

LOS REPRESENTANTES MÁS ANTIGUOS DEL GÉNERO *CAPRA* (BOVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) EN EL REGISTRO EUROASIÁTICO (FONELAS P-1, CUENCA DE GUADIX, ESPAÑA)

THE OLDEST RECORD OF *CAPRA* (BOVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) IN EURASIA (FONELAS P-1 SITE, GUADIX BASIN, SPAIN)

Alfonso Arribas y Guiomar Garrido

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

RESUMEN

En este trabajo se describen los fósiles pertenecientes al representante más antiguo conocido del género *Capra* (un fragmento de maxilar con M² y M³ y un neurocráneo) procedentes del yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18). Los caracteres anatómicos discutidos no sólo asignan dichos fósiles a este género, sino que permiten clasificar una nueva especie, *Capra baetica* n. sp. Este nuevo taxón presenta afinidades anatómicas con la cabra caucásica plio-pleistocena, *C. dalli*, y, probablemente, representa el ancestro de la cabra del epivillafranquiense, *Capra alba*. Finalmente, se analizan distintas variables anatómicas presentes en M³ que permiten identificar ciertos caracteres primitivos del linaje, ausentes en las especies modernas, que, por tanto, deberían ser eliminados de la diagnosis del género.

PALABRAS CLAVE: *Capra baetica* n. sp., *Hemitragus* sp., Plioceno superior terminal, Cuenca de Guadix, Europa.

ABSTRACT

This work describes fossils - a maxilla fragment containing M² and M³, and a neurocranium - from the Fonelas P-1 site (zone MNQ18) belonging to the oldest known representative of the genus *Capra*. The anatomical characteristics represented not only assign the original animal to this genus; they also suggest it belonged to a novel species *Capra baetica* n. sp. This new taxon shows anatomical similarities to the Plio-Pleistocene caprine of the Caucasus *Capra dalli*, and was probably an ancestor of the Epivillafranchian *Capra alba*. An analysis of the anatomical variables of M³ shows the *Capra* lineage to have possessed a number of primitive characteristics not seen in modern forms. The absence of these characteristics should therefore be eliminated from the diagnosis of the genus.

KEYWORDS: *Capra baetica* n. sp., *Hemitragus* sp., late Upper Pliocene, Guadix Basin, Europe.

INTRODUCCIÓN

Hasta el descubrimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18) las únicas citas conocidas del género *Capra* anteriores al Pleistoceno medio, procedían del yacimiento plio-pleistoceno norteafricano de Aïn Brimba (Arambourg, 1979) y de los yacimientos epivillafranquienses de Venta Micena (Moyà-Solà, 1987) y Quibas (Montoya *et al.*, 1999; Carlos-Calero *et al.*, 2006) (Garrido, 2008). Recientemente ha sido descrita una nueva especie de caprino en el yacimiento del límite Plio-Pleistoceno de Dmanisi (Georgia), nominada *Capra dalii* (Bukhsianidze y Vekua, 2006). El resto de fósiles conocidos de *Capra* en Europa occidental se restringen hasta el momento a yacimientos de cronologías más recientes, a partir del Pleistoceno medio-superior (Crégut-Bonnoure, 1992 a y b).

Durante el año 2004 se localizó en Fonelas P-1 el neurocráneo de un bóvido que mostraba unos robustos núcleos óseos atribuibles a un representante de la tribu Caprini. Posteriormente ha sido asignado a este mismo taxón un fragmento de maxilar que conserva M² y M³ incluidos en sus alvéolos correspondientes.

Sinonimias

2006. *Capra* nov. sp. - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

Se desconocen

Materiales

FP1-2004-2102.- Fragmento de neurocráneo.

FP1-2002-1164.- Fragmento de maxilar con M² y M³ derechos.

Número mínimo de individuos: 1 adulto.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden ARTIODACTYLA Owen, 1848

Familia BOVIDAE Gray, 1821

Subfamilia CAPRINAE Gray, 1821

Tribu CAPRINI Gray, 1821

Género *Capra* Linneo, 1758

Especie *Capra baetica* n. sp.

Etimología. Procedente de *Baetica*, nombre de una de las tres provincias en que el Imperio Romano administró la Península Ibérica. Palabra que nombra a la Cordillera Bética, en la que se encuadra la Cuenca de Guadix, en el sureste de España.

Holotipo. FP1-2004-2102 (fragmento de neurocráneo con la base de los núcleos óseos; Fig. 1). Conservado en el Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Ministerio de Ciencia e Innovación), Madrid, España.

Paratipo. FP1-2002-1164 (fragmento de maxilar con M² y M³ derechos; Fig. 2). Conservado en el Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Ministerio de Ciencia e Innovación), Madrid, España.

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

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

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

Diagnosis: Cráneo con frontal corto y plano, el cual se ubica en el mismo plano que la cara anterior de los núcleos óseos. Se observa una fuerte discontinuidad entre pedículos y núcleos óseos. Los núcleos óseos, de gran diámetro y poco divergentes en la base (33°), se encuentran insertados detrás de la órbita, y aparecen en su base separados entre sí por un espacio próximo a los 11mm. Éstos aparecen comprimidos anterior-posteriormente. En su base la cara anterior es ancha y de superficie plana, mientras en el ápice la cara anterior es más estrecha que la posterior, que es plana. El recorrido que sigue cada núcleo óseo es recto, sin observarse torsión alguna, no se encuentran enrollados sobre eje alguno. No se observan quillas, ni anterior ni posterior-medial; y aparecen profundos surcos longitudinales en todo su perímetro. La base de estos núcleos es de sección piriforme, mientras el ápice es de sección subtriangular. Su interior se encuentra neumatizado, apareciendo senos en todo su trazado. La cresta nugal del occipital se encuentra engrosada en los laterales y los procesos mastoideos están poco desarrollados lateralmente. El lóbulo distal de M³ presenta un ensanchamiento basolingual y carece del ala metastilar.

DESCRIPCIÓN

El neurocráneo conserva íntegros occipital, parietales, temporales y frontales (incluyendo la región superior de las órbitas), además del esfenoides (Fig. 1; tabla 1). De los frontales parten dos núcleos óseos divergentes de los que se conserva aproximadamente 2/3 de su recorrido (la región apical de los núcleos, al igual que el esplanocráneo, han sido destruidos por mordisqueo realizado por hiénidos), careciendo de la porción apical de los mismos (Fig. 1A). El occipital muestra una cresta nugal bien desarrollada con un par de engrosamientos muy pronunciados a ambos lados de la protuberancia occipital externa (Fig. 1B). Los procesos mastoideos son estrechos y de superficie muy rugosa. Las bullas timpánicas se encuentran colapsadas. La sutura occipito-parietal muestra un contorno fuertemente curvo, con una convexidad anterior pronunciada (Fig. 1C). Los parietales son estrechos y carecen de sutura entre ellos. La línea temporal es muy tenue y sigue un recorrido imaginario en V cuyo vértice se situaría en la protuberancia occipital externa. La sutura fronto-parietal es prácticamente rectilínea, con una pequeña convexidad en el punto donde converge con la sutura frontal (bregma). El frontal presenta una cara anterior prácticamente plana, con un perfil ligeramente cóncavo en la región más próxima a los nasales y convexo en la zona cercana a los núcleos óseos (Fig. 1E). En la cara rostral aparecen unos forámenes supraorbitarios pequeños y de contorno redondeado, los cuales se abren a unos 35 mm de distancia del núcleo óseo correspondiente (Fig. 1A). El punto de inflexión del frontal, el cual separa las porciones anterior y superior del mismo, se sitúa a nivel de la región anterior de los núcleos óseos, formando un ángulo de unos 80°. De cada frontal parte un núcleo óseo muy grueso, de sección piriforme, cuyo eje mayor se sitúa en dirección latero-medial. No se observan quillas recorriendo los núcleos.

Estos apéndices presentan en su base un pedículo corto, de unos 15 mm de longitud, y entre sí se encuentran muy próximos, estando separados en su base por 10,74 mm de distancia. El diámetro latero-

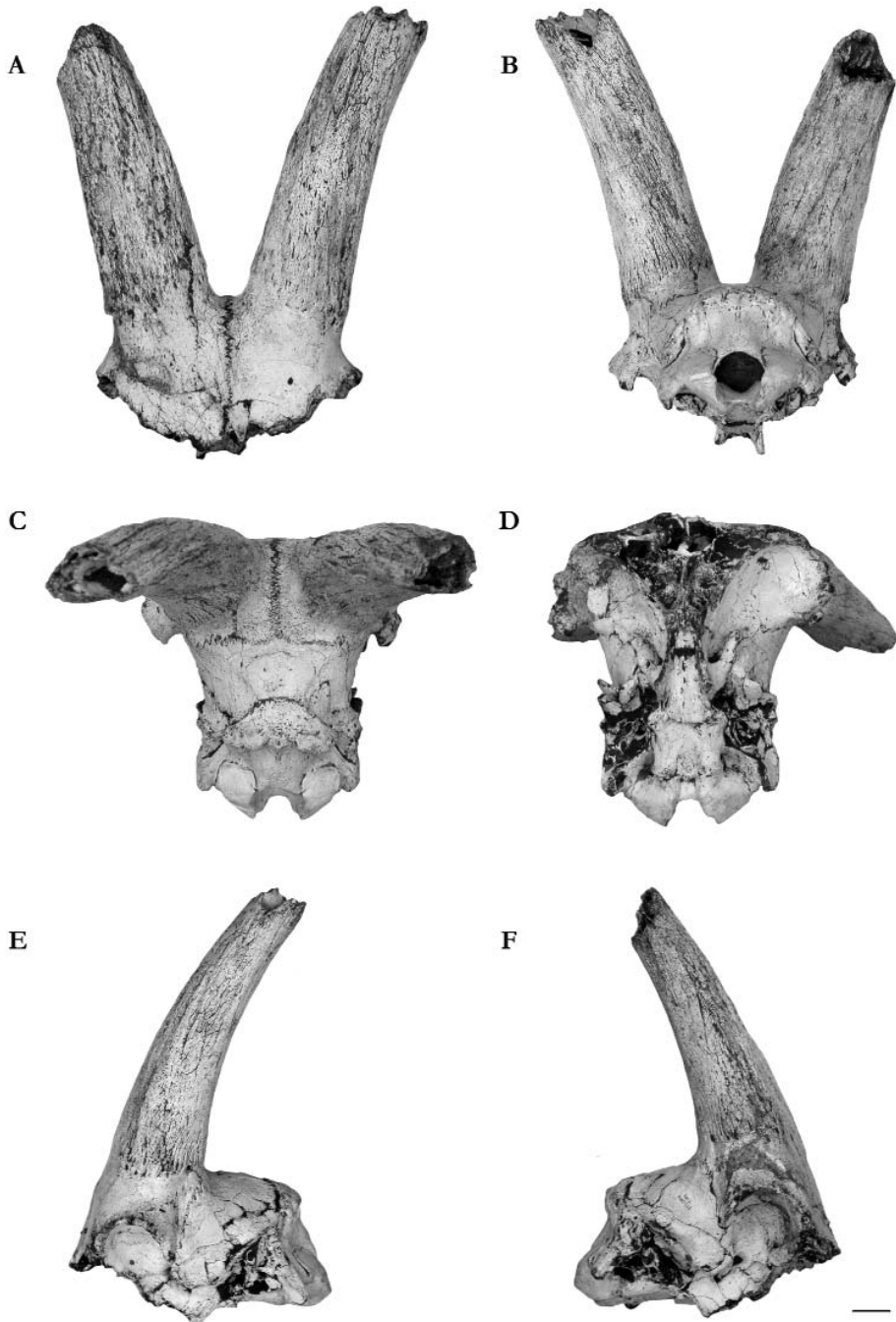


Figura 1. Neurocráneo de *Capra baetica* n. sp. (Holotipo; FP1-2004-2102). **A:** vista frontal; **B:** vista caudal; **C:** vista sagital; **D:** vista ventral; **E:** vista lateral izquierda; **F:** vista lateral derecha. Escala gráfica: 2 cm.

medial (= DT) en la base de cada núcleo (evitando el pedículo) es de 53,51 mm en el núcleo derecho y de 51,31 mm en el izquierdo, mientras el diámetro antero-posterior (DAP) alcanza los 44,92 mm en el núcleo derecho y 49,05 mm en el izquierdo. Los núcleos presentan, en la región apical, sección subtriangular, con la cara anterior más estrecha que la posterior, que es plana. Ambos núcleos son divergentes en su base, formando un ángulo entre ellos de 33°. A su vez, en vista lateral, los núcleos forman un ángulo con el parietal de unos 75°. La región anterior de los frontales forma un mismo plano con la superficie anterior de la base de los núcleos óseos, ya que la región frontal de la sección de estos núcleos es prácticamente recta (Fig. 1 E y F). La superficie de estos apéndices craneales se encuentra recorrida por numerosos surcos, apareciendo uno más grueso y marcado que parte de la región postero-medial de la base y se dirige hacia la zona postero-lateral de la zona apical. Internamente se observan senos muy amplios en cada uno de los núcleos, muy desarrollados hasta, al menos, la porción apical conservada. Lateralmente, bajo los mismos, se encuentran las órbitas, de las cuales únicamente se conserva su porción superior.

La muestra de dentición recuperada hasta el momento es extremadamente escasa, limitándose a un pequeño fragmento de maxilar que conserva un par de molares superiores (Fig. 2; tabla 2). Ambos son muy hipsodontos y muestran estilos labiales muy desarrollados (Fig. 2A). Parastilo y mesostilo se encuentran dirigidos de forma ortogonal al eje mesio-distal del diente, mientras el metastilo se dirige, tanto en M² como en M³, hacia la zona labio-distal, encontrándose más proyectado en M³ que en M² (Fig. 2C). La cara labial del paracono y del metacono muestra un perfil ligeramente convexo, siendo esta convexidad más

	FP1-2004-2102
Longitud acrocranium-bregma	56,79
Longitud acrocranium-supraorbital	118,63
Anchura mastoidea (otion-otion)	84,58
Anchura de los cóndilos occipitales	64,64
Anchura de la base del proceso paraoccipital	85,54
Anchura del <i>foramen magnum</i>	26,22
Altura del <i>foramen magnum</i> (basion-opistion)	23,69
Anchura mínima del parietal	26,37
Anchura basal entre los núcleos óseos	125,53
Anchura del neurocráneo (euryon-eurion)	87,27
Anchura del frontal (ectorbital-ectorbital)	133,84

Tabla 1. Dimensiones (en mm) del neurocráneo de *Capra baetica* n. sp.

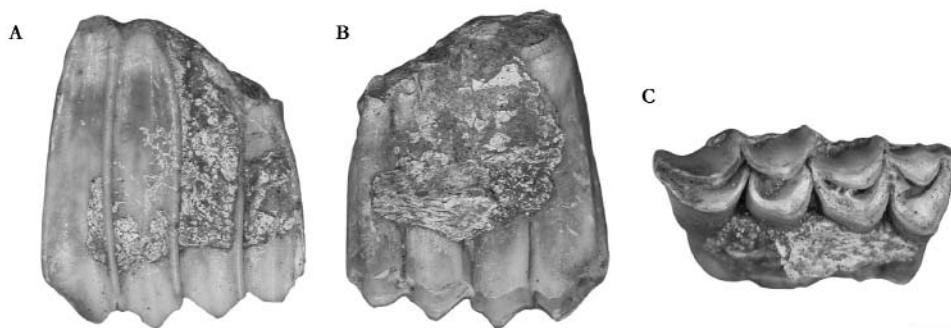


Figura 2. Fragmento de maxilar con M² y M³ derechos de *Capra baetica* n. sp. (Paratipo; FP1-2002-1164).
A: vista labial; **B:** vista lingual; **C:** vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

acusada en el paracono. El protocono es más agudo que el hipocono y se encuentra proyectado lingualmente sobre éste. En M² se observan entrantes de esmalte en la región distal tanto de la foseta anterior como de la posterior, y una pequeña foseta circular aparece entre ambas fosetas principales. La ausencia de desgaste en M³ impide observar la presencia de estas estructuras. El lóbulo distal en M³ no es oblicuo y presenta un ensanchamiento basolingual. La cara distal de M³ es completamente plana, sin observarse surco alguno que recorra verticalmente la misma, ni expansión distal del metastilo (ala metastilar).

	FP1-2002-1164
DMD oclusal M ²	17,55
DBL oclusal M ²	11,23
DMD oclusal M ³	18,89
DBL oclusal M ³	11,46

Tabla 2. Dimensiones (DMD: diámetro mesio-distal; DBL: diámetro buco-lingual; en mm) de la dentición superior de *Capra baetica* n. sp

DISCUSIÓN

La morfología de los frontales y los núcleos óseos observada en el ejemplar procedente de Fonelas P-1 permite atribuir el neurocráneo FP1-2004-2102 a la tribu Caprini.

El ejemplar registrado en Fonelas P-1 presenta una serie de diferencias anatómicas con el género *Ovis*, como son unos núcleos óseos con un margen anterior situado en el mismo plano que el frontal, unas líneas temporales próximas entre sí, un bregma situado próximo a los núcleos óseos o una sutura parieto-occipital de perfil posterior cóncavo, entre otros (Boessneck, 1980).

Una comparación detallada del ejemplar de Fonelas P-1 con las especies actuales representantes de los géneros *Ammotragus*, *Hemitragus* y *Capra* (Figs. 3 y 4) evidencia inmediatamente su afinidad morfológica con éste último, tal como se discute a continuación¹.

Las observaciones realizadas en *Ammotragus lervia* corroboran las consideraciones de Crégut-Bonnoure (1999) sobre la presencia de un frontal alargado antero-posteriormente y completamente plano en el cual se abren unos forámenes supraorbitarios grandes seguidos de un surco anterior bien marcado (Fig. 3A). En *Hemitragus jemlahicus* el frontal también es alargado antero-posteriormente, con unos forámenes supraorbitarios grandes y surcos anteriores marcados (Fig. 3B). Por el contrario, el ejemplar observado de *Capra pyrenaica* presenta un frontal corto y transversalmente cóncavo, a diferencia del perfil transversal convexo que postula Crégut-Bonnoure (1999), con un perfil longitudinal convexo en la región superior y ligeramente cóncavo en la inferior. Los forámenes supraorbitarios son relativamente pequeños y se encuentran divididos por un pequeño tabique óseo transversal (Fig. 3C). Cabe destacar que el perfil lateral de *Capra pyrenaica* es sustancialmente más inclinado que en los géneros *Ammotragus* o *Hemitragus*, en los cuales este perfil se encuentra más tendido.

Los núcleos óseos son, en *Ammotragus lervia*, muy divergentes en su base y se encuentran separados por una distancia considerable (unos 25 mm). La sección en la base es ovalada, agudizándose en su región

¹ El ejemplar de Fonelas P-1 ha sido directamente comparado con un espécimen de *Ammotragus lervia* procedente de Sierra Espuña (Murcia) y conservado en las Colecciones de Anatomía Comparada del Museo Geominero (MGM-AC-22) y con un cráneo de *Capra pyrenaica* (*Capra pyrenaica victoriae* Cabrera, 1911) procedente de la Sierra de Gredos (Ávila). Además ha sido posible la comparación con un ejemplar figurado de *Hemitragus jemlahicus* cuyas imágenes han sido cedidas amablemente por la Dra. Crégut-Bonnoure.

inferior conforme avanzamos hacia el ápice del núcleo. Estos núcleos no muestran diferencia de diámetro entre el pedículo y el propio núcleo, siendo una prolongación de los frontales sin discontinuidad (Fig. 3A). *Hemitragus jemlahicus* muestra unos núcleos óseos divergentes en su base, aunque entre sí se encuentran muy próximos. La sección de los mismos es piriforme, con una quilla más o menos desarrollada en posición antero-medial. La discontinuidad entre el pedículo y el núcleo se encuentra moderadamente marcada (Fig. 3B). En *Capra pyrenaica*, sin embargo, los núcleos óseos son menos divergentes que en los géneros anteriores, estando muy separados en su base (unos 30 mm). La sección en la base es piriforme, con una quilla muy prominente en posición postero-medial que recorre todo el núcleo, desde la base hasta el ápice. Se observa una gran discontinuidad entre el pedículo, de superficie lisa y diámetro menor, y el núcleo, de mayor diámetro y superficie rugosa (Fig. 3C).

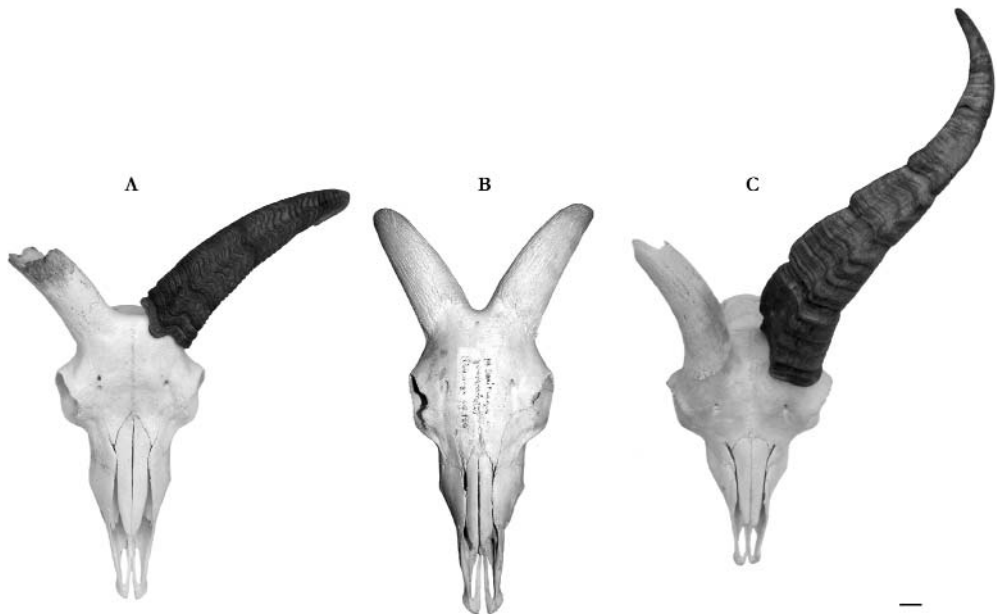


Figura 3. Vista frontal del cráneo de algunos representantes actuales de la tribu Caprini (los ejemplares se encuentran sustentados sobre los elementos dentarios superiores y el *foramen magnum*). **A:** *Ammotragus lervia*; **B:** *Hemitragus jemlahicus* (imagen cedida por la Dra. Crégut-Bonnoure); **C:** *Capra pyrenaica victoriae*. Escala gráfica : 2 cm.

En cuanto a la anatomía posterior del cráneo, *Ammotragus lervia* presenta una región occipital ancha, con una cresta nucal provista de fuertes tuberosidades centrales. Los procesos mastoideos se encuentran desarrollados lateralmente. La región superior del parietal también es ancha (Fig. 4A). El punto de inflexión entre la zona superior y los laterales del parietal muestra unas crestas bien marcadas. La región posterior de los frontales forma, con la región anterior de los mismos, un ángulo prácticamente recto. En *Hemitragus jemlahicus* el occipital es estrecho, con una cresta nucal muy engrosada en su región central. Los procesos mastoideos se encuentran muy poco desarrollados lateralmente. La zona superior de los parietales es estrecha y se encuentra separada de la región lateral por fuertes crestas (Fig. 4B). Es imposible estimar el ángulo que forman los frontales entre su región anterior y posterior. En *Capra pyrenaica* la región occipital

es estrecha, con una cresta nugal engrosada a lo largo de todo su recorrido, sobre todo a la altura de la protuberancia occipital externa. Los procesos mastoideos se encuentran muy desarrollados lateralmente. La zona superior de los parietales es de anchura intermedia entre *Ammotragus lervia* y *Hemitragus jemlahicus*, y las crestas que separan esta zona de la región lateral están poco definidas (Fig. 4C). Entre las porciones superior y anterior de los frontales queda un ángulo claramente obtuso.

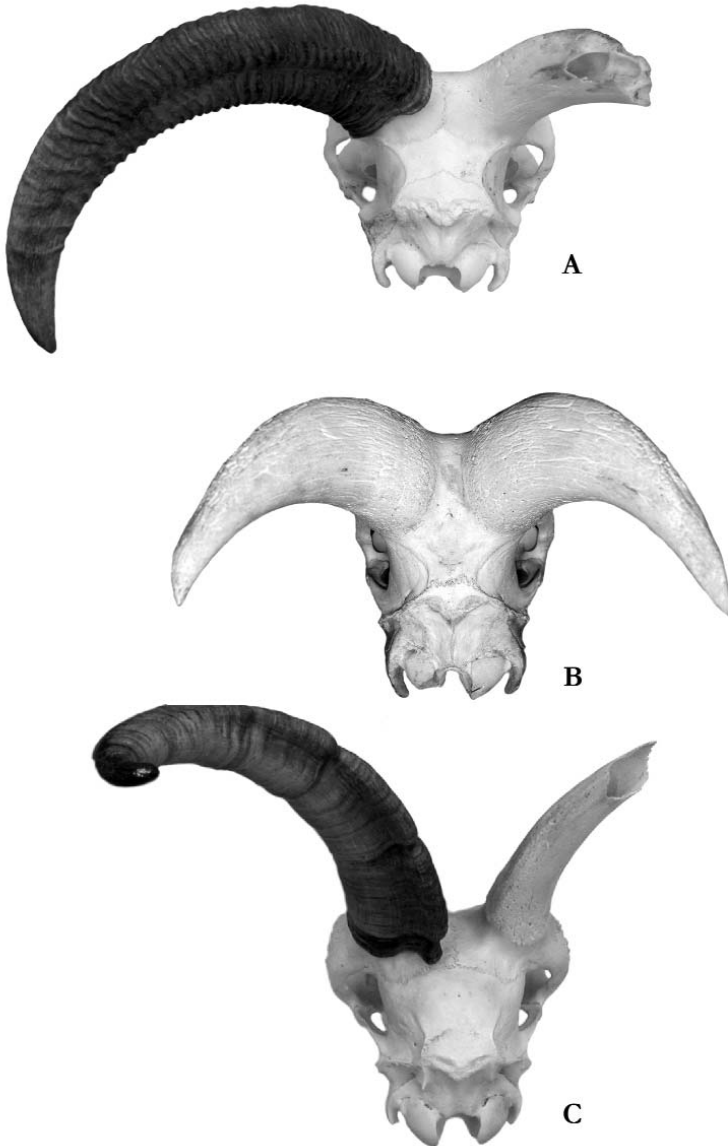


Figura 4. Vista posterior del cráneo de algunos representantes actuales de la tribu Caprini. **A:** *Ammotragus lervia*; **B:** *Hemitragus jemlahicus* (imagen cedida por la Dra. Crégut-Bonnaure); **C:** *Capra pyrenaica victoriae*. Escala gráfica : 2 cm.

La forma que muestra el frontal en el ejemplar registrado en Fonelas P-1, con un recorrido antero-posterior corto (frontal corto y plano), y la presencia de un foramen supraorbitario pequeño y de contorno subcircular, permiten establecer una relación preliminar con el género *Capra*. Por otra parte, unos núcleos óseos de región anterior ancha y de superficie plana, separados y poco divergentes en la base y desprovistos de quilla anterior permiten descartar el género *Hemitragus*, frecuentemente confundido con *Capra* [p. ej. *Capra alba* de Venta Micena (Moyà-Solà, 1987), *Capra* sp. de Cueva Victoria (Moyà-Solà y Menéndez, 1986) o "*Capra*" sp. de L'Escale (Bonifay y Bonifay, 1963)]. Sin embargo, los núcleos óseos del ejemplar de Fonelas P-1 no muestran la quilla postero-medial que aparecía en *Capra pyrenaica*. Al igual que se observa en *Capra pyrenaica*, el ejemplar fósil muestra una fuerte discontinuidad entre el pedículo y los núcleos óseos, siendo estos últimos de mayor diámetro y superficie muy rugosa. En la región posterior del cráneo el occipital muestra ciertas diferencias con las especies anteriormente citadas, ya que la cresta nugal se encuentra más engrosada en los laterales que en la región central. A diferencia de *Capra pyrenaica* los procesos mastoides se encuentran muy poco desarrollados lateralmente y el ángulo que forman los frontales entre su porción anterior y posterior es ligeramente agudo, casi recto. Por el contrario, unas crestas muy tenues entre las regiones superior y laterales del parietal acercan este ejemplar a *Capra pyrenaica*.

Crégut-Bonnoure (1999) distingue dos grupos dentro de Caprinae en función de la morfología craneal:

- Un primer grupo que reúne los géneros *Hemitragus*, *Ammotragus* y *Pseudois*. Éstos muestran un frontal largo que forma una superficie plana, tanto transversal como longitudinalmente, hasta alcanzar un punto de inflexión situado entre los núcleos óseos. Presentan además un foramen supraorbitario grande y alargado longitudinalmente, en ocasiones subdividido. Dentro de este grupo *Hemitragus* se caracteriza por presentar unos núcleos óseos muy próximos en su base y con una cara anterior estrecha, esto es, provista de una quilla más o menos desarrollada. Por el contrario, *Ammotragus* y *Pseudois* presentan núcleos más separados en su base, de cara anterior ancha, con sección cuadrangular en el primero y subcircular en el segundo.
- Un segundo grupo que comprende todas las especies conocidas del género *Capra*, en las cuales el frontal es corto y transversalmente convexo, con un perfil longitudinal cóncavo a nivel de la sutura fronto-nasal y convexo a nivel de los núcleos óseos. El foramen supraorbitario es pequeño y redondeado. Existen especies con núcleos óseos de cara anterior ancha y de superficie plana (*C. ibex*, *C. sibirica*, *C. nubiana* y *C. walie*), ancha y redondeada (*C. caucasica*, *C. cylindricornis* y *C. pyrenaica*), o estrecha (*C. falconeri*, *C. aegagrus* y *C. hircus*).

Las apreciaciones anteriormente descritas ponen de manifiesto la afinidad morfológica del ejemplar de Fonelas P-1 con el segundo grupo, en concreto con aquellos que muestran unos núcleos óseos de cara anterior ancha y de superficie plana, como *C. ibex*², *C. sibirica*, *C. nubiana* y *C. walie*. Asimismo, el caprino de Fonelas P-1 difiere de *C. cylindricornis*, *C. falconeri* y *C. pyrenaica* en que los núcleos óseos de estas especies están enrollados, presentando una fuerte torsión, carácter ausente en los núcleos del espécimen granadino.

En cuanto a las especies fósiles de caprinos descritas, el ejemplar de Fonelas P-1 diverge de la anatomía descrita para la nueva especie propuesta por Moullé *et al.* (2004), *Ammotragus europaeus*, citada en los yacimientos de Le Vallonnet y Fuente Nueva-3. La base de los núcleos óseos de esta nueva especie muestran, al igual que en el actual *Ammotragus lervia*, una quilla lateral situada tras la órbita, a

² Ejemplar fósil procedente de la Cueva del Reguerillo (Madrid) del Pleistoceno superior depositado en las Colecciones del Museo Geominero. Sus núcleos óseos carecen asimismo de quillas a lo largo de su recorrido.

nivel de la sutura fronto-parietal. Esta quilla no se observa en los géneros *Capra* y *Ovis*, ni tampoco en el ejemplar FP1-2004-2102.

Asimismo, las especies fósiles propuestas del género *Hemitragus* muestran frontales alargados y núcleos óseos muy próximos provistos de quilla anterior, la cual no aparece en el espécimen de Fonelas P-1. La longitud, grosor y divergencia de los núcleos óseos, así como el contorno en su base, permite excluir que se trate del rupicaprino *Gallogoral*, en el cual estos núcleos son, en vista frontal, muy divergentes en la base, curvándose ligeramente en su recorrido para converger en la zona apical. En vista lateral, por el contrario, estos núcleos se encuentran fuertemente curvados hacia la región posterior del cráneo (Guérin, 1965).

En 1949 Arambourg describe un nuevo género de caprino en el yacimiento argelino Plio-Pleistoceno de Aïn Hanech, al que denomina *Numidocapra crassicornis*. Este taxón ha sido a su vez citado en el yacimiento de Bourri-Daka (Etiopía), cifrado en unos 2,5 Ma (Heinzelin *et al.*, 1999). A diferencia del caprino registrado en Fonelas P-1, *Numidocapra* presenta unos núcleos óseos muy próximos en su base y poco divergentes, casi paralelos en la mitad inferior de su recorrido, el cual, muestra en vista lateral una curva hacia la región caudal con su ápice dirigido hacia la zona anterior del cráneo. Tal como ya apunta Arambourg (1949), este género parece estar más relacionado con rupicaprinos de los géneros *Naemorhaedus* o *Capricornis* que con *Capra* y, probablemente, con los géneros extintos villafranquienses *Procampoceras* o *Gallogoral*.

Por otra parte, es posible descartar que el caprino registrado en Fonelas P-1 pertenezca a la especie *Caprovis savinii* Newton, 1882, ya que tal como se observa en el holotipo descrito por Newton (1882) y figurado en el reciente trabajo de Mol y Post (2007), se observa una gran discontinuidad entre el pedículo, de diámetro sustancialmente menor y superficie lisa, y el núcleo óseo, más ancho y de superficie carenada (Fig. 5), tal como se apreciaba en *Capra pyrenaica* (Figs. 3C y 4C). Por el contrario, el caprino de Fonelas P-1 muestra un contorno de diámetro uniforme entre el pedículo y el núcleo (Fig. 1). Además la divergencia en la base de los núcleos óseos en *Caprovis savinii* es sustancialmente mayor que la observada en el caprino de Fonelas P-1 (76° frente a 33°). En el único núcleo conservado de *Caprovis savinii* aparecen dos fuertes quillas situadas lateral y medialmente que recorren toda la superficie del núcleo que no se observan en el fósil de Fonelas P-1. Ahora bien, este conjunto de apreciaciones permiten inferir una proximidad anatómica entre *Caprovis savinii* y *Capra pyrenaica*.

La posible similitud entre el representante del género *Capra* de Fonelas P-1 y la especie africana *Capra primaeva* (Arambourg, 1979) no se sustenta debido a que los núcleos óseos de la especie austral presenta tres características distintas a lo observado en el espécimen español: núcleos sin senos, con compresión medio-lateral y más estrechos en la cara anterior que en la cara posterior.

En relación con la comparación entre el caprino de Fonelas P-1 y el caprino determinado en los yacimientos epivillafranquienses de Venta Micena y Quibas [*Capra alba* (Moyà-Solà, 1987; Carlos-Calero *et al.*, 2006), o *Hemitragus albus* (Crégut-Bonnoure (1999))], son reseñables las notables diferencias anatómicas entre el espécimen de Fonelas P-1 y las muestras de dichos yacimientos. Ambas poblaciones epivillafranquienses se caracterizan por presentar unos núcleos óseos lateralmente comprimidos y con dos

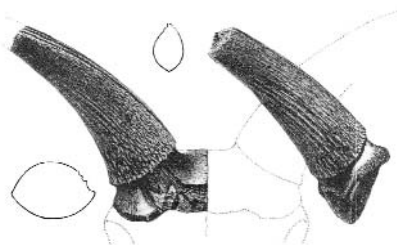


Figura 5. Holotipo de *Caprovis savinii*. Modificado de Mol y Post (2007), tomado de Newton (1882).

quillas, estando la postero-medial más pronunciada que la antero-lateral, caracteres ausentes en el caprino de Fonelas P-1.

Recientemente ha sido descrita, en el yacimiento de Dmanisi, la especie *Capra dalii* (Bukhsianidze y Vekua, 2006), que presenta distintos aspectos anatómicos relativamente afines al caprino registrado en Fonelas P-1. Ambas muestras tienen M³ similares (el lóbulo distal no es oblicuo, presenta un ensanchamiento baso-lingual y carece de ala metastilar) y núcleos óseos situados encima de las órbitas, próximos en su base (separados no más de 5 mm de distancia en *C. dalii*), y carentes de quillas en sus 2/3 inferiores. No obstante, los núcleos de *C. dalii* carecen de pedículos, no están neummatizados en todo su recorrido (sólo en el tercio basal), presentan unas dimensiones netamente superiores que el ejemplar de Fonelas P-1 (Holotipo D75: DT basal: 89,66 mm; DAP basal 91,44 mm; Bukhsianidze y Vekua, 2006), y el ángulo de divergencia en la base de los mismos (70°-90°) es sustancialmente mayor. Por tanto, el caprino de Fonelas P-1 no puede ser atribuido a esta nueva especie caucásica.

CONCLUSIONES

Los materiales de Fonelas P-1 presentan claras afinidades morfológicas con el género *Capra*, a diferencia de otros géneros de caprinos como *Ammotragus* o *Hemitragus*.

El estudio comparativo indica la disparidad anatómica, y por tanto taxonómica, del espécimen de Fonelas P-1 con el resto de caprinos actuales y fósiles, con la única excepción del caprino plio-pleistoceno caucásico *Capra dalii*, procedente de Dmanisi, del que le separan diferencias en caracteres anatómicos importantes como son: la presencia/ausencia de pedículo (Fonelas P-1/Dmanisi), la presencia/ausencia de neummatización del núcleo en todo su recorrido (Fonelas P-1/Dmanisi), el menor/mayor tamaño del núcleo en su base (Fonelas P-1/Dmanisi) o el bajo/alto valor del ángulo de divergencia de los núcleos en su base (Fonelas P-1/Dmanisi).

En relación con M³, tras el estudio realizado, se pueden considerar definitivamente como caracteres primitivos para el género *Capra* (*Capra* del Plioceno superior terminal de Fonelas P-1 y *Capra dalii* del límite Plio-Pleistoceno de Dmanisi) la presencia en el lóbulo distal de un ensanchamiento baso-lingual y la ausencia de ala metastilar [caracteres, por otra parte, siempre presentes en los representantes, tanto fósiles como actuales, del género *Hemitragus* (Crégut-Bonnoure, 1995)]. Dichos caracteres están también presentes en la muestra más antigua conocida de otra especie primitiva, *Capra alba*, del Epivillafranquiense (aprox. 1,3-1,2 Ma de antigüedad) de Venta Micena (Moyà-Solà, 1987). La aparición de la condición derivada en este diente "presencia del ala metastilar", tradicionalmente considerada como característica de la diagnosis del género *Capra*, se observa por primera vez en el registro fósil en otra población más moderna de *Capra alba* (Epivillafranquiense de Quibas, aprox. 1,1 Ma), caracterizada por tener M³ tanto con ala metastilar como sin ella (Carlos-Calero *et al.*, 2006). En las poblaciones de *Capra* del Pleistoceno medio hasta la actualidad la proyección distal del metastilo es constante y prominente, como ocurre en *C. pyrenaica* y *C. ibex*, siendo éste un carácter derivado en los representantes del género.

Dado el conjunto de caracteres anatómicos discutidos, la distancia métrica con otros taxones y su antigua cronología, la cabra identificada en Fonelas P-1 puede ser atribuida a una nueva especie, *Capra baetica* n. sp. Esta nueva especie, que comparte algunos caracteres primitivos con la moderna *C. ibex*, es a día de hoy la especie más antigua de este linaje en el planeta (zona MNQ18) y aporta un nuevo elemento faunístico a los ecosistemas del Plioceno superior terminal. El escaso número de fósiles de caprino adulto en la muestra de un yacimiento generado al aire libre en un sistema fluvial, como ocurre con Fonelas P-1,

alejado 1,5 Km. de los altos paleogeográficos más próximos del margen de cuenca, podría indicar que los fósiles de *C. baetica* pertenecen a un organismo adémico al marco de referencia del propio yacimiento y de la cuenca sedimentaria, pudiendo la población de *C. baetica* encontrarse originalmente restringida a los macizos que delimitan los márgenes sur (macizo metamórfico paleozoico) y oeste (macizo calcáreo mesozoico) de la Cuenca de Guadix. Por tanto, es muy probable que la primera población conocida del género *Capra* manifestase desde su origen los requerimientos ecológicos y ambientales que caracterizan a los representantes modernos del grupo.

Desde el punto de vista cronológico se trataría, como se ha mencionado previamente, del registro más antiguo conocido del género (2,0 Ma de antigüedad para el yacimiento de Fonelas P-1), por lo que su presencia en el Plioceno superior terminal de Europa cuestiona definitivamente (ya lo avanzó la clasificación de *C. dalii* en el Plio-Pleistoceno del Cáucaso) la hipótesis establecida por Crégut-Bonnoure (1992a), quien rechaza la existencia del género *Capra* en cronologías anteriores al Pleistoceno medio final. Asimismo, se considera necesario eliminar de la diagnosis del género *Capra* las variables "presencia de ala metastilar en M³" y "ausencia de ensanchamiento baso-lingual en el lóbulo distal de M³", pues se trata, como se ha verificado, de unas condiciones derivadas dentro de este linaje cuyos primeros testimonios se verifican en las poblaciones del epivillafranquiense de *Capra alba*. *Capra baetica* n. sp. representa, muy probablemente, el ancestro de la especie *Capra alba*.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es financiado por los proyectos de investigación IGME 2001-016, IGME 2005-009, y por la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía (proyecto: "Estudio estratigráfico, taxonómico, tafonómico y paleoecológico del yacimiento de macromamíferos de Fonelas (Granada) en el marco faunístico y ambiental del Plio-Pleistoceno europeo"). Agradecemos al resto del equipo del Proyecto Fonelas su esfuerzo y entusiasmo durante las arduas campañas de excavación paleontológica sistemática. La Dra. Evelynne Crégut-Bonnoure nos proporcionó generosamente valiosa información gráfica sobre los géneros *Capra* y *Hemitragus*. El Dr. Jan van der Made nos facilitó amablemente bibliografía sobre el género *Caprovis*.

REFERENCIAS

- Arambourg, C. 1949. *Numidocapra crassicornis*, nov. gen, nov. sp., un Ovicapriné nouveau du Villafranchien constantinois. *Comptes Rendus Sommaires de la Société Géologique de France*, 13, 290-291.
- Arambourg, C. 1979. *Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles et Oiseaux)*. Fondation Singer Polignac, 141pp.
- Boessneck, J. 1980. Diferencias osteológicas entre las ovejas (*Ovis aries* Linne) y cabras (*Capra hircus* Linne). En: *Ciencia en Arqueología* (Eds. D. Brothwell y E. Higgs). Fondo de Cultura Económica, 338-366.
- Bonifay, M.F. y Bonifay, M.E. 1963. Un gisement à faune épi-villafranchienne à Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences de Paris*, 256, 1136-1138.
- Bukhsianidze, M. y Vekua, A. 2006. *Capra dalii* nov. sp. (Caprinae, Bovidae, Mammalia) at the limit of Plio-Pleistocene from Dmanisi (Georgia). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 256, 159-171.
- Carlos-Calero, J.A., Made, J. van der, Mancheño, M.A., Montoya, P. y Romero, G. 2006. *Capra alba* Moyà-Solà, 1987 del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Murcia, España). *Estudios Geológicos*, 62 (1-2), 571-578.

- Crégut-Bonnoure, E. 1992a. Les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène d'Europe : intérêt biostratigraphique, paléocéologique et archéozoologique. *Mémoires de la Société Géologique de France*, n.s., 160, 85-93.
- Crégut-Bonnoure, E. 1992b. Dynamics on bovid migration in Western Europe during the Middle and Late Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 177-185.
- Crégut-Bonnoure, E. 1995. Les grands mammifères. En : Defleur, A. & Crégut-Bonnoure, E. (Eds.) : Le gisement Paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Var.). *Documents d'Archéologie française*, 49, 54-142.
- Crégut-Bonnoure, E. 1999. Les petits Bovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia). En: *The Hominids and their environment during the lower and middle Pleistocene of Eurasia*. Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology, Orce 1995 (Eds. J. Gibert, F. Sánchez, L. Gibert y F. Ribot), 191-228.
- Garrido, G. 2006. Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranchense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. 2008. Generalidades sobre los artiodáctilos del Villafranchense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. En este volumen.
- Guérin, C. 1965. *Gallogoral* (nov. gen.) *meneghinii* (Rütimeyer, 1878) un rupicapriné du Villafranchien d'Europe occidentale. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 11, 353 pp.
- Heinzelin, J., Clark, J.D., White, T., Hart, W., Renne, P., WoldeGabriel, G., Beyene, Y. y Vrba, E. 1999. Environment and behavior of 2,5-Million-Year-Old Bouri Hominids. *Science*, 284, 625-629.
- Mol, D. y Post, K. 2007. Noordzee 2990 Indet? Uitkomsten van een speurtocht. *Cranium*, 24 (1), 5-16.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbadillo, L.J., Fumanal, M.P., Made, J. van der, Marín, J.M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz-Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. y Szyndlar, Z. 1999. La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos*, 55, 127-161.
- Moullé, P.E., Echassoux, A. y Martínez-Navarro, B. 2004. *Ammotragus europaeus*: une nouvelle espèce de Caprini (Bovidae, Mammalia) du Pléistocène inférieur à la grotte du Vallonet (France). *Comptes Rendus Palevol*, 3, 663-673.
- Moyà-Solà, S. 1987. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontología i Evolució*, mem. esp. 1, 181-235.
- Moyà-Solà, S. y Menéndez, E. 1986. Los Artiodáctilos (Bovidae y Cervidae, Mammalia) del Pleistoceno inferior de Europa occidental: ensayo de síntesis. *Paleontología i Evolució*, 20, 289-295.
- Newton, E.T. 1882. The vertebrata of the Forest Bed series of Norfolk and Suffolk. *Memoirs of the Geological Survey of England and Wales*.

