono	9,66	9,91
	DBL oclusal	31,91	34,96
	Índice protocónico	27,64	-
	Altura	59,11	-

Tabla 2. Dimensiones (en mm; DMD: diámetro mesio-distal; DBL: diámetro buco-lingual) de la dentición yugal superior de *Equus cf. major* [según Eisenmann *et al.* (1988)]. Todas las medidas han sido tomadas en la cara oclusal excluyendo el cemento. En el caso del cráneo FP1-2001-0371 se han tomado las dimensiones de la serie del lado izquierdo por encontrarse mejor conservada y ser más accesible. **Índice protocónico** = DMD oclusal del protocono x 100 / DMD oclusal del diente.

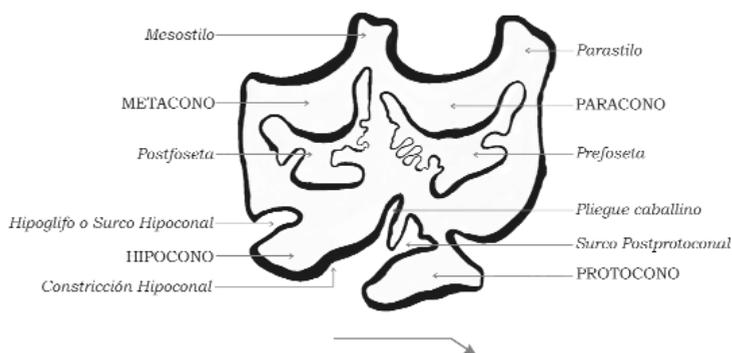


Figura 4. Terminología empleada en la dentición superior de Equidae. Esquema dibujado a partir de un P⁴ derecho del ejemplar FP1-2001-0371.

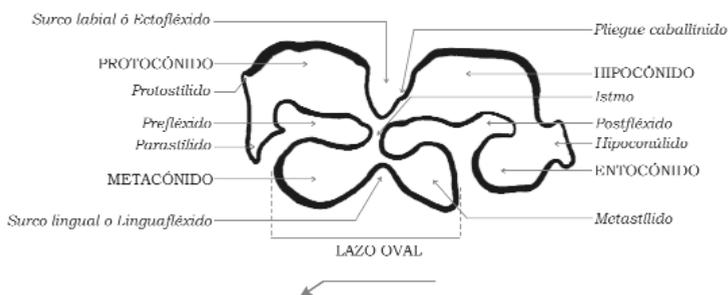


Figura 5. Terminología empleada en la dentición inferior de Equidae. Esquema dibujado a partir de un P₄ derecho del ejemplar FP1-2001-0826.

P₂ muestra un paracónido agudo muy desarrollado. En el resto de elementos el parastílido queda muy próximo al metacónido, uniéndose ambos en los ejemplares en los que el grado de desgaste es avanzado para formar un prefléxido cerrado en forma de islote. El protostílido es únicamente visible en M₃, mientras en el resto de elementos aparece como un marcado ángulo mesio-labial. El prefléxido presenta un contorno bilobulado, con un lóbulo distal más desarrollado que el mesial. El lóbulo mesial del prefléxido es mayor en los premolares que en los molares, y se suaviza hasta desaparecer conforme avanza el desgaste del diente. El lóbulo distal de este prefléxido se encuentra, en general, bastante desarrollado y prácticamente entra en contacto con el postfléxido en los premolares y con el ectofléxido en los molares (Fig. 6).

El hipocónido se encuentra separado del protocónido por un surco labial o ectofléxido que, en los premolares, no alcanza la zona de contacto entre el prefléxido y el postfléxido, mientras en los molares es más profundo y se introduce en el istmo alcanzando el linguafléxido. Se observa además la presencia de un pliegue caballino neto en premolares, menos prominente en molares, aunque en M₁ y M₂ de individuos con ligero desgaste es posible apreciar un esbozo del mismo.

El postfléxido presenta un contorno claramente bilobulado, estando más desarrollado el lóbulo mesial en P₃ y P₄, mientras en P₂ y en los molares ambos lóbulos son de tamaño similar. Estos dos lóbulos aparecen separados por una escotadura que forma el hipocónido en su región lingual. El entocónido es una cúspide subcircular que no llega a alcanzar el metastílido aunque queda muy próximo al mismo. En la región distal del entocónido aparece una pequeña constricción que se ensancha distalmente para formar

			Nº de pliegues (invaginaciones) mesiales en la prefoseta (protolofa incluido)	Nº de pliegues (invaginaciones) distales de la prefoseta	Nº de pliegues (invaginaciones) mesiales de la postfoseta	Nº de pliegues (invaginaciones) distales de la postfoseta (hipostilo incluido)
FP1-2001-0371	p ²	izqdo	2	9	6	2
		dcho	1	7	4	1
	p ³	izqdo	1	9	5	1
		dcho	1	10	5	1
	p ⁴	izqdo	1	7	3	1
		dcho	1	6	5	1
	M ¹	izqdo	1	8	4	1
		dcho	1	9	2	1
	M ²	izqdo	1	7	4	1
		dcho	1	9	3	1
	M ³	izqdo	2	2	1	1
		dcho	1	3	2	1
FP1-2001-0325	p ³⁻⁴	dcho	1	6	3	1
FP1-2001-0268	p ³⁻⁴	izqdo	-	2	1	1

Tabla 3. Número de pliegues de la prefoseta y postfoseta observados en la dentición yugal superior de *Equus cf. major* [según Eisenmann *et al.* (1988)].

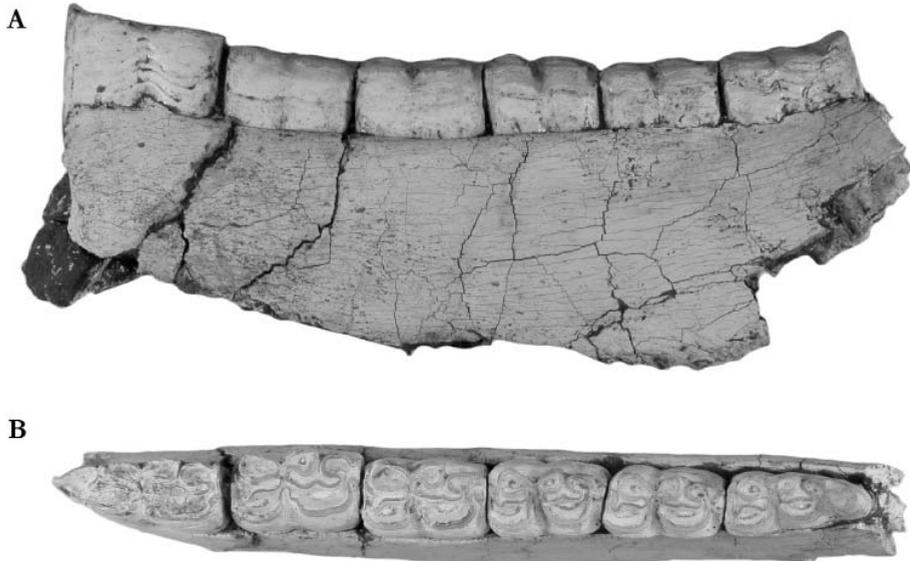


Figura 6. Rama horizontal de hemimandíbula izquierda con P₂-M₃ de *Equus cf. major* (FP1-2001-0338).
A: vista labial; **B:** vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

el hipoconúlido, menor en molares que en premolares, a excepción de M₃, donde se observa una forma lobular bien desarrollada.

El lazo oval es grande y está formado por dos lóbulos, metacónido y metastílido, que se disponen paralelamente al eje longitudinal de la serie dentaria, siendo en conjunto más alargado en los premolares que en los molares. El metacónido es, en toda la serie, más grande y más redondeado que el metastílido, mientras éste último presenta un contorno subtriangular, sobre todo en premolares. Ambos lóbulos aparecen separados por un surco lingual o linguaflexido agudo, con forma de V en premolares y de perfil más suavizado en los molares. En éstos últimos el linguaflexido es ligeramente más profundo, entrando en contacto con el ectoflexido en elementos con desgaste moderado.

El esqueleto postcraneal (Tablas 5 a 14) muestra las características típicas de un équido estenoniano de gran tamaño. Sus elementos no difieren anatómicamente de manera sustancial de otros representantes del género, por lo que carece de sentido realizar una descripción detallada de los mismos. Únicamente se describen algunos aspectos tanto de los metacarpianos III como de los metatarsianos III por ser estos los elementos más utilizados en las diagnósis de las distintas especies del género (Eisenmann, 1979).

La escápula aparece representada por un único fragmento proximal que no conserva la región del tubérculo supraglenoideo ni parte del cuello (Fig. 7), por lo que no es posible tomar sus dimensiones.

Aparecen varios fragmentos de húmero, los cuales únicamente se conserva su región distal debido al consumo diferencial provocado por carnívoros carroñeros (Fig. 8; tabla 5).

Por el contrario, se encuentran registrados tres radios completos (Fig. 9; tabla 6) y algunos fragmentos distales. La ulna únicamente aparece representada por un ejemplar,

		FP1-2001-0338	FP1-2001-0826
P ₂	Longitud serie premolar	101,95	103,35
	Longitud serie molar	88,60	-
	Longitud oclusal	40,15	39,13
	Longitud prefléxico	12,39	*
	Longitud lazo oval	17,63	*
	Longitud postfléxico	16,29	18,07
	Anchura oclusal máxima	15,30	16,86
	Índice prefléxico	30,86	*
	Índice lazo oval	43,91	*
	Índice postfléxico	40,57	46,18
P ₃	Longitud oclusal	31,56	31,85
	Longitud prefléxico	10,10	9,21
	Longitud lazo oval	19,35	19,49
	Longitud postfléxico	14,59	14,14
	Anchura oclusal máxima	17,97	16,96
	Índice prefléxico	32,00	28,92
P ₄	Índice lazo oval	61,31	61,19
	Índice postfléxico	46,23	44,39
	Longitud oclusal	30,69	33,26
	Longitud prefléxico	9,65	10,56
	Longitud lazo oval	18,41	18,79
	Longitud postfléxico	13,19	14,18
M ₁	Anchura ocl. máx.	16,83	18,28
	Índice prefléxico	31,44	31,75
	Índice lazo oval	59,99	56,49
	Índice postfléxico	42,98	42,63
	Longitud oclusal	27,90	27,65
	Longitud prefléxico	8,46	5,18
M ₂	Longitud lazo oval	15,84	15,12
	Longitud postfléxico	9,32	7,07
	Anchura oclusal máxima	15,15	15,87
	Índice prefléxico	30,32	18,73
	Índice lazo oval	56,77	54,68
	Índice postfléxico	33,40	25,57
M ₃	Longitud oclusal	29,25	-
	Longitud prefléxico	9,01	-
	Longitud lazo oval	15,81	-
	Longitud postfléxico	9,77	-
	Anchura oclusal máxima	14,86	-
	Índice prefléxico	30,80	-
M ₃	Índice lazo oval	54,05	-
	Índice postfléxico	33,40	-
	Longitud oclusal	32,48	-
	Longitud prefléxico	9,25	-
	Longitud lazo oval	14,58	-
	Longitud postfléxico	8,45	-
M ₃	Anchura oclusal máxima	13,78	-
	Índice prefléxico	28,48	-
	Índice lazo oval	44,89	-
	Índice postfléxico	26,02	-

Tabla 4. Dimensiones (en mm) de la dentición inferior en *Equus cf. major*. *: No es posible incluir la dimensión correspondiente debido al elevado grado de desgaste que presenta. Tampoco es posible obtener la altura y, por tanto, el índice de hipsodoncia de los elementos dentarios incluidos en la rama mandibular.

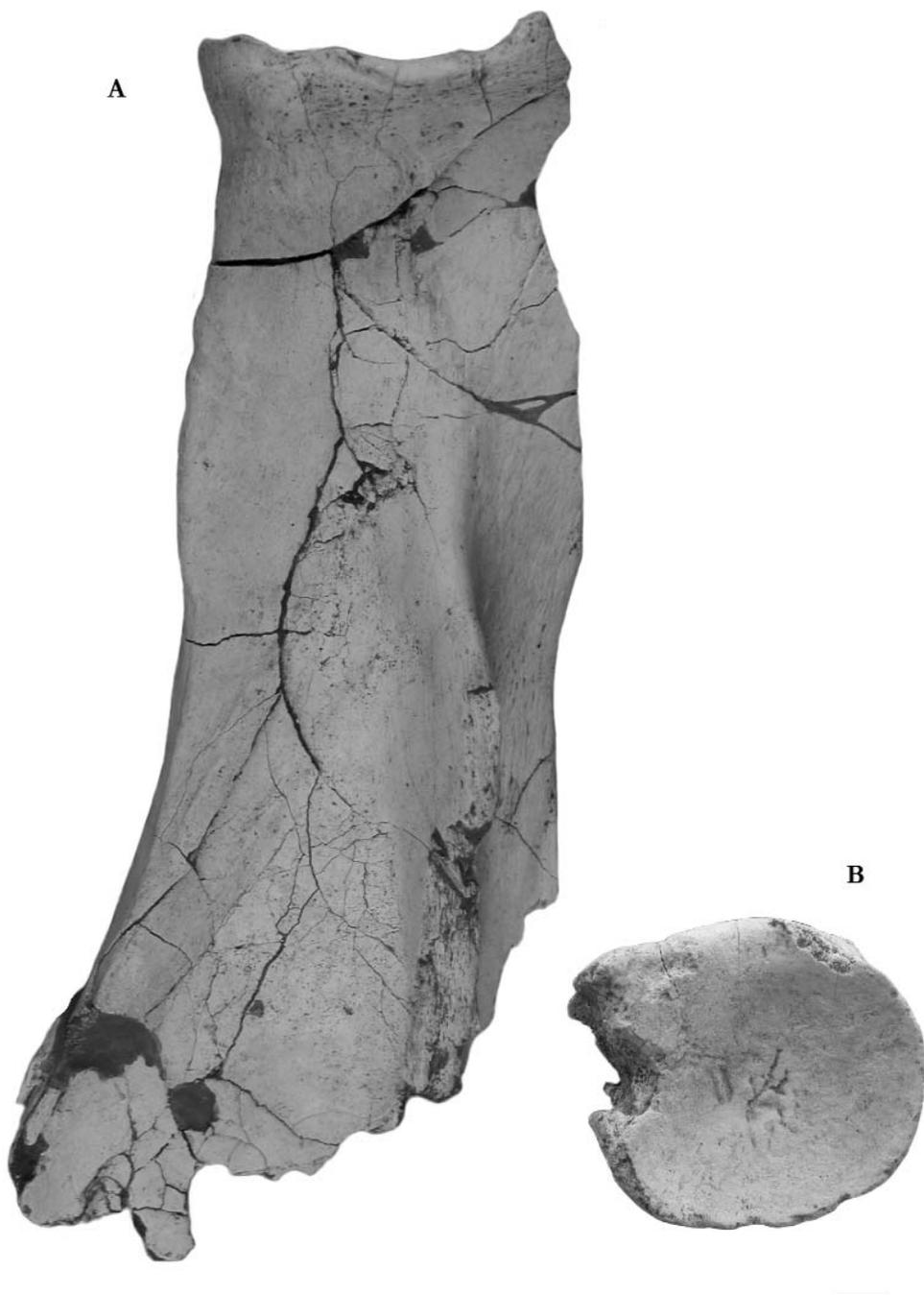


Figura 7. Fragmento proximal de escápula izquierda de *Equus* cf. *major* (FP1-2001-0765).
A: vista lateral; **B:** cavidad glenoidea. Escala gráfica: 1 cm.



Figura 8. Fragmento distal de húmero izquierdo de *Equus cf. major* (FP1-2001-0847).
A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista distal. Escala gráfica: 1 cm.

perteneciente al mismo individuo que el radio FP1-2001-0632, con el cual se halló en conexión anatómica. Ésta no conserva la región del olécranon debido a la acción carroñera de los hiénidos.

	DT diáfisis	DAP diáfisis	DT distal	DAP distal	DT tróclea
FP1-2001-0036	40,09	49,93	86,94	94,30	84,36
FP1-2001-0083	42,28	50,74	85,40	84,07	82,69
FP1-2001-0648	-	-	-	90,92	-
FP1-2001-0847	40,21	49,52	88,58	88,01	78,47
FP1-2002-1310	-	-	-	-	82,82
FP1-2002-1309	44,58	57,33	-	-	-

Tabla 5. Dimensiones (en mm) del húmero de *Equus cf. major*.

	Longitud total	DT proximal	DAP proximal	DT superficie articular proximal	DAP superficie articular proximal	DT diáfisis	DAP diáfisis	DT distal	DAP distal	DT superficie articular distal	DAP superficie articular distal
FP1-2001-0087	364	92,72	49,79	83,94	42,18	48,65	31,63	86,07	47,87	70,95	41,35
FP1-2001-0088	366	89,99	45,77	81,34	38,73	46,83	31,52	79,59	45,02	66,04	38,89
FP1-2001-0187	379	93,27	49,72	81,62	39,03	49,41	-	87,15	49,14	72,26	39,96
FP1-2001-0632	-	90,48	49,14	81,55	40,37	-	-	-	-	-	-
FP1-2002-1104	-	-	-	-	-	49,09	34,15	94,66	51,38	75,72	43,81

Tabla 6. Dimensiones (en mm) del radio de *Equus cf. major*.

Los metacarpianos centrales son largos, de robustez media, con diáfisis de anchura variable en relación con el diámetro antero-posterior (Fig. 10; tabla 7), encontrándose elementos con diáfisis desde prácticamente cilíndricas (FP1-2001-0101) hasta aquellas en las que el diámetro transversal (DT) supera ampliamente al diámetro antero-posterior (DAP) (FP1-2001-0250 ó FP1-2001-0618). En la epífisis proximal la faceta posterior de articulación con el unciforme está bien desarrollada (Fig. 10A). En ningún ejemplar queda visible el contorno de la faceta para la articulación con el trapezoide, por lo que no se incluyen sus dimensiones. En algunos especímenes es posible observar netas facetas de articulación para los metacarpianos laterales. En la epífisis distal la quilla articular distal se encuentra bien desarrollada.

Se encuentran además registradas varias primeras falanges, tanto de la extremidad anterior como de la posterior, así como falanges segundas y terceras de gran tamaño (Fig. 11; tablas 8 a 10).

Las tibias están representadas por fragmentos distales (Fig. 12; tabla 11), ya que las regiones proximales han sido consumidas por carnívoros, a excepción de dos ejemplares (FP1-2001-0370 y FP1-2002-1212) que conservan una porción proximal.

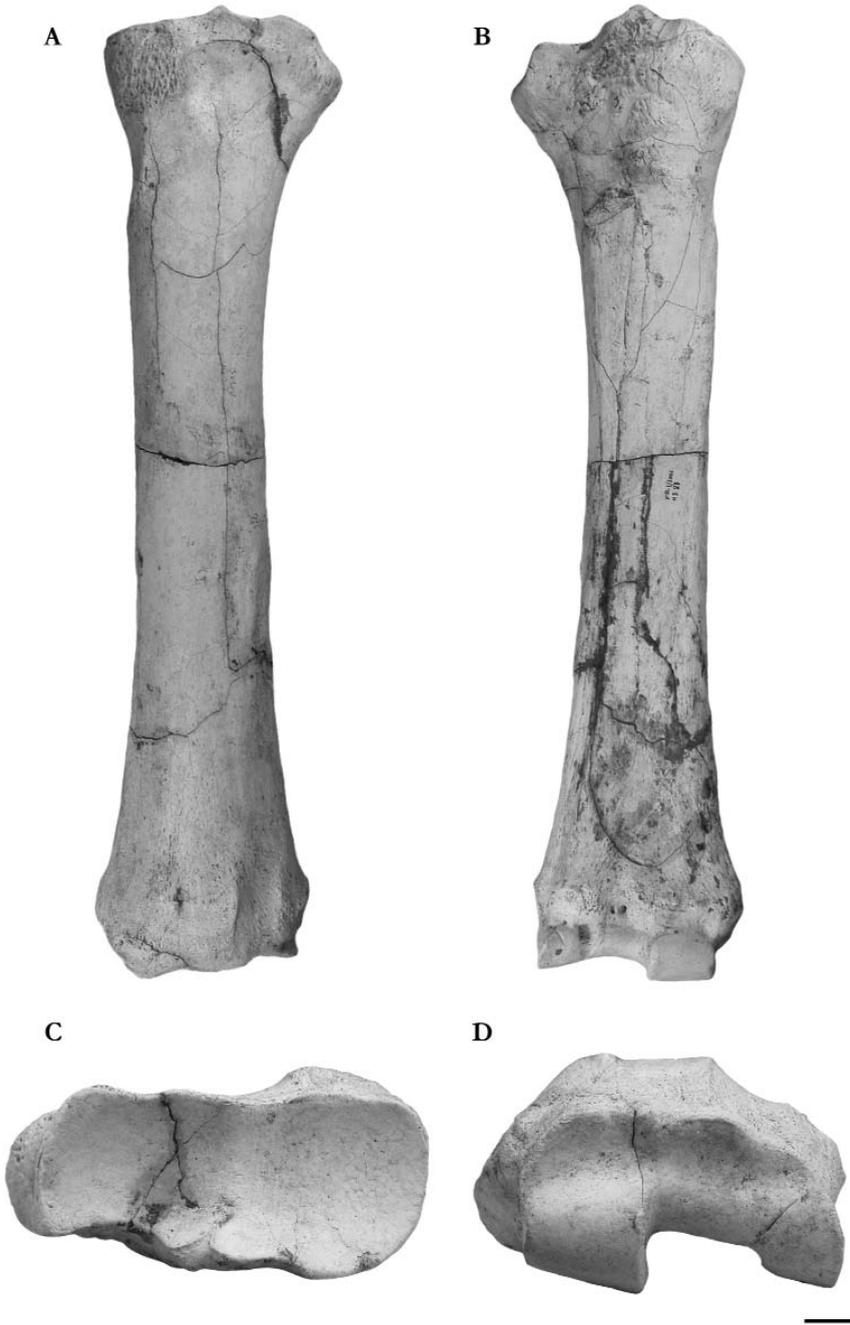


Figura 9. Radio izquierdo de *Equus cf. major* (FP1-2001-0088).

A: vista dorsal; **B:** vista ventral; **C:** vista proximal; **D:** vista distal. Escala gráfica para A y B: 2 cm. Escala gráfica para C y D: 1 cm.

		FP1-2001-0101	FP1-2001-0250	FP1-2001-0336	FP1-2001-0729	FP1-2002-1217	FP1-2001-0618	FP1-2002-1038
1	Longitud máxima	272	269	273	279	268	-	-
2	Longitud externa	259	260	264	271	-	-	-
3	DT diáfisis	34,38	39,67	-	39,32	35,38	37,14	-
4	DAP diáfisis	31,89	31,11	-	-	29,82	28,96	-
5	DT sup. art. proximal	52,61	56,60	-	56,82	56,96	55,95	57,95
6	DAP sup. art. proximal	40,94	37,24	-	34,12	37,58	36,58	37,27
7	D. Magno	47,26	46,17	-	43,92	47,38	44,91	46,48
8	D. Unciforme ant.	15,02	15,52	17,34	16,84	-	17,86	13,68
8'	D. Unciforme post.	10,46	8,66	-	9,97	-	11,97	10,47
9	D. Trapezoide	*	*	*	*	*	*	*
10	DT subarticular distal	53,59	53,22	-	54,71	54,02	-	-
11	DT articular distal	54,71	51,77	-	51,72	50,55	-	-
12	DAP quilla articular	41,52	40,49	-	39,92	38,94	-	-
13	DAP mín. cóndilo interno	32,02	32,36	-	32,23	30,93	-	-
14	DAP máx. cóndilo interno	35,61	35,80	-	35,47	32,73	-	-
	ÍNDICE DE ROBUSTEZ	12,64	14,75	-	14,10	13,20	-	-
	ÍNDICE DE GROMOVA	85,76	88,42	-	88,85	84,05	-	-
	ÍNDICE DE STAESCHE y SONDAAR	129,67	125,12	-	123,86	125,89	-	-

Tabla 7. Dimensiones (en mm) del Mc III de *Equus cf. major* (según Eisenmann, 1979).

Índice de robustez = DT diáfisis x 100 / L. máxima. **Índice de Gromova** = DAP máx. cóndilo interno x 100 / DAP quilla articular. **Índice de Staesche y Sondaar** = DAP quilla articular x 100/ DAP mín. cóndilo interno.

Se encuentran además varios tarsianos, de los cuales destacan por su abundancia los astrágalos y los calcáneos (Fig. 13; tablas 12 y 13).

Los metatarsianos terceros son muy largos, con un índice de robustez relativamente bajo (Fig. 14; tabla 14). En la epífisis proximal, el perfil anterior que forma la faceta articular para el gran cuneiforme es variable, siendo muy suave en algunos ejemplares y muy convexa en otros. Las facetas de articulación para el cuboides y el pequeño cuneiforme pueden estar separadas por fuertes aristas o apenas apreciarse su separación. A continuación de la faceta para el cuboides, y separada de esta por una arista bien visible, se observa otra faceta de articulación para el Mt IV (Fig. 14C), aunque en ciertos ejemplares no es posible determinar su posición. En la región plantar del extremo distal se abren dos forámenes nutricios separados por la quilla articular. Los diámetros transversales subarticulares y articulares distales son similares (Tabla 14). La quilla articular se encuentra bien desarrollada.



Figura 10. Metacarpiano III derecho de *Equus cf. major* (FP1-2001-0250).
A: vista proximal; B: vial dorsal; C: vista plantar. Escala gráfica: 1 cm.

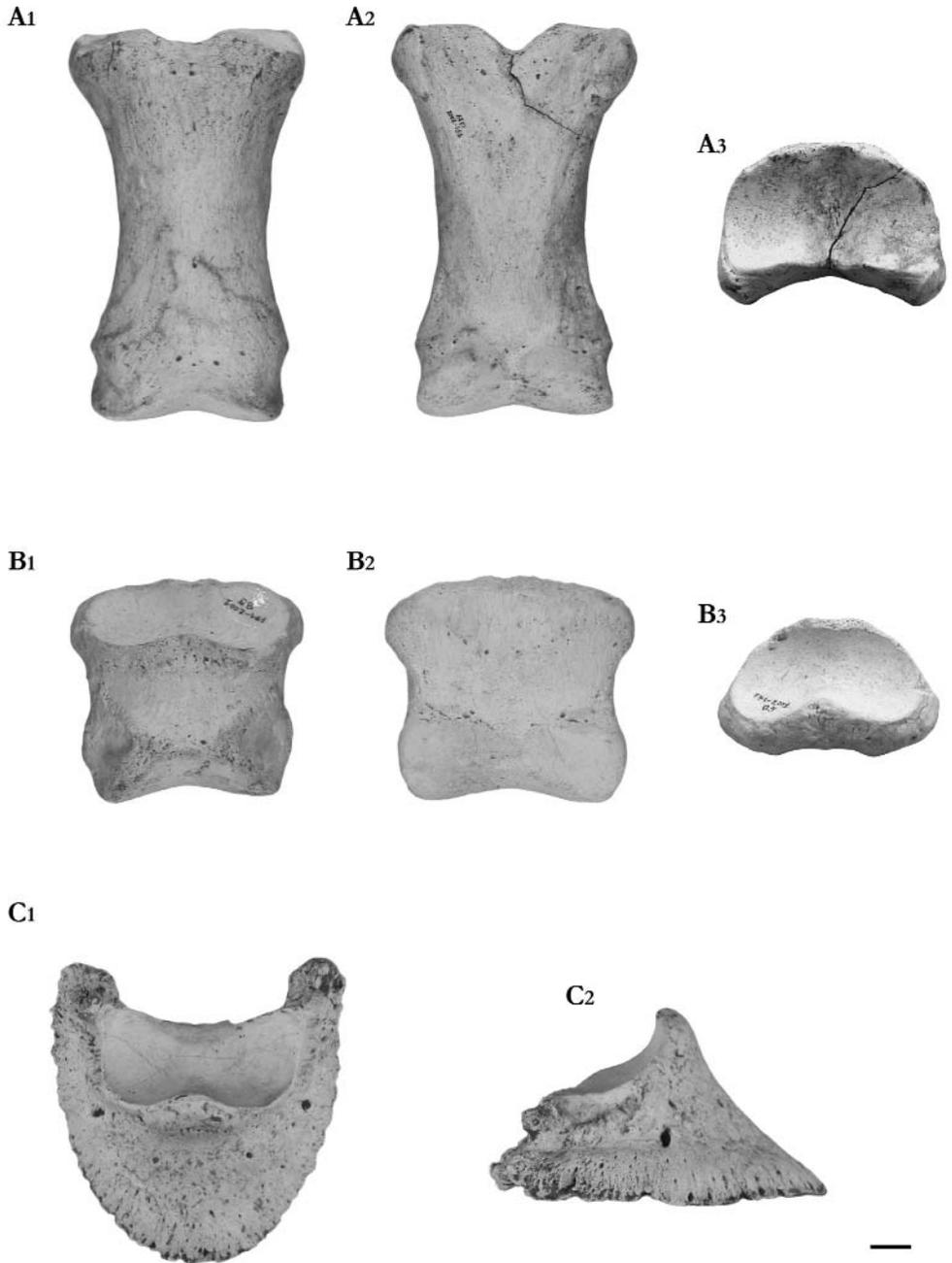


Figura 11. Falanges de *Equus* cf. *major*. **A:** falange primera izquierda (FP1-2002-1224). A₁: vista dorsal; A₂: vista plantar; A₃: vista proximal. **B:** falange segunda (FP1-2001-0085). B₁: vista dorsal; B₂: vista plantar; B₃: vista proximal. **C:** falange tercera (FP1-2002-1074). C₁: vista dorsal; C₂: vista lateral. Escala gráfica: 1 cm.



Figura 12. Fragmento distal de tibia derecha de *Equus* cf. *major* (FP1-2002-1037). **A:** vista dorsal; **B:** vista ventral; **C:** vista distal. Escala gráfica para A y B: 2 cm. Escala gráfica para C: 1 cm.

	Longitud total	DT proximal	DAP proximal	DT diáfisis	DAP diáfisis	DT distal	DAP distal
FP1-2001-0830	82,68	56,42	41,21	36,27	25,82	42,84	26,32
FP1-2001-0834	90,63	-	41,03	33,94	28,33	42,11	26,28
FP1-2001-0836	89,82	59,58	26,72	35,32	27,42	47,17	26,66
FP1-2002-1172	90,82	60,08	43,91	34,48	29,51	44,45	27,94
FP1-2002-1224	96,52	58,66	42,78	36,21	28,44	47,91	29,55
FP1-2002-1280	91,30	56,13	39,97	36,89	28,39	47,19	28,35

Tabla 8. Dimensiones (en mm) de la falange primera de *Equus* cf. *major*.

	Longitud total	DT proximal	DAP proximal	DT distal	DAP distal
FP1-2001-0085	53,64	56,99	35,95	51,97	29,22
FP1-2001-0839	51,54	51,74	33,27	44,77	29,52

Tabla 9. Dimensiones (en mm) de la falange segunda de *Equus* cf. *major*.

	Longitud total	Anchura máxima	DT superficie articular	DAP superficie articular	Altura
FP1-2001-0079	76,25	69,04	49,89	29,17	47,43
FP1-2001-0335	71,31	67,78	49,18	33,02	46,16
FP1-2001-0626	-	59,17	50,46	30,32	44,72
FP1-2002-1074	72,97	71,02	46,41	29,19	43,63
FP1-2002-1467	67,39	64,17	43,18	24,67	44,51

Tabla 10. Dimensiones (en mm) de la falange tercera de *Equus* cf. *major*.

	DT proximal	DT distal	DAP distal
FP1-2001-0370	107,20	-	-
FP1-2001-0153	-	85,80	54,58
FP1-2001-0779	-	81,91	52,70
FP1-2001-0840	-	-	55,07
FP1-2001-0845	-	76,14	52,41
FP1-2001-0846	-	79,17	48,55
FP1-2002-1037	-	77,89	51,62
FP1-2002-1272	-	81,71	55,61
FP1-2002-1360	-	81,26	52,99

Tabla 11. Dimensiones (en mm) de la tibia de *Equus* cf. *major*.



Figura 13. Tarsianos de *Equus cf. major*. **A:** Calcáneo izquierdo (FP1-2001-0829). A₁: vista anterior; A₂: vista medial. **B:** Astrágalo izquierdo (FP1-2001-0589). B₁: vista anterior; B₂: vista posterior. Escala gráfica: 1 cm.



Figura 14. Metatarsiano III izquierdo de *Equus* cf. *major* (FP1-2001-0264).
A: vista proximal; B: vial dorsal; C: vista plantar. Escala gráfica: 1 cm.

	Longitud máxima	Altura máxima	Anchura máxima	Anchura mínima	Longitud tubérculo	Anchura tubérculo
FP1-2001-0829	124,82	56,98	59,68	21,73	50,39	36,19
FP1-2002-1362	127,39	57,01	54,77	22,65	51,44	37,10
FP1-2001-0078	-	-	64,16	-	-	-
FP1-2001-0627	-	58,43	58,76	21,57	-	-
FP1-2001-0837	-	-	-	-	51,56	37,56

Tabla 12. Dimensiones (en mm) del calcáneo de *Equus cf. major*.

	Longitud total	Longitud tróclea medial	Anchura máxima	DT articular distal	DAP articular distal
FP1-2001-0028	69,08	69,75	70,55	59,93	39,53
FP1-2001-0589	68,84	66,77	66,62	55,31	36,34
FP1-2001-0635	68,29	64,55	67,84	55,78	39,88
FP1-2002-1441	72,76	68,10	65,13	54,16	37,23
FP1-2002-1361	-	-	66,26	54,34	36,07
FP1-2001-0828	68,17	68,55	69,81	56,37	36,86

Tabla 13. Dimensiones (en mm) del astrágalo de *Equus cf. major*.

	FP1-2001-0236	FP1-2001-0264	FP1-2001-0306	FP1-2001-0307	FP1-2001-0354	FP1-2001-0545	FP1-2001-0844	FP1-2001-0123	FP1-2001-0563	FP1-2002-1285	FP1-2001-0294
1 Longitud máx.	293	308	299	296	-	289,5	296,5	-	-	-	-
2 Longitud ext.	288	298	-	-	-	282,5	-	-	-	-	-
3 DT diáfisis	*37,37	35,37	35,85	-	37,22	36,16	-	-	-	35,15	36,88
4 DAP diáfisis	*35,38	34,66	35,03	35,39	35,97	34,63	-	-	-	34,80	33,85
5 DT proximal	*50,92	56,26	-	-	55,01	51,32	-	50,65	56,39	56,07	-
6 DAP proximal	*42,02	43,96	-	44,41	42,59	43,42	-	41,17	47,28	50,23	-
7 D. Gran Cuneiforme	45,81	49,22	-	-	49,96	47,06	-	47,18	48,10	48,43	-
8 D. Cuboides	-	11,94	-	-	11,61	11,04	-	10,05	12,15	12,12	-
9 D. Peq. Cuneiforme	7,49	12,79	-	-	9,32	7,98	-	7,14	8,93	7,87	-
10 DT subart. distal	-	53,35	52,49	48,96	-	52,66	54,41	-	-	-	-
11 DT distal	47,58	51,30	48,80	48,37	-	52,51	49,58	-	-	-	-
12 DAP quilla articular	-	39,77	39,21	38,89	-	39,37	39,76	-	-	-	-
13 DAP mín. cóndilo interno	-	29,94	30,63	29,62	-	29,91	29,28	-	-	-	-
14 DAP máx. cóndilo interno	-	34,77	34,68	33,09	-	34,14	32,86	-	-	-	-
ÍNDICE DE ROBUSTEZ	*12,75	11,48	12,00	-	-	12,49	-	-	-	-	-
ÍNDICE DE GROMOVA	-	87,43	88,45	85,09	-	86,72	82,65	-	-	-	-
ÍNDICE DE STAESCHE y SONDAAR	-	132,83	128,01	131,29	-	131,63	135,79	-	-	-	-

Tabla 14. Dimensiones (en mm) del Mt III de *Equus cf. major* (según Eisenmann, 1979).

Índice de robustez = DT diáfisis x 100 / L. máxima. **Índice de Gromova** = DAP máx. cóndilo interno x 100 / DAP quilla articular. **Índice de Staesche y Sondaar** = DAP quilla articular x 100/ DAP mín. cóndilo interno. Las medidas precedidas por una asterisco (*) podrían verse alteradas por causas patológicas.

Discusión

La presencia de un équido que muestra unos dientes yugales superiores con un protocono unido por un istmo al protolofa indica, sin ningún género de dudas, la presencia del género *Equus* en Fonelas P-1.

Además, este équido presenta ciertos caracteres dentales que permiten relacionarlo con el grupo de los "estenonianos", tales como unos yugales superiores con un lóbulo mesial del protocono más reducido que el lóbulo distal o un ligulafléxico de contorno agudo en forma de V en los elementos yugales inferiores. También en el esqueleto postcranial se distinguen estructuras típicas de las formas "estenonianas", tales como la presencia de forámenes nutricios a ambos lados de la cara plantar de la quilla articular (De Giuli, 1972). Sin embargo, a diferencia de las formas "estenonianas", en los premolares superiores del équido registrado en Fonelas P-1 es posible observar algunos caracteres considerados más próximos a las formas "caballinas", como un protocono ligeramente alargado y un parastilo y un mesostilo provistos de suaves surcos longitudinales. Por tanto, en función de su morfología dental, se podría afirmar que la forma de Fonelas P-1 representa un équido "estenoniano" derivado, el cual se acerca en algunos caracteres a las formas "caballinas".

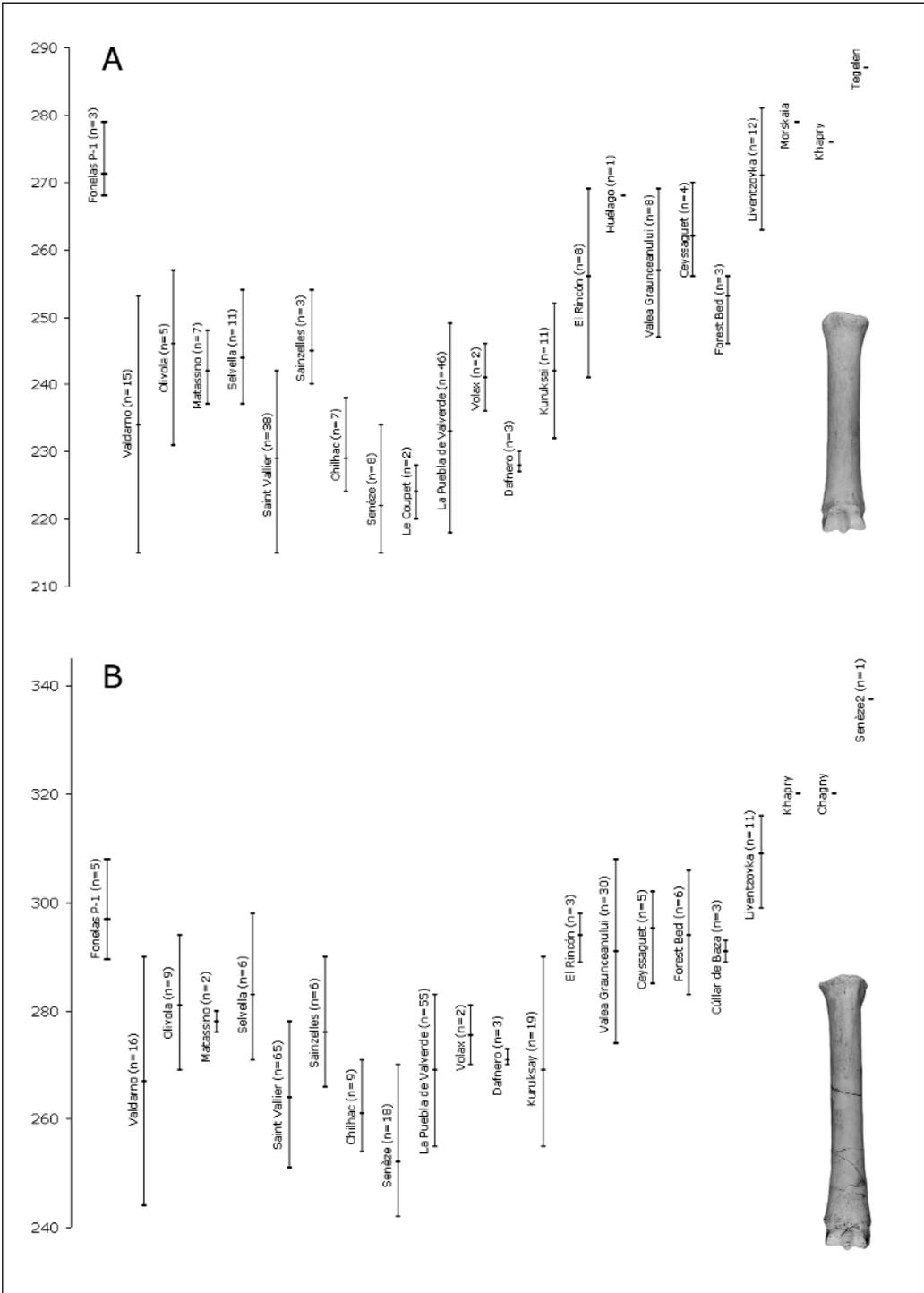
Por otra parte, el gran tamaño que muestra el esqueleto postcranial del équido de Fonelas P-1 excluye la posibilidad de que pertenezca a una forma "estenoniana" de talla media como *E. stenorhinus*, *E. senegalesis*, *E. stehlini* o *E. altidens*, presentando unas dimensiones más afines a *E. livenzovensis*, *E. athanasiui* o *E. major* (Fig. 15).

La escasez de datos sobre la longitud en metacarpianos y metatarsianos de *E. major* dificulta la determinación del équido de Fonelas P-1. Prat (1980) identifica los fósiles procedentes de los yacimientos de Morskaia, Khapry y Tegelen como *Equus major*, los cuales muestran unas dimensiones medias de la longitud total de sus Mc III de 279, 276 y 287 mm, respectivamente. Alberdi *et al.* (1998) indican una longitud media del Mc III en *Equus major* de 271 mm. Estas dimensiones se asemejan a aquellas registradas en los Mc III de Fonelas P-1 (media: 272,2 mm; $n=5$). El Mc III procedente de Huélago presenta una longitud total de 268 mm (Eisenmann, 1999). Sin embargo, el único Mc III completo procedente del yacimiento francés de Pardines presenta una longitud total de 255 mm, unas dimensiones sustancialmente menores que aquellas que presenta este mismo elemento en el équido de Fonelas P-1.

Por el contrario, existe un Mt III procedente de Senèze y atribuido a *E. major* cuya longitud total es de 335,5 mm (Fig. 15; Senèze2), constituyendo el metatarsiano de *Equus* más largo del registro fósil conocido (Prat, 1980). La longitud total media que dan Alberdi *et al.* (1998) para *Equus major* es de 329 mm. La longitud media de los Mt III procedentes de Khapry es de 320 mm, bastante mayor que la registrada en los fósiles de Fonelas P-1 (media: 297 mm; $n=6$). Sin embargo, los Mt III del équido registrado en Ceyssaguet y atribuidos a *E. suessenbornensis* presentan una longitud mínima de 285 mm y máxima de 302 mm ($n=5$; Prat, 1980).

Por tanto, parece que el équido registrado en Fonelas P-1 muestra unos Mc III de mayor longitud que aquellas formas atribuidas a *E. livenzovensis* y *E. athanasiui* y afín a *E. major*, aunque sus Mt III son algo más cortos de lo que correspondería para estas especies y afines a *E. suessenbornensis*. Por otra parte, estos Mt III presentan dimensiones similares a aquellas registradas en el équido de El Rincón, Valea Graunceanului y Forest Bed, las cuales presentan Mc III algo más cortos.

Se incluyen radiodiagramas de Simpson para 10 variables, tanto del Mc III como del Mt III, por ser la metodología más común en los trabajos especializados sobre este grupo de perisodáctilos (Figs. 16 y 17). Los datos utilizados en la elaboración de este tipo de gráficos, a diferencia de los anteriores, representan medias, por lo que están condicionados por la correcta determinación taxonómica de cada espécimen.



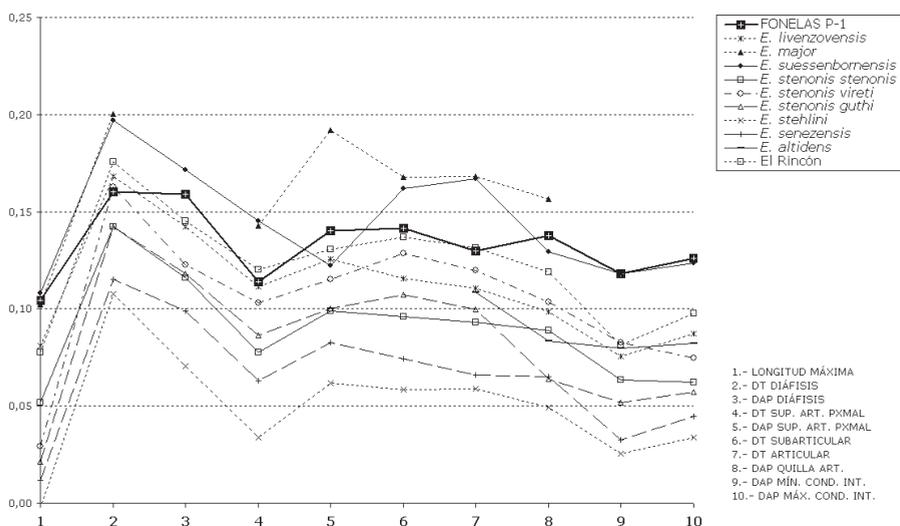


Figura 16. Radiodiagrama de Simpson con diferentes dimensiones tomadas en el Mc III. Datos tomados de tabla 7, Eisenmann, 1979 y Alberdi *et al.*, 1997, 1998. Standard: *Equus hemionus*.

Al igual que ocurre con los Mc III y Mt III, el resto de elementos del esqueleto postcranial muestra, en general, dimensiones mayores que los équidos “estenonianos” de talla media y se asemejan métricamente más a *E. major* y *E. suessenbornensis*. Sin embargo, la escasez de datos sobre este tipo de elementos en relación con los metápodos, hace que éstos últimos sean los más utilizados en las discusiones taxonómicas.

Por tanto, la anatomía observada en los elementos yugales superiores del équido registrado en Fonelas P-1, con un protocono alargado y estilos provistos de surcos longitudinales, así como la presencia de un esbozo de protostilido en los yugales inferiores, sugiere un patrón morfológico mixto entre las formas “estenonianas” y “caballinas”, tal como se ha descrito para el “estenoniano” *Equus major* y su descendiente *Equus suessenbornensis*, considerado unas veces “caballino” (Gromova, 1949) y otras “estenoniano” (Forsten, 1999). Por otra parte, *E. suessenbornensis* muestra otros caracteres que parecen indicar una convergencia hacia las formas “caballinas”, tales como la hendidura lingual marcada en el

Figura 15. Diagrama comparativo de las dimensiones máximas, mínimas y medias (en mm) del Mc III (A) y del Mt III (B) entre el équido registrado en Fonelas P-1 y diversos especímenes procedentes de varios yacimientos atribuidos al grupo de *E. stenonis* (Valdarno, Olivola, Matassino, Selvella, Saint Vallier, Sainzelles, Chilhac, Le Coupet, La Puebla de Valverde, Volax, Dafnero y Kuruksay) y *E. senezensis* (Senèze). El équido de El Rincón ha sido atribuido a *E. liventzovensis* (Alberdi y Ruíz-Bustos, 1989; Alberdi *et al.*, 1997) o a *E. athanasiui* (Forsten, 1999). La forma registrada en Valea Graunceanului fue determinada como *E. liventzovensis* o *E. athanasiui* (Samson, 1975), y aquella representada en Forest Bed ha sido a su vez atribuida a *E. athanasiui* (Forsten, 1999). Como se comentó previamente, Alberdi *et al.* (1998, 2001) no reconocen esta última especie, considerándola un sinónimo reciente de *E. liventzovensis*. El équido identificado en Ceysaguet es atribuido a *E. suessenbornensis* (Prat, 1980). La forma representada en Morskaia, Khapry, Chagny, Tegelen y Senèze2 es clasificada como *Equus major* (Viret, 1954; Prat, 1980). El équido procedente de Liventzovka representado en este gráfico es clasificado como *E. liventzovensis* (Baigusheva, 1978). No se disponen datos de máximos y mínimos ni el tamaño muestral de los yacimientos de Morskaia, Khapry, Chagny y Tegelen, por lo que únicamente se representan valores medios. No se incluyen los datos de *E. stehlini* (Valdarno, Casa Frata o Dmanisi) ni de *E. altidens* (Untermassfeld, Libakos, Venta Micena, Gerakarou y Petralona) por representar dimensiones sustancialmente menores que el équido de Fonelas P-1. Datos tomados de Samson (1975), Prat (1968, 1980), Eisenmann (1975, 1979), Boeuf (1983), Marín (1987), Steensma (1988), Koufos (1992), Alberdi *et al.* (1997) y Forsten (1999).

protocono (Alberdi y Ruíz-Bustos, 1989) o un linguaflexido que forma un ángulo muy suave en sus yugales inferiores (Gromova y Duvrobo, 1975; figs. 3 y 4). Estos caracteres derivados no se observan en el équido de Fonelas P-1.

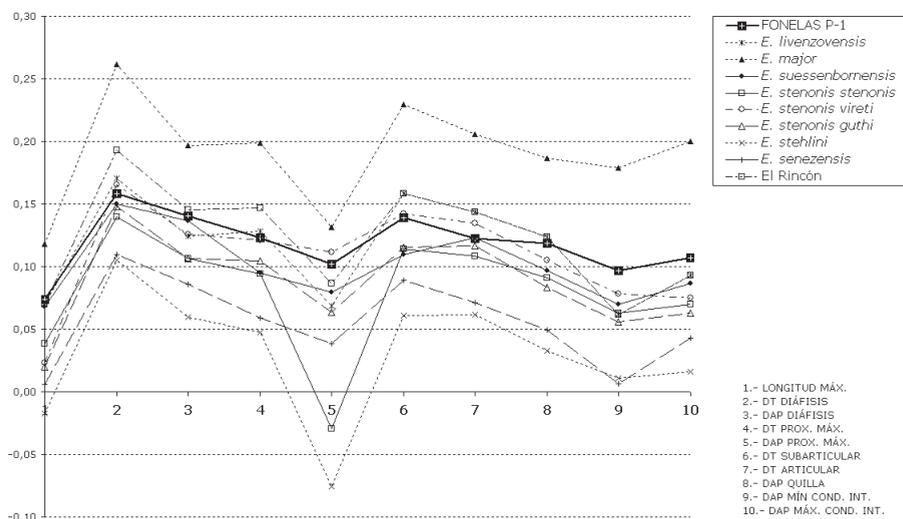


Figura 17. Radiodiagrama de Simpson con diferentes dimensiones tomadas en el Mt III. Datos tomados de tabla 13, Eisenmann, 1979 y Alberdi *et al.*, 1997, 1998. Standard: *Equus hemionus*.

Esta convergencia anatómica y biométrica del équido de Fonelas P-1 con el linaje de *E. major*-*E. suessenbornensis* y la ausencia de caracteres derivados presentes en éste último nos conduce a determinar el taxón representado en Fonelas P-1 como *Equus* sp. cf. *Equus major*. La nomenclatura permanece abierta en espera de que se esclarezcan las relaciones entre los representantes de este linaje así como la identidad de especies intermedias como *Equus bressanus*.

Conclusiones

En primer lugar, conviene comentar en este punto ciertas apreciaciones sobre aspectos metodológicos observados en el estudio taxonómico de los representantes fósiles del género *Equus*. Una de las metodologías más ampliamente utilizada en la mayoría de las determinaciones taxonómicas está basada en el análisis de radio-diagramas, elaborados en 1951 por G.G. Simpson, los cuales comparan logaritmos decimales de determinadas dimensiones de un elemento con una especie "base", que en el caso del género *Equus* suele ser el hemión (*E. hemionus*). En este tipo de gráficos se figuran las medias de los fósiles procedentes de yacimientos clásicos con nuevas muestras susceptibles de ser clasificadas taxonómicamente. Al ser estos nuevos registros de Fonelas P-1 contrastados con medias de varios individuos es difícil que se ajusten a la recta representada, ya que la media está constituida por valores que carecen de significado real, debido a que no existe ejemplar alguno que presente esas dimensiones. En nuestra opinión, este tipo de diagramas debería utilizarse como una herramienta de apoyo a criterios anatómicos y en ningún caso como una prueba resolutive de la presencia de una nueva especie en un yacimiento. El abuso de estos diagramas para sostener la determinación de nuevas especies de équidos ha provocado una gran confusión taxonómica en lo que a las formas villafranquieses se refiere, multiplicando

el número de taxones que, en muchos casos, no se encuentran respaldados por criterios anatómicos fidedignos.

En segundo lugar, los análisis biométricos elaborados con el esqueleto postcranial de especies actuales (p. ej. Eisenmann, 1979; Eisenmann y Karchoud, 1982; Eisenmann y Kuznetsova, 2004) sugieren que las diferencias métricas en muchos de los casos no son suficientes para establecer especies independientes, sí en cambio pueden representar variedades geográficas o subespecies de diferente tamaño o robustez que la subespecie nominal. Cabe mencionar el ejemplo sudafricano, donde entre 1909 y 1950 fueron descritas 20 especies diferentes de *Equus*, de las cuales 5 fueron más tarde asignadas a la especie actual *E. burchelli*, y el resto a *E. capensis*.

Asimismo, parece que la presencia de caracteres aislados no permite en muchas ocasiones determinar específicamente ciertos materiales, ya que una especie concreta del género *Equus* está basada en una combinación original de caracteres, los cuales no resultan diagnósticos de forma independiente, aunque sí su asociación (Eisenmann y Baylac, 2000). Algunos autores consideran que todas las especies de caballos descritas a partir de dientes aislados o serie dentarias incompletas constituyen material indeterminable *nomina vana* (Wells, 1959).

En cuanto al material registrado en Fonelas P-1, y siguiendo algunos de los criterios de clasificación encontrados en la literatura, el hecho de encontrarnos ante un équido de Mc III y Mt III con diferentes proporciones que los taxones descritos hasta el momento supondría automáticamente la determinación de una nueva especie del género *Equus*. El hecho de que las especies analizadas en el estudio comparativo sean todavía objeto de grandes discusiones taxonómicas y que los valores utilizados en los diagramas presentados constituyan valores medios nos conduce a ser muy cautelosos a la hora de establecer nuevas especies de équidos sin antes examinar los materiales comparativos directamente, así como analizar de forma exhaustiva la variabilidad existente en las especies que han permanecido hasta la actualidad, labor que excede ampliamente los objetivos de este trabajo. Por tanto, hasta que esta problemática no sea resuelta y se consiga esclarecer las diferencias anatómicas y biométricas entre unos taxones y otros se ha preferido optar por la nomenclatura abierta y atribuir el material de Fonelas P-1 a *Equus* sp. cf. *Equus major*.

REGISTRO DE *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1859)

En 1822 Cuvier identifica en el norte de la península italiana un rinoceronte fósil al que nombra *Rhinoceros leptorhinus*. Esta identificación es realizada a partir de las descripciones de Cortesi y los dibujos de Brogniart de un cráneo que Cuvier nunca llegó a examinar personalmente. Los dibujos de Brogniart mostraban claramente la ausencia de septo nasal (Loose, 1975). Unos años más tarde De Christol (1834) cita erróneamente la presencia de un septo nasal a partir de nuevos dibujos de un cráneo incompleto de *Rhinoceros leptorhinus*. Al igual que Cuvier, De Christol nunca llegó a examinar personalmente estos materiales. La supuesta presencia de septo nasal en estas figuras lleva a De Christol a crear una nueva especie para denominar el material procedente de Montpellier como *Rhinoceros megarhinus*, el cual carecía de septo nasal. Ambas especies son sinonimizadas en 1868 por Falconer, quien unos años antes mencionaba por primera vez la especie *Rhinoceros etruscus* en una carta a Anstedt (1859). Curiosamente, la especie creada por Cuvier fue finalmente sinonimizada con *Dicerorhinus megarhinus*, mientras que la especie de De Christol es actualmente clasificada como *Dicerorhinus hemitoechus*.

En 1942 Kretzoi diferencia entre el género actual *Dicerorhinus* y dos nuevos géneros que propone: *Stephanorhinus* y *Procerorhinus*. Esta diferencia no es reconocida por Guérin (1980, 1996), ya que según

el autor se encuentra fundamentada en la combinación de caracteres específicos, genéricos y subgenéricos, y no observa una anatomía suficientemente heterogénea para diferenciar entre ambos géneros, por lo que considera *Stephanorhinus* y *Procerorhinus* como taxones no válidos.

Sinonimias

- 1822. *Rhinoceros leptorhinus* - Cuvier (parte)
- 1828. *Rhinoceros elatus* - Croizet y Jobert (parte)
- 1859. *Rhinoceros etruscus* - Falconer
- 1868. *Rhinoceros etruscus* - Falconer (parte)
- 1868. *Rhinoceros etruscus* - Dawkins
- 1892. *Rhinoceros leptorhinus* - Boule
- 1892. *Rhinoceros etruscus* - Boule
- 1912. *Rhinoceros etruscus* - Wurm
- 1954. *Dicerorhinus etruscus* - Viret
- 1965. *Dicerorhinus etruscus* - Kahlke
- 1969. *Dicerorhinus etruscus* - Kahlke
- 1971. *Dicerorhinus etruscus* - Guérin y Heintz
- 1975. *Dicerorhinus etruscus* - Beljaeva y David
- 1975. *Dicerorhinus etruscus* - Loose
- 1980. *Dicerorhinus (Brandtorhinus) etruscus etruscus* - Guérin
- 1982. *Dicerorhinus etruscus* - Bishop
- 1987. *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* - Santafé y Casanovas
- 1988. *Dicerorhinus etruscus* - Lumley *et al.*
- 1989. *Dicerorhinus etruscus* - Cerdeño
- 1989-1990. *Dicerorhinus etruscus* - Mazo y Torres
- 1991. *Dicerorhinus etruscus* - Torres y Mazo
- 1992. *Stephanorhinus etruscus* - Cerdeño
- 1993. *Stephanorhinus etruscus* - Cerdeño
- 1995. *Dicerorhinus etruscus* - Boeuf
- 1995. *Stephanorhinus etruscus* - Mazo
- 1996d. *Dicerorhinus (Brandtorhinus) etruscus* - Guérin
- 1996. *Dicerorhinus etruscus etruscus* - Vekua
- 2001. *Stephanorhinus etruscus* - Kahlke
- 2001. *Stephanorhinus* sp. cf. *Stephanorhinus etruscus* - Arribas *et al.*
- 2003. *Stephanorhinus etruscus* - García-Fernández *et al.*
- 2003. *Dicerorhinus etruscus* - Guérin *et al.*
- 2004a. *Stephanorhinus etruscus* - Arribas *et al.*
- 2004b. *Stephanorhinus etruscus* - Arribas *et al.*
- 2006. *Stephanorhinus etruscus* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

? Etouaires (Heintz *et al.*, 1974)

Triversa

El Pozo de Piedrabuena (Mazo y Torres, 1989-90; Torres y Mazo, 1991)

Las Higuieruelas (Mazo, 1995)
Villarroya (Villalta, 1952)
Montopoli
Strekov y Nová Vieska (Holec, 1996)
Huélago (Cerdeño, 1989)
El Rincón-1 (Alberdi *et al.*, 1997)
La Puebla de Valverde (Guérin y Heintz, 1971)
Saint Vallier (Viret, 1954)
Senèze (Schaub, 1943)
Chilhac (Boeuf, 1995)
Pietris (Bolomey, 1965)
Graunceanului (Bolomey, 1965)
Olivola (Mazza, 1988)
Valdarno superior (Mazza, 1988)
Dmanisi (Dzaparidze *et al.*, 1989; Vekua, 1996)
Venta Micena (Moyà-Solà *et al.*, 1981; Santafé y Casanovas, 1987)
Fuente Nueva-3 (Martínez-Navarro *et al.*, 1997; Martínez *et al.*, 2003)
Láchar (Aguirre, 1989)
Untermassfeld (Kahlke, 2001)
Saint Prest (Guérin *et al.*, 2003)
Vallonet (Lumley *et al.*, 1988)
Cueva Victoria (Santafé y Casanovas, 1987)
Incarcal (García-Fernández *et al.*, 2003a)
Crespià (García-Fernández *et al.*, 2003b)
Solhilac
Huéscar-1 (Mazo *et al.*, 1985; Santafé y Casanovas, 1987; Cerdeño, 1989)
Tiraspol (Beljaeva y David, 1975)
Voigtstedt (Kahlke, 1965)
Süssenborn (Kahlke, 1969)
Cúllar de Baza-1 (Ruíz-Bustos, 1976; Cerdeño, 1989)
Somerset (Bishop, 1982)
Mosbach (Freudenberg, 1914)
Mauer (Wurm, 1912)

Materiales

FP1-2002-1075.- DP² derecho.
FP1-2002-1130.- Fragmento distal de húmero derecho.
FP1-2001-0940.- Fragmento distal de húmero izquierdo.
FP1-2002-1129.- Fragmento proximal de radio-ulna derechos.
FP1-2001-0244/0278.- Fragmento proximal de ulna derecha.
FP1-2001-0115.- Fragmento distal de tibia izquierda.

Número mínimo de individuos: 1 infantil (DP² derecho) y 2 adultos (ulna derecha).

Descripción

La nomenclatura utilizada en la descripción del único elemento dentario registrado, un segundo premolar superior deciduo, es la empleada por la mayoría de los autores especialistas en esta familia de perisodáctilos (Fig. 18). Este elemento no presenta apenas desgaste y carece de raíces (Fig. 19, tabla 15).

	FP1-2002-1075
DMD	35,40
DBL	32,05

Tabla 15. Dimensiones (en mm) del segundo premolar deciduo de *Stephanorhinus etruscus*.

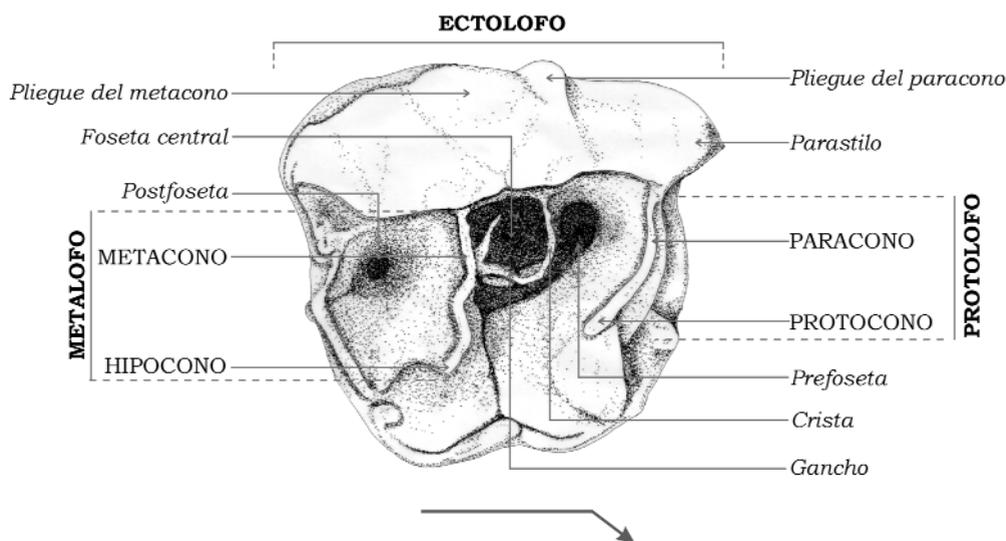


Figura 18. Terminología utilizada en los elementos dentarios superiores de Rhinocerotidae [según Guérin (1980)].

El diente, de contorno subcuadrangular, muestra un parastilo mesio-labial muy prominente y agudo, dirigido hacia la región mesial. La muralla externa presenta un pliegue del paracono muy desarrollado, el cual se proyecta labialmente sobre el resto del diente. Este pliegue del paracono sigue un recorrido diagonal, formando con el parastilo un valle abierto en forma de V. El pliegue del metacono se encuentra menos desarrollado y sigue un recorrido vertical. Tras el parastilo, de la región mesial del ectolofa parte un protolofa de recorrido curvo, dirigido hacia la porción distal del diente. Este protolofa conecta el paracono (proximal) y el protocono (distal) con un estrangulamiento del protocono muy marcado en las proximidades de la zona mesial de la base de la corona. El metalofa conecta el metacono (proximal) y el hipocono (distal), sigue un recorrido similar al protolofa, aunque su curvatura es menos acusada. Entre protolofa y metalofa se observa una prefoseta amplia de contorno arriñonado que comunica lingualmente con el valle mediano, y una foseta central de contorno subcuadrangular bordeada por parte del ectolofa, metalofa y una fina lámina de esmalte que une estos lofos cerrando la cavidad (formada por gancho y crista). Tras el metalofa aparece una postfoseta profunda de contorno subcircular. Los márgenes mesial, lingual y distal de la corona se encuentran recorridos por un fuerte cíngulo, el cual se encuentra más



Figura 19. DP² derecho de *Stephanorhinus etruscus* (FP1-2002-1075). Escala gráfica: 1 cm.

desarrollado en altura en el margen lingual próximo al valle mediano y en el margen distal en el extremo lingual del metalofo (dando lugar a cúspides basales agudas como en el margen mesial próximo al estrangulamiento del protocono). Por el contrario, el cíngulo desaparece completamente en la base del protocono. Tampoco se observa cíngulo alguno en la cara labial del diente.

Los dos húmeros conservados están representados por 2 fragmentos distales (Fig. 20; tabla 16). Uno de ellos (FP1-2002-1130) conserva aproximadamente la mitad distal de la diáfisis y la epífisis completa, mientras el otro (FP1-2001-0940) conserva 1/3 distal de la diáfisis y presenta fracturas en la región lateral de la tróclea y en el epicóndilo lateral provocadas por mordeduras de carnívoros carroñeros. La diáfisis muestra una sección transversal triangular, con un vértice agudo en posición craneal provocado por el fuerte desarrollo de la cresta humeral, de la cual solamente se conserva la porción distal en ambos ejemplares. La epífisis distal presenta un epicóndilo lateral muy desarrollado, el cual se proyecta distalmente sobre el resto de la epífisis. Este epicóndilo lateral muestra, en el ejemplar que conserva esta región, abundantes tuberosidades para la inserción de los músculos extensores del carpo. La cresta epicóndilar se encuentra muy desarrollada en su porción distal, suavizándose en la región diafisaria. En vista anterior la fosa radial es muy ancha y poco profunda, y se encuentra tapizada de abundantes rugosidades y trabéculas óseas con una dirección proximal-distal. En esta fosa, próximo al borde superior y medial, se abre un foramen de contorno circular.

En el ejemplar FP1-2002-1130 se observan además, en la fosa radial, numerosos forámenes de menores dimensiones (Fig. 20A). Medialmente la fosa radial se encuentra delimitada por una fuerte cresta que continúa en su porción proximal con la cresta humeral. En vista posterior aparece una fosa olecraneana muy profunda, con ligeras diferencias entre los dos elementos registrados en el yacimiento,

ya que en FP1-2002-1130 se observa en la zona media un engrosamiento transversal que divide esta fosa en dos (Fig. 20B), el cual no aparece en FP1-2001-0940.

Por el contrario, en FP1-2001-0940, se observa en esta fosa del olécranon un engrosamiento longitudinal que deja a ambos lados dos depresiones, siendo la situada en posición lateral bastante más profunda que la medial. La tróclea distal se encuentra, en ambos especímenes, desplazada hacia la zona medial, carácter típico de esta familia. El labio medial se encuentra mucho más desarrollado, tanto en anchura como en grosor, que el labio lateral. Este labio medial presenta una forma cónica truncada, ya que se va ensanchando progresivamente hacia el margen medial (fig. 20C). El labio lateral, sin embargo, presenta un contorno más o menos cilíndrico, con una arista gruesa y roma en su zona central que articula con la depresión del labio lateral del radio. La garganta central que separa ambos labios desciende suavemente, siendo el perfil que alcanza el labio lateral de pendiente ligeramente más acusada.



Figura 20. Fragmento distal de húmero derecho de *Stephanorhinus etruscus* (FP1-2002-1130).
A: vista dorsal; **B:** vista ventral; **C:** vista distal. Escala gráfica: 1 cm.

	FP1-2001-0940	FP1-2002-1130
DT diáfisis	-	53,92
DAP diáfisis	-	-
DT distal	-	117
DAP distal	101,67	90,10
DT tróclea	-	75,30
DAP tróclea	77,09	68,18

Tabla 16. Dimensiones (en mm) del extremo distal del húmero de *Stephanorhinus etruscus* [tomadas según Guérin (1980)].

El único radio conservado se encuentra en conexión anatómica con la ulna (Fig. 21; tablas 17 y 18) y ambos pertenecen a su vez al mismo individuo que el húmero FP1-2002-1130, ya que se encontraron articulados en el yacimiento. Este elemento anatómico, del cual se conservan 2/3 proximales, presenta una diáfisis relativamente grácil y suavemente arqueada, de sección oval, con una cresta longitudinal lateral para la inserción del músculo extensor oblicuo del carpo (Fig. 21B). En la superficie articular de la epífisis proximal aparecen dos facetas separadas por una cresta antero-posterior de contorno suave, de las cuales la situada en posición medial es de mayores dimensiones que la lateral (Fig. 21C). Esta cresta articula con la garganta mediana de la tróclea distal del húmero y forma, en las caras anterior y posterior de la epífisis, dos elevaciones fuertemente convexas, de las cuales la situada en posición posterior y en contacto con la ulna se encuentra más elevada. No es posible observar la región posterior de la epífisis proximal debido a su estrecho contacto con la ulna. La cara anterior de esta epífisis muestra una tuberosidad bicipital bien desarrollada y unas tuberosidades antero-mediales para la inserción del músculo bíceps braquial.

	FP1-2001-0244/0278	FP1-2002-1129
DT articular proximal	74,46	69,75
DAP proximal	*105,55	*92,08
DAP diáfisis	46,38	40,31

Tabla 17. Dimensiones (en mm) del extremo proximal del radio de *Stephanorhinus etruscus* [según Guérin (1980)]. Las medidas precedidas por un asterisco (*) están estimadas.

	FP1-2001-0244/0278	FP1-2002-1129
DT articular proximal	74,46	69,75
DAP proximal	*105,55	*92,08
DAP diáfisis	46,38	40,31

Tabla 18. Dimensiones (en mm) del extremo proximal de la ulna de *Stephanorhinus etruscus* [tomadas según Guérin (1980)]. Las medidas precedidas por un asterisco (*) están estimadas.

Los dos fragmentos de ulna conservados, uno de ellos en conexión anatómica con el radio (FP1-2002-1129), corresponden a la región proximal de la misma (Tabla 18). Del elemento FP1-2001-0244/0278 se conserva aproximadamente 1/3 proximal, mientras de FP1-2002-1129 se conservan al menos 2/3 proximales. En ninguno de ellos se encuentra conservado el olécranon, ya sea por mordisqueo de carnívoros

(FP1-2002-1129) o por fracturas fosildiagenéticas (FP1-2001-0244/0278). Se observa una diferencia notable entre ambas ulnas, ya que en FP1-2001-0244/0278 la cara posterior presenta, en su porción proximal antes de alcanzar el olécranon, un perfil cóncavo, mientras en FP1-2002-1129 este perfil es rectilíneo (Fig. 21 A y B). La diáfisis presenta, en ambos elementos, una sección triangular con un vértice posterior muy agudo. La cara anterior de esta diáfisis muestra numerosas rugosidades para la inserción del ligamento interóseo antebraquial. La región anterior proximal de la diáfisis se encuentra en conexión con el radio en FP1-2002-1129 por lo que es imposible hacer observación alguna. No obstante, esta región es visible en FP1-2001-0244/0278, presentando una gran depresión medial poco profunda que se acentúa entre las apófisis coronoides medial y lateral donde se inserta el ligamento interóseo. En la cara medial, próximo a la apófisis coronoides medial, se observa en FP1-2001-0244/0278 un engrosamiento que no aparece en FP1-2002-1129. La superficie articular proximal, de perfil anterior fuertemente cóncavo, está formada por dos apófisis coronoides, medial y lateral, las cuales se unen en su porción proximal formando una cresta de contorno suave que articula con la garganta mediana de la tróclea distal del húmero. Ambas apófisis se bifurcan en su porción distal, estando la lateral ligeramente más proyectada distalmente que la medial (Fig. 21C). El espacio que queda entre ellas al bifurcarse es ocupado por la elevación posterior de la cresta mediana de la superficie articular del radio. La apófisis coronoides medial presenta, partiendo desde la apófisis ancónea, un perfil medial diagonal que se abre hacia el límite distal de esta apófisis, mientras la apófisis lateral muestra un perfil suavemente cóncavo. Además, esta apófisis coronoides lateral se extiende en su porción proximal por la cara lateral de la epífisis proximal de la ulna, formando un fino labio.

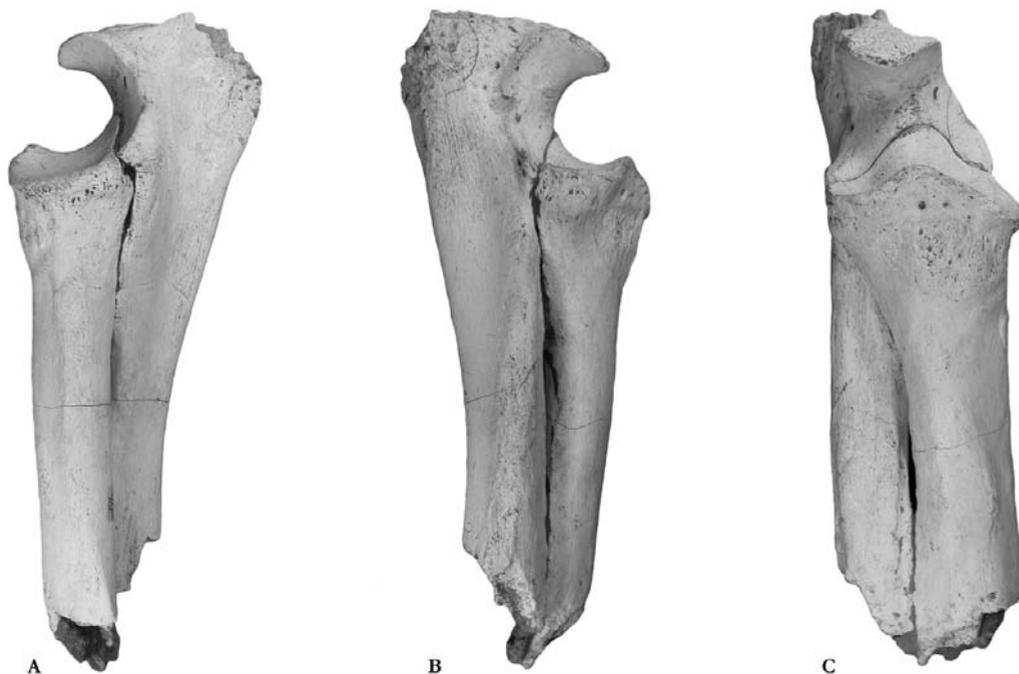


Figura 21. Fragmento proximal de radio-ulna derechos de *Stephanorhinus etruscus* (FP1-2002-1129). **A:** vista medial; **B:** vista lateral; **C:** vista anterior. Escala gráfica: 5 cm.

La única tibia registrada (Fig. 22; tabla 19) conserva aproximadamente 2/3 distales del hueso, presentando una rotura espiral con señales de mordisqueo de carnívoros carroñeros. La diáfisis muestra una sección transversal triangular, con dos vértices muy agudos, uno situado en posición lateral y otro antero-medial, y un vértice menos prominente situado en posición postero-medial. Las caras anterior y medial del hueso son, en esta región, más o menos planas, mientras la cara posterior es convexa excepto en la región distal donde se aplanan progresivamente. En la cara posterior, hacia la mitad de la diáfisis, se observa una suave cresta oblicua de inserción del músculo flexor, próximo a la cual se abre el foramen nutricio postero-lateral.

La cresta lateral es, con diferencia, la más aguda, y recorre la mitad distal del hueso engrosándose conforme se acerca a la epífisis distal. En este punto se abre para formar una superficie triangular muy rugosa donde se insertan los ligamentos interóseos para su conexión con la fíbula. En la zona distal de esta superficie rugosa se observa una faceta para la articulación con la fíbula de contorno semilunar que forma un ángulo recto con la superficie articular distal. En la cara postero-medial se observa, próxima a la epífisis distal, una gran tuberosidad longitudinal. El maléolo medial se encuentra fracturado. La superficie de articulación distal presenta una faceta lateral de contorno trapezoidal más amplia y menos profunda

	FP1-2001-0115
DT diáfisis	51,02
DAP diáfisis	51,58
DT distal	85,20
DAP distal	60,39
DT articular distal	64,72
DAP articular distal	49,85

Tabla 19. Dimensiones (en mm) del fragmento distal de tibia de *Stephanorhinus etruscus* [según Guérin (1980)].

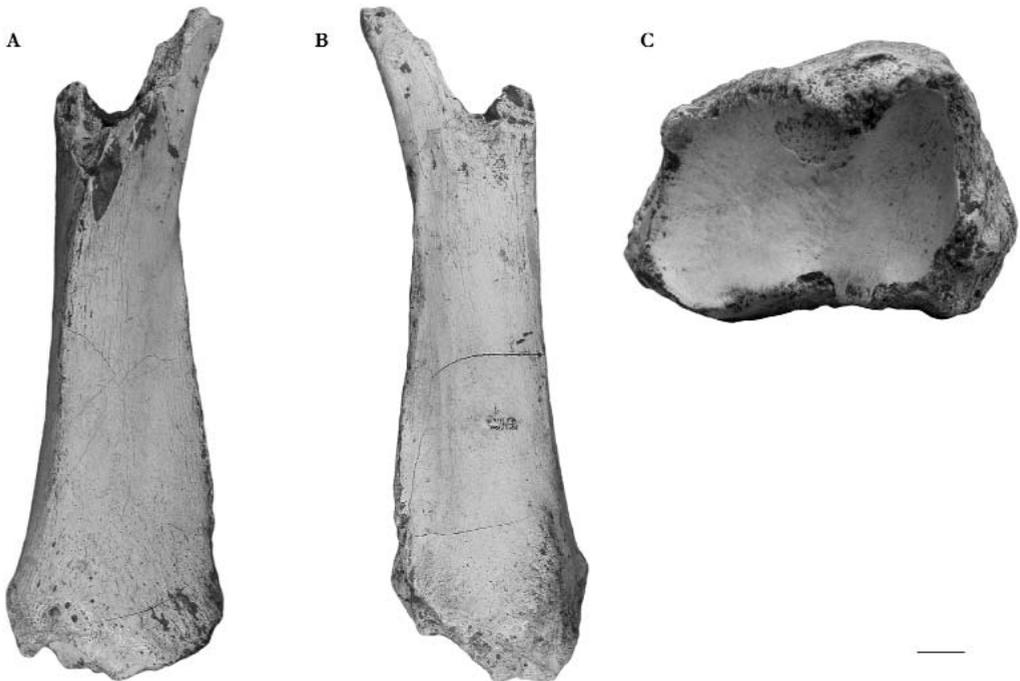


Figura 22. Fragmento distal de tibia izquierda de *Stephanorhinus etruscus*. **A:** vista anterior; **B:** vista posterior; **C:** vista distal. Escala gráfica para A y B: 2 cm. Escala gráfica para C: 1 cm.

que la faceta medial, la cual presenta un contorno ovalado antero-posteriormente (Fig. 22C). Ambas facetas se encuentran separadas por una cresta antero-posterior de contorno suave.

Discusión

La presencia de un DP² provisto de crista y gancho, los cuales rodean una única foseta media cerrada, el desarrollo de un fuerte cingulo lingual y el marcado estrangulamiento del protocono, además de la ausencia de antiganchos, permiten identificar este elemento como *Stephanorhinus etruscus* (Guérin, 1980). Además, la anatomía del único diente registrado en Fonelas P-1 no difiere en aspectos importantes del elemento homólogo observado procedente de Villarroya (MGM-1000 M) y depositado en las Colecciones del Museo Geominero, identificado a su vez como *Stephanorhinus etruscus* (Villalta, 1952).

En cuanto al esqueleto postcraneal, además de la gracilidad y el pequeño tamaño que presenta el rinocerótido registrado en Fonelas P-1 (Figs. 23, 24 y 25), muestra una serie de caracteres anatómicos que acercan estos materiales a *Stephanorhinus etruscus*.

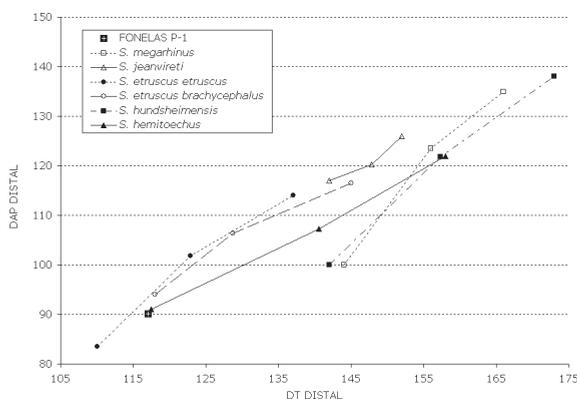


Figura 23. Representación de los valores mínimos, máximos y medios de la región distal del húmero en diferentes especies del género *Stephanorhinus*. Datos tomados de tabla 16 y Guérin (1980).

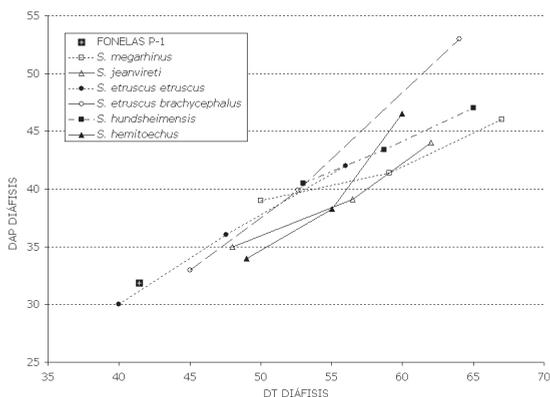


Figura 24. Representación de los valores mínimos, máximos y medios de la diáfisis del radio en diferentes especies del género *Stephanorhinus*. Datos tomados de tabla 17 y Guérin (1980).

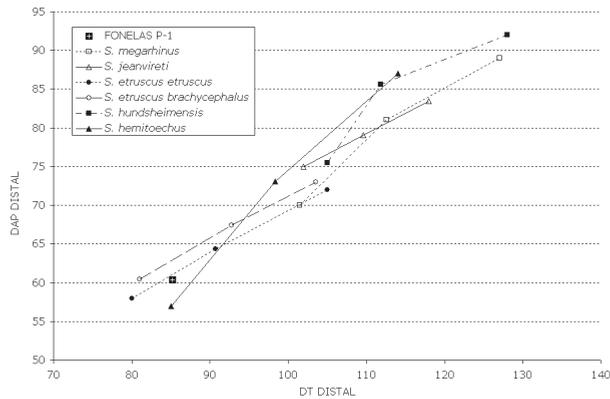


Figura 25. Representación de los valores mínimos, máximos y medias de la región distal de la tibia en diferentes especies del género *Stephanorhinus*. Datos tomados de tabla 19 y Guérin (1980).

Un radio con elevaciones anterior y posterior de la cresta mediana muy marcadas en la superficie articular proximal, una tuberosidad lateral poco prominente de la ulna y un foramen nutricio principal de reducidas dimensiones muy próximo al margen lateral de la tibia acercan estos materiales a *Stephanorhinus etruscus* (Guérin, 1980).

Conclusiones

La familia Rhinocerotidae se encuentra representada en Fonelas P-1 por un elemento dentario decíduo junto con algunos fragmentos del esqueleto postcraneal. Tanto los caracteres anatómicos como los métricos analizados en estos materiales permiten atribuir los mismos a la especie *Stephanorhinus etruscus*, un taxón presente en el continente europeo desde el Plioceno inferior hasta el Pleistoceno medio.

CONCLUSIONES GENERALES

La asociación de grandes mamíferos de Fonelas P-1 presenta registro de dos perisodáctilos de gran tamaño: por un lado el abundante *Equus* cf. *major*, équido afín a las cebras actuales enormemente grande y robusto, no citado previamente en el registro fósil ibérico; y por otra parte el rinoceronte de pradera clásico del Villafranquiense superior, *Stephanorhinus etruscus*.

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

- Aguirre, E. 1989. Vertebrados del Pleistoceno continental. En: *Memoria del Mapa del Cuaternario de España* (Eds. A. Pérez-González, P. Cabra y A. Martín-Serrano). ITGE, 47-69.
- Alberdi, M.T. y Ruíz-Bustos, A. 1989. Taxonomía y bioestratigrafía de Equidae (Mammalia, Perissodactyla) en la Cuenca de Guadix-Baza, Granada. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 239-270.
- Alberdi, M.T., Caloi, L. y Palombo, M. R. 1988. The Quaternary fauna of Venosa: Equids. *Bulletin Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 31, 5-39.
- Alberdi, M.T., Cerdeño, E., López-Martínez, N., Morales, J. y Soria, D. 1997. La fauna villafranchense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geológicos*, 53, 69-93.
- Alberdi, M.T., Ortíz-Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1998. A quantitative review of European stenoroid horses. *Journal of Paleontology*, 72 (2), 371-387.
- Alberdi, M.T., Ortíz-Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 2001. Comments on "Equus species as stratigraphic markers. Reality or wishful thinking?" and "A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related formas" by A. Forsten. *Quaternary Science Reviews*, 20, 1149-1152.
- Ansted, D.T. 1859. On the geology of Málaga and the Southern part of Andalusia. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 15, 585-604.
- 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 villafranchense 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.
- Baigusheva, V.S. 1978. The large horse from the Khapry complex on North-Eastern Azov Sea region. *Izv. Severo-Kavkazkogo Nauchnogo Zentra Vyshej Shkoly, Estestvennye Nauki*, 1, 98-102.
- Beljaeva, E.I. y David, A.I. 1975. Die Nashörner (Rhinocerotidae) aus dem Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartärpaläontologie*, 1, 157-175.
- Bishop, M.J. 1982. The mammal fauna of the early middle Pleistocene Cavern infill Site of Western-Sub-Mendip Somerset. *Special Papers in Palaeontology*, 28, 1-108.
- Boeuf, O. 1983. Le site villafranchien de Chilhac (Haute-Loire), France. Étude paléontologique et biostratigraphique. Tesis Doctoral. Universidad de Paris, 253 pp.
- Boeuf, O. 1995. Le *Dicerorhinus etruscus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du site Pliocène-Supérieur de Chilhac (Haute-Loire, France). *Geobios*, 28 (3), 383-391.
- Bolomey, A. 1965. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien, Vorläufige Mitteilung. *Berichte der Geologischen Gesellschaft DDR*, 10 (1), 77-88.
- Cerdeño, E. 1989. Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) de la Cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 273-287.
- De Giuli, C. 1972. On the type form of *Equus stenonis* Cocchi. *Palaeontographia Italica*, 67, 35-49.
- Dzaparidze, V., Bosinski, G., Bugianisvili, T., Gabunia, L., Justus, A., Klopotovskaja, N., Kvavadze, E., Lordkipanidze, D., Majsuradze, G., Mgeladze, N., Nioradze, M., Pavlenisvili, E., Schmincke, H.U., Sologasvili, D., Tusabramisvili, D., Tvalcrelidze, M. y Vekua, A. 1989. Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi in Georgien (Kaukasus). *Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, 36, 67-116.

- Eisenmann, V. 1979. Les métapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). *Geobios*, 12, 863-886.
- Eisenmann, V. 1980. *Les Chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels: crânes et dents jugales supérieures*. Cahiers de Paléontologie, Editions du CNRS, Paris, 186 pp.
- Eisenmann, V. 1999. *Equus granatensis* of Venta Micena and evidence for primitive non-stenonid horses in the Lower Pleistocene. *Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology "The Hominids and their Environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia"*, Orce 1995, 175-189.
- Eisenmann, V. y Baylac, M. 2000. Extant and fossil *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) skulls: a morphometric definition of the subgenus *Equus*. *Zoologica Scripta*, 29 (2), 89-100.
- Eisenmann, V. y Karchoud, A. 1982. Analyses multidimensionnelles des métapodes d'*Equus*. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* Paris, 4^a sér., t. 4, 1-2 Sec. C, 75-103.
- Eisenmann, V. y Kuznetsova, T. 2004. Early Pleistocene equids (Mammalia, Perissodactyla) of Nalaikha, Mongolia, and the emergence of modern *Equus* Linnaeus, 1758. *Geodiversitas*, 26 (3), 535-561.
- Eisenmann, V., Alberdi, M.T., De Giuli, C. y Staesche, U. 1988. Methodology. En: *Studying Fossil Horses 1, Collected papers after the "New York International Hipparion Conference, 1981"*. (Eds. M. Woodburne y P. Sondaar). E.J. Brill, 77 pp.
- Falconer, H. 1868. On the European Pliocene and Post-Pliocene Species of the Genus *Rhinoceros*. En: C. Murchison (ed.): *Palaeontological Memoirs and Notes of the late Hugh Falconer*, II, 309-404.
- Forsten, A. 1998. The fossil horses (Equidae, mammalia) from the Plio-Pleistocene of Liventsovka near Rostov-Don, Russia. *Geobios*, 31 (5), 645-657.
- Forsten, A. 1999. A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms. *Quaternary Science Reviews*, 18, 1373-1408.
- Freudenberg, W. 1914. Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundesheim und DeutschAltenburg in Niederösterreich, nebst Bemerkungen über verwandte Formen anderer Fundorte. *Geologie und Paläontologie. Abhandlungen.*, 12, 455-670.
- García-Fernández, D., Galobart, A. y Cerdeño, E. 2003a. Perisodáctilos del Pleistoceno inferior de los yacimientos de Incarcàl (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució*, 34, 175-183.
- García-Fernández, D., Galobart, A., Ros, X. y Cerdeño, E. 2003b. *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae) en el Villafranchiense de Crespià (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució*, 34, 279-296.
- 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.
- Gromova, V.I. 1949. A history of the horses (Genus *Equus*) in the old World. *Akademia Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta*, 17, 374 S, 62 S.
- Gromova, V.I. Y Dubrovo, I. A. 1975. Fossile Pferde aus dem Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartärpaläontologie*, 1, 107-124.
- Guérin, C. 1972. Une nouvelle espèce de rhinocéros à Viallette et dans d'autres gisements du Villafranchien inférieur européen: *Dicerorhinus jeanvireti* n. sp. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 49, 53-150.
- Guérin, C. 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 79, 1-1182.
- Guérin, C. 1996. Famille des Rhinocerotidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 111-121.
- Guérin, C. y Heintz, E. 1971. *Dicerorhinus etruscus* (Falconer, 1859), Rhinocerotidae, Mammalia, du Villafranchien de la Puebla de Valverde (Teruel, Espagne). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 3^a série, 18, Sc. Terre 2, 13-22.

- Guérin, C., Dewolf, Y. y Lautridou, J.P. 2003. Révision d'un site paléontologique célèbre : Saint Prest (Chartres, France). *Geobios*, 36, 55-82.
- Heintz, E., Guérin, C., Martin, R. y Prat, F. 1974. Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 78 (1), 169-182.
- Holec, P. 1996. A Plio-Pleistocene large mammal fauna from Strekovi and Nová Vieska, south Slovakia. *Acta Zoologica Cracoviense*, 39 (1), 219-222.
- Kahlke, H.D. 1965. Die Rhinocerotiden-reste aus des Tonen von Voigstedt in Thüringen. *Paläontologische Abhandlungen*, A, 2 (2,3), 453-518.
- Kahlke, H.D. 1969. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen*, A, 3 (3,4), 667-709.
- Kahlke, H.D. 2001. Die Rhinocerotiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen) 2*. (Ed. R.D. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 501-555.
- Koufos, G.D. 1992. Early Pleistocene equids from Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Palaeontographia Italica*, 79, 167-199.
- Kretzoi, M. 1942. Präkupperte und durch ältere zu ersetzende Säugetiernamen. *Földtani Közlöny*, 72, 345-349.
- Loose, 1975. Pleistocene Rhinocerotidae of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and SE Asia. *Scripta Geologica*, 33, 1-59.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.D., Moigne, A.M. y Mouille, P.E. 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie*, 92 (2), 465-496.
- Marín, M. 1987. *Equus stenonis granatensis* en el Pleistoceno inferior de Venta Micena (Granada, España). *Paleontología i Evolució*, mem. esp. 1, 255-282.
- 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.
- Mazo, A.V. 1995. *Stephanorhinus etruscus* (Perissodactyla, Mammalia) en el Villafranchiense inferior de Las Higuieruelas, Alcolea de Calatrava (Ciudad Real). *Estudios Geológicos*, 51, 285-290.
- Mazo, A.V. y Torres, T. 1989-1990. El Pozo de Piedrabuena, un nuevo yacimiento de vertebrados pliocenos en el Campo de Calatrava (Ciudad Real). *Paleontología i Evolució*, 23, 213-222.
- Mazo, A.V., Sesé, C, Ruiz Bustos, A. y Peña, J.A. 1985. Geología y paleontología de los yacimientos Plio-Pleistocenos de Huéscar (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estudios Geológicos*, 41, 467-493.
- Mazza, P. 1988. The Tuscan Early Pleistocene rhinoceros *Dicerorhinus etruscus*. *Palaeontographia Italica*, 75, 1-87.
- Moyà-Solà, S., Agustí, J. , Gibert, J. y Pons-Moyà, J. 1981. El yacimiento cuaternario de Venta Micena (España) y su importancia dentro de las asociaciones faunísticas del Pleistoceno inferior europeo. *Paleontología i Evolució*, 16, 39-53.
- Musil, R. 1992. Die Pferde aus der oberpliozänen Spaltenfüllung Schernfeld bei Eichstätt. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 32, 115-162.
- Prat, F. 1964. Contribution a la classification des Equidés Villafranchiens. *Procès-Verbaux de la Société Linnéenne de Bourdeaux*, 101, 14-32.
- Prat, F. 1968. *Recherches sur les Equidés pléistocènes en France*. Tesis Doctoral. Universidad de Burdeos. 696 pp.
- Prat, F. 1980. Les Équidés villafranchiens en France. Genre *Equus*. *Cahiers du Quaternaire*, 2, 291 pp.
- Ruiz-Bustos, A. 1976. Estudio sistemático y ecológico sobre la fauna del Pleistoceno medio en las depresiones

- granadinas. El yacimiento de Cúllar de Baza-1. *Trabajos y Monografías del Departamento de Zoología de la Universidad de Granada*, 1, 300 pp.
- Samson, P. 1975. Les Equidés fossiles de Roumanie (Pliocène moyen-Pléistocène supérieur). *Geologica Romana*, 14, 165-352.
- Santafé, J.V. y Casanovas, M.L. 1987. *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos pleistocénicos de la cuenca Guadix-Baza (Venta Micena y Huéscar) (Granada, España). *Paleontología i Evolució*, mem. esp. 1, 237-254.
- Schaub, S. 1943. Die oberpliocaene Säugentierfauna von Senèze (Haute-Loire) und ihre verbreitungs geschichtliche Stellung. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 36 (2), 270-289.
- Steensma, K.J. 1988. *Plio-/Pleistozäne Grossäugetiere (Mammalia) aus dem Beckem von Kastoria/Grevena, südlich von Neopolis-NW Griechenland*. Inaugural-Dissertation. Technische Universität Clausthal.
- Torres, T. y Mazo, A.V. 1991. El yacimiento plioceno del Pozo de Piedrabuena (Campo de Calatrava, provincia de Ciudad Real). Geología, paleontología y análisis paleoambiental. *Estudios Geológicos*, 47, 339-348.
- 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.
- Wells, L.H. 1959. The nomenclature of South African fossil equids. *South African Journal of Science*, 55, 64-66.
- Wurm, A. 1912. Über *Rhinoceros etruscus* FALC. von Mauer. A. D. Elsenz (bei Heidelberg). *Verhandlungen des naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg*. N.F. XII Bd, 1-61.

