

# 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

A. Arribas<sup>(1)</sup>, J.A. Riquelme<sup>(2)</sup>, P. Palmqvist<sup>(3)</sup>, G. Garrido<sup>(1)</sup>, R. Hernández<sup>(1)</sup>, C. Laplana<sup>(4)</sup>, J.M. Soria<sup>(5)</sup>, C. Viseras<sup>(6)</sup>, J.J. Durán<sup>(1)</sup>, P. Gumiel<sup>(1)</sup>, F. Robles<sup>(7)</sup>, J. López-Martínez<sup>(8)</sup> y J. Carrión<sup>(9)</sup>

(1) Instituto Geológico y Minero de España. Ríos Rosas, 23. 28003 Madrid.

(2) Dpto. de Prehistoria, Universidad de Granada. 18071 Granada.

(3) Dpto. de Geología y Ecología (Área de Paleontología), Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga. Campus Universitario de Teatinos, s/n. 29071 Málaga.

(4) Dpto. de Ciencias de la Tierra (Paleontología), Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza. 50009 Zaragoza.

(5) Dpto. de Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente, Facultad de Ciencias, Universidad de Alicante. Apdo. Correos 99. 03080 Alicante.

(6) Dpto. de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Av. Fuente nueva s/n. 18071 Granada.

(7) Unidad de Paleontología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Valencia. Doctor Moliner, 50. 46100 Burjassot (Valencia).

(8) Dpto. de Química Agrícola, Geología y Geoquímica, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid. Carretera de Colmenar, km 15. 28049 Madrid.

(9) Dpto. Biología Vegetal/Botánica, Facultad de Biología, Universidad de Murcia. Campus de Espinardo. 30100 Murcia.

## RESUMEN

Se da a conocer el nuevo yacimiento villafranquiense de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada). La excavación paleontológica sistemática desarrollada durante el mes de julio de 2001 ha proporcionado cerca de 500 restos fósiles cartografiados, en un excelente estado de conservación, pertenecientes a 20 géneros de grandes mamíferos y fósiles de 7 géneros de micromamíferos. El yacimiento se ubica en sedimentos finos fluviales depositados en un sistema de baja energía y alta sinuosidad. La singular y diversa asociación faunística identificada es realmente novedosa en la Península Ibérica, así como en el resto de Europa occidental, ya que permite plantear la coexistencia de diversas especies con distribuciones bioestratigráficas y paleobiogeográficas no coincidentes en el registro conocido hasta la actualidad. El conjunto de géneros y especies identificados permite situar el yacimiento en el Plioceno superior, dentro del Villafranquiense superior. Los atributos tafonómicos descriptivos preliminares indican una intensa actividad de carnívoros carroñeros durante la etapa bioestratigráfica, lo que, una vez contrastado, permitirá efectuar con este excepcional registro interesantes inferencias sobre la paleoecología y los paleoambientes del Neógeno terminal en Europa occidental.

Palabras clave: cuenca de Guadix-Baza, España, mamíferos, Plioceno superior, Villafranquiense superior

## ***A new Villafranchian locality with large mammals from Guadix-Baza Basin (Granada): Fonelas P-1, the first record of a fauna close to the Plio-Pleistocene boundary in the Iberian Peninsula***

### ABSTRACT

*A new Villafranchian locality, Fonelas P-1, from Guadix-Baza Basin (Granada, southeastern Spain) is presented. The paleontological systematic excavation carried out during July 2001 has provided nearly 500 fossil remains that were mapped, which show an excellent state of*

preservation and belong to 20 genera of large mammals, as well as several fossils of seven genera of small mammals. The assemblage is preserved in fine grained sediments deposited in a fluvial system of low energy and high sinuosity. The singular and diverse faunal association is new within the context of the Iberian Peninsula, as well as in the rest of Western Europe, since it allows to propose the coexistence of several species whose biostratigraphic and paleobiogeographic distributions were non coincident up to the present moment in the known fossil record. The set of genera and species identified in the assemblage places this locality in the Upper Pliocene, within the late Villafranchian. Preliminary descriptive taphonomic attributes indicate an intense activity of scavenging carnivores on the skeletal remains during the biostratigraphic stage. Once this is confirmed with subsequent, more detailed studies, such exceptional record will allow to obtain interesting inferences on the paleoecology and paleoenvironments during the end of the Neogene.

**Key words:** Guadix-Baza Basin, Late Villafranchian, mammals, Spain, Upper Pliocene

## Introducción

Desde que a inicios de los años cincuenta Fallot y sus colaboradores presentaron los primeros testimonios paleontológicos sobre grandes mamíferos (Fallot *et al.*, 1950), la Cuenca de Guadix-Baza ha sido durante décadas fuente permanente de hallazgos paleontológicos en unidades del Neógeno-Cuaternario. De hecho, esta cuenca posee uno de los registros más significativos a escala europea sobre las faunas de mamíferos continentales del Cuaternario, fundamentalmente del Pleistoceno inferior (yacimientos como Venta Micena, Fuente Nueva-3, Barranco León-5 y Huéscar-1), aunque también se conocen localidades notablemente más pobres del Plioceno superior (Huélago-1) y enclaves significativos del Pleistoceno medio (Cúllar de Baza-1 o La Solana del Zamborino). El registro paleomastológico en yacimientos de medios abiertos en esta cuenca es más o menos continuo durante los últimos tres millones de años, estando constituido esencialmente por localidades fósiles con restos de micromamíferos, pero existía un hiato de algo más de un millón de años sin información fidedigna sobre las faunas de grandes mamíferos y los ecosistemas de la región. Esta carencia de información resolutive sobre la paleobiología de los grandes mamíferos de finales del Plioceno e inicios del Cuaternario afectaba también al resto de la Península Ibérica, estando acotado este intervalo temporal dentro de la cuenca en su base por el yacimiento de Huélago-1 (~2,5 Ma) y en su porción superior por Venta Micena (~1,3 Ma). Este vacío en la información paleobiológica, que afecta además a uno de los períodos más interesantes sobre la vida en el medio continental de Europa, se verá completado a partir de ahora, al menos parcialmente, tras la investigación integral del nuevo yacimiento de Fonelas Pocico-1 (Fonelas P-1).

El yacimiento en cuestión era conocido por un habitante del municipio de Fonelas, D. Gilberto Martínez, que notificó su existencia a un miembro del equipo (J.A.R.) durante el año 2000, mientras éste último realizaba en la zona un estudio sobre megaliti-

tismo. En octubre de 2000 este especialista mostró a otro de nosotros (A.A.) numerosos restos óseos procedentes de distintas torrenteras que cortaban las capas del yacimiento. Entre ellos destacaba un núcleo óseo de bóvido asignable al género *Gazellospira*, ungulado desaparecido del registro europeo a inicios del Cuaternario, y un fragmento de molariforme superior de équido con el protocono característico de los representantes del género *Equus*. Dado que el primer registro de este último género en España se ha cifrado en 2,6 Ma (El Rincón, Albacete), con estos fósiles se acotaba inicialmente la localidad entre 2,6 y 1,5 Ma, aproximadamente. La abundancia de restos fragmentarios y la presencia de estos taxones mostraban el interés potencial del nuevo yacimiento. En una visita conjunta al mismo, realizada en noviembre de 2000, se evaluó su importancia real, pues se trata de un conjunto de capas fértiles que afloran en un mínimo de 100 m lineales (aproximadamente 800 m<sup>2</sup> de superficie susceptible de ser excavada de forma sistemática). Ese mismo día se recogieron en la superficie de las torrenteras restos óseos pertenecientes a nueve géneros de grandes mamíferos, entre los que destacaba, por su interés bioestratigráfico, un fragmento proximal de radio del género *Canis*.

La presencia conjunta de fósiles de estos tres géneros aportaba, antes de plantear la excavación y estudio del yacimiento, información de índole bioestratigráfica realmente sobresaliente, pues, como se ha mencionado con anterioridad, el registro más antiguo en la Península Ibérica de los équidos monodáctilos se encuentra en el yacimiento del Rincón-1, los últimos representantes del género *Gazellospira* se extinguen en nuestras latitudes poco antes del comienzo del Cuaternario y, por último pero más relevante, los representantes del género *Canis* llegan a Europa occidental desde Asia en el conocido como *Wolf event*, encontrándose sus primeros registros en el yacimiento francés de Sèneze y en el Valdarno superior, dentro de la unidad faunística Olivola (Italia), en cronologías próximas a 1,9 Ma en ambos casos. Por lo tanto, antes de iniciarse la excavación sistemática del yacimiento, se sabía ya que cronoló-

gicamente habría de situarse, con la necesaria prudencia, en un intervalo temporal comprendido entre 2,0 y 1,5 Ma.

Dada la riqueza del yacimiento y su interés taxonómico, bioestratigráfico y paleoecológico, se decidió planificar su excavación e investigación en el marco de dos proyectos complementarios de investigación: (i) un proyecto científico general del Instituto Geológico y Minero de España (Ministerio de Ciencia y Tecnología) sobre taxonomía, tafonomía y paleoecología de faunas villafranquienses; y (ii) un proyecto científico particular de la Dirección General de Bienes Culturales (Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía) sobre la investigación integral del yacimiento paleontológico de Fonelas en el marco faunístico y ambiental del Plio-Pleistoceno.

La primera intervención paleontológica sistemática en el yacimiento (autorizada y subvencionada por la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía) se ha realizado durante el mes de julio de 2001. Los estudios de campo, incluido el levantamiento topográfico del entorno del yacimiento, han sido realizados por miembros de un equipo interdisciplinar configurado por investigadores del Instituto Geológico y Minero de España (IGME) y de 7 universidades españolas.

Los resultados técnicos preliminares obtenidos tras esta primera aproximación al registro del yacimiento, en la que se ha intervenido sobre 15 m<sup>2</sup> de las capas fértiles, son altamente significativos y se pueden desglosar en los siguientes términos:

- Recuperación, restauración durante la excavación sistemática, cartografía, siglado e inventariado de más de 500 restos fósiles de grandes mamíferos, cuyo rango de tamaños incluye desde falanges aisladas hasta cráneos de équidos, cánidos, bóvidos y mustélidos.
- Desarrollo de una aplicación informática específica con 30 campos de información para cada ejemplar o espécimen y de un modelo 3D para la representación georeferenciada de los hallazgos en las unidades litoestratigráficas correspondientes.
- Por otra parte, las actividades de lavado y tamizado de más de 3.000 kg de sedimento, procedente de las cuadrículas de excavación, han suministrado restos de pequeños vertebrados. Como se esperaba, la riqueza en restos fósiles de micromamíferos en un yacimiento con las características genéticas del que nos ocupa, tanto desde el punto de vista sedimentológico como tafonómico, es muy baja. Aún así, se han recuperado fósiles de siete géneros de pequeños mamíferos, elementos esqueléticos de anfibios y peces, y fragmentos de huevos de aves.

Dada la importancia e interés del nuevo yacimien-

to, por su cronología, riqueza en restos, diversidad y heterogeneidad taxonómica, así como en general por la calidad de los materiales paleontológicos y geológicos, se pretende desarrollar la investigación integral de este registro novedoso en la Península Ibérica durante el transcurso de un Proyecto General de Investigación a seis años subvencionado por la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía. Estos trabajos serán efectuados por el equipo científico, una vez quede asegurada la protección de la localidad fósil e instalada la infraestructura básica para la ejecución correcta de las actividades científicas a corto, medio y largo plazo.

Los resultados preliminares se presentan en los siguientes apartados, incluyendo los aspectos básicos sobre la estratigrafía y la sedimentología de la serie en la que se ubica la unidad fértil, la lista faunística identificada hasta el momento y su interés bioestratigráfico, así como un avance preliminar sobre el potencial tafonómico y paleoecológico del nuevo yacimiento.

## **Geología**

### **Contexto geológico**

El yacimiento de grandes mamíferos de Fonelas se sitúa en la Cuenca de Guadix-Baza (Fig. 1). Esta es una cuenca intramontañosa localizada en el sector central de la Cordillera Bética, que sella el contacto entre los dos dominios principales de esta cordillera: las Zonas Internas (al sur) y las Zonas Externas (al norte). Ambos dominios, que constituyen el basamento de la cuenca, presentan rasgos litológicos y edades diferentes. Las Zonas Internas, cuyos afloramientos principales corresponden a los complejos Nevado-Filábride (relieves de Sierra Nevada y Sierra de los Filabres) y Alpujárride (Sierra de Baza) están formadas por rocas metamórficas de grado variable (principalmente metapelitas y mármoles), de edad Paleozoico, y rocas carbonatadas (calizas y dolomías) del Triásico medio-superior alpujárride, que afloran ampliamente en la Sierra de Baza. Las Zonas Externas están representadas tanto por el Subbético (Sierra Arana y Montes Orientales) como por el Prebético (Sierra del Pozo); dominando rocas sedimentarias de edad comprendida entre el Triásico y el Mioceno Inferior. El relleno sedimentario de la cuenca está formado por dos conjuntos estratigráficos principales (Figs. 2 y 3); uno inferior compuesto por materiales marinos de edad Tortoniense, y otro superior integrado por sedimentos continentales cuya edad abarca desde el Turolense superior al Cuaternario. Desde el

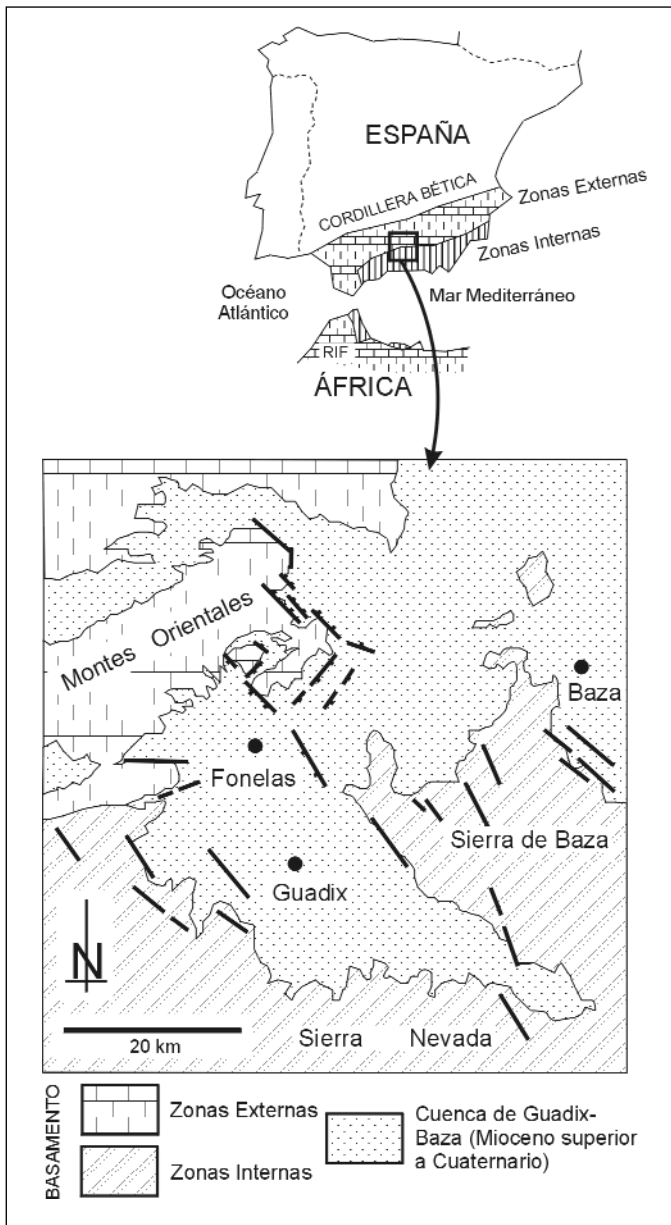


Fig. 1. Situación de la Cuenca de Guadix-Baza, en el límite entre la Zona Externa y la Interna de la Cordillera Bética, en el sur de España

Fig. 1. Location of Guadix-Baza Basin, in the limit between the External and Internal zones, Betic Cordillera, southern Spain

pas evolutivas principales: una de cuenca parcialmente cerrada o endorreica, cuando los drenajes terminaban en un gran lago central de la parte oriental de la Cuenca de Guadix-Baza (Vera, 1970; Viseras, 1991), y otra de cuenca abierta o exorreica, cuando toda el área de la Cuenca de Guadix-Baza fue capturada por la red de drenaje del Río Guadalquivir, momento en el que se inicia tanto la evacuación de gran parte de su relleno como el modelado del característico paisaje erosivo que actualmente presenta (Viseras y Fernández, 1992; Calvache y Viseras, 1997).

En la etapa endorreica se depositaron en la parte occidental conjuntos litológicos aluviales *s.l.* y lacustres, denominados como Formación de Guadix y Formación de Gorafe-Huélago, respectivamente (Vera, 1970), terminando con una singular superficie de acumulación o nivel de colmatación que cubrió toda la extensión de la cuenca. La edad del relleno endorreico fue considerada en origen como Plioceno (Vera, 1970) en base al hallazgo de restos de *Elephas meridionalis* (Aguirre, 1961). Con el tiempo, el rango temporal fue ampliado a edades más modernas, quedando el final del relleno establecido como Pleistoceno medio-superior gracias al descubrimiento de industria lítica Achelense en la Solana del Zamborino (Botella *et al.*, 1975); así como a edades más antiguas mediante la determinación del inicio del relleno en el Turolense por los vertebrados reconocidos en los yacimientos de Abla (Cuevas *et al.*, 1984), Pino Mojón (Sesé, 1989) y Salinas (Soria y Ruiz Bustos, 1992). Las recientes investigaciones sobre la arquitectura estratigráfica endorreica de la parte occidental de la Cuenca de Guadix-Baza han permitido separar tres unidades mayores superpuestas cuyos límites, de carácter tectónico y/o climático, se reconocen en toda la extensión de la franja occidental de la cuenca. Estas unidades han sido denominadas como Unidades Tectosedimentarias (UTS 1, 2 y 3; Viseras, 1991) o Secuencias Deposicionales (SD IV, V y VI; Fernández *et al.*, 1996; Soria *et al.*, 1999). El estudio de las relaciones estratigráficas de los sedimentos que componen las SD V y VI (Figs. 2 y 3), cuya edad abarca en conjunto todo el Plioceno y parte del Pleistoceno, ha permitido definir tres conjuntos litológicos relacionados con los antiguos sistemas de drenaje endorreico (Viseras, 1991; Viseras y Fernández, 1989 y 1992). Dos de estos conjuntos están representados por drenajes transversales o perpendiculares al eje de alargamiento principal de la cuenca, en unos casos procedentes del sur -sistema transversal interno- y en otros del norte -sistema transversal externo-; ambos formaron abanicos aluviales que alcanzaron hasta 10-12 km de radio, construidos tanto por depósitos de grano grueso (conglomerados y arenas)

punto de vista tectónico, la parte occidental de la Cuenca de Guadix-Baza está controlada por fallas extensionales responsables de movimientos de levantamiento en los márgenes y de subsidencia en el interior (Soria *et al.*, 1998).

El conjunto continental consta de varias unidades estratigráficas que pueden ser integradas en dos eta-

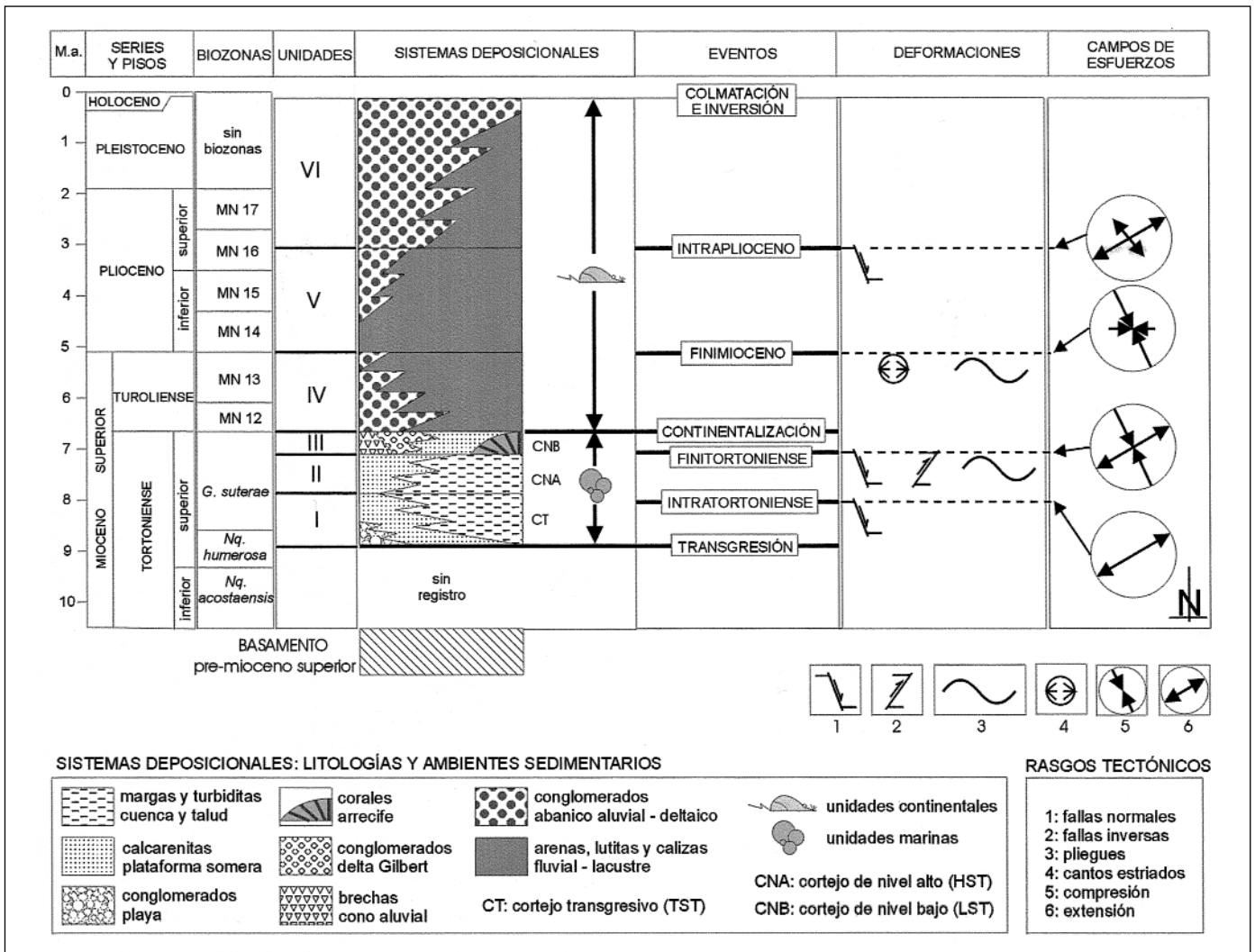


Fig. 2. Unidades estratigráficas, sistemas deposicionales y eventos del período Tortoniano superior-Holoceno en la parte occidental de la Cuenca de Guadix-Baza (modificado de Soria *et al.*, 1999)  
 Fig. 2. Stratigraphical units, depositional systems and events from Upper Tortonian-Holocene period in the western part of Guadix-Baza Basin (modified after Soria *et al.*, 1999)

asociados a una red de canales de baja sinuosidad, como por sedimentos finos (lutitas) acumulados en las llanuras de inundación adyacentes a los canales. El otro conjunto se relaciona con un drenaje longitudinal dispuesto según el eje de alargamiento de la cuenca -sistema axial-, configurando una red de canales meandriformes con sedimentos de grano grueso que conectaban distalmente con lagos de escasa profundidad y áreas palustres. Estos lagos, dominados por sedimentación carbonática y evaporítica, se situaban a lo largo del valle axial y estaban generados por la obstrucción parcial del drenaje longitudinal hacia el lago de Baza.

**Estratigrafía del área del yacimiento**

El yacimiento objeto de estudio se sitúa hacia la mitad inferior de la UTS III (Viseras, 1991) o SD VI (Fernández *et al.*, 1996), que en este sector presenta un espesor próximo a 40 m. (Fig. 4; Lám. 1, fig. 1). Dominan los sedimentos detríticos, aunque también hay carbonatos. Se trata, en cualquier caso, de materiales pertenecientes al citado sistema de drenaje axial. En la sucesión se reconocen un número próximo a 20 ciclos de energía decreciente a techo. Aunque muchos de estos ciclos están erosionados por su parte superior, se puede reconstruir una

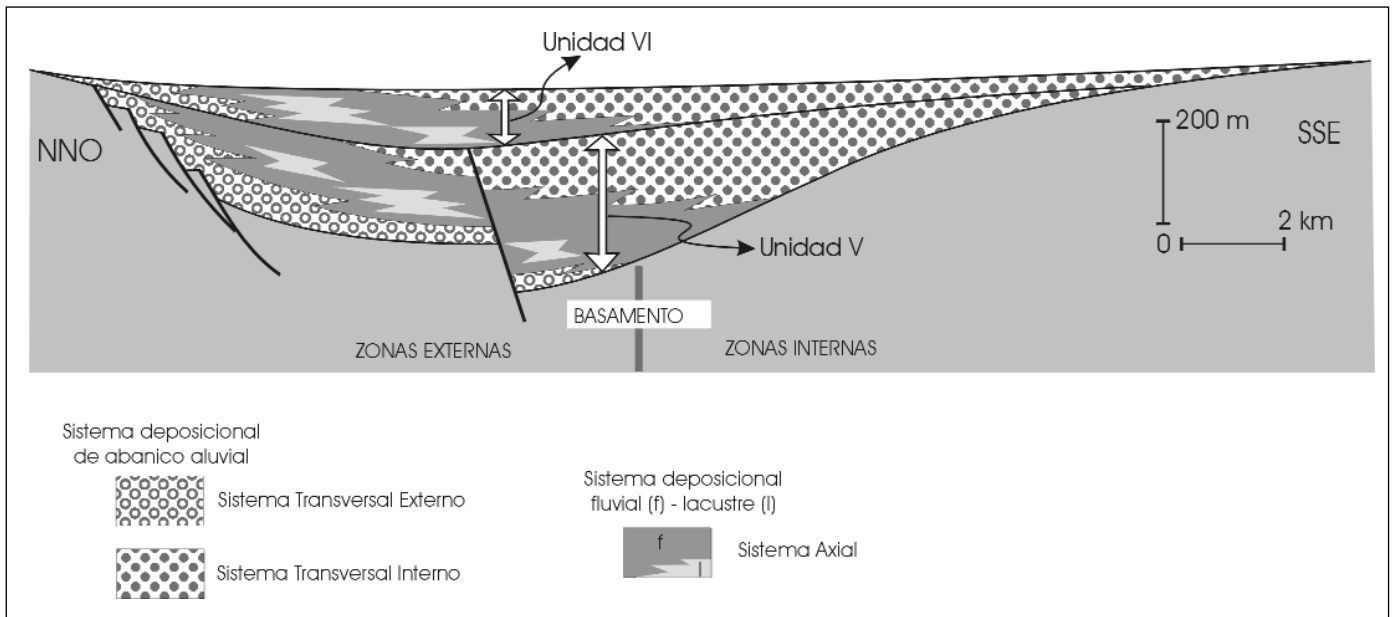


Fig. 3. Corte esquemático idealizado, de dirección NNO-SSE de la franja occidental de la Cuenca de Guadix-Baza  
 Fig. 3. NNW-SSE idealised schematic section of the western part of the Guadix-Baza Basin

secuencia simple ideal, que está compuesta por 5 tramos, que describimos de abajo a arriba (Fig. 4):

- El tramo inferior de la secuencia consiste en gravas y/o arenas con estratificación cruzada epsilon, gradación normal y secuencia de estructuras de energía decreciente a techo, como rasgos más significativos, que representan la migración lateral de un canal fluvial de alta sinuosidad.
- Encima aparecen lutitas con abundantes huellas de raíces, nódulos de carbonatos y, frecuentemente, estructura prismática. Se les suelen intercalar niveles de escala centimétrica de arena con ripples de corriente. Interpretamos que se trata de un contexto de llanura de inundación bien drenada con niveles más groseros correspondientes a facies de desbordamiento.
- El tercer tramo consiste en lutitas masivas, de color oscuro, con abundantes huellas de raíces y de procesos de oxidación-reducción. Se trata del desarrollo de un suelo de carácter hidromorfo en un contexto de llanura de inundación con nivel freático muy elevado.
- Hacia arriba, las mismas lutitas descritas intercalan niveles de escala centimétrica a decimétrica (con espesores crecientes hacia techo) de margocalizas con óxidos de hierro. Se trata de un ambiente de llanura lutítica (*mud flat*) esporádicamente encharcada.
- Finalmente, cuando la parte superior de la secuencia no es erosionada por el canal de la base de la

secuencia suprayacente, aparece coronada por una capa de margocaliza con estructura nodulosa, abundantes óxidos de hierro y, a veces, textura fenestral de disposición sub-horizontal. Este tramo es interpretado como la sedimentación en un contexto de orla palustre de un lago que debía quedar situado más al norte, aguas abajo en el drenaje axial de la cuenca.

Pensamos que esta secuencia simple ideal forma uno de los varios ciclos de retracción y expansión del lago situado aguas abajo, que pueden tener como control alogénico principal el clima.

#### Contexto sedimentario local del yacimiento

Las acumulaciones orgánicas que constituyen el yacimiento se encuentran situadas en varios puntos a lo largo de la parte superior de un *meander-belt* correspondiente a un canal de alta sinuosidad que transcurría en este punto concreto hacia el NNE y que se desplazaba lateralmente hacia el ENE (Fig. 5).

Los restos orgánicos se habrían depositado principalmente en la llanura de inundación próxima al margen de acreción del canal meandriforme (Lám. 1, figs. 2 y 3). No obstante, algunas de las acumulaciones se encuentran en cuerpos de base canaliforme que interpretamos como pequeños canales de *chute* originados en épocas de máxima descarga, cuando parte del flujo más superficial se desbordaba y trans-

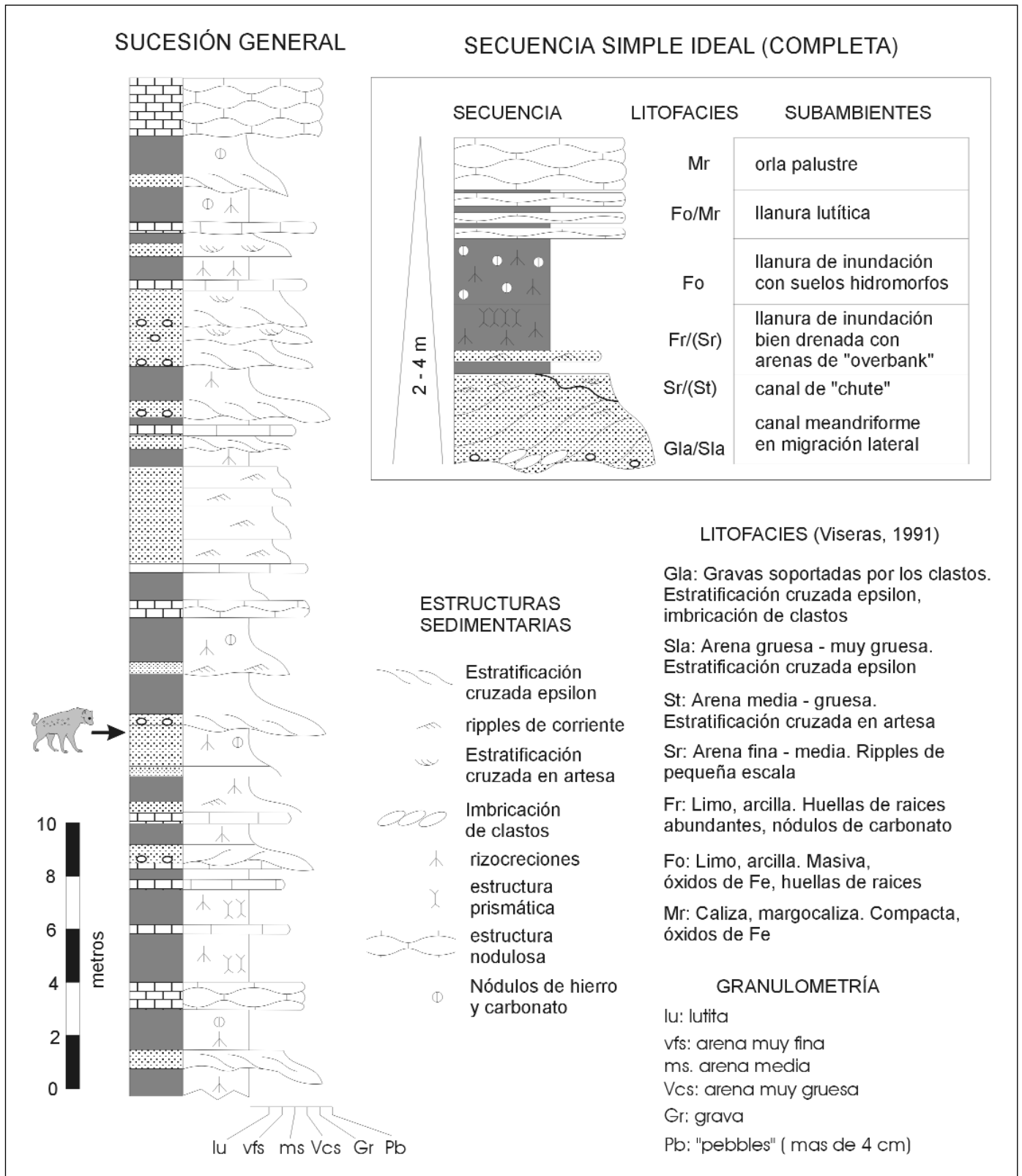


Fig. 4. Serie estratigráfica del entorno del yacimiento (indicado por el dibujo de un hienido). Se ha detallado una secuencia simple ideal completa

Fig. 4. Stratigraphic series of the paleontological locality (indicated by the picture of a hyaenid). A detailed ideal simple sequence is included

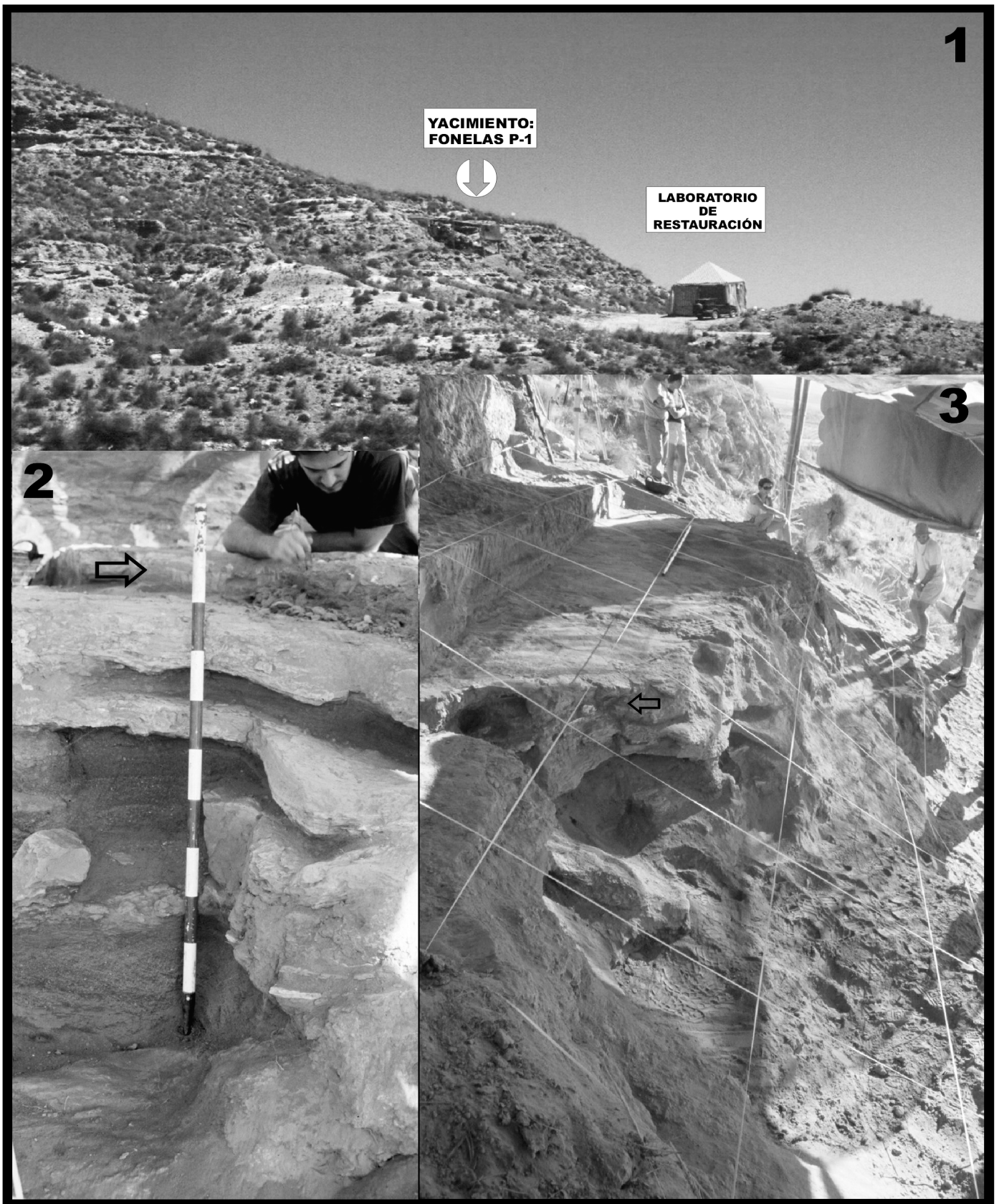


LÁMINA 1 / PLATE 1



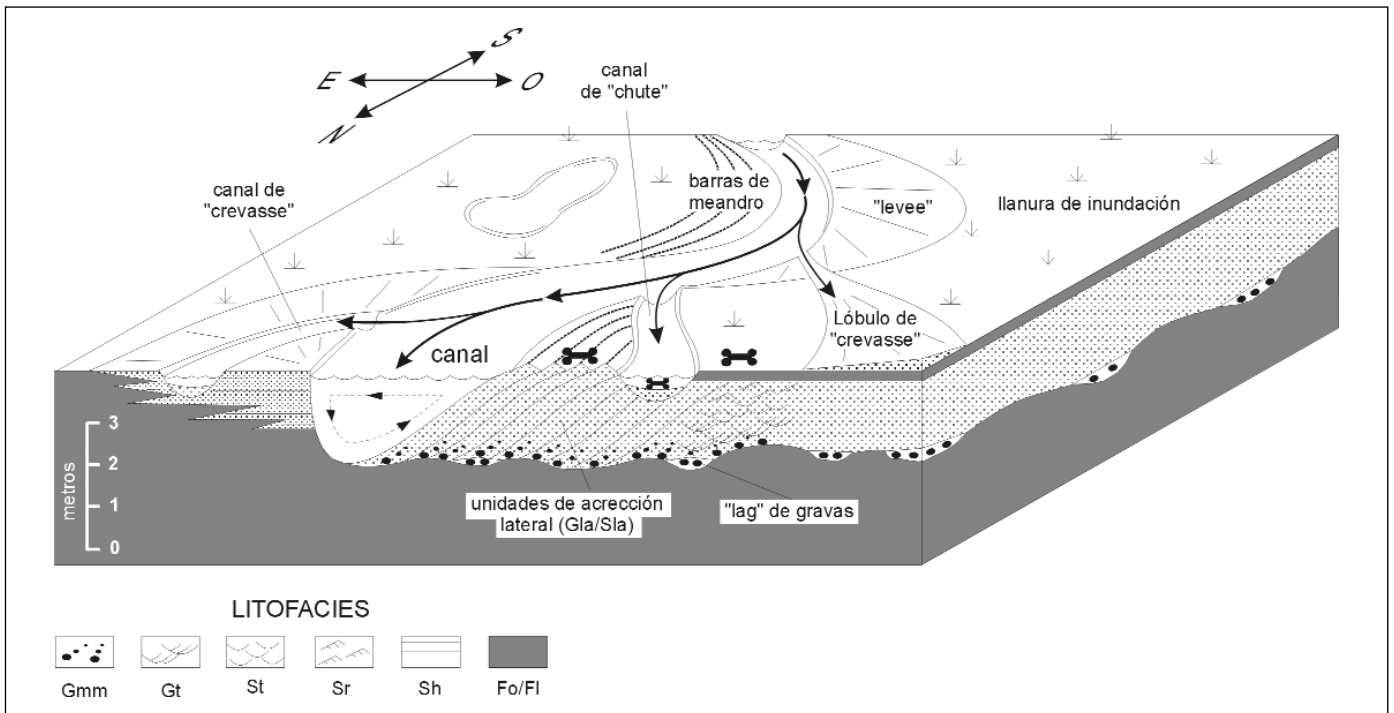


Fig. 5. Interpretación sedimentológica del medio de depósito fluvial en que se generó el yacimiento  
 Fig. 5. Sedimentological interpretation of the fluvial environment related to the paleontological locality

curría a lo largo de las depresiones de *swale* del *point bar*, retocando su morfología original. Estos canales de *chute* superficiales sólo tendrían un funcionamiento en momentos de descarga especialmente alta. La mayor parte del tiempo, sin embargo, permanecerían como zonas deprimidas de la llanura de inundación que esporádicamente podían encharcarse, aunque el agua no fluiría. Estas depresiones constituirían un lugar idóneo para la concentración de huesos.

La migración del canal principal hacia el este y sus frecuentes desbordamientos, facilitaron el rápido sellado de las acumulaciones óseas, que quedaron

enterradas por un sedimento lutítico y arenoso que se depositó en unas condiciones de energía muy baja en la llanura de inundación. Así, los restos fósiles no sufrirían una modificación importante desde su acumulación original.

### Aspectos paleontológicos

#### *Asociación faunística*

El yacimiento de Fonelas P-1 se ha mostrado espe-

Lámina 1. Vista general y detalles del yacimiento Fonelas P-1. 1, vista del yacimiento desde el SO en el Barranco del Pocico. Se indica la posición del yacimiento en la zona media de la ladera y la ubicación durante la campaña de excavación del laboratorio de restauración.- 2, aspecto general de la estratigrafía del yacimiento en el talud natural del barranco, una vez limpiado de residuos procedentes de la erosión. La flecha indica la posición de la unidad fosilífera inferior, la más rica en restos paleontológicos.- 3, vista oblicua de la planta general de la excavación antes de iniciar los trabajos en la unidad fosilífera inferior. La preparación del yacimiento, hasta alcanzar esta profundidad, necesitó de la eliminación manual de un espesor de tres metros de sedimentos estériles. Se observa una torrencera en el margen SO del talud natural, con abundantes restos fósiles reelaborados de vertebrados. Se cuadrículó el talud natural con el fin de referenciar los restos que allí pudieran aparecer, fuera de contexto estratigráfico, para verificar posteriormente posibles remontajes  
 Plate 1. General view and details of the Fonelas P-1 site. 1, SW view of this locality at the Pocico ravine. The position of the site in the middle zone of the hillside and the place of the restoration laboratory during the excavation are indicated.- 2, general aspect of the stratigraphy of the site in the natural slope of the ravine, once the eroded materials were cleaned. The arrow indicates the position of the lower fossiliferous unit, which is the richest in paleontological remains.- 3, oblique view of the excavation surface before initiating the work in the lower fossiliferous unit. The preparation of the site until this depth was reached consisted of the removal by hand of a sedimentary level three meters thick without fossil content. A watercourse in the SW margin of the slope with numerous reworked vertebrate fossils can be observed. The natural slope of the ravine was divided into squares for referencing the skeletal remains from this surface, which are out of the stratigraphic context, in order to verify later their possible locations

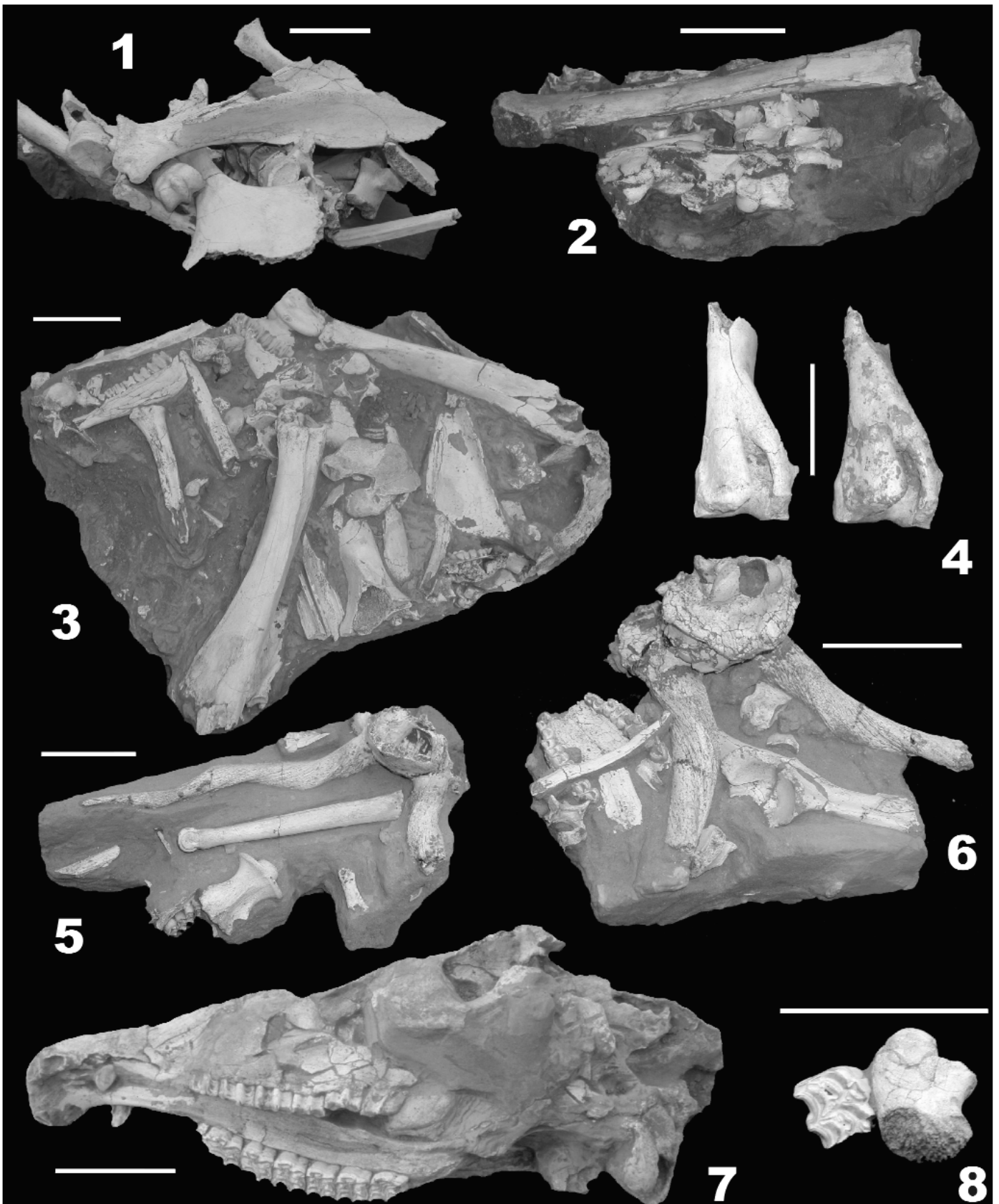


LÁMINA 2 / PLATE 2

cialmente rico en número de restos y diverso en lo que a especies de grandes mamíferos se refiere. Es reseñable que gran parte de los taxones identificados se encuentran representados tanto por elementos craneales, fundamentalmente cráneos completos, hemimaxilares y hemimandíbulas (son poco abundantes los dientes aislados), como por elementos postcraneales (huesos de la columna y de los miembros; Láms. 2 a 4).

La lista faunística provisional de mamíferos incluye los siguientes taxones (se indica en cada caso el/los elemento/s anatómico/s más significativo/s recuperados durante la excavación paleontológica sistemática):

Orden RODENTIA Bowdich, 1821  
Familia MYOXIDAE Gray, 1821  
Género *Eliomys* Wagner, 1840  
*Eliomys* sp.

Material significativo: M<sup>1-2</sup> izquierdo.

Familia MURIDAE Gray, 1821  
Género *Mimomys* Major, 1902  
*Mimomys* sp.

Material significativo: un fragmento de molar y algunas láminas de esmalte.

Género *Castillomys* Michaux, 1969  
*Castillomys* cf. *rivas* Martín Suárez y Mein, 1991

Material significativo: un M<sup>1</sup> derecho, un M<sup>1</sup> izquierdo, un M<sup>2</sup> derecho y un M<sup>3</sup> derecho.

Género *Apodemus* Kaup, 1829  
*Apodemus* sp.

Material significativo: M<sub>1</sub> derecho.

Género *Stephanomys* Schaub, 1938  
*Stephanomys* sp.

Material significativo: M<sup>3</sup> izquierdo.

Orden LAGOMORPHA Brandt, 1855  
Familia OCHOTONIDAE Thomas, 1897  
Género *Prolagus* Pomel, 1853  
*Prolagus* cf. *calpensis* (Major, 1905)  
Material significativo: P<sup>2</sup> derecho.

Familia LEPORIDAE Fischer, 1817  
Género *Oryctolagus* Lilljeborg, 1873  
*Oryctolagus* sp.

Material significativo: Hemimandíbula derecha y fragmento de hemimandíbula izquierda.

Orden CARNIVORA Bowdich, 1821  
Familia MUSTELIDAE Fischer, 1817  
Género *Meles* Boddaert, 1785  
*Meles* sp. aff. *Meles thoralis* Viret 1950  
Material significativo: Cráneo con P<sup>2</sup>-M<sup>1</sup> derechos, en matriz sedimentaria (Lám. 4, fig. 4).

Lámina 2. Asociaciones de fósiles de mamíferos características del yacimiento. **1**, asociación de huesos largos y vértebras de ungulados (*Equus*, *Leptobos* y *Gazellospira*), con evidentes señales de roeduras producidas por carnívoros (cuadrícula H3, vista del perfil de la unidad).- **2**, bloque (cuadrícula F3, vista lateral) con asociación de Mc III-IV de jiráfido inmaduro y cráneo (deformado por presión de sedimento) de *Canis* cf. *arnensis*.- **3**, vista, en planta, de parte de la cuadrícula E2. En esta asociación de huesos largos de ungulados y de fragmentos de hemimandíbulas y maxilares de *Gazellospira* se observan dos tibias con las epífisis proximales roídas (*Equus* y bóvido indet.) que aparecen con sus respectivos astrágalos en semiconexión anatómica.- **4**, fragmentos distales de húmeros de *Equus* con típicas roturas en espiral Tipo II.- **5**, bloque (cuadrícula H3, vista en planta) con neurocráneo con núcleos óseos de *Gazellospira*, fragmento de hemimandíbula (se conserva la rama horizontal completa) de *Croizetoceros*, fragmento de maxilar de *Cervus*, axis de ungulado y diversas esquirlas óseas. La porción craneal conservada es el resultado característico de la actividad de los carnívoros sobre los cráneos de los ungulados con defensas craneanas.- **6**, bloque procedente de la cuadrícula G3 (vista lateral) con restos craneales de *Gazellospira*. Los núcleos óseos están roídos por carnívoros y el maxilar aparece asociado al neurocráneo, pero desplazado unos centímetros con la dentición hacia arriba.- **7**, cráneo de *Equus*, deformado por presión de sedimento (vista en planta), con los parietales destruidos y marcas de dientes de carnívoros en el cóndilo occipital, premaxilar y órbita.- **8**, P<sup>3-4</sup> derecho de *Equus* cementado junto a un calcáneo izquierdo de un individuo infantil del mismo género. Escalas gráficas 10 cm

Plate 2. Associations of mammalian fossils characteristic of this locality. **1**, association of long bones and vertebrae of ungulates (*Equus*, *Leptobos* and *Gazellospira*), with evident signs of gnawing produced by carnivores (H3 grid, view of the profile of the unit).- **2**, block (grid F3, lateral view) with association of a Mc III-IV of an immature giraffid and skull (deformed by sediment pressure) of *Canis* cf. *arnensis*.- **3**, plan view of part of the E2 grid. In this assemblage of long bones of ungulates and fragments of hemimandibles and maxillae of *Gazellospira* there are two tibiae with the proximal epiphyses gnawed (*Equus* and bovid. indet.) showing their respective astragali in anatomical semiconnection.- **4**, distal fragments of humeri of *Equus* with typical spiral Type II breakage patterns.- **5**, block (H3 grid, plan view) showing a neurocranium with horn bases of *Gazellospira*, fragment of hemimandible (a complete horizontal ramus is preserved) of *Croizetoceros*, fragment of maxilla of *Cervus*, ungulate axis and several bone shafts. The preserved cranial portion is the characteristic result of the activity of carnivores on ungulate skulls with cranial defenses.- **6**, block coming from the G3 grid (lateral view) with cranial remains of *Gazellospira*. The bony nuclei are gnawed by carnivores and the maxilla is associated to the neurocranium but displaced upwards several centimeters, showing the teeth upwards.- **7**, skull of *Equus*, deformed by sediment pressure (plan view), with the parietal bones destroyed and tooth marks of carnivores in the occipital condyle, premaxilla and orbit.- **8**, right P<sup>3-4</sup> of *Equus*, cemented close to a left calcaneus of a juvenile individual of this genus. The graphic scales represent 10 cm

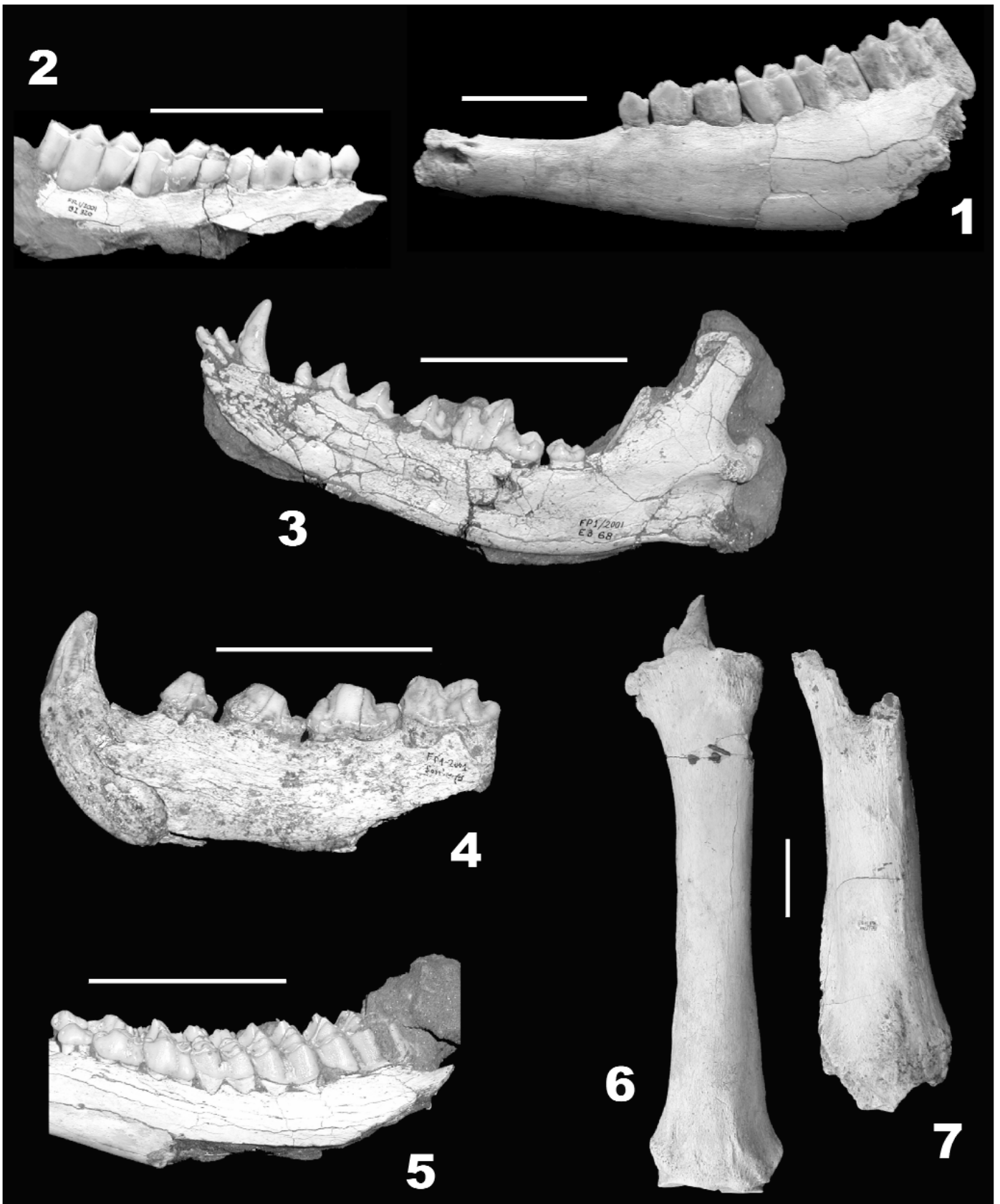


LÁMINA 3 / PLATE 3

Familia CANIDAE Fischer, 1817

Género *Vulpes* Frisch, 1775

*Vulpes* sp. cf. *Vulpes alopecoides* Major, 1875

Material significativo: Escápula izquierda, en matriz sedimentaria.

Género *Canis* Linnaeus, 1758

*Canis* sp. cf. *Canis arnensis* Del Campana, 1913

Material significativo: Cráneo con I<sup>2</sup>, P<sup>3</sup>, M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup> derechos, en matriz sedimentaria (Lám. 2, fig. 2; Lám. 4, fig. 2).

*Canis etruscus* Major, 1877

Material significativo: M<sup>1</sup> derecho y hemimandíbula derecha con I<sub>2</sub>-I<sub>3</sub>, C, P<sub>1</sub>-M<sub>2</sub> y alvéolo de M<sub>3</sub> (Lám. 3, fig. 3).

*Canis* sp. cf. *Canis (Xenocyon) falconeri* Major, 1877

Material significativo: M<sup>1</sup> derecho, en bloque de limos cementados.

Familia FELIDAE Fischer, 1817

Género *Lynx* Kerr, 1792

*Lynx* sp. aff. *Lynx issiodorensis* (Croizet y Jobert, 1828)

Material significativo: Fragmento de hemimandíbula izquierda con C, P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> (la carnífera está fragmentada).

Género *Megantereon* Croizet & Jobert, 1828

*Megantereon* sp.

Material significativo: Canino superior derecho, en matriz sedimentaria (Lám. 4, fig. 6).

Género *Homotherium* Fabrini, 1890

*Homotherium* sp. cf. *Homotherium latidens* Fabrini, 1890

Material significativo: Fragmento de hemimandíbula derecha infantil y falange 1<sup>a</sup>.

Familia HYAENIDAE Gray, 1821

Género *Hyaena* Brunnich, 1771

*Hyaena (Parahyaena)* cf. *brunnea* (Thunberg, 1820)

Material significativo: Fragmento de hemimandíbula derecha con C, P<sub>2</sub>-M<sub>1</sub> (Lám. 3, fig. 4) y fragmento de hemimandíbula izquierda con I<sub>2</sub>-I<sub>3</sub>, C, P<sub>2</sub>-M<sub>1</sub> (la carnífera inferior sólo conserva el paracónido), en matriz sedimentaria.

Orden ARTIODACTYLA Owen, 1848

Familia CERVIDAE Goldfuss, 1820

Género *Croizetoceros* Heintz, 1970

*Croizetoceros ramosus* (Croizet & Jobert, 1828)

Material significativo: Hemimaxilares y hemimandíbulas.

Género *Dama* Frisch, 1775

*Dama* sp. cf. *Dama nestii* MAJOR, 1881

Material significativo: Mandíbula completa con I<sub>1</sub>-I<sub>3</sub>, C, P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> en cada serie (Lám. 3, fig. 5).

Género *Cervus* Linnaeus, 1758

*Cervus* sp. cf. *Cervus perrieri* Croizet y Jobert, 1828

Material significativo: Fragmento de hemimaxilar izquierdo con M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup>, en matriz sedimentaria.

Familia BOVIDAE Gray, 1821

Género *Gazella* de Blainville, 1816

*Gazella* sp.

Material significativo: Falange 1<sup>a</sup>.

Género *Gazellospira* Pilgrim & Schaub, 1939

*Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854)

Material significativo: Neurocráneos con núcleos óseos, maxilares con las series P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> y hemimandíbulas con la serie yugal completa (Lám. 2, fig. 3, 5 y 6; Lám. 3, fig. 2).

Género *Leptobos* Rüttimeyer, 1877

*Leptobos* sp. cf. *Leptobos etruscus* (Falconer, 1859)

Material significativo: Fragmento de hemimandíbula izquierda con P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> y metatarsiano III-IV izquierdo (Lám. 3, fig. 1).

Lámina 3. Fragmentos mandibulares y huesos largos de mamíferos del yacimiento. **1**, fragmento de hemimandíbula izquierda de *Leptobos*, con la sínfisis destruida por mordisqueo de carnívoros.- **2**, fragmento de hemimandíbula derecha de *Gazellospira*.- **3**, hemimandíbula derecha de *Canis etruscus* (el espécimen conserva el alveolo del M<sub>3</sub>).- **4**, fragmento de hemimandíbula derecha de *Hyaena (Parahyaena)* cf. *brunnea*.- **5**, mandíbula de *Dama* con la serie yugal completa (M<sub>3</sub> cementados).- **6**, radio derecho completo de *Equus* con la ulna rota en espiral.- **7**, fragmento distal de tibia izquierda de *Stephanorhinus* con rotura espiral y marcas de mordisqueo. Escalas gráficas 5 cm

Plate 3. Mandibular fragments and long bones of mammals from this site. **1**, left fragment of a *Leptobos* hemimandible, with the symphysis destroyed by carnivore chewing.- **2**, right fragment of a *Gazellospira* hemimandible.- **3**, right hemimandible of *Canis etruscus* (this specimen preserve the dental alveolus of M<sub>3</sub>).- **4**, right fragment of hemimandible of *Hyaena (Parahyaena)* cf. *brunnea*.- **5**, *Dama* jaw with the complete series of cheek tooth (M<sub>3</sub> cemented).- **6**, complete right radius of *Equus* with a spiral breakage in the ulna.- **7**, distal fragment of left tibia of *Stephanorhinus*, showing spiral breakage and gnawing marks. Graphic scales represent 5 cm

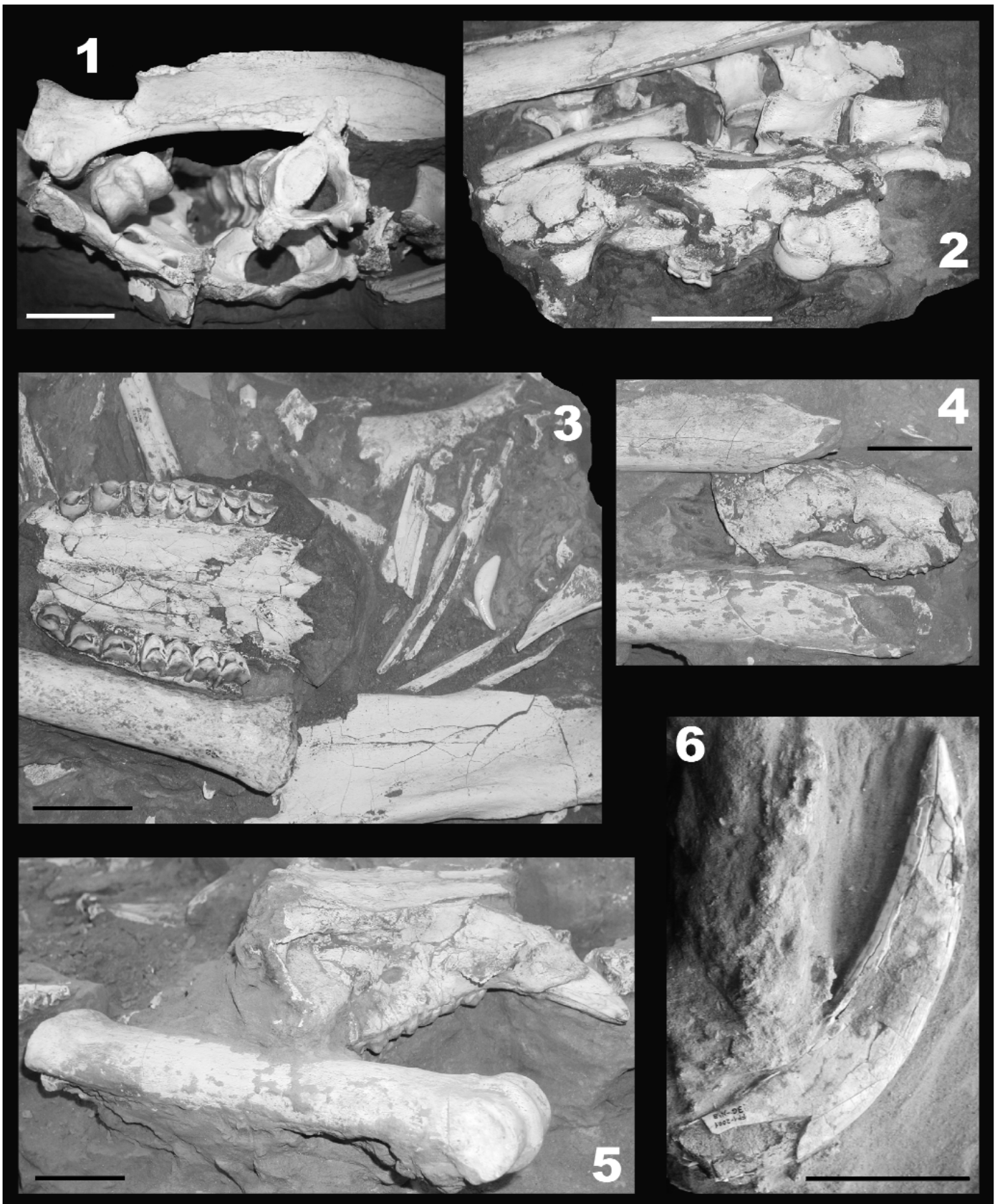


LÁMINA 4 / PLATE 4

Ovibovini cf. *Praeovibos* sp.

Material significativo: Maxilar con P<sub>2</sub>-M<sub>2</sub> derechos y con P<sub>2</sub>-M<sub>2</sub> más DP<sub>4</sub> izquierdos (Lám. 4, fig. 3).

Ovibovini cf. *Soergelia* sp.

Material significativo: Fragmento de hemimandíbula derecha con P<sub>4</sub> y fragmento de hemimandíbula derecha con P<sub>2</sub>, P<sub>4</sub>-M<sub>3</sub>.

Familia GIRAFFIDAE Gray, 1821

Giraffidae cf. *Mitilanotherium* sp.

Material significativo: Metacarpiano III-IV derecho y falanges primeras del mismo miembro (individuo subadulto; Lám. 2, fig. 2).

Familia SUIDAE Gray, 1821

Género *Sus* Linnaeus, 1758

*Sus* sp. cf. *Sus stozzi* Major, 1881

Material significativo: Maxilar con C, P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> en ambas series, en matriz sedimentaria (Lám. 4, fig. 5).

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848

Familia EQUIDAE Gray, 1821

Género *Equus* Linnaeus, 1758

*Equus* sp. cf. *stenonis* Cocchi, 1867

Material significativo: Cráneo en matriz sedimentaria, metacarpianos III, metatarsianos III, fragmentos distales de húmero, radios y fragmentos distales de tibias (Lám. 2, figs. 4, 7 y 8; Lám. 3, fig. 6; Lám. 4, fig. 5).

Familia RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Género *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942

*Stephanorhinus* sp. cf. *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868)

Material significativo: Fragmento distal de tibia izquierda y fragmento proximal de ulna derecha (Lám. 3, fig. 7).

Orden PROBOSIDEA Illiger, 1811

Familia ELEPHANTIDAE Gray, 1821

Género *Mammuthus* Brookes, 1828

Cf. *Mammuthus meridionalis* (Nestii, 1825)

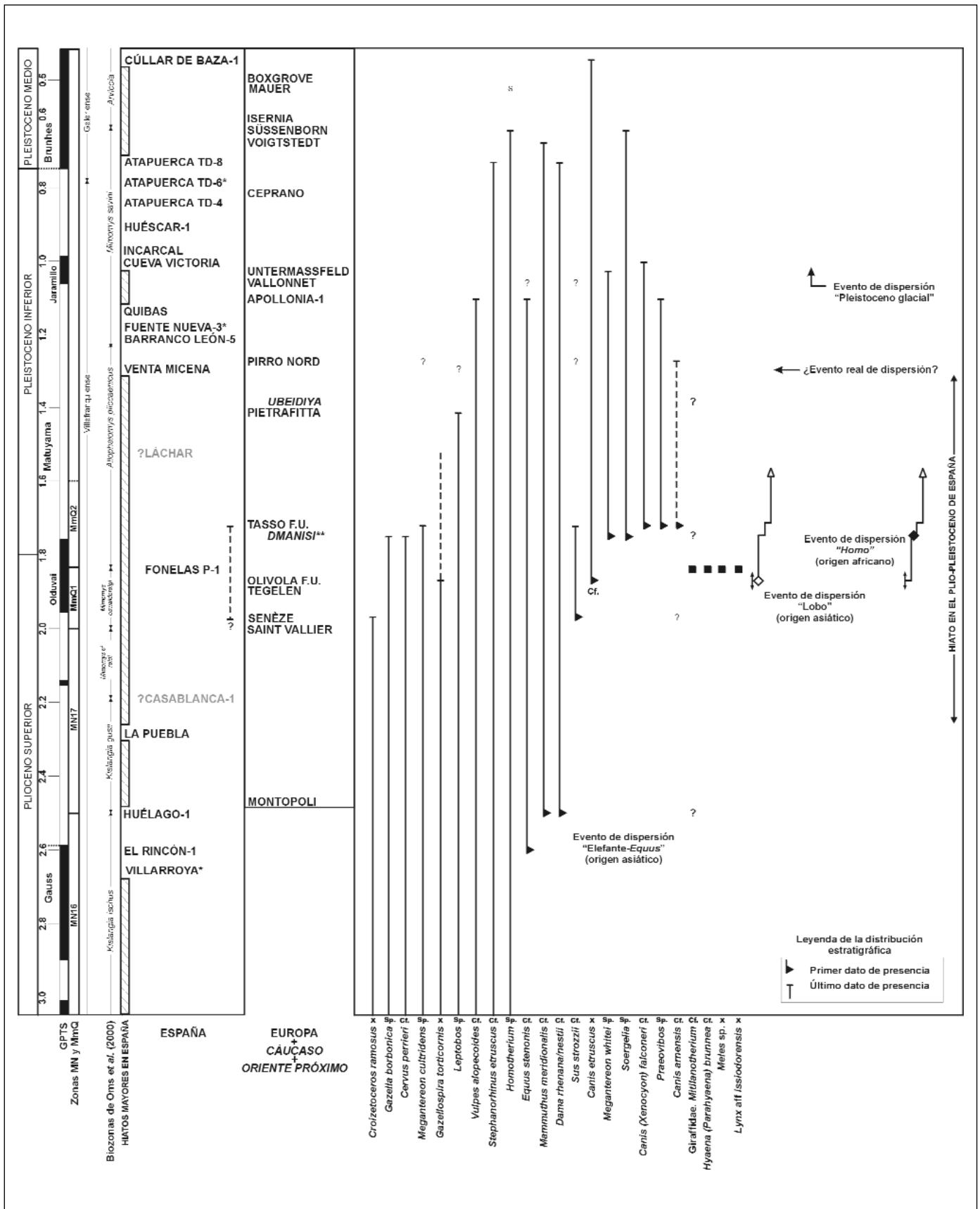
Material significativo: Rótula derecha y fragmento de costilla.

### Aspectos bioestratigráficos

Aunque por el momento la asociación faunística identificada en el yacimiento es provisional, los géneros y especies identificados permiten realizar ciertas precisiones sobre la posible ubicación cronológica del yacimiento de Fonelas P-1 dentro del Plio-Cuaternario y, a su vez, en el seno de su problemática específica biocronológica y paleobiogeográfica (Fig. 6).

En el contexto del límite Neógeno-Cuaternario, el estudio de las fluctuaciones del nivel del mar y de las evidencias de cambios climáticos, deducidas del estudio de isótopos estables de oxígeno ( $\delta^{18}\text{O}$ ), permiten fundamentar el conocimiento de los cambios más importantes de vegetación y clima en el continente euroasiático durante el Plio-Pleistoceno. Durante este intervalo de tiempo parecen haberse producido tres grandes oscilaciones del nivel eustático, relacionadas con los amplios rangos de cambios

Lámina 4. Detalles de la asociación ósea del yacimiento de Fonelas P-1. 1, vista lateral de detalle del bloque de la lámina 1, fig. 1. Se observan vértebras de un gran ungulado en conexión anatómica, asociadas a una cintura pélvica y el hueso sacro, sobre las que se adapta, por presión de sedimento, una gran escápula (los extremos de todos los huesos de esta asociación presentan destrucción de apófisis por mordisqueo de carnívoros).- 2, detalle del bloque de la lámina 1, fig. 2 (vista lateral). En este pequeño bloque aparecen asociados huesos de jiráfido (un Mc III-IV, dos falanges primeras y una falange segunda), vértebras de un pequeño ungulado en conexión anatómica y un cráneo de cánido cuyo P<sub>3</sub> derecho se encontraba en el sedimento a 3 cm por debajo de su alveolo correspondiente.- 3, vista parcial (planta) durante la excavación de una porción de la cuadrícula C2. Se observa un maxilar casi completo de un individuo juvenil de *Praeovibos*, junto a un Mc III de équido inmaduro, un canino de cánido y distintos huesos (escápula y húmero) roídos por carnívoros carroñeros.- 4, detalle de la cuadrícula E2 (planta) en la que destaca un cráneo completo de *Meles*.- 5, porción de la cuadrícula D3 durante su excavación, en la que destaca un Mc III de équido (completo, como ocurre con la mayoría de los metápodos de ungulados) y un maxilar completo de suido (vista lateral).- 6, canino superior de grandes dimensiones de *Megantereon* procedente de la cuadrícula G3. Escalas gráficas 5 cm  
Plate 4. Details of the bony assemblage of the Fonelas P-1 site. 1, detailed lateral view of the block showed in plate 1, fig 1. There are vertebrae of a large ungulate in anatomical connection, associated with a pelvic girdle and a sacrum, on which a large scapulae is adapted by sediment pressure (the epiphyses of all skeletal elements in this association of bones show evidence of destruction of apophyses by carnivore gnawing).- 2, detail of the block shown in plate 1, fig 2 (lateral view). In this small block there are associated bones of a giraffid (a Mc III-IV, two first phalanges and a second phalax), vertebrae in anatomical connection of a small ungulate, and a canid skull whose right P<sub>3</sub> was found in the sediment 3 cm below the corresponding alveolus.- 3, partial plan view during the excavation of a portion of the C2 grid. A nearly complete maxilla of a young individual of *Praeovibos* is observed close to an equid Mc III from an immature individual, a canid canine and several bones (scapula and humerus) gnawed by carnivores.- 4, detail of the E2 grid (plan view) with a complete skull of *Meles*.- 5, portion of the D3 grid during its excavation, in which there is an equid Mc III (which is preserved complete, as happens for most ungulate metapodials) and a complete maxillar of suid (lateral view).- 6, upper canine of large size of *Megantereon* from the G3 grid. Graphic scales represent 5 cm





ambientales detectados en las áreas continentales (Azzaroli, 1995): las fases erosivas conocidas por Acquatraversa, Aullense, y Cassiense. La más antigua de estas caídas del nivel de las aguas, la denominada como Acquatraversa o evento "Elefante-*Equus*", tuvo lugar durante el Plioceno (2,6-2,4 Ma) y se vio acompañada por un marcado enfriamiento de las aguas oceánicas, por una extinción masiva de fauna marina y por una amplia variedad de cambios en la vegetación y faunas de los continentes (la transición del Reuveriense templado al Pretigliense más frío en el oeste de Europa), incluyendo la extinción en Europa de elementos faunísticos propios de bosque templado como el mastodonte y el tapir, así como la llegada desde Asia de los elefantes (*Mammuthus meridionalis*) y los primeros équidos monodáctilos (*Equus stenorhis*). El segundo evento, la fase erosiva Aullense (1,8-1,6 Ma), corresponde a una etapa marina regresiva de menor importancia y coincide con la llegada de diversos inmigrantes africanos a Europa, incluyendo al género *Homo* (ver Arribas y Palmqvist, 1999 y referencias), y con el límite Neógeno-Cuaternario aceptado convencionalmente. Finalmente, la regresión de la fase erosiva Cassiense (1,2-0,9 Ma) coincide con un nuevo enfriamiento de las aguas oceánicas, que marca el inicio del Pleistoceno glacial, pero sin afectar a las faunas marinas en forma de extinciones generalizadas; ahora bien, este evento sí afectó profundamente a la vegetación continental y a sus faunas, en lo que se ha llamado la dispersión faunística de finales del Villafranchiense, marcando la transición a las nuevas asociaciones de mamíferos del

Pleistoceno medio (tales asociaciones faunísticas definen el Galeriense en Europa occidental). En el este de África tales cambios climáticos se manifiestan como una cierta tendencia gradual hacia el desarrollo de hábitats abiertos más xéricos, según se refleja en las asociaciones de mamíferos por el incremento, hace entre 2,5 y 1,4 Ma, del porcentaje de especies pecedoras de hierba y la consiguiente disminución de especies frugívoras y de animales con locomoción arbórea (Reed, 1997).

Por otra parte, el estudio sistemático de las asociaciones de macromamíferos de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Orce y Dmanisi ha mostrado la existencia de una ruptura faunística en torno al límite Plio-Pleistoceno, que afectaría al menos a las franjas central y occidental de Eurasia, ruptura que había sido identificada previamente en los registros villafranchienses italianos de las unidades faunísticas Olivola y Tasso; dicha ruptura es denominada por los paleontólogos italianos como el "Evento del lobo" (*Wolf event*; Azzaroli, 1983; Azzaroli et al., 1988). Éste recambio faunístico implica la llegada a Europa de especies africanas y asiáticas, poco antes y durante el inicio del Pleistoceno (ver revisión y referencias en Arribas y Palmqvist, 1999; Palmqvist y Arribas, 2001a). Los inmigrantes originarios de Asia son, fundamentalmente, las especies de rumiantes (la dispersión afecta a especies de bóvidos y de cérvidos, entre las que destaca *Praeovibos*), mientras que dentro de los inmigrantes africanos se incluye una especie de megaherbívoro (*Hippopotamus antiquus*), un équido con metápodos gráciles (*Equus altidens*) similar a la

Fig. 6. Cuadro con los yacimientos de grandes mamíferos más significativos de los registros español y europeo durante el final del Neógeno y el inicio del Cuaternario, con el rango bioestratigráfico de los taxones identificados hasta el momento en Fonelas P-1. Se presenta el intervalo provisional en el que se puede ubicar cronológicamente el nuevo yacimiento granadino. Se incluyen también los yacimientos de Dmanisi y Ubeidiya, como referentes geográficos en Oriente Próximo y en el Cáucaso, respectivamente. Se marcan con un asterisco los yacimientos españoles para los que se dispone de datos sobre paleomagnetismo (Villarroya, Agustí y Oms, 2001; Fuente Nueva-3, Oms et al., 2000; Atapuerca TD-6, Parés y Pérez-González, 1995) y con dos asteriscos el yacimiento de Dmanisi, indicando que presenta datos paleomagnéticos y geocronológicos. El posible evento de dispersión fijado en la asociación de Venta Micena (primeras citas de *Hemitragus albus*, *Eucladoceros giulii* y *Vulpes praeglacialis*) tendría entidad propia si la cronología del yacimiento se verifica en el tercio superior del Pleistoceno inferior, formaría parte del evento de dispersión "Pleistoceno glacial" si se rejuvenece su posición y se incluiría dentro de la Unidad Tasso si se envejece su cronología (la falta de datos geocronológicos, independientes del grado evolutivo de las especies de grandes mamíferos que aproximan a la asociación del yacimiento a Pirro Nord, hace imposible hasta el momento decantarse por alguna de las opciones, siendo la más probable la posición presentada en la figura)

Fig. 6. The most significant localities with large mammals in the late Neogene and early Quaternary record of Spain and Europe, showing the biostratigraphic range of those taxa identified at Fonelas P-1 up to the present moment. The preliminary time interval in which this new locality from Granada can be placed is indicated. Dmanisi and Ubeidiya, the geographic references in the Middle East and Caucasus, respectively, are also included. One asterisk marks those Spanish localities in which paleomagnetic information is available (Villarroya, Agustí y Oms, 2001; Fuente Nueva-3, Oms et al., 2000; Atapuerca TD-6, Parés y Pérez-González, 1995) and two asterisks indicate the Dmanisi site, showing that this locality has provided paleomagnetic and geochronological data. The possible dispersal event identified in the assemblage of Venta Micena (first record of *Hemitragus albus*, *Eucladoceros giulii* and *Vulpes praeglacialis*) would have its own entity if the chronology of the site within the upper third of the Lower Pleistocene is confirmed; on the other hand, this assemblage would be part of the "glacial Pleistocene" if its chronological position is younger than this or should be included within the Tasso Faunal Unit if its chronology is older (the lack of geochronological data, independent of the evolutionary grade of the large mammals species of this assemblage, that approximate it to the assemblage from Pirro Nord, makes it impossible until the present moment to give preference for one of these options, of which the most probably is that displayed in the figure)

cebra de grevy actual (Guerrero-Alba y Palmqvist, 1997), un gran cercopitécido y diversas especies de carnívoros, que incluyen a la hiena gigante (*Pachycrocuta brevirostris*), al "tigre" con dientes de sable *Megantereon whitei* y, probablemente también, a un gran cánido salvaje [*Canis (Xenocyon) falconeri*] (Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995, 1996; Palmqvist et al., 1999).

Por lo tanto, este intervalo de tiempo (2,6-1,7 Ma) se caracteriza en Europa occidental por la inmigración de distintas especies de grandes mamíferos que se incorporan de forma sucesiva a los ecosistemas europeos, coexistiendo en el período final del Plioceno con formas ancestrales villafranquienses, como son el cérvido *Croizetoceros*, los bóvidos *Gazellospira*, *Gazella* o *Leptobos* y los carnívoros *Pliocrocuta* y *Acinonyx*, o bien conviviendo durante inicios del Cuaternario con especies pliocenas que perduran hasta bien entrado el Pleistoceno, como el rinocerótido *Stephanorhinus*, o los carnívoros *Homotherium* y *Ursus etruscus*, entre otros.

La primera inmigración, nominalmente definida como "evento de dispersión Elefante-*Equus*", se puede cifrar entre 2,6-2,5 Ma y le ha sido asignado un origen asiático (Azzaroli, 1983, 1995). Se caracteriza por la incorporación al registro de los megacerinos del género *Eucladoceros*, los équidos monodáctilos (género *Equus*), los gamos primitivos (género *Dama*) y los primeros elefantes del género *Mammuthus* (*M. meridionalis*). Los dos primeros géneros tienen su primer registro en la Península Ibérica en el yacimiento de El Rincón-1 (provincia de Albacete; Alberdi et al., 1997), mientras que los dos últimos presentan su primer dato en el yacimiento granadino de Huélago-1 (Alberdi et al., 2001). Esta dispersión viene a significar el recambio real en los ecosistemas continentales de Europa de los últimos mastodontes del género *Anancus* por los primeros elefantes (aunque en el yacimiento de Saint Vallier parecen coexistir ambos proboscídeos) y de los équidos tridáctilos (*Hipparion*) por los caballos monodáctilos.

La segunda inmigración, más significativa a efectos de la acotación bioestratigráfica del yacimiento de Fonelas P-1, es la conocida como "evento de dispersión del lobo" (*Wolf event*). También se le asigna un origen asiático (Azzaroli et al., 1988; Torre et al., 1992), fundamentado en la especie *Canis etruscus* (cánido moderno del grupo de los lobos primitivos, cuyo primer dato cierto se produce en la Unidad Faunística Olivola, aun cuando el género está presente ya en Senèze) y por la incorporación al registro paleomastológico europeo del suido *Sus strozzi* (el primer dato también se encuentra en Senèze). No obstante, hay otros inmigrantes que de igual forma colonizan los

ecosistemas europeos, como la gran hiena de rostro corto *Pachycrocuta brevirostris*, cuyo origen, aunque todavía discutido, es muy probablemente africano (Howell y Peter, 1980; Arribas y Palmqvist, 1999). Este evento de dispersión se ha cifrado en cronologías próximas a 1,9 Ma, habiendo sido identificado en el yacimiento francés de Senèze y en la Unidad Faunística de Olivola (Valdarno superior, Italia). Conviene precisar que el cánido francés *Canis senèzensis*, cuya anatomía y tamaño son similares a la especie italiana *Canis arnesis*, bien pudiera ser sinónimo de este último.

En relación con la cronología de esta dispersión se encuentra el denominado como "evento *Homo*" (Arribas y Palmqvist, 1999), verificado inicialmente en el yacimiento caucásico de Dmanisi (República de Georgia). La antigüedad de este yacimiento ha sido cifrada en 1,7 Ma (Gabunia y Vekua, 1995; Gabunia et al., 2000) y en su asociación se encuentran las primeras citas en Europa de dos especies oriundas del continente austral (*Homo ergaster* y *Megantereon whitei*) junto a los primeros testimonios fósiles en nuestro continente del linaje del ovibovino asiático *Soergelia* (Gabunia et al., 2000).

El último evento de dispersión definido en relación al límite Plio-Pleistoceno es el caracterizado en la Unidad Faunística Tasso (Valdarno superior, Italia), en cronologías próximas a 1,7 Ma (Torre et al., 1996). En esta dispersión, como ocurría en las incluidas dentro del evento Olduvai, se incorporan a los ecosistemas europeos especies asiáticas (Torre et al., 1992), como el gran ovibovino antepasado del buey almizclero *Praeovibos* sp. y el pequeño chacal *Canis arnensis*, junto a especies hasta entonces exclusivamente africanas, como el hipopótamo (*Hippopotamus antiquus*) y el perro salvaje [*Canis (Xenocyon) falconeri*].

Por lo tanto, en la asociación provisional del nuevo yacimiento granadino encontramos conjuntos de taxones con diferentes significados biocronológicos, en función de los datos conocidos hasta el descubrimiento de Fonelas P-1 (Fig. 6):

- Taxones clásicos en el Plioceno de Europa de amplio rango cronológico y que sobrepasan el límite Plio-Pleistoceno: *Megantereon* sp., linaje de *Leptobos* (*Leptobos* cf. *etruscus*), *Vulpes* cf. *alopecoides*, *Stephanorhinus* cf. *etruscus* y *Homotherium* sp.
- Taxones que se incorporan al registro europeo en el Plioceno superior (2,6-2,5 Ma) y que sobrepasan el límite Plio-Pleistoceno en nuestro continente: *Equus* cf. *stenonis*, Cf. *Mammuthus meridionalis* y *Dama* cf. *nestii*.
- Taxones que se incorporan al registro europeo a finales del Plioceno (Senèze y Unidad Faunística

Olivola; ~ 2,0-1,9 Ma), para los que no está demostrado que persistan durante el Pleistoceno inferior: *Sus* cf. *strozzi*.

- Taxones que se incorporan al registro europeo a finales del Plioceno (Unidad Faunística Olivola; ~ 1,9 Ma) y que sobrepasan el límite Plio-Pleistoceno en nuestro continente: *Canis etruscus* y *Canis* cf. *arnensis* (si *Canis senezensis* de Francia es sinónimo de *Canis arnensis* de Italia).
  - Taxones que se incorporan al registro europeo en el Cáucaso durante el Cuaternario basal (Dmanisi; ~ 1,7 Ma) y que perduran durante el Pleistoceno en nuestro continente: *Ovibovini* cf. *Soergelia* sp.
  - Taxones que se incorporan al registro europeo en Europa central durante el inicio del Cuaternario (Unidad Faunística Tasso; ~ 1,7 Ma) y que perduran durante el Pleistoceno en nuestro continente: *Canis* cf. *falconeri*, *Ovibovini* cf. *Praeovibos* sp. y *Canis* cf. *arnensis* (si *Canis senezensis* de Francia no es sinónimo de *Canis arnensis* de Italia).
  - Taxones clásicos en el Plioceno de Europa, de amplio rango cronológico, que no llegan a la base del evento Olduvai: *Croizetoceros ramosus*.
  - Taxones clásicos en el Plioceno de Europa, de amplio rango cronológico, que no sobrepasan el límite Plio-Pleistoceno (último dato demostrado en la Unidad Faunística Olivola): *Gazellospira* cf. *torticornis*.
  - Taxones clásicos en el Plioceno de Europa, de amplio rango cronológico, que no perduran durante el Pleistoceno inferior (último horizonte de aparición en Dmanisi): *Gazella* sp. y *Cervus* cf. *perrieri*.
  - Taxones de distribución bioestratigráfica desconocida hasta la actualidad en Europa occidental, que nunca habían sido citados previamente en otros yacimientos de este entorno geográfico: *Meles* sp., *Hyaena (Parahyaena)* cf. *brunnea*, *Lynx* aff. *issiodorensis* y Giraffidae cf. *Mitilanotherium* sp.
- A continuación se indican los taxones identificados provisionalmente en Fonelas P-1, o los afines a ellos, junto con aquellas localidades más significativas de Europa occidental comprendidas en el intervalo cronológico 3,0-0,5 Ma, que presentan su registro. Se incluye, como referencia en Oriente próximo al yacimiento israelí de Ubeidiya (aprox. 1,5 Ma; Tchernov, 1986), nexo de unión entre Eurasia y África, y en el Cáucaso al yacimiento georgiano de Dmanisi, nexo de unión entre Asia y Europa:
- *Meles thoralis*: Saint Vallier. El registro de mustélidos en la Península Ibérica es prácticamente nulo en el Plioceno superior y muy escaso en el Pleistoceno inferior, conociéndose una cita no verificada de *Meles* sp. en Venta Micena.

- *Vulpes alopecoides*: Villarroya (España), La Puebla de Valverde (España), Saint Vallier (Francia), Apollonia-1 (Grecia) y con dudas en Pirro Nord (Italia). El Pleistoceno inferior presenta registro de otro zorro de muy pequeña talla, *Vulpes praeglacialis*, siendo sus únicas citas en la Península Ibérica las de Venta Micena y Cueva Victoria.
- *Canis arnensis*: Unidad Faunística Tasso Pirro Nord, y con dudas en Vallonnet. Ha sido citado *Canis* cf. *arnensis* en Ubeidiya.
- *Canis etruscus*: Unidad Faunística Olivola (Italia), Dmanisi (Georgia), Unidad Faunística Tasso (Italia), Venta Micena (España), Barranco León-5 (España), Apollonia-1, Cueva Victoria (España), Huéscar-1 (España) y Cúllar de Baza-1 (España). Es probable que los cánidos de Huéscar-1 y Cúllar de Baza-1 pertenezcan a la especie *Canis arnensis*.
- *Canis (Xenocyon) falconeri*: Unidad Faunística Tasso, Venta Micena, Pirro Nord, Cueva Victoria y con dudas en Apollonia-1 y en Untermassfeld (Alemania). Se conoce la cita de *Canis* sp. (talla *falconeri*) en Ubeidiya.
- *Lynx issiodorensis*: Villarroya, El Rincón-1 (España), La Puebla de Valverde, Saint Vallier, Unidad Faunística Olivola, Apollonia-1 y con dudas en Untermassfeld y en Mauer (Alemania). El "lince" de Fonelas P-1 es claramente inferior en talla a *Lynx issiodorensis* y la anatomía de los premaxilares inferiores difiere netamente de la presente en la especie villafranquiense. En el Pleistoceno inferior de Quibas (~ 1 Ma; Murcia) se ha citado *Lynx pardina* (Montoya et al., 1999, 2001).
- *Megantereon* sp.: Villarroya, La Puebla de Valverde, Saint Vallier, Senèze (Francia), Unidad Faunística Olivola, Dmanisi, Unidad Faunística Tasso, Venta Micena, Apollonia-1, Untermassfeld y con dudas en Pirro Nord y en Fuente Nueva-3 (España). Durante el Plioceno superior se verifica la presencia de la especie *M. cultridens*, cuyas últimas citas seguras son las de las unidades faunísticas Olivola y Tasso. Sin embargo, otra especie oriunda de África (*M. whitei*) coloniza a finales del Plioceno Europa central (Dmanisi), habiéndose sido citada en el Pleistoceno inferior de Venta Micena, Apollonia-1 y Untermassfeld (en este caso bajo la determinación original de los ejemplares del yacimiento de Venta Micena –*M. cultridens adroveri*) (Martínez-Navarro y Palmqvist, 1995, 1996). *M. cultridens* ha sido citado en Ubeidiya.
- *Homotherium cultridens/latidens*: Villarroya, La Puebla de Valverde, Saint Vallier, Senèze, Unidad Faunística Olivola, Dmanisi, Unidad Faunística Tasso, Venta Micena, Pirro Nord, Barranco León-5, Vallonnet (Francia), Untermassfeld, Cueva Victoria,

Incarcal (España), Huéscar-1, Voigtstedt (Alemania), Süssenborn (Alemania) y con dudas en Mauer (Alemania).

- *Hyaena (Parahyaena) brunnea*: No se conocen datos. Esta es la primera cita de esta especie fuera de África, estando su distribución paleobiogeográfica restringida durante el Plio-Cuaternario casi exclusivamente a Sudáfrica (existen citas dudosas en yacimientos de Etiopía; Werdelin y Solounias, 1991). Los ejemplares de Fonelas P-1 son anatómicamente similares y ligeramente más grandes que *Hyaenictitherium? barbarum* de Ahl al Oughlam (Geraads, 1997). Es reseñable que la hemimandíbula de este nuevo taxón norteafricano presenta una anatomía y unas dimensiones similares, aunque con un  $M_2$  supernumerario, a los representantes de *Hyaena (Hyaena) hyaena*, tanto actuales como fósiles de Sudáfrica (ver datos sobre *Hyaena hyaena* y *Parahyaena brunnea*, y sobre la presencia de dientes supernumerarios en los representantes actuales de estas especies en Turner, 1986, 1988).
- *Croizetoceros ramosus*: Villarroya, Huélago-1, Montopoli, La Puebla de Valverde, Saint Vallier y Senèze. La última cita conocida del género, hasta Fonelas P-1, se da en una cronología próxima a 2,0 Ma.
- *Dama rhenana/Dama nestii*: Huélago-1, Montopoli, La Puebla de Valverde, Saint Vallier, Senèze, Tegelen, Unidad Faunística Olivola, Dmanisi, Unidad Faunística Tasso, Pietrafitta (Italia), Venta Micena, Vallonnet, Untermassfeld y Atapuerca TD-4 y TD-6, y con dudas en Pirro Nord, Fuente Nueva-3, Quibas (España) y Huéscar-1. El gamo del Plioceno superior-Pleistoceno inferior está representado por un linaje en el que las formas primitivas pertenecerían a *D. rhenana*. El final del Plioceno y el inicio del Pleistoceno presenta registro de *D. nestii nestii*, habiendo sido identificada la variedad *D. nestii vallonetensis* en yacimientos del final del Pleistoceno inferior, como Untermassfeld (Kahlke, 1997) y Atapuerca TD-6 (Van der Made, 1999). Los representantes de este género durante el Pleistoceno medio han sido asignados a la especie *D. dama (D.d. clactoniana)*. Ha sido citado *Dama cf. nestii* en Ubeidiya.
- *Cervus perrieri*: Villarroya, La Puebla de Valverde y Dmanisi. Según Heintz (1970), *C. perrieri* y *Eucladoceros* son indistinguibles anatómicamente en lo que se refiere al esqueleto dental y al postcraneal; además, representarían especies que se excluirían ecológicamente. Se conoce la cita de *Cervus sp.* en Ubeidiya.
- *Gazella sp.*: Se conocen en Europa occidental representantes del género, bajo la determinación específica de *Gazella borbonica*, en Villarroya, El Rincón-1, Huélago-1, Montopoli, La Puebla de Valverde, Saint Vallier y Dmanisi. En yacimientos pliocenos localizados en Eurasia central (vg. Turquía), en oriente próximo (Israel) y en el norte de África (Marruecos) han sido descritas otras especies del género *Gazella*.
- *Gazellospira torticornis*: Villarroya, Huélago-1, La Puebla de Valverde, Senèze, Unidad Faunística Olivola, y en dos yacimientos españoles de cronología incierta es posible su presencia (Casablanca-1 y Láchar). Esta especie ha sido citada en el yacimiento israelí de Ubeidiya.
- *Leptobos etruscus*: El linaje de este género está formado por distintas especies (*L. elatus*, *L. stenometopon*, *L. etruscus=L. villasarni*), siendo la especie *L. etruscus* característica de las unidades faunísticas de finales del Plioceno. Representantes del género se han encontrado en Villarroya, Huélago-1, Montopoli, Saint Vallier, Senèze, Tégelen, Unidad Faunística Olivola, Unidad Faunística Tasso, Pietrafitta y es posible su presencia en Láchar. El gran bóvido de Venta Micena, cuya determinación a día de hoy es desconocida, pertenece muy probablemente a este linaje, pues presenta importantes afinidades anatómicas en el esqueleto postcraneal con el género (Sher, 1997).
- *Praeovibos sp.*: Unidad Faunística Tasso, Venta Micena, Quibas y Apollonia-1. Los representantes del género durante el Pleistoceno inferior no han sido clasificados a nivel específico. Este género, representado por la especie *P. priscus*, tiene una amplia distribución en Europa central y occidental durante el Pleistoceno medio.
- *Soergelia sp.*: Dmanisi, Venta Micena, Apollonia-1, Süssenborn y con dudas en Vallonnet. La cita del yacimiento caucásico no asigna especie, mientras que en el Pleistoceno inferior de Venta Micena se describió la especie *Soergelia minor* (Moyá-Solá, 1987). Esta última especie es de menor talla que los representantes del género de finales del Pleistoceno inferior, reunidos bajo el taxón *S. elisabethae*. Los ovibovini (vg. *Praeovibos* y *Soergelia*) del Plioceno superior-límite Plio-Pleistoceno son unos ungulados prácticamente desconocidos desde todos los puntos de vista (anatómico, bioestratigráfico y paleobiogeográfico).
- *Mitilanotherium sp.*: No se conocen datos en Europa occidental. *Mitilanotherium* (revisión y sinonimias en Kostopoulos y Athanasiou, en prensa) ha sido citado en el Plioceno superior (Villafranquiense superior) de Rumania (Fintina lui

Mitilan y Valea Graunceanului), de Tajikistan (Kuruksay), de Grecia (Dafnero, Sesklo, Libakos y Vatera), de Turquía (Gülyazi) y en el Pleistoceno inferior de Grecia (Volakas). El metacarpiano III-IV del jiráfido de Fonelas P-1, como ocurre en *Mitilanootherium*, es corto, con una diáfisis grácil y unas epífisis ensanchadas. Su robustez es muy inferior a la que presentan los huesos homólogos de *Sivatherium* (= *Lybitherium*; Sivatheriinae; ver Geraads, 1996) del Plioceno del norte de África y, conservando la proporcionalidad de los metacarpianos observada en *Bohlinia* y *Giraffa*, es considerablemente más corto que los elementos pertenecientes a ambos géneros (existe una gradación en la talla de estos huesos en los jiráfidos, que de mayor a menor se ordenaría siguiendo esta serie: *Giraffa camelopardalis* actual-*Bohlinia* fósil-*Giraffa jumae* fósil-Paleotraginae/*Mitilanootherium* fósil).

- *Sus strozzi*: Senèze, Tegelen, Unidad faunística Olivola, Unidad Faunística Tasso y con dudas en Pirro Nord y en Vallonet. Esta especie ha sido citada en el yacimiento israelí de Ubeidiya. El registro de este género durante el Pleistoceno inferior europeo es realmente incierto hasta el yacimiento de Untermassfeld, donde parece producirse la entrada en Europa de *Sus scrofa*, suido omnipresente desde el Pleistoceno medio hasta la actualidad en los ecosistemas de Europa occidental.
- *Equus stenorhis*: El Rincón-1, Huélago-1, La Puebla de Valverde, Saint Vallier, Senèze, Unidad Faunística Olivola, Dmanisi, Unidad Faunística Tasso, Pietrafitta, Apollonia-1 y con dudas en Montopoli, Tegelen y Vallonet. El équido monodáctilo grácil del Pleistoceno inferior (*E. altidens*) tiene registro en Venta Micena, Pirro Nord, Barranco León-5, Fuente Nueva-3, Quibas, Cueva Victoria, Incarcal, Huéscar-1, Atapuerca TD-4, TD-6 y TD-8, Voigtstedt (Alemania), Süssenborn, Cúllar de Baza-1 y probablemente en Láchar.
- *Stephanorhinus etruscus*: Villarroya, El Rincón-1, Huélago-1, La Puebla de Valverde, Saint Vallier, Senèze, Tegelen, Unidad Faunística Olivola, Dmanisi, Unidad Faunística Tasso, Láchar, Pietrafitta, Venta Micena, Pirro Nord, Fuente Nueva-3, Vallonet, Untermassfeld, Cueva Victoria, Incarcal, Huéscar-1, Atapuerca (TD-4, TD-6 y TD-8). Este rinoceronte de pradera tiene una amplia distribución durante el Plioceno superior-Pleistoceno inferior y su registro parece finalizar en el nivel TD-8 de Atapuerca. Este perisodáctilo ha sido citado en oriente próximo (Ubeidiya).
- *Mammuthus meridionalis*: Huélago-1, Montopoli, La Puebla de Valverde, Saint Vallier, Senèze, Tegelen, Unidad faunística Olivola, Dmanisi,

Unidad Faunística Tasso, Láchar, Pietrafitta, Venta Micena, Pirro Nord, Fuente Nueva-3, Vallonet, Incarcal, Atapuerca TD-6 y Voigtstedt. A partir de Süssenborn el género se encuentra representado por la especie *M. trogontherii*.

Por lo expuesto hasta el momento y teniendo la necesaria prudencia, pues la determinación taxonómica de muchos de los taxones es preliminar y la posición cronoestratigráfica de la mayoría de los yacimientos considerados se basa en el grado evolutivo relativo de algunas de sus especies (fundamentalmente determinado por los autores debido a las diferencias en la talla de las distintas poblaciones en el tiempo), la asociación de grandes mamíferos conocida hasta la actualidad en Fonelas P-1 presenta notables semejanzas con las faunas presentes en Europa entre las Unidades Faunísticas Olivola y Tasso, siendo claramente más moderna que la asociación presente en Saint Vallier (Fig. 6). Este último yacimiento presenta en su asociación faunística especies características del Villafranchense medio, como *Nyctereutes megamastoides* y *Anancus arvernensis* (Azzaroli, 1983). La presencia de *Canis etruscus* indicaría una antigüedad máxima de 1,9 Ma (Olivola) para el yacimiento, mientras que el ovibovino *Soergelia* tiene su primer dato en torno a 1,7 Ma (Dmanisi) y, por lo que se conoce hasta la actualidad, *Canis falconeri*, *Praeovibos* y *Canis arnensis* colonizan Europa en cronologías próximas también a 1,7 Ma (Tasso). La asociación de Fonelas P-1 presenta, asimismo, algunos taxones (*Gazella* sp. y *Cervus* cf. *perrieri*) cuyas últimas citas en el Plio-Pleistoceno se dan en el yacimiento caucásico de Dmanisi. Por otra parte, la última cita segura de *Sus strozzi* en Europa occidental se produce en la unidad Tasso, mientras que los últimos representantes del género *Leptobos* se han descrito en Pietrafitta y las últimas poblaciones de *Gazellospira* aparecen en la unidad Olivola (a falta de conocer la ubicación cronoestratigráfica real de Casablanca-1 y Láchar). Dado que el yacimiento de Dmanisi presenta una posición cronoestratigráfica fundamentada en paleomagnetismo y en dataciones radiocronológicas (Gabunia et al., 2000), consideramos que su asociación faunística ha de considerarse el referente bioestratigráfico para este período de tiempo en Europa, sin olvidar los problemas que puedan derivar de su posición paleogeográfica y, por lo tanto, de sus endemismos.

La asociación de Fonelas P-1 es similar a la presente en Dmanisi en numerosos aspectos, aun cuando presenta algunas formas que parecen incorporarse a los ecosistemas europeos más recientemente, pero siempre cerca del límite Plio-Pleistoceno. Por tanto, y a falta de mayor precisión taxonómica mien-

tras no se conozca el grado evolutivo de las especies de grandes mamíferos del yacimiento y se posean datos sobre el paleomagnetismo de la serie estratigráfica, consideramos que Fonelas P-1 ha de ubicarse bioestratigráficamente en el tercio final del Plioceno superior/límite Plio-Pleistoceno (dentro del Villafranchense superior), en un intervalo cronológico comprendido entre 1,9-1,7 Ma, posiblemente en una posición intermedia entre las unidades faunísticas de Olivola y de Tasso (Fig. 6).

Conviene señalar que si se confirma esta apreciación cronológica, en Fonelas P-1 (y, con ello, en la Península Ibérica) se encontrarían los representantes más modernos en Europa occidental de los géneros *Croizetoceros*, *Gazellospira*, *Gazella* (ya citada en Fuente Nueva-1, Granada), *Cervus* del Plioceno y del tejón plioceno, así como muy probablemente las más antiguas poblaciones de *Canis* (*Xenocyon*) *falconeri*, *Ovibovini* cf. *Praeovibos* y *Canis arnensis* (si *C. senezensis* no es sinónimo del anterior).

Desde el punto de vista de los micromamíferos, cuyo registro es pobre hasta el momento en el yacimiento, la presencia del género *Stephanomys* resulta significativa y plantea una perspectiva biocronológica algo más antigua que la que sugieren los grandes mamíferos para esta localidad. Los representantes de este género en la Cuenca de Guadix-Baza tienen sus últimas citas en cronologías inferiores a 2,15 Ma (Garcés et al., 1997; Oms et al., 1999), pues no se conocen representantes del género en la biozona de *Mimomys* cf. *reidi* y posteriores. Dentro de la Península Ibérica este taxón ha sido citado en Valdeganga III-IV (provincia de Albacete; Mein et al., 1978), niveles probablemente más modernos que las últimas citas de Guadix-Baza y que, por correlación de las faunas de roedores, se ubicarían en torno a 2,1-2,0 Ma. Fuera de España, en la localidad de Mas Rambault 2 (Francia; Bachelet, 1990), se ha citado *Stephanomys* en una asociación que, de nuevo por correlación con asociaciones de roedores de yacimientos europeos, se situaría en la base de Olduvai como edad más probable. Hasta la actualidad no se conocen citas de representantes de este género en cronologías más modernas de 1,9 Ma en toda su área de distribución.

Como hemos visto, la asociación faunística del yacimiento de Fonelas P-1, aún perteneciendo claramente al Villafranchense superior, presenta una notable heterogeneidad taxonómica respecto a las asociaciones faunísticas "clásicas" del Plioceno superior y de inicos del Cuaternario (las llamadas "Unidades Faunísticas" de los autores italianos; Azzaroli, 1983; Azzaroli et al., 1988; Torre et al., 1992). Su carácter mixto, dado que presenta taxones incor-

porados al registro europeo de forma secuencial durante un amplio intervalo de tiempo (aprox. 2,0-1,7 Ma), entre asociaciones como la presentes en Senèze, Tegelen, Olivola, Dmanisi y Tasso, configurará a este nuevo yacimiento, una vez se posea al menos control sobre la información magnetoestratigráfica, como un nuevo referente para la bioestratigrafía de los mamíferos en Europa occidental, pues diversos taxones verán su rango bioestratigráfico ampliado hacia el límite Plio-Cuaternario, en unos casos rejuveneciendo su última cita y/o en otros envejeciendo su primer dato.

Finalmente, resulta necesario realizar apreciaciones sobre los jiráfidos y sobre los hiénidos. Los representantes de la familia Giraffidae, pobremente representada en el registro fósil del Plioceno euroasiático, habían sido citados previamente en el Plioceno superior del norte de África (*Sivatherium*; Marruecos y Argelia), en el Pleistoceno inferior de oriente próximo (Giraffidae indet.; Israel) y del Cáucaso (Giraffidae cf. *Paleotraginae*; Dmanisi), así como en los yacimientos de Europa oriental referenciados previamente, en este caso bajo la forma *Mitilanotherium*. Recientemente (Alberdi et al., 2001) se ha citado Giraffidae indet. en el Plioceno superior de Huélago-1, determinación esta última por ser verificada. Por otra parte, el jiráfido de Ubeidiya (Giraffidae indet.) puede ser afín a *Mitilanotherium* (Kostopoulos y Athanasious, en prensa). La presencia de un jiráfido (*Paleotraginae*) en el Villafranchense superior de Fonelas P-1 es una novedad faunística sobresaliente, pues el espécimen de este yacimiento sería el representante más moderno de esta familia en Europa occidental, con lo que se ampliaría la distribución paleobiogeográfica de los paleotraguinos desde Eurasia central hasta los límites con el océano Atlántico.

Como cuestión final, la presencia en España de la hiena parda [*Hyaena* (*Parahyaena*) *brunnea*] marca un evento importante, pues es la única cita del género fuera del continente austral durante el transcurso de toda su historia paleobiológica. Curiosamente, en Fonelas P-1 se han encontrado fósiles de esta especie y, hasta el momento, ningún resto de hiénido asignable a alguna de las dos especies características del Plioceno superior en Europa (*Chasmaporthetes lunensis* y *Pliocrocota perrieri*). Esta cuestión abre muchas incógnitas y puede cerrar otras, pues la dispersión que justificase la presencia de esta especie en Europa habría de ser la misma que permitiese explicar la presencia del félido sudafricano *Megantereon whitei* en los ecosistemas europeos durante el Pleistoceno inferior (Dmanisi, Venta Micena, Apollonia-1 y Untermassfeld). Por otra parte, los

representantes de la población de Fonelas P-1 podrían explicar el registro de hiénidos afines al género *Hyaena* en el Pleistoceno medio de algunas localidades europeas, de los que se desconocían posibles ancestros fuera de África. Así, la hiena de Lunel Viel y de L'Escaze, *Hyaena prisca* (Bonifay, 1971), que puede haber sido sinonimizada erróneamente con *Pliocrocuta perrieri* (especie característica del Plioceno superior; Turner, 1990; Werdelin y Solounias, 1991), pertenece claramente al género *Hyaena* y en Eurasia sólo se conocen los nuevos representantes de este género en Fonelas P-1. El estudio de los materiales procedentes del yacimiento granadino permitirá verificar si esta especie mesopleistocena deriva de poblaciones primitivas europeas, como la del yacimiento español, o del linaje Plioceno definido por *Pliocrocuta perrieri*.

Como se ha visto, las investigaciones taxonómicas del nuevo yacimiento permitirán desvelar interesantes incógnitas paleontológicas, que afectan a diversos grupos, sobre los recambios faunísticos y su distribución temporal en el Plio-Cuaternario europeo.

#### **Algunas consideraciones sobre el potencial tafonómico y paleoecológico del yacimiento**

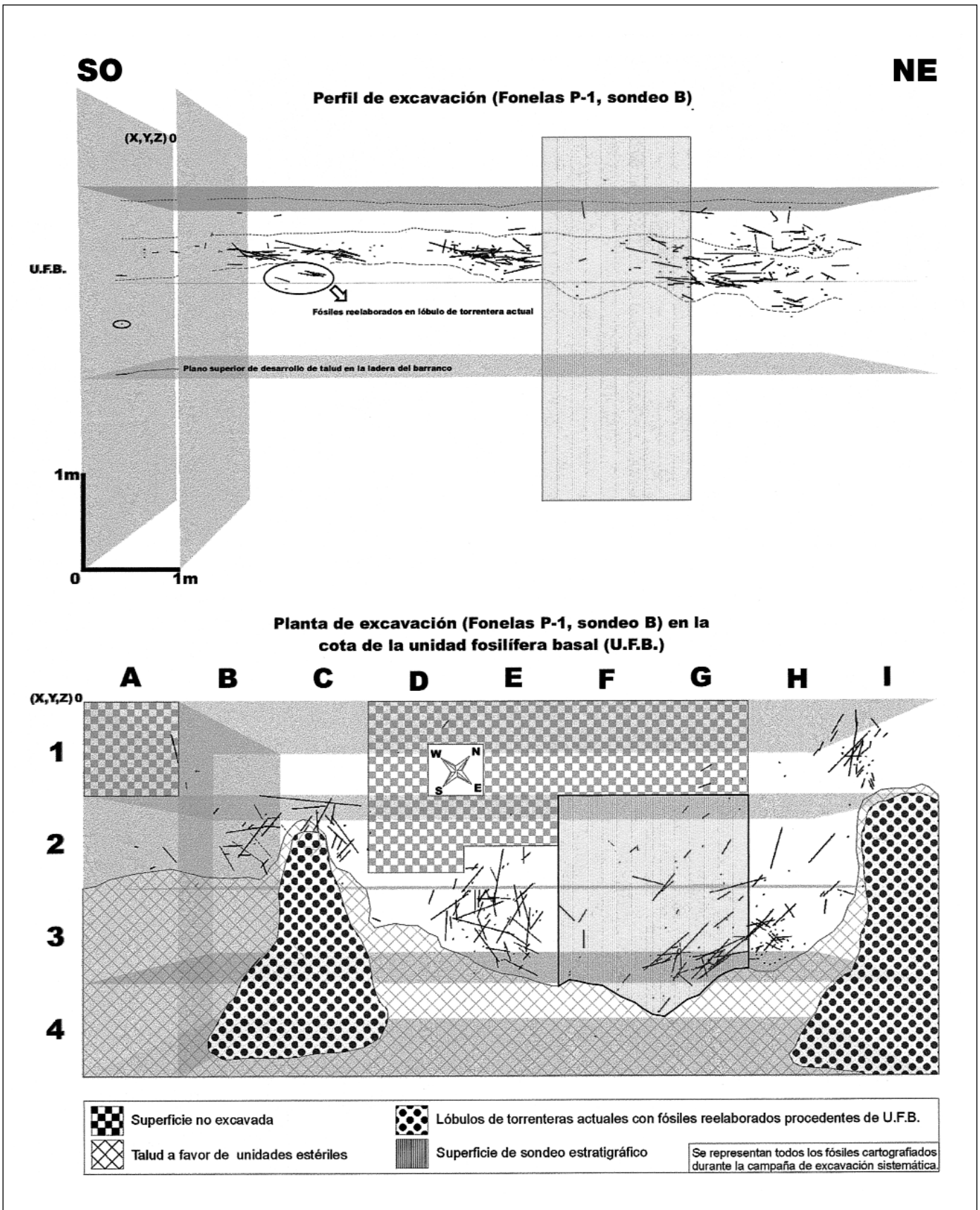
La asociación paleontológica recuperada en el yacimiento, tras efectuar una única campaña de excavación sistemática, es netamente más rica en número de restos identificables que gran parte de los yacimientos excavados previamente en la cuenca, con la notable excepción de Venta Micena (Arribas y Palmqvist, 1998; Arribas, 1999; Alberdi et al., 2001). De los 500 especímenes recuperados en Fonelas P-1 hasta el momento, resultan identificables (anatómica y taxonómicamente) aproximadamente un 90%.

Los materiales paleontológicos se encuentran en una potencia máxima de 1 m (Fig. 7; Lám. 1, figs. 2 y 3), en la que se han identificado cuatro unidades fértiles, de las cuales la basal, con una potencia media de 20 cm, es la más rica en registro paleomastológico.

A continuación se presentan las características descriptivas más significativas de esta unidad y de su registro, teniendo en consideración que en la actualidad se está procesando un importante volumen de material paleontológico en bloques para su extracción definitiva y restauración:

- Superficie excavada: 15 m<sup>2</sup>.
- Profundidad excavada con registro: 1 m.
- Potencia media de la unidad basal: 20 cm.
- Volumen de sedimento fértil en la unidad basal: 5 m<sup>3</sup>.

- Litología: limos grises con intraclastos arcillosos.
- Contactos de la unidad: base erosiva y techo plano-horizontal neto.
- Contactos del conjunto óseo: base y techo plano-horizontal.
- Agrupamiento de elementos: alto.
- Contacto puntual entre elementos: alto.
- Abundancia relativa de esquirlas: baja.
- Abundancia relativa de dientes aislados: baja.
- Abundancia relativa de núcleos óseos de bóvidos aislados: nula.
- Abundancia relativa de astas de cérvidos: nula.
- Abundancia relativa de cráneos/neurocráneos: alta.
- Abundancia relativa de maxilares: media.
- Abundancia relativa de hemimandíbulas: alta.
- Abundancia relativa de vértebras (según grupos en conexión anatómica): alta.
- Abundancia relativa de costillas: baja.
- Abundancia relativa de huesos de las extremidades: alta.
- Abundancia relativa de falanges: baja.
- Fragmentación de elementos óseos: alta.
- Fragmentación de elementos del estilópodo y del zeugópodo: alta.
- Fragmentación de elementos del metápodo y acrópodo: baja.
- Tipos de rotura en huesos largos: espiral Tipo II.
- Supervivencia de regiones en huesos largos de ungulados:
  - . Húmero: epífisis distales.
  - . Radio: mayoritariamente hueso completo.
  - . Ulna: epífisis proximales.
  - . Fémur: no hay registro.
  - . Tibia: epífisis distales.
  - . Metápodos: mayoritariamente hueso completo.
- Grado de alteración de la cortical de los huesos:
  - . Meteorización: grado 0-1 en todos los casos, excepto una tibia de cérvido y un Mc III de équido que presentan grado 4-5.
  - . Abrasión: nulo.
  - . Pulido: nulo.
  - . Marcas de raíces fósiles: nulo.
  - . Marcas de raíces de plantas actuales: en todos los elementos que aparecen a menos de 50 cm de margen del talud de barranco en el que se ubica el yacimiento.
  - . Marcas de insectos: nulo.
  - . Marcas de roedores (tanto micromamíferos como puercoespines): nulo.
  - . Marcas de carnívoros: alto. Estas marcas aparecen en todos los huesos largos fragmentados, en los huesos de las cinturas, en las vértebras y en todos los elementos craneales de ungulados. Las





esquirlas son resultado de presión sobre huesos de las series yugales de carnívoros.

- Grado de asociación de los elementos: alto. Se han encontrado los siguientes ejemplos altamente significativos, en los que, aún sin conservarse la articulación entre los especímenes o elementos, se observa no obstante la asociación de especímenes del mismo elemento o de elementos del mismo miembro o cráneo: cráneo de *Canis*, con P<sup>3</sup> suelto a 3 cm por debajo de su alveolo; metacarpiano III-IV de jiráfido, con falanges primeras y una falange segunda por debajo de él, distribuidos alrededor del hueso largo en una superficie de 20 cm<sup>2</sup>; fragmento distal de metápodo de ungulado, con los maleolares adyacentes en el mismo plano en que se apoya la base del hueso; y neurocráneo de *Gazellospira*, apoyado sobre su basicráneo con el maxilar desplazado y dispuesto con la cara oclusal hacia el techo de la unidad.
- Grado de articulación de los elementos: medio. Aparecen fundamentalmente las siguientes articulaciones: húmero-radio/ulna, vértebras, cintura pélvica, tibia-astrágalo, carpo-metacarpiano y tarso-metatarsiano.
- Diversidad taxonómica: alta. Se han recuperado restos de siete géneros de micromamíferos y de 20 géneros de grandes mamíferos.
- Diversidad anatómica en micromamíferos: baja. Los roedores se encuentran representados exclusivamente por elementos dentarios, mientras que los lagomorfos (*Oryctolagus* sp.) aparecen en el yacimiento representados por hemimandíbulas y numerosos huesos del esqueleto postcraneal, elementos que aparecen asociados y agrupados en puntos concretos del yacimiento, lo que podría indicar que el número mínimo de individuos es bajo.
- Diversidad anatómica en macromamíferos: alta. Los carnívoros se encuentran representados fundamentalmente por huesos del cráneo, con la excepción de los representantes del género *Canis*,

de los que hay registro de elementos del esqueleto postcraneal, mientras que los ungulados se encuentran representados por huesos del esqueleto craneal y postcraneal, con la excepción de los megahervíboros (*Stephanorhinus* y *Mammuthus*), de los que sólo han aparecido elementos del postcraneal.

- Rango de tamaños de elementos esqueléticos: alto. Se conservan desde falanges de lagomorfos hasta cráneos de équidos.
- Rango de masa corporal: alto. Desde 1,5 kg de *Oryctolagus* hasta 6.000 kg de *Mammuthus*. No se incluye la masa estimada para los roedores, pues su incorporación al registro del yacimiento se puede deber a procesos estrictamente geológicos.
- Rango de edades: alto. Los carnívoros están representados fundamentalmente por individuos adultos (excepto en el caso de los hiénidos y de *Homotherium*), mientras que los ungulados están representados por individuos infantiles, juveniles y adultos.

La proporción de dientes aislados frente a vértebras (1,2:1) es próxima al valor esperado en ausencia de selección hidrodinámica, lo que indica que los restos esqueléticos no se vieron sujetos a transporte por procesos fluviales antes del depósito (Behrensmeier y Dechant Boaz, 1980). Las frecuencias de elementos óseos, agrupados conforme a su potencial de dispersión por el agua (esto es, los denominados como grupos de Voorhies) en función de su superficie relativa, son las siguientes: 48,5% para el Grupo I (dientes aislados, astas de cérvidos, vértebras, costillas, escápulas, ulnas, calcáneos, astrágalos y falanges), 30,4% para el Grupo II (fémures, tibias, húmeros, metápodos, pelvis y radios) y 21,1% para el Grupo III (cráneos y mandíbulas). Un grado tal de representación esquelética permite descartar la selección hidrodinámica de elementos en el registro de la asociación fósil de Fonelas P-1 (Voorhies, 1969). Finalmente, el comportamiento hidráulico de los restos óseos se ve influido también por su tamaño, especialmente en el

Fig. 7. Representación en 3D de la excavación de Fonelas P-1 durante julio de 2001. Se muestra el perfil de la excavación paleontológica sistemática, en el que observa la gran concentración de restos óseos en una franja concreta de la columna, y la planta en la que se indican las superficies excavadas, la zona donde se realizó un sondeo estratigráfico de control, las áreas con conos de torrenceras actuales (donde se localizan fósiles reelaborados) y la posición de los ejemplares y especímenes recuperados. Cada resto está representado por su longitud real, mientras que las anchuras y espesores se han reducido a la unidad, para hacer más comprensible la imagen, pues la capa se encuentra configurada por un agregado de huesos en contacto puntual

Fig. 7. 3D representation of the results of the excavation at Fonelas P-1 during July 2001. The profile of the systematic paleontological excavation shows a dense concentration of skeletal elements in a given level of the stratigraphic column. Also included in this figure are the projected plan with the excavated surfaces, the point in which a stratigraphic core was obtained as a control, the areas with cones produced by modern watercourses (in which there are reworked fossils) and the position of the specimens unearthed. Each skeletal remain is represented by its actual length, although the width and thickness were reduced to one unit for simplifying the image, given that the fossil bearing layer consists of a dense bone aggregate in which the skeletal elements are in close contact

caso de los de dimensiones extremas, pues los elementos más pequeños, como los huesos de los micromamíferos (<1 kg), son transportados con suma facilidad por las corrientes de velocidad más moderada (6-35 cm/s), los de las especies de tamaño intermedio (50-300 kg) se movilizan con corrientes de velocidad normal (20-150 cm/s) y los muy grandes, pertenecientes a los megaherbívoros (>1000 kg), sólo son transportados por las riadas (Shipman, 1981). Dado que en la asociación faunística se han identificado elementos pertenecientes a un amplio rango de tamaños corporales (< 1kg a >1.000 kg), ello permite descartar el posible papel desempeñado por las corrientes fluviales en el proceso de acumulación de elementos óseos.

Una vez expuestas las características generales de la asociación de Fonelas P-1, el análisis preliminar en conjunto de las mismas permite plantear la hipótesis de que un agente biológico ha sido uno de los factores fundamentales, si no el único durante la etapa bioestratigráfica, que ha participado en la generación de este espectacular registro. En este marco de referencia fluvial, la asociación de Fonelas presenta caracteres diagnósticos que permiten establecer a los hiénidos como los agentes modificadores de los huesos durante la etapa previa al enterramiento y que indican que, muy probablemente, también fueran los agentes recolectores y modificadores de esta asociación paleomastológica. Conviene no olvidar que aunque el único representante de esta familia identificado hasta el momento en el yacimiento es *Hyaena (Parahyaena) cf. brunnea*, no se puede asumir que los representantes de esta especie sean los agentes involucrados en la génesis parcial o total de la localidad fósil, pues en el Plioceno superior de los dos hiénidos conocidos en Europa hasta Fonelas P-1 la forma típicamente carroñera es *Pliocrocota perrieri*, de la que no se tiene registro fósil hasta el momento ni en el yacimiento ni en el resto de la Cuenca de Guadix-Baza. El progreso de los estudios tafonómicos permitirán identificar la filiación taxonómica del hiénido que actuó en Fonelas P-1 durante el Plioceno superior.

Los antecedentes sobre el estudio del registro fósil de grandes mamíferos asociado a la actividad de los hiénidos plio-cuaternarios, pertenecientes a los géneros *Pliocrocota*, *Chasmaporthetes*, *Pachycrocota* y *Crocota*, se iniciaron hace poco más de dos décadas, habiéndose centrado en la investigación de las acumulaciones óseas asociadas a los representantes pleistocenos de la hiena manchada actual (*Crocota crocuta*). La razón de este sesgo estriba, fundamentalmente, en el hecho de que su registro en los yacimientos kársticos del Cuaternario europeo es relati-

vamente abundante y, por otro lado, en que todavía se encuentran representantes de esta especie en los ecosistemas africanos modernos. Caso muy distinto es el estudio del comportamiento deducido para los representantes de los géneros extintos, ya que su registro resulta más dispar. Pese a ello, esta problemática no afecta ya al conocimiento de la actividad y alimentación de la especie *Pachycrocota brevirostris*, que se ha podido clarificar gracias al análisis de la asociación ósea conservada en el yacimiento granadino de Venta Micena (Arribas, 1999), permitiendo caracterizar algunos de los parámetros relacionados con su paleoetología, como los relativos a sus hábitos carroñeros, tanto en lo que se refiere a la selección de los cadáveres de ungulados (Palmqvist et al., 1996) como a la actuación específica sobre regiones anatómicas concretas de los mismos, en función de sus contenidos en nutrientes (Arribas y Palmqvist, 1998), o a los sesgos sucesivos en la incorporación de información desde la biosfera a la litosfera que se verifican cuando es un agente biológico el responsable del registro (Palmqvist y Arribas, 2001b, c). En definitiva, tales estudios han mostrado que los resultados del comportamiento de estas especies se traducen en un registro paleontológico excepcional, siempre que los factores tafonómicos sean conservativos, como ocurre en el caso concreto de este yacimiento del Pleistoceno inferior, cuya asociación ósea resulta altamente fidedigna de la composición de la paleobiocenosis en la que se integraba la población de esta especie fósil.

Los hiénidos son unos agentes biológicos cuya etología se traduce, en lo que se refiere al registro fósil -y en esto radica su importancia- en la concentración sobre puntos concretos del territorio (Láms. 2 y 4) de abundantes elementos óseos representativos de la práctica totalidad de las especies de grandes mamíferos con las que coexisten en el ecosistema. El resultado de sus actividades vitales se verifica tanto en el caso de los hiénidos actuales (*Crocota*, *Hyaena* y *Parahyaena*) como en el de los representantes del registro plio-pleistoceno (*Pliocrocota*, *Pachycrocota* y *Crocota*), siendo por el momento totalmente desconocidos los posibles resultados tafonómicos de la actividad de las especies del género *Chasmaporthetes*. Tales resultados adquieren, en sí mismos, la categoría de yacimientos paleontológicos, pues sus cubiles o comederos, localizados al aire libre o en cuevas y abrigos rocosos, contienen una fuente de información excepcional sobre la diversidad y las características de las poblaciones de macromamíferos presentes en la paleomastocenosis original, para el período de vida concreto de la población de hiénidos de que se trate.

Por todo ello, resulta fundamental caracterizar los resultados específicos de la actividad de los hiénidos sobre los cadáveres y los huesos de los grandes mamíferos, a fin de evaluar el interés potencial de la información paleoecológica conservada en los yacimientos con restos de mamíferos continentales, en función del grado de influencia de los hiénidos en su génesis y del comportamiento de tales agentes, dependiente de la disponibilidad de cadáveres de ungulados en el ecosistema -determinada, a su vez, por la actividad de los hipercarnívoros- y de la masa corporal de las especies susceptibles de ser carroñeadas, así como de la capacidad de los propios hiénidos para fracturar los elementos del esqueleto de tales especies.

Según lo constatado hasta el momento (Arribas y Palmqvist, 2001), parece ser que los hiénidos son los agentes que han generado los yacimientos paleomastológicos más significativos, desde una perspectiva paleobiológica, del Plioceno superior y del Pleistoceno inferior español. Estas muestras fósiles son las que presentan una mayor diversidad de especies registradas y unos materiales fósiles más íntegros desde la perspectiva tafonómica. La asociación de Fonelas P-1 duplica el número medio de géneros de grandes mamíferos registrados en otros yacimientos de la cuenca como en Huélago-1, Huéscar-1 y Cúllar de Baza-1 (ver Alberdi *et al.*, 2001).

Los datos provisionales conocidos del yacimiento de Fonelas P-1 apuntan en la dirección de centrar en los hiénidos la responsabilidad en la génesis del yacimiento, cuestión que si es confirmada permitirá realizar estudios paleoecológicos con un elevado grado de resolución, como ha ocurrido en otros yacimientos y/o períodos cronológicos más modernos. El hecho de que los representantes actuales de esta familia concentren en sus cubiles y/o comederos huesos de más del 95% de las especies mayores de 5 kg de peso que habitan en el ecosistema, con lo que apenas sesgan el espectro de diversidad ecológica, es un dato que permitirá, una vez corroborada su influencia en la génesis de Fonelas P-1, realizar una reconstrucción paleoecológica y paleoambiental fidedigna del Plioceno superior en el extremo occidental de Eurasia, como referente para el continente en este periodo de tiempo.

Así, a modo de ejemplo, el estudio tafonómico de la asociación de Venta Micena ha mostrado toda una serie de aspectos relacionados con el comportamiento de la hiena gigante *P. brevirostris*, ya extinguida, tales como su dependencia trófica de los hipercarnívoros dominantes del momento (los macairodontinos y los lobos pintados), de los cuales carroñeaba selectivamente los cadáveres de las presas abatidas

por tales depredadores, transportando hasta sus cubiles de cría porciones anatómicas de los mismos en función del contenido en médula ósea de sus elementos esqueléticos constituyentes, para a continuación, en el seno de los cubiles, proceder a la modificación de tales elementos con vistas a la provisión de grasa y fases minerales (Palmqvist *et al.*, 1996; Arribas y Palmqvist, 1998; Palmqvist y Arribas, 2001b, c). El resultado de esta actividad se traduce en una representación fidedigna de la paleomastocenosis del Pleistoceno inferior, con una calidad de registro que posibilita efectuar inferencias paleobiológicas notables sobre la autoecología de las especies representadas en Venta Micena, a partir de enfoques tanto ecomorfológicos como biogeoquímicos (Palmqvist *et al.*, en revisión), y con ello la caracterización paleosinecológica de la comunidad.

En el caso del yacimiento que nos ocupa, el excelente estado de conservación de los restos fósiles, el elevado grado de integridad anatómica apreciable por el momento y la alta diversidad taxonómica registrada en una muestra de dimensiones comparativamente reducidas, obtenida tras efectuar una primera campaña de excavación sistemática, permiten augurar excelentes posibilidades de cara a la configuración de tales estudios en un futuro próximo.

Un ejemplo de los tipos de resultados científicos de índole paleobiológica se puede avanzar con la estimación de la masa corporal para el équido del yacimiento. Así, entre los abundantes restos de caballo se ha recuperado un cráneo completo de un macho adulto con las series dentarias completas, que permiten calcular una masa de ~650 kg para este individuo en función de la superficie oclusal de distintos dientes superiores (Tabla 1; Fig. 8). A estos efectos se procedió a calcular la superficie oclusal (en cm<sup>2</sup>) del tercer y cuarto premolares y del primer y segundo molares superiores en la dentición yugal, a efectos de establecer la relación entre tales dimensiones (relacionables con la cantidad de alimento consumida por el animal) y el tamaño corporal (en kg). Para ello se efectuó un análisis de regresión por mínimos cuadrados entre la masa corporal en las especies de équidos salvajes modernos y la superficie oclusal representada por estas piezas dentales (el primer y segundo premolares, así como el tercer molar, se descartaron del análisis, pues su contorno no es trapezoidal, con lo que la superficie de tales piezas no se puede estimar a partir de su longitud mediobasal y su anchura labiolingual). La función de regresión obtenida [Masa = -314,62 (±68,25) + 24,46 (±2,74) x Superficie P<sup>3</sup>-M<sup>2</sup>] resulta altamente significativa (F<sub>1,6</sub> = 79,54, r = 0,964, p < 0,0001), mostrando una dispersión mínima en los équidos actuales respecto a los valores que predice la

recta de regresión ajustada (Fig. 8). En lo tocante a las formas fósiles, aun cuando algunas de ellas presentan valores de superficie oclusal superiores a los de las formas modernas de mayor talla -con lo que las predicciones se deben tomar con cierta cautela, al tratarse de extrapolaciones fuera del rango de calibración de la función- las estimaciones de masa corporal resultan bastante congruentes con las dimensiones lineales apreciables para las mismas. Así, el ejemplar de Fonelas, un cráneo de gran tamaño que presenta los caninos superiores -razón por la que probablemente se trataba de un macho- presenta una superficie oclusal para la serie yugal P<sup>3</sup>-M<sup>2</sup> (39,54 cm<sup>2</sup>) del que se infieren ~650 kg de masa corporal en vida para el individuo, valor que resulta congruente con los estimados para otras poblaciones del Plioceno supe-

rior de la Península Ibérica, como Huélago o La Puebla de Valverde (Tabla 1).

### Conclusiones

La importancia de la excavación y el estudio de este nuevo y rico yacimiento radica en que presenta una cronología y unas faunas de grandes mamíferos que hasta el momento se desconocían en España y en Europa occidental, concretamente las ubicadas hacia finales del Plioceno, dentro del Villafranchiense superior, con lo que es muy probable que permita aclarar numerosas incertidumbres científicas sobre tales faunas y su cronología, así como respecto a la paleoecología y la paleobiogeografía del medio continental en

Especies	N	LP <sub>3</sub>	AP <sub>3</sub>	LP <sub>4</sub>	AP <sub>4</sub>	LM <sub>1</sub>	AM <sub>1</sub>	LM <sub>2</sub>	AM <sub>2</sub>	SP <sub>3</sub> -M <sub>2</sub>	M
<i>Equus burchelli</i>	100	24,4	24,5	23,5	24,3	21,6	22,3	21,7	22,3	21,34	230
<i>Equus quagga</i>	13	25,0	26,4	24,4	26,1	22,1	23,8	22,5	23,1	23,43	260
<i>Equus zebra</i>	36	25,7	26,8	24,9	27,1	23,5	25,5	23,6	24,5	25,41	300
<i>Equus grevyi</i>	42	29,4	27,9	27,9	28,1	24,8	26,1	25,1	25,5	28,92	400
<i>Equus asinus</i>	6	26,5	25,2	25,0	25,0	23,2	24,0	23,2	23,3	23,98	250
<i>Equus hemionus</i>	21	25,0	25,8	24,4	25,9	21,9	23,6	22,3	23,2	23,11	230
<i>Equus kiang</i>	15	26,7	26,2	25,6	26,1	23,5	24,3	23,1	24,0	24,93	312
<i>Equus przewalskii</i>	17	27,7	27,2	26,5	27,8	23,2	26,2	24,2	25,6	27,18	350
Fonelas	1	35,1	31,8	34,7	32,9	28,3	29,6	29,1	29,5	39,54	650*
La Puebla de Valverde	4	33,1	32,1	31,7	31,9	28,6	29,2	29,4	29,6	37,79	610*
Saint-Vallier	11	31,5	29,9	30,2	30,0	26,7	28,5	27,9	27,8	33,84	515*
Chilhac	2	29,2	31,0	29,5	29,2	28,7	26,0	27,5	26,5	32,42	480*
Valdarno superior	1	30,5	28,2	29,5	28,9	27,0	26,4	27,4	25,0	31,10	450*
Olivola	1	31,1	29,9	30,0	29,4	26,1	26,1	26,9	25,7	31,84	460*
Venta Micena	17	29,7	27,6	28,5	28,0	25,2	26,3	26,7	25,6	29,64	410*
Cueva Victoria	3	31,3	30,2	29,7	31,0	25,0	28,3	28,5	31,0	34,57	530*
Apollonia	9	33,2	31,6	31,7	31,6	26,6	29,6	28,6	28,9	36,65	580*
Aïn Hanech	4	27,4	26,1	26,7	25,8	24,2	24,5	24,7	24,5	26,02	320*

Tabla 1. Longitud mesiodistal (L, en mm) y anchura labiolingual (A, en mm) medias del tercer y cuarto premolares (P<sup>3</sup>, P<sup>4</sup>) y del primer y segundo molares (M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup>) superiores en las especies de équidos modernos (datos tomados de Guerrero-Alba, 1997), para las que se indica su masa corporal promedio (M, en kg) y la estimación de la superficie oclusal (SP<sup>3</sup>-M<sup>2</sup>, en cm<sup>2</sup>) de estos dientes yugales. Se ofrecen los valores métricos correspondientes a las medias de varios yacimientos del Plioceno superior y del Pleistoceno de Europa y África (medidas para Apollonia: Koufos et al., 1997; Valdarno superior y Olivola: Caloi, 1997; restantes poblaciones: Guerrero-Alba, 1997; Guerrero-Alba y Palmqvist, 1997), así como las estimaciones de tamaño (\*, en kg) obtenidas para las formas fósiles con la función de regresión por mínimos cuadrados para los équidos modernos entre la superficie oclusal y la masa corporal [Masa = 24,46xSuperficie(P<sup>3</sup>-M<sup>2</sup>) - 314,62]. Los valores estimados se han redondeado

Table 1. Average mesiodistal length (L, in mm) and buccolingual width (A, in mm) of the upper third and fourth premolars (P<sup>3</sup>, P<sup>4</sup>) and the first and second molars (M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup>) in modern equid species (data from Guerrero-Alba, 1997), in which the mean body mass (M, in kg) and the estimated occlusal surface of these cheek teeth (SP<sup>3</sup>-M<sup>2</sup>, in cm<sup>2</sup>) are indicated. The table includes the means of metric values for several localities of upper Pliocene and early Pleistocene age from Europe and Africa (measurements for Apollonia: Koufos et al., 1997; Valdarno superior and Olivola: Caloi, 1997; other populations: Guerrero-Alba, 1997; Guerrero-Alba y Palmqvist, 1997) and the size estimates (\*, in kg) obtained for the fossil specimens using the least-squares regression function for modern equids between the occlusal surface of the dentition and adult body mass [Mass = 24.46xSurface(P<sup>3</sup>-M<sup>2</sup>) - 314.62]. The estimated values are rounded off

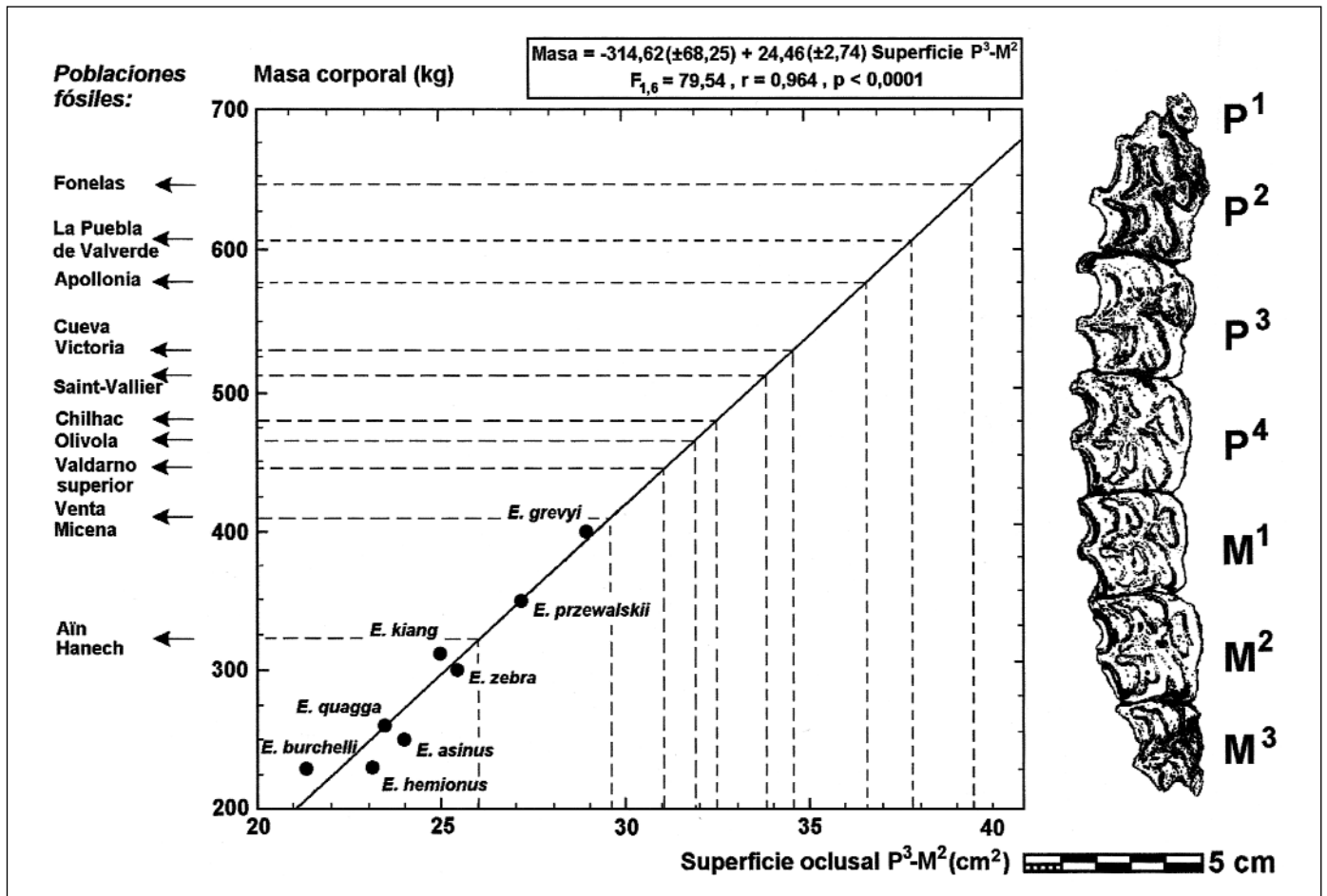


Fig. 8. Relación entre los logaritmos de la masa corporal (en kg) en las especies salvajes de équidos modernos y la superficie oclusal del tercer premolar, el cuarto premolar y los dos primeros molares superiores (en cm<sup>2</sup>), calculada a partir de la longitud mesiodistal y la anchura labiolingual de estas piezas (Tabla 1). Se muestran las estimaciones obtenidas con la función de regresión en diversas poblaciones fósiles, incluido el caballo de Fonelas, para el que se representa la vista oclusal de la dentición yugal superior derecha del cráneo

Fig. 8. Relationship between the logarithms of body mass (in kg) for extant species of wild equids and the occlusal surface of the upper third premolar, the fourth premolar and the first two molars (in cm<sup>2</sup>), calculated from the mesiodistal length and buccolingual width of these teeth (data from Table 1). The estimates obtained using the regression function in several fossil populations and the horse from Fonelas are also provided. The upper right cheek teeth of the skull is shown

el Mediterráneo occidental durante este interesante período de tiempo. Concretamente, la asociación en un yacimiento paleontológico de Europa occidental del Plioceno superior/límite Plio-Pleistoceno de los géneros *Gazellospira*, *Equus*, *Leptobos*, *Sus*, *Gazella*, *Dama*, *Canis*, *Hyaena* (*Parahyaena*), dos ovibovinos afines a *Praeovibos* y *Soergelia* y de un jiráfido afín a *Mitilanotherium* es una novedad faunística sobresaliente, pues, entre otras consideraciones, permite incluir a una nueva familia (Giraffidae) dentro de las involucradas en el "evento de dispersión del lobo" y, por la presencia del hiénido sudafricano, otro nuevo carnívoro oriundo de África se dispersa en estas cronologías hacia Eurasia, dentro del evento de disper-

sión "Homo". trabajos posteriores permitirán verificar si ambos eventos son independientes o si, por el contrario y como ha sido sugerido (Arribas y Palmqvist, 1999), se trata de un único evento de dispersión con dos orígenes paleogeográficos distintos (Asia y África) para las faunas de grandes mamíferos que colonizan los ecosistemas de Europa en estas cronologías. En definitiva, la investigación sobre este yacimiento permitirá caracterizar los ambientes y los ecosistemas precursores de aquellos que fueron colonizados por los primeros seres humanos en Europa occidental, más concretamente en la Cuenca de Guadix-Baza, donde se conocen los testimonios europeos más antiguos de presencia humana.

## Agradecimientos

El inicio de esta investigación se debe al interés y apoyo de distintas instituciones y personas. El IGME presta su apoyo científico, técnico e infraestructura a través del proyecto propio "Investigación paleontológica de faunas villafranchienses (Plió-Pleistoceno) en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): taxonomía, tafonomía y paleoecología de asociaciones de grandes mamíferos". La Dirección General de Bienes Culturales de la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía autoriza y subvenciona las excavaciones sistemáticas en el yacimiento de Fonelas en el marco del Proyecto General de Investigación "Estudio estratigráfico, taxonómico, tafonómico y paleoecológico del yacimiento de macromamíferos de Fonelas (Guadix, Granada) en el marco faunístico y ambiental del Plió-Pleistoceno europeo". La Dra. Gloria Cuenca nos cedió amablemente su equipo de lavado-tamizado durante la campaña de trabajos de campo. Los doctores Dennis Geraads y Dimitris Kostopoulos nos han suministrado desinteresadamente información sobre jiráfidos fósiles. Agradecemos a Gilberto Martínez la notificación de la existencia del yacimiento y su ayuda permanente en trabajos de intendencia durante la campaña de campo. El Excmo. Ayuntamiento de Fonelas ha apoyado estas investigaciones desde sus inicios. D. Manuel Berbel Leyva, dueño de los terrenos en los que se ubica la localidad fósil, ha autorizado en todo momento el desarrollo de los trabajos técnicos de campo, desde aquí nuestro sincero agradecimiento. El Dr. Andrés Adroher, junto con los miembros de su equipo, han realizado la topografía del entorno del yacimiento. Los trabajos de excavación sistemática han sido realizados por unos excelentes profesionales, entre los que destacan Eleuterio Baeza, responsable de la restauración de los materiales paleontológicos, y Miguel Cortés, responsable de la toma de datos cartográficos. La General de Granada ha financiado los trabajos de campo realizados durante el mes de julio de 2001. Los doctores Miquel de Renzi y Juan Antonio Vera han mejorado sustancialmente este trabajo con sus comentarios. Este trabajo es una contribución a los proyectos PB97-1082, PB97-1267-CO3-02, BOS2001-3888-CO2-01/ y BTE2001-2872, así como al proyecto 06/0101/2001 de la Comunidad de Madrid.

## Referencias

Aguirre, E. 1961. Gissements à *Elephas meridionalis* Nesti dans la province de Grenade (Espagne). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 252, 1184-1185.

- Agustí, J. y Oms, O. 2001. On the age of the last hipparionine faunas in western Europe. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 332, 291-297.
- Alberdi, M.T., Cerdeño, E., López-Martínez, N., Morales, J. y Soria, D. 1997. La fauna villafranchiense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geológicos*, 53, 69-93.
- Alberdi, M.T., Alonso, M.A., Azanza, B., Hoyos, M. y Morales, J. 2001. Vertebrate taphonomy in circum-lake environments: three cases in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165, 1-26.
- Arribas, A. 1999. *Análisis y modelización de la tafonomía del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y su estudio comparativo con otras localidades españolas del Plió-Pleistoceno continental*. Tesis Doctoral (inédita), Universidad Complutense de Madrid.
- Arribas, A. y Palmqvist, P. 1998. Taphonomy and paleoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios*, 31 (supplément), 3-47.
- Arribas, A. y Palmqvist, P. 1999. On the ecological connection between sabre-tooths and hominids: Faunal dispersal events in the lower Pleistocene and a review of the evidence for the first human arrival in Europe. *Journal of Archaeological Science*, 26, 571-585.
- Arribas, A. y Palmqvist, P. 2001. Hyaenids as collecting agents of bones in the Plió-Pleistocene record of Spain. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 5, 211-216.
- Azzaroli, A. 1983. Quaternary mammals and the 'end-Villafranchian' dispersal event - A turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 44, 117-139.
- Azzaroli, A. 1995. The 'elephant-Equus' and the 'end-Villafranchian' events in Eurasia. In (E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle, Eds) *Paleoclimate and Evolution, with emphasis on human origins*. Yale University Press: New Haven and London, pp. 311-318.
- Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficcarelli, 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.
- Bachelet, B. 1990. *Muridae et Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) du Pliocène du Sud de la France: systématique, évolution, biochronologie*. Thèse à l'Université de Montpellier II, 1-211.
- Behrensmeier, A.K. y Dechant Boaz, D.E. 1980. The recent bones of Amboseli Park, Kenya, in relation to East African Paleoeology. En (A.K. Behrensmeier y A.P. Hill, eds.), *Fossils in the Making*, pp. 72-93. University of Chicago Press, Chicago.
- Bonifay, M.-F. 1971. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, N.S., Sér. C*, 21, 1-358.
- Botella, M., Porta, J. de y Vera, J. A. 1975. El yacimiento Achelense de la Solana del Zamborino, Fonelas, Granada (Primera campaña de excavaciones).

- Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada*, 1, 1-45.
- Caloi, L. 1997. New forms of equids in Western Europe and palaeoenvironmental changes. *Geobios*, 30, 267-284.
- Calvache, M.L. y Viseras, C. 1997. Long-term control mechanisms of stream piracy processes in southeast Spain. *Earth Surface Processes and Landforms*, 22, 93-105.
- Cuevas, F., Martín Penela, A., Rodríguez Fernández, J., Sanz de Galdeano, C. y Vera, J. A. 1984. Première datation du Turolien à la base de la Formation de Guadix (Secteur d'Abla, Almería, Espagne). *Geobios*, 17 (3), 355-361.
- Fallot, P., Solé, L., Colom, G. y Birot, P. 1950. Sur l'âge des couches de Baza et de la Formation de Guadix. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 231, 504-507.
- Fernández, J., Soria, J. M. y Viseras, C. 1996. Stratigraphic architecture of the Neogene basins in the central sector of the Betic Cordillera (Spain): tectonic control and base level changes. In: P.F. Friend y C.J. Dabrio (eds.), Tertiary Basins of Spain: the Stratigraphic Record of Crustal Kinematics. *Cambridge University Press, Cambridge*, 366-371.
- Gabunia, L. y Vekua, A. 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature*, 373, 509-512.
- Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher III, C.C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Antón, S.C., Bosinski, G., Jöris, O., de Lumley, M.-A., Majsuradze, G. y Mouskhelishvili, A. 2000. Earliest Pleistocene Hominid Cranial remains from Dmanisi, republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. *Science*, 288, 1019-1025.
- Garcés, M., Agustí, J. y Parés, J.M. 1997. Late Pliocene continental magnetochronology in the Guadix-Baza Basin (Betic Ranges, Spain). *Earth and Planetary Science Letters*, 146, 677-687.
- Geraads, D. 1996. Le *Sivatherium* (Giraffidae, Mammalia) du Pliocène final d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) et l'évolution du genre en Afrique. *Paläont. Zeitschr.*, Stuttgart, 70 (3-4), 623-629.
- Geraads, D. 1997. Carnivores du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 30 (1), 127-164.
- Gurrero-Alba, S. 1997. *Estudio morfológico del caballo de Venta Micena (Orce, Granada) y su comparación con los équidos actuales y del Plio-Pleistoceno de Europa y África*. Tesis Doctoral (inédita), Universidad de Málaga, 335 pp.
- Gurrero-Alba, S. y Palmqvist, P. 1997. Estudio morfológico del caballo de Venta Micena (Orce, Granada) y su comparación con los équidos modernos y del Plio-Pleistoceno en el viejo y el nuevo mundo. *Paleontología i Evolució*, 30-31, 93-148.
- Heintz, E. 1970. Les cervidés Villafranchiens de France et d'Espagne. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 22, 1-303.
- Howell, F.C. y Petter, G. 1980. The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). Their relationships with Miocene icthiheres: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*. *Geobios*, 13, 579-623.
- Kahlke, H.D. 1997. Die cerviden-reste aus dem unterpleistozän von Untermassfeld (Thüringen). R.D. Kahlhe éd. *Römisch-Germanisches Zentralmuseum, monographien*. Band 40, 1, 181-275.
- Kostopoulos, D. y Athanasious, A. en prensa. In the shadow of Plio-Pleistocene bovidae: suids, cervids and giraffids from the Greek territory. *Quaternaire Review*.
- Koufos, G.D., Kostopoulos, D.S. y Sylvestrou, I.A. 1997. *Equus apolloniensis* n. sp. (Mammalia, Equidae) from the latest Villafranchian locality of Apollonia, Macedonia, Greece. *Paleontologia i Evolució*, 30-31, 49-76.
- Martínez-Navarro, B. y Palmqvist, P. 1995. Presence of the African machairodont *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia) in the Lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus. *Journal of Archaeological Science*, 22, 569-582.
- Martínez-Navarro, B. y Palmqvist, P. 1996. Presence of the African saber-toothed felid *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Mammalia, Carnivora, Machairodontidae) in Apollonia-1 (Mygdonia basin, Macedonia, Greece). *Journal of Archaeological Science*, 23, 869-872.
- Mein, P., Moissenet, E. y Truc, G. 1978. Les formations continentales du Néogène Supérieur des Vallées du Júcar et du Cabriel au NE d'Albacete (Espagne). Biostratigraphie et environnement. *Documents du Laboratoire de Géologie, Faculté des Sciences de Lyon*, 72, 99-147.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbadillo, L.J., Fumanal, M.P., van der Made, J., Marín, J.M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. y Szyndlar, Z. 1999. La Fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos*, 55, 127-161.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Barbadillo, L.J., van der Made, J., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. y Szyndlar, Z. 2001. Une faune très diversifiée du Pléistocène inférieur de la Sierra de Quibas (province de Murcia, Espagne). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 332, 387-393.
- Moyà-Solà, S. 1987. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontologia i Evolució, Mem. esp.*, 1, 181-236.
- Oms, O., Agustí, J., Gabàs, M. y Anadón, P. 2000. Lithostratigraphical correlation of micromammal sites and biostratigraphy of the Upper Pliocene to the Lower Pleistocene in the Northeast Guadix-baza Basin (southern Spain). *Journal of Quaternary Science*, 15 (1), 43-50.
- Oms, O., Dinarès-Turell, J., Agustí, J. y Parés, J.M. 1999. Refinements of the European mammal Biochronology from the Magnetic Polarity Record of the Plio-Pleistocene Zújar Section, Guadix-Baza Basin, SE Spain. *Quaternary Research*, 51, 94-103.
- Palmqvist, P. y Arribas, A. 2001a. Chronology and ecology of the first human dispersal out of Africa, with a review of the archaeological and paleoanthropological evidence. *Paleontologia i Evolució*, 32-33, 7-22.

- Palmqvist, P. y Arribas, A. 2001b. An overview of the taphonomy and paleoecology of the assemblage of large mammals preserved in lower Pleistocene deposits from Venta Micena (Guadix-Baza basin, Spain). *Paleontología i Evolució*, 32-33, 37-58.
- Palmqvist, P. y Arribas, A. 2001c. Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology*, 27 (3), 512-530.
- Palmqvist, P., Arribas, A. y Martínez-Navarro, B. 1999. Ecomorphological study of large canids from southeastern Spain. *Lethaia*, 32 (1), 75-88.
- Palmqvist, P., Gröcke, D.R., Arribas, A. y Fariña, R.A. en revisión. Paleoeological reconstruction of an Early Pleistocene large mammals community: a comparative approach using biogeochemical ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , Sr:Zn) and ecomorphological methods. *Paleobiology*.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B. y Arribas, A. 1996. Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology*, 22, 514-534.
- Parés, J. M. y Pérez-González, A. 1995. Paleomagnetic age for hominid fossil at Atapuerca archaeological site, Spain. *Science*, 269, 830-832.
- Reed, K.E. 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 32, 289-322.
- Sesé, C. 1989. Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la Cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 185-213.
- Sher, A.V. 1997. An Early Quaternary *Bison* population from Untermaßfeld: *Bison menneri* sp. nov. R.D. Kahlhe éd. *Römisch-Germanisches Zentralmuseum*, monographien. Band 40, 1, 101-180.
- Shipman, P. 1981. *Life history of a fossil. An introduction to taphonomy and paleoecology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Soria, J.M., Fernández, J. y Viseras, C. 1999. Late Miocene stratigraphy and palaeogeographic evolution of the intramontane Guadix Basin (Central Betic Cordillera): Implication for an Atlantic - Mediterranean connection. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 151, 255-266.
- Soria, J.M. y Ruiz Bustos, A. 1992. Nuevos datos sobre el inicio de la sedimentación continental en la Cuenca de Guadix. Cordillera Bética. *Geogaceta*, 11, 92-94.
- Soria, J.M., Viseras, C. y Fernández, J. 1998. Late Miocene - Pleistocene tectono-sedimentary evolution and subsidence history of the central Betic Cordillera (Spain): a case study in the Guadix intramontane basin. *Geological Magazine*, 135 (4), 565-574.
- Tchernov, E. 1986. Les mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jordain a Oubeidiyeh. *Memoires et Travaux du Centre de Recherche Francaise de Jerusalem*, 5, 1-405.
- Torre, D., Ficarelli, G., Masini, F., Rook, L. y Sala, B. 1992. Mammal dispersal events in the early Pleistocene of Western Europe. *Courier Forsch. Inst. Senckenberg*, 153, 51-58.
- Torre, D., Albanielli, A., Bertini, A., Ficarelli, G., Massini, F. y Napoleone, G. 1996. Paleomagnetic calibration of Plio-Pleistocene mammal localities in central Italy. *Acta Zoologica Cracovensia*, 39, 559-570.
- Turner, A. 1986. Miscellaneous carnivore remains from Plio-Pleistocene deposits in the Sterkfontein Valley (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (8), 203-226.
- Turner, A. 1988. On the claimed occurrence of the hyaenid genus *Hyaenictis* Gaudry at Swartkrans (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (21), 523-533.
- Turner, A. 1990. The evolution of the guild of large terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa. *Geobios*, 23 (3), 349-368.
- Van der Made, J. 1999. Ungulates from Atapuerca TD-6. *Journal of Human Evolution*, 37, 389-413.
- Vera, J.A. 1970. Estudio estratigráfico de la Depresión Guadix-Baza. *Boletín Geológico y Minero*, LXXXI-V, 429-462.
- Viseras, C. 1991. *Estratigrafía y sedimentología del relleno aluvial de la Cuenca de Guadix (Cordilleras Béticas)*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, 327 pp.
- Viseras, C. y Fernández, J. 1989. Sistemas de drenaje transversales y longitudinales en el relleno aluvial de la Cuenca de Guadix (Cordilleras Béticas). *Resúmenes XII Congreso Español de Sedimentología*, 63-69.
- Viseras, C. y Fernández, J. 1992. Sedimentary basin destruction inferred from the evolution of drainage systems in the Betic Cordillera, southern Spain. *Journal of the Geological Society, London*, 149, 1021-1029.
- Voorhies, M.R. 1969. Taphonomy and population dynamics of the early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions in Geology*, Special Paper no. 1.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1991. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*, 30, 1-104.

Recibido: Octubre 2001

Acceptado: Diciembre 2001