

GENERALIDADES SOBRE LOS PERISODÁCTILOS Y LOS PROBOSCÍDEOS DEL VILLAFRANQUIENSE SUPERIOR EN RELACIÓN CON EL REGISTRO FÓSIL DE FONELAS P-1

REFLECTIONS ON THE PERISSODACTYLS AND PROBOSCIDEANS OF THE UPPER VILLAFRANCHIAN REPRESENTED IN THE FOSSIL RECORD OF THE FONELAS P-1 SITE

Guiomar Garrido

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

RESUMEN

En este trabajo se sintetizan los aspectos anatómicos, bioestratigráficos y paleogeográficos más relevantes sobre los géneros de perisodáctilos y proboscídeos representados en el yacimiento granadino de Fonelas P-1 (zona MNQ18), identificados tras las campañas de excavación sistemática de 2001 y 2002. Entre los taxones de perisodáctilos y proboscídeos recuperados se encuentran representantes de las familias Equidae, Rhinocerotidae y Elephantidae.

PALABRAS CLAVE: Equidae, Rhinocerotidae, Elephantidae, Fonelas P-1, Plioceno superior terminal.

ABSTRACT

This work discusses the most important anatomical, biostratigraphic and palaeogeographic features of the genera of perissodactyls and proboscideans represented in the fossil record of the Fonelas P-1 site (MNQ18 zone), Granada, Spain. The organisms discussed were all recovered during systematic excavations undertaken in 2001 and 2002. Representatives of the families Equidae, Rhinocerotidae and Elephantidae were identified among the perissodactyls and proboscideans discovered.

KEYWORDS: Equidae, Rhinocerotidae, Elephantidae, Fonelas P-1, late Upper Pliocene.

INTRODUCCIÓN

En el yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18; Cuenca de Guadix, Granada) se han recuperado, durante las campañas de excavación paleontológica sistemática llevadas a cabo durante 2001 y 2002, 142 fósiles pertenecientes al orden Perissodactyla y 10 fósiles clasificados en el orden Proboscidea. Entre los perisodáctilos se encuentran representadas las familias Equidae (*Equus*) y Rhinocerotidae (*Stephanorhinus*), mientras entre los proboscídeos aparece representada únicamente la familia Elephantidae

(*Mammuthus*). A continuación se presenta una síntesis bibliográfica en la que se resumen los caracteres anatómicos generales de los órdenes Perissodactyla y Proboscidea, así como de las familias y géneros representados en el yacimiento de Fonelas P-1, incluyendo algunos aspectos bioestratigráficos, paleogeográficos y filogenéticos que puedan tener cierta relevancia en relación con el registro fósil de Fonelas P-1.

ORDEN PERISSODACTYLA Owen, 1848

El orden Perissodactyla Owen, 1848, del griego *perissós* (impar) y *dáktylos* (dedo), agrupa a aquellos mamíferos con un número impar de dedos y un mayor desarrollo de aquel situado en posición central (Fig. 1). Por este dedo central discurre el eje principal de la extremidad, por lo que fueron clasificados por Marsh (1884) en la categoría de Mesaxonia [del griego *meso* (en medio)]. En las formas más primitivas el pie ha perdido los dedos I y V, mientras que la mano todavía conserva el dedo V, aunque muy reducido¹. Sin embargo, la mayoría de perisodáctilos conservan 3 dedos funcionales en cada extremidad, en ocasiones reduciéndose hasta uno, tal como se observa en los équidos más evolucionados. La tercera falange presenta una forma triangular aplanada con su extremo terminal redondeado y aparece cubierta por una pezuña durante la vida del animal². Además, los perisodáctilos carecen de clavícula y su fémur muestra un tercer trocánter muy desarrollado. La ulna y la fibula se encuentran reducidos y carecen de movimiento. El astrágalo muestra una superficie proximal en forma de polea, mientras que su superficie articular distal es prácticamente plana. El calcáneo no articula con la fibula.

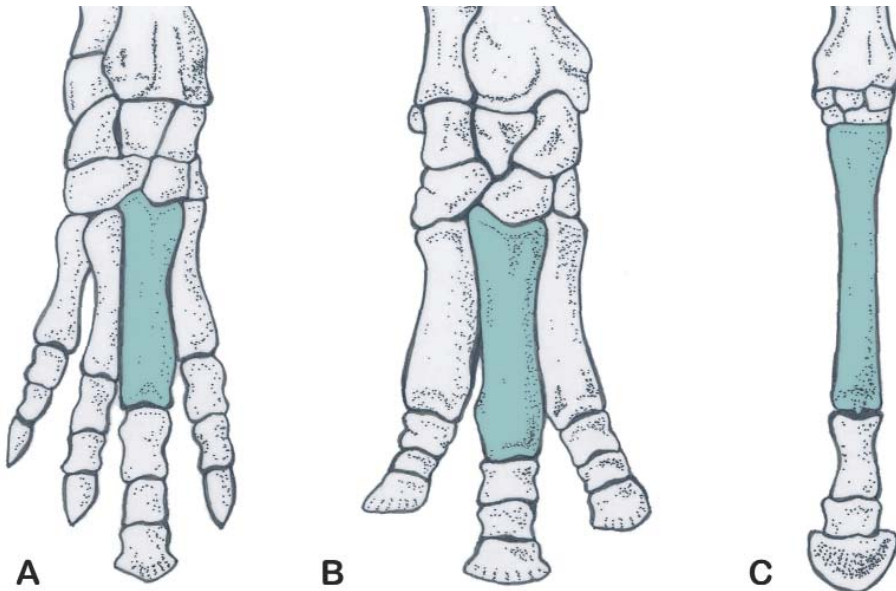


Figura 1. Extremidad delantera derecha de algunos perisodáctilos en donde aparece coloreado el metacarpiano III. **A:** *Tapirus*; **B:** *Rhinoceros*; **C:** *Equus*. Redibujado de Howell (1944).

¹ Esta estructura primitiva se mantiene todavía en los actuales tapires.

² Excepcionalmente, algunos miembros de la familia Chalicotheriidae presentaron auténticas uñas en sus terceras falanges.

La dentición de los perisodáctilos es completa, con una fórmula dentaria variable: 0-3/0-3 I, 0-1/0-1 C, 2-4/2-4 P, 3/3 M. En la mayoría de formas aparecen incisivos, tanto superiores como inferiores. Los caninos, si están presentes, se localizan en medio de un gran diastema existente entre incisivos y premolares. Éstos últimos se encuentran molarizados, excepto el primero de ellos, el cual suele encontrarse reducido o ausente. Así, toda la serie forma una gran superficie continua muy útil para triturar plantas coriáceas. En ocasiones, el segundo premolar deciduo aparece en formas adultas en la posición del primer premolar. La hipsodoncia de estos elementos yugales es muy variable, encontrando formas primitivas de coronas bajas o grupos muy hipsodontos como los caballos.

Los perisodáctilos se originaron en el Paleoceno (65-55 Ma) a partir de un grupo de condilartros primitivos. Parece que el centro de origen de este grupo fue Asia y/o África, extendiéndose durante el Eoceno hacia Europa y Norteamérica (Prothero y Scotch, 1989). El rango actual de distribución natural de los perisodáctilos ocupa territorios de Asia, África y Norteamérica.

Existen propuestas muy diversas en cuanto a la clasificación sistemática del orden Perissodactyla. Tradicionalmente los perisodáctilos han sido divididos en tres subórdenes: Hippomorpha, con la familia Equidae; Ceratomorpha, el cual agruparía las familias Rhinocerotidae y Tapiridae; y Ancylopoda, el cual incluiría a los extintos Chalicotheriidae (Simpson, 1945). Los perisodáctilos alcanzaron un gran éxito evolutivo durante el Terciario, diversificándose y extendiéndose por gran parte del globo. En la actualidad este orden se encuentra en regresión, estando representado únicamente por 3 familias, las cuales engloban a 6 géneros y 17 especies (Nowak, 1999). Una de las propuestas recientes de clasificación de los perisodáctilos es la siguiente (McKenna y Bell, 1997):

Suborden Hippomorpha Wood, 1937

Familia Equidae Gray, 1821

†Familia Palaeotheriidae Bonaparte, 1850

Suborden Ceratomorpha Wood, 1937

†Superfamilia Brontotherioidea Marsh, 1873

†Familia Brontotheriidae Marsh, 1873

†Familia Anchilophidae McKenna y Bell, 1997

†Superfamilia Chalicotherioidea Gill, 1872

†Familia Eomoropidae Matthew, 1929

†Familia Chalicotheriidae Gill, 1872

Superfamilia Rhinoceroidea Gray, 1825

†Familia Hyracodontidae Cope, 1879

Familia Rhinocerotidae Gray, 1821

Superfamilia Tapiroidea Gray, 1825

†Familia Helaletidae Osborn, 1892

†Familia Isectolophidae Peterson, 1919

†Familia Lophodontidae Gill, 1872

†Familia Deperetellidae Radinsky, 1965

†Familia Lophialetidae Matthew y Granger, 1925

Familia Tapiridae Gray, 1821

†: Taxón extinto.

En el yacimiento de Fonelas P-1 aparecen representantes fósiles de 2 familias de perisodáctilos: Equidae y Rhinocerotidae, ambas con representantes actuales.

El número total de restos hallados durante 2001 y 2002 en Fonelas P-1 pertenecientes al orden Perissodactyla es de 142, lo que supone un porcentaje del 23,8% sobre el total de elementos identificables recuperados (Garrido, 2006).

FAMILIA EQUIDAE Gray, 1821

Generalidades

La familia Equidae se incluye dentro del suborden Hippomorpha Wood, 1937. Los équidos constituyen un grupo de perisodáctilos de talla mediana a grande con importantes adaptaciones orientadas a alcanzar grandes velocidades durante la carrera.

Esta familia se origina en Norteamérica a principios del Eoceno, cuando ya se registran équidos como "*Eohippus*" (nombre con el que se conoce vulgarmente a *Hyracotherium*), cuyas extremidades anteriores todavía conservaban 4 dedos. "*Eohippus*" presentaba unos 60 cm de largo y su peso se ha estimado en unos 20-35 Kg. La dentición yugal de este équido primitivo es braquiodonta, de cúspides cónicas, y sus premolares no se encuentran todavía molarizados. Los miembros de "*Eohippus*" son muy gráciles, adaptados a la carrera, y sus dedos quedaban prácticamente en posición vertical, al final de los cuales aparecía una pequeña pezuña (Alberdi y Cerdeño, 1995; Nowak, 1999). En las especies del Oligoceno (p. ej. *Mesohippus*) las extremidades anteriores ya portan únicamente tres dedos y la superficie moledora de su dentición ha aumentado, ya que los premolares se asemejan cada vez más a los molares.

La mayor de las radiaciones adaptativas protagonizadas por esta familia se produce durante el Mioceno, cuando el tamaño corporal de sus representantes se diversifica considerablemente, hallándose especies con pesos estimados desde 50 hasta 400 Kg. Algunos taxones conservan una dentición braquiodonta adaptada a una dieta ramoneadora (*Anchitherium*), las cuales se dispersan por Norteamérica y el Viejo Mundo, mientras otras formas como *Parahippus* o *Merychippus* desarrollan yugales muy hipsodontos, con grandes superficies moledoras y esmalte cubierto de cemento, mejor adaptadas al desarrollo de sabanas abiertas que se produce durante ese periodo. Debido a la progresión de hábitats abiertos estas formas desarrollan extremidades alargadas, lo que provoca a su vez un alargamiento de cabeza y cuello para alcanzar los pastos.

Las dos últimas migraciones que conciernen a Europa son las de los géneros *Hipparion*, a finales del Mioceno medio, y *Equus*, al final del Rusciense, ya en el Plioceno. Estos dos géneros constituyen el grupo de los *équidos modernos*.

Los *équidos modernos* muestran el mayor grado de evolución dentro del orden Perissodactyla, los cuales presentan una serie de características comunes, tales como un aumento de talla, una fórmula dentaria 3/3 I, 0-1/0-1 C, 3-4/3-4 P, 3/3 M, molarización de los premolares, reducción o desaparición del primer premolar, y dentición yugal compleja de tipo lofoselenodonta y muy hipsodonta adaptada a un régimen alimenticio basado fundamentalmente en gramíneas, por lo que se adquiere una capa secundaria de esmalte que protege la cavidad pulpar. En cuanto al esqueleto postcraneal, los équidos modernos muestran una simplificación de la extremidad anterior con la fusión de la ulna al radio, persistiendo únicamente el olécranon independiente. *Hipparion* retiene tres dedos en cada extremidad, aunque los laterales normalmente no alcanzaban el suelo en posición de reposo (MacFadden, 1984), mientras en *Equus* se produce una fuerte reducción de los dedos laterales hasta alcanzar la monodactilia (Fig. 2), aunque persisten unos metápodos laterales vestigiales (II y IV) unidos a la región proximal del metápodo central (Guérin, 1996a).

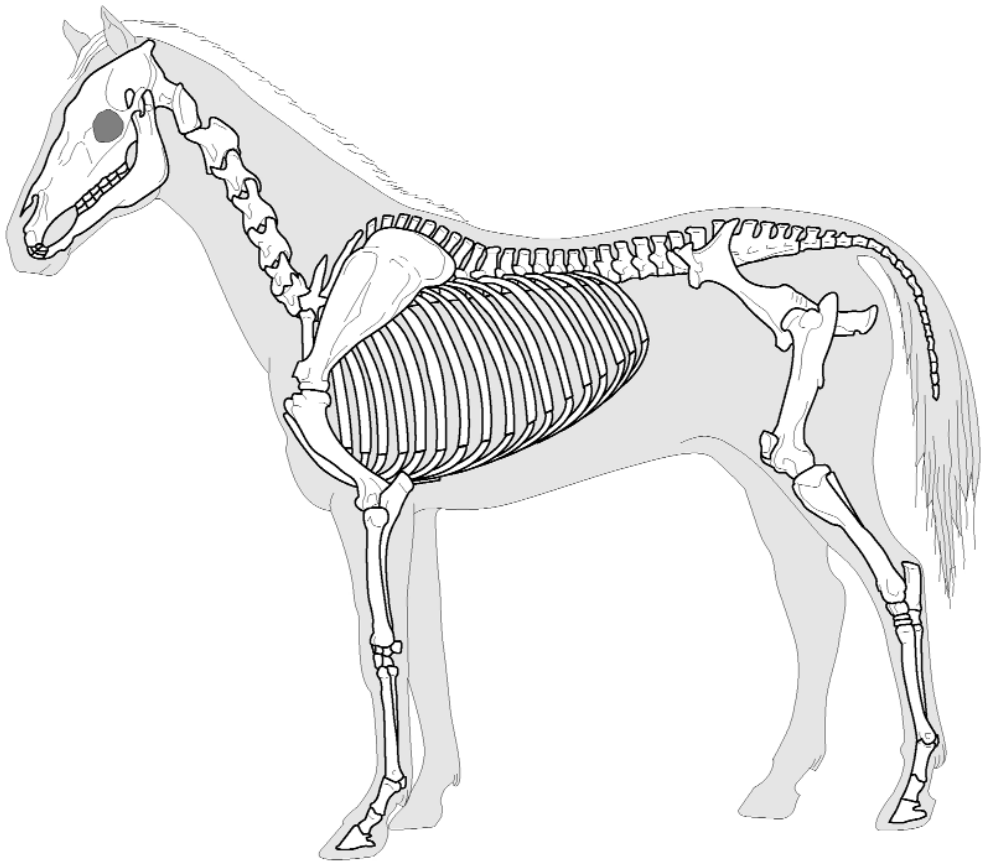


Figura 2. Esqueleto y contorno de caballo, *Equus caballus*. Tomado de Coutureau, modificado de Barone (1976) (<http://www.archeozoo.org/fr.>).

Pese a haber evolucionado y radiado desde el continente americano, los representantes de esta familia se extinguen en el Nuevo Mundo a finales del Pleistoceno, siendo reintroducidos por los nuevos colonizadores en épocas históricas.

Los équidos se clasifican en tres subfamilias (Alberdi y Cerdeño, 1995):

- Hyracotheriinae Cope, 1881 comprende formas primitivas del Eoceno ("*Eohippus*" e *Hyracotherium*).
- Anchitheriinae Osborn, 1910, con formas intermedias norteamericanas del Oligoceno que migran a Eurasia durante el Mioceno (*Mesohippus* o *Miohippus*, entre otros).
- Equinae Steinmann y Döderlein, 1890, donde se incluyen los équidos modernos norteamericanos que migraron durante el Mioceno y el Plioceno-Pleistoceno a Sudamérica y el Viejo Mundo (*Merychippus*, *Hipparion* o *Equus*).

Por el momento, en el yacimiento de Fonelas P-1 se han recuperado 136 fósiles pertenecientes a Equidae (*Equus* cf. *major*; Garrido, 2008a), los cuales constituyen un porcentaje del 95,8% de perisodáctilos identificados y un 22,8% del total de elementos identificables registrados (Garrido, 2006).

Género *Equus* Linneo, 1758.

En la actualidad el género *Equus* constituye el único representante de la familia Equidae, se engloba en la subfamilia Equinae Steinmann y Döderlein, 1890 y sus diferentes especies habitan siempre en territorios abiertos, tales como praderas, estepas o sabanas.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El género *Equus* se originó en Norteamérica hace unos 3,5-3,9 Ma, pero no es hasta el Plioceno superior, hace unos 2,6 Ma, cuando una radiación temprana de équidos monodáctilos hace su primera aparición en el continente euroasiático, representados por la especie *Equus livezovensis* (Lindsay *et al.*, 1980; Azzaroli, 1983). Los fósiles de *E. livezovensis* comparten ciertos caracteres primitivos con *Equus simplicidens* de Norteamérica y proporciones similares a *Equus stenonis*, una especie que aparece en Eurasia a finales del Plioceno, por lo que son generalmente conocidos como formas "estenonianas". Durante este periodo de tiempo aparece en el continente africano *Equus numidicus*, otro équido "estenoniano" derivado del tipo "*simplicidens*". Formas similares a las africanas, clasificadas como *Equus altidens*, se registran en el Pleistoceno inferior de Europa y Oriente Próximo.

A finales del Pleistoceno inferior se origina en Norteamérica otro grupo de équidos denominados "caballinos". Este nuevo grupo tiene su primer representante en la especie *Equus scotti*, la cual data de unos 0,9-0,7 Ma (Guérin, 1996a), aunque otros autores sugieren una cronología sustancialmente más antigua, con unos 2,5-1,9 Ma (Forsten, 1988). Los équidos "caballinos" aparecen en Eurasia y África durante el Pleistoceno medio, con formas como *Equus mosbachensis* o *Equus mauritanicus*.

El género *Equus* desaparece en el Nuevo Mundo y en gran parte de Eurasia y África hace unos 10.000 años, debido tanto a la influencia antrópica como a las fluctuaciones climáticas acontecidas. Sus poblaciones naturales se encuentran hoy en día restringidas a zonas muy concretas de Asia, donde habitan los últimos caballos salvajes (*Equus przewalskii*), kiangs (*Equus kiang*) y hemiones (*Equus hemionus*), y de África, donde persisten los asnos salvajes (*Equus asinus*) y las cebras (*Equus burchelli*, *Equus zebra* y *Equus grevyi*).

Caracteres anatómicos genéricos básicos

El cráneo de los representantes del género *Equus* muestra unas fosas lacrimales rudimentarias o ausentes, no presenta cresta sagital (Fig. 3), la fosa occipital para la inserción de los músculos de la nuca es pequeña y las fosas situadas inmediatamente por encima de los cóndilos occipitales se encuentran poco desarrolladas. En la mandíbula el proceso coronoides es bajo y la rama ascendente se orienta de manera oblicua hacia la región posterior. La fórmula dentaria es 3/3 I, 0-1/0-1 C, 3-4/3-4 P, 3/3 M. Las hembras normalmente carecen de caninos. El primer premolar deciduo es vestigial (*diente de lobo*) y suele conservarse en la serie dentaria superior, aunque en ocasiones también se encuentra en la inferior. La dentición es, en general, muy hipsodonta. Los yugales superiores muestran un protocono conectado al protolofo por un estrecho istmo y fosetas con escasos pliegues en el esmalte. Los yugales inferiores presentan un lazo oval bien desarrollado, el prefléxico muestra unos brazos desiguales, donde el distal es más largo que el mesial, y el postfléxico presenta un desarrollo variable. El talónido de M₃ se encuentra dividido.



Figura 3. Cráneo de cebra de Burchell, *Equus burchelli*.

En cuanto al esqueleto postcraneal la ulna se encuentra completamente fusionada al radio y suele ser discontinua en su diáfisis, las extremidades son siempre monodáctilas con total ausencia de dedos laterales, y los metápodos laterales (II y IV) son muy rudimentarios y no alcanzan más de los dos tercios proximales de la longitud del metápodo central. Las terceras falanges presentan una escotadura mediana anterior poco desarrollada (Churcher y Richardson, 1978).

La especie presente en Foneas P-1 pertenece al grupo de los équidos "estemonianos" o "cebroides", aunque su dentición muestra un mosaico de caracteres anatómicos con ciertos rasgos típicos de los équidos "caballinos" (Garrido, 2008a). Han sido descritos una serie de criterios anatómicos que permiten diferenciar los équidos "estemonianos" de aquellos de tipo "caballino" (Eisenmann, 1992; Guérin, 1996a). Los primeros, que comprenden los actuales asnos y cebras, están caracterizados por poseer una escotadura naso-incisiva profunda y una dentición que muestra ciertos caracteres primitivos. Los yugales superiores presentan un parastilo y un mesostilo estrechos, simples y redondeados, con caras interestilares planas o convexas y un protocono corto, cuyo lóbulo mesial se encuentra poco prolongado. Los yugales inferiores muestran un linguaflexido en forma de V (Fig. 4). El otro grupo de équidos, denominados "caballinos" o caballos verdaderos, se caracterizan por poseer un cráneo con un occipital estrecho, frontal amplio, órbitas retrasadas y región maxilofacial larga y ancha. Los dientes yugales superiores portan un protocono alargado y el linguaflexido de los yugales inferiores presenta forma de U (Fig. 4).

El esqueleto postcraneal está a su vez menos evolucionado en los équidos "estemonianos" que en los "caballinos", ya que en los primeros la ulna se encuentra menos atrofiada, la superficie articular distal de los metápodos es más estrecha, los metatarsianos son más cortos en relación con los metacarpianos y los

relieves de articulación entre los metápodos y las primeras falanges son más prominentes que en las especies de tipo "caballino" (Prat, 1980).

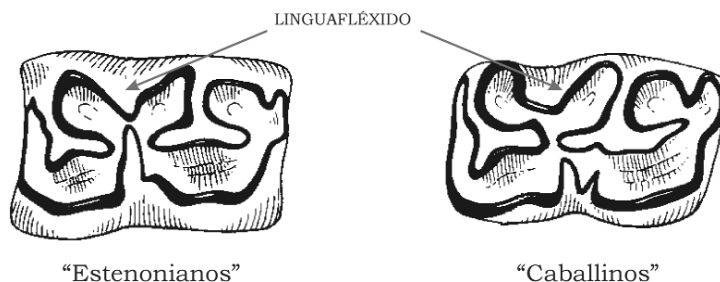


Figura 4. Comparación de la forma del linguaflexido en los yugales inferiores de *Equus*. Modificado de Mac Fadden (1992).

Especies actuales y fósiles

Como se comentó previamente, el género *Equus* constituye el único representante de la familia Equidae que ha alcanzado la época actual, reconociéndose 8 especies clasificadas en 6 subgéneros (Nowak, 1999):

Subgénero *Asinus* Gray, 1822.

Equus asinus Linnaeus, 1758 (asno salvaje africano).- Habita el norte de África hasta Mesopotamia. La domesticación ha provocado su extensión por todo el planeta. Algunos autores prefieren utilizar la terminología *Equus africanus* (Fitzinger, 1857) para la especie salvaje y *Equus asinus* para la forma doméstica (Groves, 1986; Guérin, 1996a).

Subgénero *Hemionus* Stehlin y Graziosi, 1935.

Equus hemionus Pallas, 1775 (hemión, onagro o kulán).- Habita en desiertos y estepas desde Ucrania y la Península Arábiga hasta Manchuria e India.

Equus kiang Moorcroft, 1841 (kiang).- Habita en la región del Himalaya, Tíbet y territorios montañosos de China.

Subgénero *Equus* Linnaeus, 1758

Equus caballus Linnaeus, 1758 (caballo salvaje).- Originariamente habitó zonas esteparias de Polonia, Hungría y Mongolia. En la actualidad su domesticación ha provocado que se encuentren caballos salvajes distribuidos por todo el planeta, existiendo poblaciones de cimarrones en muchos lugares del mundo. Algunos autores optan por referirse a las formas salvajes extinguidas a principios del siglo XIX en Rusia central y Ucrania como *Equus ferus* Boddaert, 1785 (tarpán), y a la forma de Mongolia como *Equus przewalskii* Poliakov, 1881 (caballo de Przewalski) (Groves, 1986; Eisenmann, 1991; Guérin, 1996a).

Subgénero *Dolichohippus* Heller, 1912.

Equus grevyi Oustalet, 1882 (cebra de Grevy).- Se distribuye por Etiopía, Somalia y Norte de Kenia.

Subgénero *Hippotigris* Smith, 1841.

Equus zebra (Linnaeus, 1758) (cebra de montaña sudafricana).- Habita territorios montañosos de Angola, Namibia y Sudáfrica.

Subgénero *Quagga* Shortridge, 1934.

Equus burchelli Gray, 1823 (cebra de Burchell).- Se encuentra en territorios abiertos desde el sur de Etiopía hasta Sudáfrica y Angola.

Equus quagga Gmelin, 1788 (quagga).- Se trata de una cebra sudafricana extinguida a principios del siglo XX.

En cuanto a las especies fósiles, y tras una revisión del género desde su aparición en el continente europeo, se puede afirmar que el Villafranchiense es el periodo de tiempo que más dificultad presenta a la hora de establecer diferencias entre los équidos que habitaron esta región, habiendo sido descritas numerosas especies que más tarde han sido simonimizadas por ciertos autores o clasificadas como subespecies por otros. Parece que existen multitud de discrepancias entre los diferentes especialistas en la determinación específica de los fósiles registrados en la mayoría de yacimientos euroasiáticos de cronología villafranchiense. Aun así, es posible constatar la existencia durante el Plio-Pleistoceno de dos grupos anatómicamente diferenciables entre sí, ambos "estenonios" (Eisenmann, 1999):

- El grupo de los équidos tipo "stenonis", caracterizados por presentar un cráneo con una profunda escotadura nasoincisiva; yugales superiores grandes con protocono corto; yugales inferiores con lazo oval de patrón primitivo; zeugópodo (radio y tibia) significativamente más largo en relación a la longitud del autópodo (metacarpianos y metatarsianos); metápodos con diáfisis y epífisis distales anchas y aplanadas; metacarpianos más largos en relación con la longitud de los metatarsianos; primeras falanges posteriores más largas que las anteriores y, en general, proporciones no demasiado cursoriales. Este grupo incluiría todas las formas conocidas de *E. stenorhinus*, así como los registros de El Rincón, Chiljac, Olivola, Matassino, Selvella, Casa Frata, Dmanisi y Sainzelles.
- El grupo de los équidos tipo "simplicidens", en el cual el tamaño de la dentición es muy variable, siendo grande en *Equus simplicidens* y *Equus numidicus*, y relativamente pequeña en *Equus granatensis* y *Equus altidens*. Los yugales superiores también muestran variedades morfológicas, existiendo especímenes con protoconos alargados en *Equus altidens altidens* y muy cortos en *Equus altidens granatensis*. La diferencia de longitud entre el zeugópodo y el autópodo es menor, y las primeras falanges posteriores suelen ser más cortas que las anteriores. Los metacarpianos presentan epífisis distales con un gran diámetro antero-posterior (DAP) y, en general, proporciones mejor adaptadas a la carrera. La relación entre metacarpianos y metatarsianos también es variable, ya que mientras en *Equus hydruntinus* y *Equus hipparionoides* el Mt III es mayor que el Mc III, en el équido registrado en Venta Micena y Pirro Nord y en *Equus altidens* de Süssenborn el Mc III es más largo que el Mt III. Dentro de este grupo se incluiría también la especie *Equus numidicus* de Ain Boucherit, la forma registrada en Tegelen [*Equus major* según Alberdi *et al.* (1998)], *Equus hipparionoides* de Akhalkalaki y parte del material fósil registrado en Huélago. También se podrían incluir en este grupo *Equus tabeti* de Ain Hanech y *Equus hydruntinus* (Eisenmann, 1999).

A continuación se añade una relación de los équidos fósiles de tipo "estenoniano" más importantes que han poblado los continentes euroasiático y africano desde su aparición en el Villafranchiense medio. Debido a la dificultad que representa seleccionar los criterios establecidos por los diferentes especialistas a la hora de clasificar los fósiles atribuidos a este género, se ha optado por seguir las pautas taxonómicas

mayoritariamente aceptadas, aunque no siempre ha sido posible llegar a un consenso entre las diferentes teorías publicadas. No se añaden a esta clasificación los équidos de tipo "caballino" ni los asnos por quedar fuera de los objetivos de este trabajo.

Equus simplicidens Cope, 1892.- Especie norteamericana registrada en Hagerman (Idaho), localidad con unos 3,4 Ma de antigüedad (Repenning, 1987). En un principio fue relacionada con la especie europea *Equus stenonis*, aunque más tarde se ha observado que *E. simplicidens* presenta una serie de caracteres anatómicos propios, como una escotadura nasoincisiva mucho más corta, unas coanas muy largas y estrechas y un borde posterior del palatino muy separado de la escotadura del vómer (Forsten y Eisenmann, 1995). En los yugales inferiores el ectoflécido es siempre profundo en los molares y, en determinados especímenes, también en los premolares. Los metápodos son gráciles y presentan DAP mayores que en *E. stenonis*, en particular las epífisis distales (Eisenmann y Karchoud, 1982). Al igual que ocurre en los actuales hemiones (*Equus hemionus*), las terceras falanges son muy estrechas y las primeras falanges posteriores son mucho más cortas que las anteriores. La gracilidad de sus huesos indica que *E. simplicidens* estuvo bien adaptado a climas secos, la reducción de sus terceras falanges permite inferir que esta especie caminó sobre sustratos duros y las proporciones cursoriales de sus miembros indican que pobló habitats abiertos (Eisenmann, 1999). *E. simplicidens* nunca alcanzó el continente europeo, aunque los metápodos registrados en los yacimientos de Huélago, Venta Micena y Tegelen muestran proporciones cercanas a esta especie, por lo que son conocidos como caballos de tipo "simplicidens".

Equus livenzovensis Baigusheva, 1978.- Representa el primer caballo monodáctilo que alcanza los ecosistemas euroasiáticos, estando representado en yacimientos de Rusia (Liventzovka, Khapry y Morskaja), Italia (Montopoli y San Giacomo) y Rumania (Valea Graunceanului) (Baigusheva, 1978; Bolomey, 1965; Azzaroli, 1965, 1982, 1990 y De Giuli, 1972). En la Península Ibérica ha sido citado en El Rincón, Huélago y posiblemente también en Barranco de Cañuelas 1a (Granada) (Alberdi y Ruiz-Bustos, 1989). No obstante, existen ciertas discrepancias en estas determinaciones, ya que el équido procedente de los yacimientos de Valea Graunceanului y Montopoli ha sido clasificado posteriormente como *E. athanasioui* (Forsten, 1999) y Eisenmann (1999) sugiere que los metacarpianos registrados en Huélago pertenecen a una especie distinta de la que aparece en El Rincón. Para Forsten (1998) las determinaciones de *E. livenzovensis* en Italia y España son erróneas, y esta especie no guardaría relación alguna con el resto de caballos "estenonios" europeos conocidos. La forma registrada en Huélago correspondería por tanto a *E. cf. altidens* (Forsten, 1999). *E. livenzovensis* representa una de las especies de mayor tamaño de Eurasia, descrita por Baigusheva en 1964 bajo el nombre de *E. robustus* Pomel, 1853 en el yacimiento ruso de Liventzovka, en el cual aparecería coexistiendo con otras dos especies de équidos (Forsten, 1998). *E. livenzovensis* muestra un forámen palatino posterior situado a nivel del mesostilo del tercer molar y una fosa lacrimal preorbitaria. Los caracteres dentarios son de tipo "estenoniano", ya que presenta unos yugales superiores con protocono corto y mesostilos sin presencia de surco alguno. Los ectoflécidos de los molares inferiores son profundos y el istmo se encuentra reducido. Los metápodos son esbeltos y muy largos, aunque no llegan a alcanzar el tamaño de *E. major*. Las primeras falanges anteriores son casi tan largas como las posteriores, ambas más largas que en *E. stenonis*, mientras que las segundas falanges son más cortas que en esta última especie. *E. livenzovensis* derivaría de un inmigrante americano desconocido, de talla algo mayor que la de *E. simplicidens*, habiéndose estimado en unos 160 cm de altura en la cruz (Eisenmann, 1995).

Por el contrario, para otros autores *E. livenzovensis* no guarda relación directa con otros caballos fósiles conocidos, excepto con el material procedente de Psekups en el Cáucaso descrito como *Equus major* cf. *euxinus* (Samson, 1975), con ciertos "estenonianos" asiáticos (Khilok en Rusia y Nalaikha en Mongolia) y con *Equus sanmeniensis* de Nihowan (Forsten, 1998, 1999).

Equus sanmeniensis Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930.- Especie de gran tamaño proveniente de Nihowan (China). Se trata de un équido con cráneo de base estrecha y corta, ángulo basifacial amplio, inclinación del occipital intermedia entre caballos y asnos, nasales robustos y escotadura nasal profunda. El esmalte dental se encuentra poco plegado. DP¹ es largo y está generalmente presente. En los yugales superiores el mesostilo es muy estrecho y simple, el protocono es ancho y aplanado con un surco mediano y los bucles de los molares inferiores son redondeados y simples. Los miembros son relativamente gráciles en relación con la robustez del cráneo. Esta especie posee unas órbitas muy retrasadas (Alberdi *et al.*, 1998) y según Eisenmann (1980) guardaría un gran parecido con *E. simplicidens* de Norteamérica.

Equus stenorius Cocchi, 1867.- Especie descrita por primera vez en el Valdarno superior italiano, donde se encuentra la subespecie nominal *E. stenorius stenorius* De Giuli, 1972, la cual se registra a su vez en varios yacimientos franceses (Viret, 1954; Prat, 1980). Se trata de un équido de mediano a gran tamaño con un cráneo que presenta una escotadura nasoincisiva extremadamente profunda que se extiende caudalmente hasta la altura de los terceros premolares (Azzaroli, 1965; De Giuli, 1972). Los premaxilares son alargados, con un gran diastema entre los caninos y la serie yugal, y el neurocráneo es relativamente pequeño en comparación con la longitud total del cráneo (Alberdi *et al.*, 1998). Esta especie se diferencia de *E. livenzovensis* por la presencia de unos forámenes preorbitales poco desarrollados y unos forámenes palatinos posteriores desplazados caudalmente, ubicándose a la altura del tercer molar. En lo que respecta a su dentición superior *E. stenorius* posee un protocono corto, similar a *E. livenzovensis* aunque de menor tamaño, y un esmalte fuertemente plegado. La sínfisis mandibular es larga y estrecha (Azzaroli, 1965). Los yugales inferiores poseen un metacónido redondeado y un metastilido ligeramente agudo (Eisenmann *et al.*, 1988), el linguaflexido presenta forma de V y el ectoflexido es profundo, aunque en los molares esta profundidad es sustancialmente menor, carácter que se interpreta como evolucionado en la familia Equidae (Eisenmann, 1999). Las diáfisis y las epífisis distales de los Mc III y Mt III son anchas y aplanadas, esto es, la diferencia entre los diámetros transversal y antero-posterior son sustanciales, y las primeras falanges posteriores son aproximadamente de la misma longitud que las anteriores. Prat (1964) es el primero que utiliza subespecies para diferenciar los dos caballos registrados en los yacimientos franceses de Saint Vallier y Senèze, donde aparecerían las subespecies *Equus stenorius vireti* y *Equus stenorius senezensis*, respectivamente. Aunque posteriormente han sido descritas numerosas subespecies de *Equus stenorius*, es importante destacar que no existen variaciones significativas entre ellas y que estas carecen por completo de significado en términos biológicos y por tanto no deberían ser utilizadas como marcadores bioestratigráficos (Forsten, 1999). Algunas de estas subespecies han sido más tarde propuestas como especies independientes (Alberdi *et al.*, 1998), como *E. stenorius livenzovensis* Baigusheva, 1968 y *E. stenorius senezensis* Prat, 1964. A continuación se citan algunas de las subespecies creadas con registros fósiles locales:

Equus stenorius stenorius De Giuli, 1972.- Subespecie nominal con patrón dental típicamente "estenoniano", miembros más cortos que *E. livenzovensis* y *E. major* aunque de mayor tamaño

y constitución más esbelta que *E. stenorhis vireti*, con unos 150 cm de altura en la cruz (De Giuli, 1972). Aparece en Olivola y Matassino en Italia (De Giuli, 1972), en los yacimientos granadinos de Cortijo de Tapia y Cortes de Baza 1 (Bonadonna y Alberdi, 1987; Alberdi y Ruíz-Bustos, 1989) y en la cuenca del Tajo en Toledo (Alfárez, 1978; Alberdi *et al.*, 1998), aunque este último ejemplar es atribuido por Forsten (1999) a *E. cf. altidens*. Los ejemplares de Olivola y Matassino han sido reclasificados recientemente por Caloi (1997), quien crea para estos materiales una nueva "subespecie" denominada *Equus stenorhis olivolanus*, aunque no difieren de manera sustancial del resto de fósiles atribuidos a la subespecie nominal (Forsten, 1999).

Equus stenorhis vireti Prat, 1964.- Forma típica del Villafranchense medio y principios del Villafranchense superior (Prat, 1980). Corresponde a un équido robusto de talla media, con unos 135-155 cm de altura en la cruz (Guérin, 1996a). Los premolares superiores presentan estilos más anchos que la subespecie nominal (Alberdi *et al.*, 1998). Presenta metápodos macizos y terceras falanges muy anchas, a la vez que muestra una serie de caracteres primitivos como son el gran desarrollo de la quilla articular distal en los metápodos o el aumento de la faceta articular para el trapezoide. Debido a la reducción que presentan los segmentos distales de sus miembros se relaciona con un ambiente húmedo y boscoso de sustrato blando (Eisenmann, 1984). *E. s. vireti* fue descrito por primera vez en el yacimiento francés de Saint Vallier (Viret, 1954; Prat, 1964, 1980), aunque también ha sido citado en otras localidades francesas como Cornillet, Saint Vidal, La Roche Lambert y Le Coupet. En Grecia aparece registrado en Dafnero-1 (Koufos y Kostopoulos, 1993). También ha sido recientemente citado en la localidad Búlgara de Varshets (Spassov, 2000). En la Península Ibérica ha sido identificado en el yacimiento granadino de Fuente Nueva (Alberdi y Ruíz-Bustos, 1989) y con ciertas dudas en Valdeganga I y III (Bonadonna y Alberdi, 1987).

Equus stenorhis guthi Boeuf, 1986.- Se trata de un équido de constitución intermedia entre la subespecie nominal (más esbelta) y *E. s. vireti*. A su vez, su anatomía presenta caracteres intermedios entre ambas, ya que mientras su dentición se asemeja anatómicamente a *E. s. vireti*, aunque es de mayor tamaño y con protocono más corto (Eisenmann, 1999), los miembros se aproximan más a *E. s. stenorhis* (Alberdi *et al.*, 1998). *E. s. guthi* fue descrito en el yacimiento francés de Chiljac (Boeuf, 1986) y posiblemente también se halla representado en Blassac-La-Gironde (Prat, 1980). En la Península ibérica se han hallado fósiles pertenecientes a esta subespecie en el yacimiento de La Puebla de Valverde (Alberdi *et al.*, 1998), inicialmente descritos como *Equus stenorhis cf. vireti* (Gautier y Heinz, 1974) y más tarde como una nueva subespecie denominada *E. stenorhis pueblensis* (Caloi, 1997). De tener significado bioestratigráfico, *E. s. guthi* cubriría cronológicamente el Villafranchense final (Pleistoceno inferior) (Bonadonna y Alberdi, 1987).

Equus stenorhis mygdoniensis Koufos, 1992.- Corresponde a una subespecie de pequeño tamaño, series dentarias cortas con protocono reducido y metápodos gráciles (Guérin, 1996a), descrita en el Villafranchense final-Pleistoceno medio basal de Gerakarou en la Macedonia griega. Para Koufos (1992) esta subespecie se encuentra a su vez representada en los yacimientos griegos de Krimni 1, Krimni 2, Riza 1 y Riza 2. Ciertos autores no consideran la validez taxonómica de esta subespecie (Alberdi *et al.*, 1998). Para Forsten (1999) estos fósiles, a excepción de los ejemplares procedentes de Riza, no son en absoluto representantes de *E. stenorhis*, sino que estarían relacionados con *E. stehlini* o incluso podrían incluirse dentro del rango de variación de *Equus altidens*.

Equus senezensis Prat, 1964.- Équido "estemoniano" con un patrón dental similar a *E. stenonis*, con protocono corto y de menor tamaño que *Equus stenonis vireti*. *Equus senezensis* muestra caracteres evolucionados en los metápodos, los cuales presentan una gracilidad intermedia entre *E. stenonis* y *E. altidens*, y un menor desarrollo de la quilla distal. Asimismo, la primera falange revela otro carácter evolucionado: la reducción del *trigonum phalangis*. Han sido descritas dos subespecies basándose en su distribución geográfica: *Equus senezensis senezensis* y *Equus senezensis stehlini* (Alberdi *et al.*, 1998):

Equus senezensis senezensis Prat, 1964.- Descrita en la localidad francesa de Senèze como subespecie de *E. stenonis* (Prat, 1964). Alberdi *et al.* (1998) atribuyen estos fósiles a una especie independiente, constituyendo la subespecie nominal de la misma. Ya Eisenmann (1980) observa que el équido representado en Senèze presenta un frontal más ancho, unas órbitas más adelantadas y un cráneo más alto que el resto de subespecies de *E. stenonis*. Se trata de una forma "estemoniana" de mayor tamaño y constitución más grácil que *E. s. stehlini*, habiéndose estimado su altura en la cruz en unos 140 cm. (Kurtén, 1968).

Equus senezensis stehlini (Azzaroli, 1965).- Descrita en un principio como *E. stehlini* y posteriormente atribuida a una nueva subespecie de *E. senezensis* (Alberdi *et al.*, 1998). Presenta un tamaño pequeño, con un protocono muy corto en los yugales superiores y profundos ectofléxidos en los inferiores. Los miembros son más cortos que en *E. stenonis* y la principal diferencia con la subespecie nominal es el reducido tamaño que presentan sus metápodos. Este taxón ha sido registrado en varios yacimientos italianos del Valdarno superior (Casa Frata, L'Inferno y Farneta) y también ha sido citado en Georgia en niveles más recientes (Gabunia y Vekua, 1989). Forsten (1999) atribuye el équido registrado en Pirro Nord a *E. stehlini* y no a *E. altidens* como proponen otros autores (Alberdi *et al.*, 1988).

Equus athanasiui Samson 1975.- Especie descrita por primera vez sobre el material procedente del yacimiento de Valea Graunceanului, en Rumania, el cual había sido anteriormente clasificado como *E. stenonis* (Radulesco y Samson, 1962; Bolomey, 1965). Se trata de una especie de mayor tamaño que *E. stenonis*, aunque no alcanza las grandes dimensiones de *E. major* y *E. süssenbornensis* (Samson, 1975). Las proporciones de sus metápodos se muestran similares a aquellas presentes en *E. stenonis*. Su dentición superior, tal como ocurre en *E. stenonis*, presenta un protocono corto. Forsten (1999) identifica esta especie entre los materiales procedentes de varios yacimientos británicos (Forest Bed, East y West Runton, Sidestrand, Bacton, Pakefield y Overstrand) y en Oosterschelde (Holanda), ejemplar clasificado anteriormente como *E. cf. robustus* (Hooijer, 1953). En la Península Ibérica estaría representado en El Rincón, clasificado anteriormente como *E. livenzovenssis* (Alberdi *et al.*, 1997) y en Francia se encontraría presente en Pardines y Ceyssaguet, materiales que habrían sido determinados previamente como *E. stenonis* (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930), *E. cf. bressanus* (Prat, 1968) y *E. suessenbornensis* (Prat, 1980). Forsten (1999) atribuye a esta misma especie los fósiles procedentes de Montopoli [clasificados por Azzaroli (1990) como *E. livenzovenssis*], Baraolt Capeni en Rumania [anteriormente descritos como *Macrohippus sylvarum* por Kretzoi (1938)], Península de Taman en Rusia [asignados por Gromova (1949) a *E. suessenbornensis*] y Sandalja I en Croacia [descritos como *E. stenonis* por Malez *et al.* (1992)]. No obstante, la identidad de esta especie no es reconocida por Alberdi *et al.* (1998; 2001), quienes sitúan a *E. athanasiui* como un sinónimo reciente de *E. livenzovenssis*.

Equus major Depéret, 1893.- Se trata del équido "estemoniano" de mayor tamaño conocido, mayor incluso que *E. livezovensís*, aunque su morfología no difiere de forma importante de *E. stenonis* (Forsten, 1999). *E. major* ha sido citado en varios yacimientos de Francia como Chagny (Viret, 1954), Pardines, Le Coupet, Senéze y Blassac la Gironde (Prat, 1980) y también en Holanda en el yacimiento de Tegelen (Viret, 1954), en Alemania en Schernfeld (Musil, 1992), en Rumanía en Oasele y Malusteni (Samson, 1975) y probablemente también se encuentre en el Valdarno superior italiano y en Inglaterra (East Runton y Norfolk) (Azzaroli, 1990), aunque esta última cita permanece dudosa para Caloi y Palombo (1987) quienes optan por la posibilidad de que este material pertenezca a un tipo "*suessenbornensis*". La distribución bioestratigráfica sugerida para *E. major* abarcaría edades comprendidas entre 2,2 y 1,7 Ma (Musil, 1992). Los caracteres dentarios de *E. major* son típicamente "estemonianos" ya que, por ejemplo, en su dentición superior es posible observar la presencia de un protocono corto y un pliegue caballino bien desarrollado. No obstante, esta especie muestra determinados caracteres evolucionados que recuerdan a los équidos de tipo "caballino", como unos dientes de gran tamaño con pliegues de esmalte derivados y una región distal del protocono más desarrollada. *E. major* fue considerado durante algún tiempo el primer inmigrante europeo del género *Equus* (Kurtén, 1968). El équido registrado en Fonelas P-1 presenta importantes afinidades con este taxón (Garrido, 2008a).

Equus suessenbornensis Wüst, 1900.- Se trata de una especie de gran tamaño en la que se puede observar una combinación única de caracteres "estemonianos" y "cabalinos" como son por un lado un protocono alargado con bordes linguales cóncavos y por otro la presencia de mesostilos grandes provistos de surcos en los premolares. En los molares, sin embargo, los estilos son simples. En los dientes yugales inferiores se observan estructuras cingulares, pudiéndose apreciar un ligero protostílido. *Equus suessenbornensis* aparece registrado en Alemania (Süssenborn y Voigtstedt) (Musil, 1965, 1969), Italia (Slivia, Bucine, Monte Tenda y Venosa) (Caloi y Palombo, 1987; Alberdi *et al.*, 1988), Francia (Ceyssaget y Solhilac) (Prat, 1980), Ucrania (Tiraspol) (Gromova y Dubrovo, 1975), Rumania (Samson, 1975) y Georgia (Akhalkalaki) (Vekua, 1962). En la Península Ibérica ha sido citada en los yacimientos granadinos de Huéscar y Cúllar de Baza-1 (Alberdi y Ruíz-Bustos, 1989), aunque Forsten (1999) no comparte esta última determinación y atribuye el material de Cúllar de Baza a la especie *E. athanasiui*. Esta especie podría representar un descendiente directo de *E. major* (Grossouvre y Stehlin, 1912). Aunque Gromova (1949) incluye a *E. suessenbornensis* dentro del grupo de los "cabalinos", actualmente y debido a la morfología que presentan sus dientes yugales inferiores se incluye preferentemente dentro del grupo "estemoniano" (Forsten, 1999).

Equus apolloniensis Koufos, Kostopoulos y Sylvestrou, 1997.- Especie intermedia entre las formas típicas de *Equus stenonis* y los caballos del Pleistoceno medio inferior (*Equus ex. gr. E. suessenbornensis*). Aparece registrada en el yacimiento griego de Apollonia y representa una forma de gran tamaño con determinados caracteres "estemonianos", como la acusada profundidad de la escotadura nasoincisiva, una fosa para la inserción del músculo bucinador bien desarrollada, una cápsula craneal pequeña, unos amplios arcos cigomáticos que discurren paralelos al plano sagital, abultamientos central y supraorbital en la región frontal, un linguaflexido en forma de V y un lazo oval "estemoniano". La reducida longitud palatina junto con la elevada longitud de las coanas y la relativa anchura bicondilar que presenta *E. apolloniensis* relaciona esta especie con las actuales cebras africanas *Equus grevyi* y *Equus zebra*. En lo que a la dentición superior se refiere y a diferencia de otras formas "estemonianas" *E. apolloniensis* muestra un protocono alargado con una clara indentación lingual. Esta

característica parece indicar que se trata de una forma intermedia entre los típicos caballos villafranquienses y las primeras formas galerienses (Koufos *et al.*, 1997).

Equus altidens von Reichenau, 1915.- Pequeño équido "estemoniano" presente en Europa desde el final del Villafranquiense hasta el Galerense temprano (Pleistoceno medio basal). La dentición se caracteriza por presentar coronas altas, yugales superiores con protocono de forma variable (pudiendo presentar o no indentación lingual) y un lóbulo distal más alargado que en *E. stemonis*. El surco postprotoconal es profundo y el pliegue caballino se encuentra frecuentemente obliterado, incluso en dientes con ligero desgaste. *E. altidens* presenta metápodos y falanges más alargados y gráciles que el resto de formas "estemonianas" y el estilópodo y el zeugópodo son también en general más esbeltos. Esta especie ha sido considerada el ancestro del "asno europeo", *E. hydruntinus* (Musil, 1975; Forsten, 1990). Actualmente se reconocen dos subespecies: *Equus altidens altidens* y *Equus altidens granatensis* (Alberdi *et al.*, 1998):

Equus altidens altidens von Reichenau, 1915.- Subespecie nominal con metápodos más largos que *Equus altidens granatensis*. Se encuentra distribuida en Europa desde el final del Villafranquiense al Galerense temprano (Pleistoceno medio basal). Ha sido registrada en Süssenborn (Alemania) (Musil, 1969), Pirro Nord, Selvella, Venosa y Ponte Galeria (Italia) (Caloi y Palombo, 1987; De Giuli, 1986; Alberdi *et al.*, 1988) y Solilhac (Francia) (Prat, 1968). Posiblemente también esté presente en Rumania (Samson, 1975), Hungría y Rusia (Forsten, 1986). En la Península Ibérica ha sido citada en Cúllar de Baza y Huéscar (Alberdi y Ruíz-Bustos, 1989). Asimismo esta especie ha sido citada en el yacimiento de Quibas (Montoya *et al.*, 1999) y en Atapuerca TD 6 (Made, 1999), aunque la escasez de los restos no permite determinar el material a nivel subespecífico.

Equus altidens granatensis (Alberdi y Ruíz-Bustos, 1985).- En un principio descrita en el yacimiento granadino de Venta Micena como *Equus stemonis granatensis*, este material es asignado por Caloi y Palombo (1987) a *E. altidens*. En cualquier caso se trata de una especie de menor tamaño que *E. altidens altidens* con caracteres dentarios típicamente "estemonianos", como es la presencia de un protocono muy corto en forma de doble nudo, similar a la especie tipo, aunque con un lóbulo distal más pronunciado. Los huesos de los miembros son más gráciles que en otras subespecies "estemonianas". Para Eisenmann (1999) el material registrado en Venta Micena merecería una especie independiente (*Equus granatensis*) debido a la reducida longitud del protocono. *E. altidens granatensis* aparece en varios yacimientos de la Península Ibérica como Venta Micena, Láchar y Fuensanta (Alberdi y Ruíz-Bustos, 1989) y en el yacimiento francés de Sainzelles (Prat, 1968). Esta subespecie presentaría una distribución bioestratigráfica comprendida entre el Villafranquiense final y el Galerense temprano (Pleistoceno medio basal).

Equus petraloniensis Tsoukala 1989.- Especie de pequeño tamaño descrita por Tsoukala (1989) a partir del registro fósil procedente de Petralona (Grecia). Para Forsten (1999) este material no difiere de manera sustancial del material asignado a *E. altidens*, incluyéndolo por tanto como perteneciente a esta última especie.

Equus wuesti Musil 2001.- Especie descrita por vez primera en el yacimiento alemán de Untermassfeld. Previamente Forsten (1999) había identificado la forma registrada en este yacimiento como *E. cf.*

altidens, sugiriendo que podría estar relacionada con aquellas registradas en Huélago y Liventzovka, o incluso con las formas asiáticas halladas en Nalaikha (Mongolia) y Nihowan. Según Musil (2001) el material de Untermassfeld presenta caracteres comunes con *E. altidens* del yacimiento de Süssenborn, aunque difiere de éste suficientemente como para representar una especie distinta, probablemente una forma ancestral de *E. altidens*.

Equus hydruntinus Regalia, 1904.- Denominado erróneamente como “asno europeo”, *E. hydruntinus* no guarda relación alguna con los verdaderos asnos sino que constituye el último representante del linaje “estoniano” en Europa (Davis, 1980). *E. hydruntinus* aparece en el Pleistoceno medio (Forsten, 1990), hallándose en yacimientos como Chatillon-St. Jean en Francia (Prat, 1968), Ehringsdorf en Alemania (Musil, 1975), Binagadi en Azerbayán (Gadziev, 1953), Dorogi Köfylke en Hungría (Prat, 1968), Kazajistán (Hisarova, 1963) e incluso en el Pleistoceno superior del Norte de África (Churcher, 1972), extinguiéndose durante el Holoceno. Esta especie difiere en su morfología dentaria de los asnos y hemiones, ya que posee unos yugales superiores de protocono corto y ancho y un profundo ectofléxido en sus yugales inferiores, caracteres que lo aproximan a *E. stenorhinus*. Los metápodos son largos y esbeltos, con epífisis estrechas y diáfisis robustas, a diferencia de los verdaderos asnos (Forsten, 1990). Tanto Gromova (1949) como Gadziev (1953) sugieren que *E. hydruntinus* pertenece a un nuevo subgénero, y Radulesco y Samson (1962) establecen el género *Hydruntinus* para albergar esta especie. *E. hydruntinus* es considerado un descendiente directo de *E. altidens* (Musil, 1975; Forsten, 1990).

Equus numidicus Pomel, 1897.- Équido de tamaño mediano y protocono corto, especialmente el lóbulo distal. Los pliegues del esmalte son pequeños y sencillos y no aparece pliegue caballino. El linguaflexido es poco profundo, simple y en forma de V. *E. numidicus* pertenece al tipo “simplicidens” y se han registrado fósiles del mismo en varios yacimientos africanos como Ain Boucherit, Omo, Olduvai y Este de Turkana (Guerrero-Alba y Palmqvist, 1997).

Equus tabeti Arambourg, 1970.- Se trata de un équido “estoniano” históricamente relacionado con los asnos salvajes (Arambourg, 1970). Sin embargo, Forsten (1990) revisa los asnos del Viejo Mundo concluyendo que *E. tabeti* no guarda relación alguna con éstos, sino que presenta caracteres “estonianos” como son un profundo ectofléxido y unos metápodos largos y esbeltos (Eisenmann, 1979). Posiblemente *E. tabeti* derive de *E. numidicus*, ya que mantiene las mismas características morfológicas que su predecesora, aunque presenta un tamaño menor (Guerrero-Alba y Palmqvist, 1997). Fósiles pertenecientes a esta especie aparecen en los yacimientos de Ain Hanech y Ubeidiyah.

Equus oldowayensis Hopwood, 1937.- Especie identificada en los yacimientos de Olduvai y Omo (Cooke, 1963), es considerada descendiente de *E. stenorhinus* y relacionada filogenéticamente con la actual cebría de Grevyi (*E. grevyi*), derivada a su vez de *E. stenorhinus* o de una forma cercana, posiblemente *E. numidicus* (Churcher y Richardson, 1978).

Equus capensis Broom, 1909.- Entre 1909 y 1950 fueron descritas en Sudáfrica 20 especies distintas pertenecientes todas ellas al género *Equus*. De éstas 20, 5 fueron más tarde asignadas a la actual cebría de Burchell *Equus burchelli*, y el resto fueron consideradas pertenecientes a una única especie: *Equus capensis*. Por tanto existe un gran número de sinónimos de *E. capensis*, tales como *Equus harrisi*, *Equus cawoodi*, *Equus kuhni*, *Equus gigas*, *Equus louwi*, *Equus westphali*, *Equus helmei*, *Equus*

sandwithi, *Equus poweri*, *Equus fowleri*, *Equus zietsmani*, *Equus broomi*, *Sterrohippus robustus* y *Kolpohippus plicatus*. Se trata de una forma de cebra con yugales superiores muy similares a *E. burchelli* aunque de mayor tamaño, con hipoglifos bastante profundos. Suelen presentar pliegue caballino, aunque este puede estar ausente en dientes con acusado desgaste. Los pliegues del protocónulo y de la postfoseta están bien marcados, mientras que los pliegues del protofofo y el hipostilo están muy reducidos y tienden a desaparecer con el desgaste del diente. El pliegue de la postfoseta es distinguible en elementos no desgastados, desapareciendo con la abrasión. El protocono es alargado y de forma ovalada, con más de un tercio de su longitud total por delante de la unión con el protocónulo. Parece que no existen razones para considerar la existencia de más de una especie de équido de gran tamaño en Sudáfrica durante el Pleistoceno y todas las formas descritas pueden ser atribuidas a variedades temporales y/o geográficas de la especie *Equus capensis* (Churcher y Richardson, 1978).

Origen y relaciones filogenéticas

Los análisis genéticos sugieren que el género *Equus* se originó en Norteamérica hace unos 3,9 Ma (Forsten, 1992), una edad similar a la estimada para los fósiles del primer representante conocido del género, *Equus simplicidens*, registrado en la formación Hagerman (Idaho) y desde el cual derivarían el resto de especies de équidos modernos (Matthew, 1924).

A excepción de algunos linajes concretos, las relaciones filogenéticas entre los representantes del género *Equus* son todavía objeto de fuertes controversias (Eisenmann, 1991; Forsten, 1992; Eisenmann y Baylac, 2000).

Bennett (1980) propone un cladograma con dos grandes líneas: por un lado divergería la rama con los équidos del grupo de *Equus asinus*, que incluiría asnos, hemiones y la especie fósil *Equus scotti*, y por otro, el grupo de *Equus zebra* con las cebras actuales africanas, *Equus caballus* y los équidos fósiles estenonios.

Los primeros análisis genéticos sugerían tres linajes actuales: cebras, asnos y caballos verdaderos, los cuales divergieron simultáneamente de un tronco ancestral hace unos 3,4-3,9 Ma (George y Ryder, 1986). Por el contrario, recientes estudios moleculares sugieren una divergencia entre los linajes del caballo (*E. przewalskii* y *E. caballus*) y de las cebras-asnos (*E. grevyi*, *E. zebra*, *E. burchelli*, *E. asinus*, y *E. hemionus*) hace aproximadamente 1,2 Ma. A su vez, las cebras se separarían del grupo de los asnos - hemiones hace unos 0,4 Ma (Oakenfull y Clegg, 1998), aunque este último dato no es sostenido por las evidencias paleontológicas, ya que la cebra fósil *Equus mauritanicus* no conserva rasgos de asno y data de hace unos 0,7 Ma (Eisenmann y Baylac, 2000).

FAMILIA RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Generalidades

Los miembros de la familia Rhinocerotidae se incluyen en el suborden Ceratomorpha Wood, 1937, dentro de la superfamilia Rhinoceroidea Gray, 1825.

Los rinocerótidos presentan una constitución muy masiva, con extremidades cortas y muy robustas (Fig. 5). Salvo excepciones, las hembras son menores que los machos. Su cráneo se caracteriza por

presentar una forma acuñaada, con una región maxilofacial aguda y un perfil sagital cóncavo que se eleva hacia la región posterior (Fig. 6). La caja craneal es relativamente pequeña. Las apófisis postglenoidea y postimpánica se encuentran muy próximas o fusionadas (Alberdi y Cerdeño, 1995). La zona rostral de los nasales y el frontal puede presentar rugosidades para la inserción de los "cuernos", en caso de portar estas estructuras. Las formas actuales portan uno o dos apéndices medianos de naturaleza queratinosa y forma cónica. Si la especie posee sólo uno éste crece sobre los nasales, y si existen dos el segundo crece sobre los frontales. Existen numerosas formas fósiles desprovistas de cuernos. La naturaleza fibrosa de estas estructuras provoca que no fosilicen excepto en casos excepcionales.

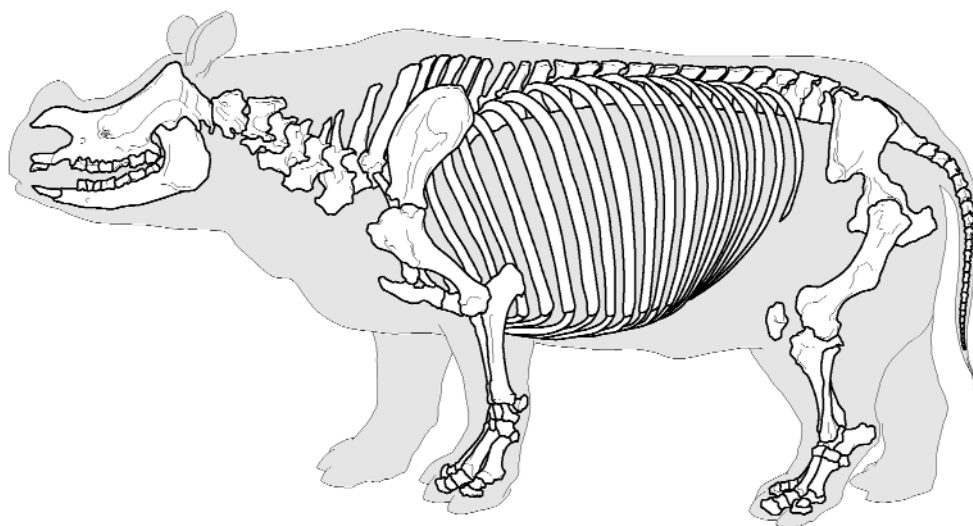


Figura 5. Esqueleto y contorno de rinoceronte, *Rhinoceros* sp. Tomado de Coutureau, modificado de Pales y García (1981) (<http://www.archeozoo.org/fr.>).

La fórmula dentaria de Rhinocerotidae es 0-2/0-1 I, 0/0-1 C, 3-4/3-4 P, 3/3 M (Nowak, 1999). Los incisivos y los caninos son vestigiales, encontrándose normalmente presentes I_1 e I_2 . Los dientes yugales son lofodontos, presentan un esmalte finamente estriado transversalmente y, excepto en formas muy primitivas, presentan los premolares fuertemente molarizados (Guérin, 1996b). El zeugópodo, tanto anterior como posterior, no muestra fusión de sus elementos, siendo ligeramente móviles entre sí. Las extremidades delanteras presentan tres dedos en las especies actuales y cuatro en algunas formas fósiles. Las extremidades traseras presentan tres dedos en todos los casos.

La familia Rhinocerotidae se originó en el Eoceno superior de Eurasia a partir de una forma tapiroidea similar a *Hyrachyus* (Guérin, 1996b). Los primeros rinocerontes verdaderos fueron formas corredoras de constitución grácil (*Hyracodon*) y durante el Mioceno colonizaron gran parte de los territorios continentales. En Norteamérica este grupo se extingue durante el Plioceno, permaneciendo hasta la actualidad únicamente en el Viejo Mundo.



Figura 6. Réplica del cráneo de un rinoceronte de Sumatra, *Dicerorhinus sumatrensis*.

En líneas generales la evolución de los representantes de Rhinocerotidae se caracteriza por un incremento global de tamaño, desarrollo de unas extremidades robustas tridáctilas, crecimiento de uno o dos cuernos sobre los nasales y frontales, molarización de los premolares, aumento de la hipsodoncia, desarrollo de pliegues secundarios de esmalte y reducción de la dentición anterior. Este último rasgo evolutivo sigue dos direcciones: por un lado se conservan I^1 e I_2 (considerado en ocasiones un canino vestigial) y por otro desaparecen totalmente (Alberdi y Cerdeño, 1995).

Las relaciones filogenéticas de Rhinocerotidae constituyen un punto muy controvertido debido por un lado a la homogeneidad morfológica que muestran sus representantes y por otro a los abundantes casos identificados de convergencia adaptativa (Alberdi y Cerdeño, 1995).

En la actualidad existen 5 especies de rinocerontes clasificadas en 4 géneros que habitan en el continente africano y en el centro y sureste del continente asiático:

- *Ceratotherium simum* (Burchell, 1817).- El rinoceronte blanco africano habita actualmente en territorios del centro y sur de África, aunque en la antigüedad esta especie habitó zonas más septentrionales de este mismo continente. El cráneo está provisto de dos cuernos, pudiendo alcanzar grandes longitudes aquél situado en posición nasal. *Ceratotherium* no presenta dentición anterior ni primeros premolares.
- *Diceros bicornis* (Linnaeus, 1758).- El rinoceronte negro africano habitó en origen amplios territorios del este y del sur de este continente, siendo la especie más común hasta el siglo XIX. En la actualidad se considera gravemente amenazado y sus poblaciones (que cuentan únicamente con unos 3000 individuos) se encuentran en peligro de extinción (Emslie y Brooks, 1999). Se trata de un animal provisto de un gran cuerno nasal y uno más corto frontal. A diferencia de otros representantes

actuales *Diceros* no muestra dentición anterior ni primeros premolares (Nowak, 1999), aunque en 1975 Loose cita la persistencia de P¹.

- *Rhinoceros unicornis* Linnaeus, 1758.- El rinoceronte indio constituye la especie actual de mayor tamaño, provisto de un único cuerno y confinado a riberas del estado de Assam (India) y Nepal, aunque en tiempos históricos llegó a ocupar una gran franja de territorio comprendida entre Pakistán y Birmania (Foose y van Strien, 1997). *Rhinoceros* porta un solo cuerno sobre los nasales y su dentición anterior está compuesta por un par de incisivos, tanto superiores como inferiores, y caninos inferiores. Sin embargo, ninguno de estos rinocerontes presentan primeros premolares (Nowak, 1999). Su registro fósil más antiguo procede del Pleistoceno medio (Alberdi y Cerdeño, 1995).
- *Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822.- El rinoceronte de Java habitó originariamente territorios de India, Birmania, Vietnam, Malasia, Tailandia o Sumatra, aunque hoy en día sus poblaciones se encuentran restringidas a una pequeña región de Vietnam y a la isla de Ujung Kulon, próxima a Java (Foose y van Strien, 1997). Están provistos de un único cuerno, aunque en ocasiones pueden carecer del mismo, y las hembras son mayores que los machos (Groves, 1982). Habita en zonas boscosas, alimentándose de hojas, ramas y frutos. Esta especie ha sido identificada en el registro fósil desde el Plioceno superior (Alberdi y Cerdeño, 1995).
- *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer, 1814).- El rinoceronte de Sumatra representa el único superviviente actual de la subfamilia Dicerorhinae (tribu Dicerorhini). Hasta hace relativamente poco habitaba en territorios boscosos continentales del sudeste asiático, localizados desde Assam (India) hasta Vietnam, y en regiones insulares como Sumatra o Borneo (Groves y Kurt, 1972). Sin embargo, en la actualidad sus poblaciones se han visto fuertemente amenazadas y han quedado restringidas a pequeñas zonas de Malasia, Sumatra y Borneo (Foose y van Strien, 1997). Su cráneo porta dos cuernos, aunque el frontal puede estar muy reducido. La dentición anterior se encuentra formada por un par de incisivos superiores y un par de caninos inferiores (Groves y Kurt, 1972), aunque los caninos son considerados por varios autores como segundos incisivos (Alberdi y Cerdeño, 1995; Guérin, 1996b). Esta especie tampoco presenta primeros premolares. Constituye la forma actual más primitiva y pequeña, históricamente relacionada con los rinocerontes del Plioceno (*Dicerorhinus/Stephanorhinus*). Esta especie ha sido considerada históricamente un auténtico "fósil viviente", ya que se sostenía que el género *Dicerorhinus* estaba presente en el registro fósil euroasiático desde el Oligoceno (Groves y Kurt, 1972), y habría dado lugar a todas las especies de rinocerontes actuales. Sin embargo, a partir del trabajo de Kretzoi (1942) en el las formas fósiles se incluyen en el género *Stephanorhinus* a diferencia de la especie actual que conserva el género *Dicerorhinus*, por lo que estas relaciones han sido cuestionadas. *Dicerorhinus sumatrensis* parece guardar además ciertas afinidades filogenéticas con el género *Rhinoceros* (Nowak, 1999).

Históricamente estas cinco especies han sido incluidas en 3 subfamilias (Nowak, 1999): Dicerorhinae (*Dicerorhinus*), Rhinocerotinae (*Rhinoceros*) y Dicerotinae (*Diceros* y *Ceratotherium*). Sin embargo, Groves (1983) propone la inclusión de las especies actuales en una única subfamilia (Rhinocerotinae), y Prothero *et al.* (1986) optan por su inclusión en una única tribu (Rhinocerotini), clasificación preferida por Alberdi y Cerdeño (1995) y seguida también en este trabajo.

En el yacimiento de Fonelas P-1 se han recuperado por el momento 6 fósiles pertenecientes a esta familia, los cuales constituyen un 4,2% de los episodóctilos identificados y un 1% del total de elementos identificables registrados (Garrido, 2006).

Género *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942

El género *Stephanorhinus* se incluye en la subfamilia Rhinocerotinae Gray, 1821, dentro de la tribu Rhinocerotini Gray, 1821, la subtribu Rhinocerotina Gray, 1821 y la infratribu Rhinoceroti Gray, 1821. Hasta 1942, año en que Kretzoi introduce una nueva clasificación, los fósiles de *Stephanorhinus* eran atribuidos al género *Dicerorhinus* Gloger, 1841. *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1859) es la especie tipo del género.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El género *Stephanorhinus* habitó únicamente en el continente europeo, desde finales del Mioceno hasta el Pleistoceno superior.

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Los representantes de *Stephanorhinus* presentan un cráneo de región maxilofacial alargada, con un cuerno situado sobre los nasales y otro sobre el frontal. Los premolares son relativamente grandes, bastante molarizados. En los elementos yugales superiores sin desgaste el protocono y el hipocono se encuentran aislados. En las formas más primitivas del género se observan unos primeros incisivos superiores y unos segundos incisivos inferiores bien desarrollados, y se conservan los primeros incisivos inferiores (Guérin, 1996b).

Stephanorhinus etruscus presentó un tamaño pequeño, constitución grácil y metápodos alargados. La altura en la cruz estimada alcanza los 150 cm (Agustí y Antón, 2002). Su cráneo estaba provisto de dos cuernos. Parece que sus hábitos alimenticios fueron ramoneadores, habitando medios boscosos y húmedos alternando con espacios abiertos y herbáceos (Mazza, 1988). La presencia de un zeugópodo anterior corto con unas epífisis muy anchas podrían ser caracteres indicativos de su adaptación a sustratos blandos (García-Fernández *et al.*, 2003b).

Especies fósiles

Son varias las especies de rinocerontes bicornes del género *Stephanorhinus* que habitaron durante el Neógeno y el Cuaternario en Europa occidental, la mayoría de ellas atribuidas históricamente al género *Dicerorhinus* hasta que en 1942 Kretzoi introduce el género *Stephanorhinus*. Existen diferencias de criterios entre los especialistas en cuanto a la utilización de una u otra nomenclatura, ya que mientras ciertos autores optan por utilizar la terminología de Kretzoi (por ej. Cerdeño, 1990, 1993; Fortelius *et al.*, 1993 o Made, 2000), otros prefieren continuar utilizando el género *Dicerorhinus* (Kahlke, 1965, 1969; Loose, 1975; Guérin, 1980, 1996b o Mazza, 1988). En este trabajo se ha optado por utilizar la clasificación que proponen Fortelius *et al.* (1993), incluyendo estas formas en el género *Stephanorhinus*. Entre las especies descritas se encuentran:

Stephanorhinus pikermiensis (Toula, 1906).- Clasificado desde su descubrimiento en el género *Rhinoceros*, en 1996 Heissig lo atribuye a *Stephanorhinus*. Aparece registrado en el Mioceno superior de Pikermi y Samos en Grecia (Geraads, 1988) y recientemente ha sido también citado en Akkasdagy en Turquía (Antoine y Saraç, 2005).

- Stephanorhinus megarhinus* (de Christol, 1834).- Se trata de un rinoceronte de gran tamaño característico del Plioceno inferior, presente en varios yacimientos de Francia, Italia, Alemania, Bélgica, Polonia, Rumania, Ucrania, Rusia y Turquía.
- Stephanorhinus miquelcrusafonti* (Guérin y Santafé, 1978).- Representa una especie de talla media y extremidades robustas identificada en los yacimientos del Plioceno superior de Layna y Perpignan. En esta última localidad se encontraría coexistiendo con la especie *Stephanorhinus megarhinus* (Guérin y Santafé, 1978). Cerdeño (1992) identifica además esta especie en el yacimiento de La Calera.
- Stephanorhinus jeanvireti* (Guérin, 1972).- Especie únicamente conocida en el registro fósil de los yacimientos villafranquienses de Vialette y Montopoli. Se trata de una forma más robusta y de tamaño sustancialmente mayor que *Stephanorhinus etruscus*.
- Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1859).- Constituye el rinoceronte del Villafranquiense europeo mejor representado en el registro fósil, habiendo sido localizado en Fonelas P-1 (Garrido, 2008a). Su distribución bioestratigráfica se reparte desde el Villafranquiense inferior (MN16) hasta principios del Pleistoceno medio (Guérin, 1980; Cerdeño, 1993; García-Fernández *et al.*, 2003b). Aunque existen autores que plantean ciertas dudas sobre la presencia de esta especie en la biozona MN16 (Mazza, 1988), el hallazgo de *S. etruscus* en el yacimiento de Las Higuieruelas (Mazo, 1995a) confirmaría la distribución bioestratigráfica establecida originalmente, tratándose de los restos fósiles más antiguos conocidos de la especie. *Stephanorhinus etruscus* reemplaza en la Península Ibérica a la especie rusciniense *S. miquelcrusafonti* (MN14 y 15), mientras en el resto de Europa reemplaza a la también rusciniense *S. megarhinus* (Cerdeño, 1993). Algunos yacimientos europeos del Villafranquiense superior evidencian la coexistencia de *S. etruscus* con *S. jeanvireti* (por ej. Montopoli). Guérin (1980) reconoce dos subespecies: la forma nominal primitiva *Stephanorhinus etruscus etruscus* (Falconer, 1859) en el Plioceno y Pleistoceno inferior de Europa, la cual daría lugar a *Stephanorhinus etruscus brachycephalus* (Schroeder, 1903) del inicio del Pleistoceno medio. Esta última subespecie se diferenciaría del taxón nominal por presentar un mayor tamaño y una constitución más robusta, además de ciertos caracteres anatómicos algo controvertidos. Algunos materiales identificados como *S. etruscus brachycephalus* han sido reclasificados posteriormente como *Stephanorhinus hundsheimensis* y *Stephanorhinus kichbergensis* (Fortelius *et al.*, 1993). La subespecie *S. etruscus brachycephalus* identificada entre los materiales registrados en Venta Micena y Huéscar-1 (Santafé y Casanovas, 1987) y en Cúllar de Baza-1 (Cerdeño, 1989) no es sustentada por diferencias anatómicas con la subespecie nominal, por lo que estos materiales deberían ser reclasificados como *S. etruscus etruscus* (Cerdeño, 1993). *S. etruscus brachycephalus* evolucionaría finalmente hacia la especie *S. hemitoechus* del Pleistoceno medio y superior, siendo reemplazado durante las glaciaciones del Pleistoceno medio (Elster) por las especies *S. kirchbergensis* y *S. hemitoechus*, debido fundamentalmente a los cambios producidos en la distribución de la vegetación (Loose, 1975).
- Stephanorhinus hundsheimensis* (Toula, 1902).- Representa una especie estrechamente emparentada con *S. etruscus* (Fortelius *et al.*, 1993), en la que se incluyen la mayor parte de los materiales del Pleistoceno medio asignados por Guérin (1980) a *S. etruscus brachycephalus* excepto el ejemplar tipo, el cual se atribuye a *S. kichbergensis*.
- Stephanorhinus hemitoechus* (Falconer, 1868).- Especie de clima templado que habitó praderas o bosques abiertos durante el Pleistoceno medio y superior (Loose, 1975). En la Península Ibérica han sido hallados abundantes restos fósiles, los cuales fueron frecuentemente identificados erróneamente como *Stephanorhinus mercki* o *S. kichbergensis* (Cerdeño, 1990).

Stephanorhinus kirchbergensis (Jäger, 1839).- Especie sinónima de *S. mercki* (Kaup, 1841), proveniente del continente asiático que se dispersó por Europa durante el Pleistoceno medio y superior (Guérin, 1980).

Origen y relaciones filogenéticas

Los rinocerontes fósiles han sido históricamente clasificados en base a la presencia o ausencia de un septo nasal osificado que comunica los nasales con el extremo anterior de los premaxilares. Aquellos que muestran este septo y han perdido la dentición anterior son atribuidos al subgénero *Brandtorhinus*, y aquellos que no muestran este septo y presentan incisivos se clasifican en el subgénero *Dicerorhinus* (Guérin, 1980, 1996b). En éste último subgénero se incluiría la especie extinta *S. megarhinus* y el actual rinoceronte de Sumatra *Dicerorhinus sumatrensis* (Fig. 6), mientras que en *Brandtorhinus* se clasificarían las especies fósiles *S. etruscus* y *S. jeanvireti*. La especie *S. miguelfrusafonti* pertenecería de momento a un subgénero indeterminado.

Entre los autores que han publicado propuestas filogenéticas para esta familia se encuentran Heissig (1972), Guérin (1980), Groves (1983) o Prothero *et al.* (1986), entre otros. En estas propuestas se relacionan las especies fósiles de *Dicerorhinus* (hoy clasificadas como *Stephanorhinus*) y el actual género *Rhinoceros*. La utilización del género *Dicerorhinus* quedaría restringida a la especie actual *D. sumatrensis*. Los linajes de los géneros *Dicerorhinus* y *Stephanorhinus* se encontrarían separados por millones de años, existiendo numerosas diferencias entre los mismos (Made, 2000).

ORDEN PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Los proboscídeos, del griego *proboskís* (trompa), son ungulados de gran tamaño provistos de una trompa prensil, cuyos orificios nasales se encuentran al final de este apéndice muscular. El cráneo se caracteriza por presentar numerosos senos neumáticos, con unas órbitas abiertas y comunicadas con las fosas temporales. En la región facial se encuentran unos amplios premaxilares y una abertura nasal retrasada de donde parte la trompa prensil como resultado de una fusión entre los orificios nasales y el labio superior. La base del cráneo se encuentra elevada sobre el plano que forma la dentición yugal. La mandíbula muestra un proceso coronoides situado en un plano más bajo que el cóndilo articular. La fórmula dental es variable, existiendo en todos los casos un par de incisivos superiores muy desarrollados ($D1^3$) que constituyen las defensas o *colmillos*. En ocasiones las hembras carecen de estas defensas o están muy poco desarrolladas. Los proboscídeos no tienen caninos, presentan un amplio diastema y su dentición yugal está formada por elementos provistos de tubérculos o crestas.

El esqueleto postcraneal suele ser muy voluminoso. El húmero presenta un gran desarrollo de la cresta epicondilar y el radio y la ulna son independientes, con el radio en posición de pronación. En las extremidades posteriores el fémur es muy largo y carece de tercer trocánter, y la tibia es más bien corta, por lo que la articulación tibio-femoral se sitúa a una altura muy baja (Mazo, 1995b). La fíbula también se encuentra individualizada.

El origen de los proboscídeos parece encontrarse íntimamente ligado al origen de los sirénidos, habiendo sido propuesta la familia Anthracobunidae del Oligoceno de la India como posible ancestro común de ambos grupos (Guérin, 1996c). El género *Moeritherium* del Eoceno-Oligoceno inferior de El Fayoum (Egipto) parece a su vez guardar una estrecha relación con los primeros proboscídeos.

Los primeros mastodontes conocidos (*Palaeomastodon* y *Phiomia*) proceden del Oligoceno inferior del Norte de África. Tras estos hallazgos existe un hiato de unos 5 Ma sin información fidedigna sobre este orden de mamíferos, reapareciendo los mastodontes a principios del Mioceno. A diferencia de la situación actual, los proboscídeos tuvieron en el pasado un gran éxito evolutivo, con su gran apogeo durante el Mioceno, periodo en el que alcanzan una enorme distribución geográfica, habitando todas las grandes regiones excepto la Antártida o Australia (Mazo, 1995b).

Tradicionalmente los proboscídeos han sido divididos en 4 superfamilias: Barytherioidea (géneros *Barytherium* y *Numidotherium*), Moeritherioidea (*Moeritherium*), Deinotherioidea (géneros *Prodeinotherium* y *Deinotherium*) y Elephantoidea (con el resto de proboscídeos conocidos) (Mazo, 1995b).

En una propuesta más reciente de clasificación los proboscídeos son incluidos en el orden Uranotheria McKenna y Bell, 1997, el cual agruparía a Hyracoidea, Embrithopoda y Tethytheria (Sirenia, Desmostilia y Proboscidea). Entre los Proboscidea se encuentran varias familias extintas y una que ha llegado hasta nuestros días. Éstos son clasificados de la siguiente forma (McKenna y Bell, 1997):

PROBOSCIDEA Illiger, 1811

- †Familia Anthracobunidae Wells y Gingerich, 1983
- †Familia Moeritheriidae Andrews, 1906
- †Familia Numidotheriidae Shoshani y Tassy, 1992
- †Familia Barytheriidae Andrews, 1906
- †Familia Deinotheriidae Bonaparte, 1841
- †Familia Palaeomastodontidae Andrews, 1906
- †Familia Phiomiidae Kalandadze y Rautian, 1992
- †Familia Hemimastodontidae McKenna y Bell, 1997

†Superfamilia Mammutoidea Hay, 1922

†Familia Mammutidae Hay, 1922

Superfamilia Elephantoidea Gray, 1821

†Familia Gomphotheriidae Hay, 1922

Familia Elephantidae Gray, 1821

†: Taxón extinto.

A pesar de su éxito evolutivo en el pasado, los proboscídeos se encuentran hoy en día únicamente representados por dos géneros, *Loxodonta* y *Elephas*, los cuales agrupan a dos especies:

- *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797).- El elefante africano habita en la mayor parte del África subsahariana y representa en la actualidad el mamífero terrestre de mayor tamaño, con una altura en la cruz que puede alcanzar los 4 m y un peso de unas 7 toneladas.
- *Elephas maximus* Linnaeus, 1758.- El elefante asiático habita el sudeste de este continente, con una altura en la cruz que puede alcanzar en machos los 3 m y unas 5 toneladas de peso. En *Elephas* aparecen con cierta frecuencia individuos imbeles (sin defensas) (Aguirre, 1995).

En el yacimiento de Fonelas P-1 aparecen representantes fósiles de una única familia de proboscídeos: Elephantidae.

El número total de restos hallados hasta el momento en Fonelas P-1 pertenecientes al orden Proboscidea es de 10, lo que supone un porcentaje del 1,7% sobre el total de elementos identificables recuperados (Garrido, 2006).

FAMILIA ELEPHANTIDAE Gray, 1821

Generalidades

Los Elephantidae se incluyen en la superfamilia Elephantoidea Gray, 1821 junto con la familia Gomphotheriidae (Mc Kenna y Bell, 1997).

Los elefántidos están caracterizados por poseer un cráneo corto con gran desarrollo de los premaxilares, tanto en longitud como en altura, y unas órbitas desplazadas lateralmente (Fig. 7). El orificio nasal es bajo y muy ancho. Los únicos elementos dentarios anteriores presentes son un par de incisivos superiores extremadamente desarrollados formando las defensas, las cuales pueden llegar a alcanzar grandes longitudes y carecen de esmalte. Los molares muestran sus cúspides fusionadas formando láminas de dentina cubiertas de esmalte y transversales al eje longitudinal del diente denominadas *lofos*. Entre los lofos el esmalte se encuentra cubierto de cemento. El número de lofos y, por tanto, el diámetro mesio-distal del elemento aumenta progresivamente en la serie dentaria, siendo el tercer molar el diente más largo. El remplazamiento de los dientes no se produce verticalmente, sino de atrás hacia delante, ya que las series avanzan oblicuamente hacia la región mesial conforme se van desgastando los elementos en uso. Así, únicamente se utiliza un elemento (o a veces la porción anterior del segundo) simultáneamente en cada serie dentaria.

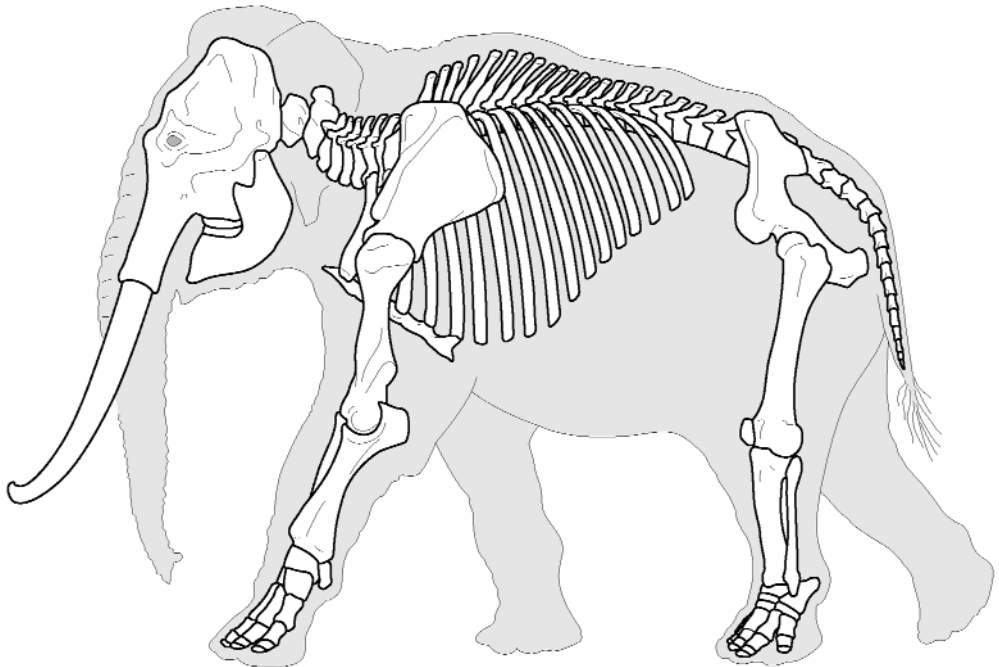


Figura 7. Esqueleto y contorno de elefante, *Elephas antiquus*. Tomado de Beauval, modificado de Shauer (<http://www.archeozoo.org/fr.>).

Los incisivos inferiores se pierden en los primeros géneros de elefántidos. Las tendencias evolutivas dentro de esta familia pueden resumirse en 4 puntos fundamentales (Aguirre, 1995):

- Adelgazamiento del esmalte en los yugales
- Multiplicación del número total de lófos
- Acortamiento general del aparato masticador
- Incremento de la hipsodoncia

El esqueleto postcraneal tiende a volverse cada vez más grácil, alcanzando alturas mayores que en otros proboscídeos. Las extremidades son altas, masivas y columnares, provistas de 5 dedos en cada pata, aunque el V puede ser vestigial. En el extremo terminal de cada dedo se desarrolla una uña. En ninguno de los huesos largos de las extremidades aparece cavidad medular, estando su interior ocupado por hueso esponjoso (Nowak, 1999).

Los elefántidos evolucionan en África a partir de los mastodóntidos durante el Mioceno superior, donde han sido descritos, además de formas muy primitivas como *Stegotetrabelodon* o *Primelephas*, los primeros representantes de los tres linajes principales: *Loxodonta*, *Elephas* y *Mammuthus*. Desde este continente se desplazan hacia Eurasia y Norteamérica.

En la actualidad esta familia se encuentra representada únicamente por dos especies: el elefante africano (*Loxodonta africana*) y el elefante indio (*Elephas maximus*) constituyendo a su vez los únicos proboscídeos que han perdurado hasta nuestros días.

En el yacimiento de Fonelas P-1 la familia Elephantidae se encuentra únicamente representada por el género *Mammuthus* (Garrido, 2008b), del cual se han recuperado hasta el momento 10 fósiles que constituyen un 1,7% del total de elementos identificables registrados (Garrido, 2006).

Género *Mammuthus* Brookes, 1828

El género *Mammuthus* pertenece a la subfamilia Elephantinae Gray, 1821, incluyéndose dentro de la tribu Elephantini Gray, 1821 y en la subtribu Elephantina Gray, 1821.

Distribución bioestratigráfica y paleobiogeográfica

El género *Mammuthus* se originó en África durante el Plioceno inferior (*Mammuthus subplanifrons*) y aparece registrado en Eurasia hasta su extinción en épocas muy recientes, durante el Holoceno (*Mammuthus primigenius*). Este género alcanzó una gran distribución paleobiogeográfica, siendo el único elefántido que alcanzó el Nuevo Mundo.

Durante el Plioceno los mastodontes se ven sustituidos en Eurasia por los primeros elefantes de origen africano, cuyo primer representante hace su aparición hace unos 3,5 Ma, cuando se registra la especie *Mammuthus gromovi*. Esta especie habitó en territorios circundantes al Mar Negro y dio lugar a *Mammuthus meridionalis*. *M. meridionalis* se desplazaría hacia Europa occidental hace unos 3-2,5 Ma acompañado de los primeros équidos monodáctilos en un evento de dispersión faunística conocido como *Elephant-Equus Event* (Azzaroli *et al.*, 1988; Azzaroli, 1995).

Caracteres anatómicos genéricos básicos

Mammuthus presenta un cráneo corto y elevado, con una región parietal acuñada hacia el margen sagital, un perfil frontal cóncavo y unos premaxilares estrechos. La fórmula dentaria es 1/0 I, 0/0 C, 3/3 P,

3/3 M. Las defensas se sitúan próximas y paralelas en el premaxilar, tendiendo progresivamente a curvarse a lo largo de la evolución del grupo. Así, las defensas de *Mammuthus meridionalis* están caracterizadas por su curvatura en forma de lira, la cual se acentúa en *Mammuthus trogontherii* y se encuentra todavía más exagerada en *Mammuthus primigenius*. La sínfisis mandibular es muy corta, con un borde anterior prácticamente vertical. Los molares son anchos y los lofos simples y bien individualizados, con un engrosamiento mediano en las especies más primitivas. El esmalte es más delgado en las formas más recientes, en las cuales aumenta progresivamente el número de lofos y la hipsodoncia de los molares.

Especies fósiles

No se conocen representantes actuales de *Mammuthus*, el cual se extingue en épocas históricas. Entre las especies fósiles descritas se reconocen:

Mammuthus subplanifrons (Osborn, 1928).- Especie africana citada en varios yacimientos del Plioceno inferior, tales como Langebaanweg (Sudáfrica), Formación Kaiso (Uganda), Vogel River (Tanzania) o en la Formación Chemeron (Kenia). Constituye el taxón más antiguo conocido del género.

Mammuthus africanavus (Arambourgh, 1952).- Descrito en yacimientos africanos de antigüedad comprendida entre 3,3 y 2,5 Ma, tales como Baringo Chemeron (Kenia), Túnez y otros yacimientos del Magreb (Aguirre, 1995). Presenta un tamaño menor que la especie anterior.

Mammuthus rumanus (Samson y Radulesco, 1973).- Especie descrita en el yacimiento de Cernasteni (Rumania), con una antigüedad de 3,05-3,01 Ma, constituyendo el registro europeo más antiguo conocido del género.

Mammuthus gromovi (Alexeieva y Garutt, 1965).- Especie definida en el suroeste de Rusia (Khapry), con una antigüedad de unos 3,5 Ma, por lo que constituye el representante euroasiático más antiguo del género. Hasta el descubrimiento de *M. rumanus* constituía también el representante más primitivo de la línea europea, siendo tratado en ocasiones como una subespecie primitiva de *M. meridionalis*, ya que presenta una anatomía muy similar aunque con premolares funcionales. Ha sido además descrita en yacimientos del Villafranchiense inferior de Italia (Azzaroli, 1977).

Mammuthus meridionalis (Nesti, 1825).- Descrita por vez primera en el Valdarno italiano, ha sido posteriormente citada en numerosos yacimientos del Villafranchiense medio y superior, alcanzando el inicio del Pleistoceno medio. Esta especie aparece registrada en el yacimiento de Fonelas P-1 (Garrido, 2008b). *Mammuthus meridionalis* representa una especie de gran tamaño, cuya altura en la cruz estimada puede llegar a alcanzar los 3,7 m. Su cráneo es acrocefálico con un ápice truncado y el perfil frontonasal es fuertemente cóncavo. Los incisivos superiores se encuentran suavemente curvados en forma de lira. Los molares son hipsodontos, con un ángulo de erupción débil y provistos de abundante cemento. El esmalte es grueso y se encuentra levemente rizado. La fórmula laminar es M1 9-11/10; M2 11-12/12; M3 13-16/13-16 y entre las láminas se disponen anchos valles con digitaciones bien individualizadas (Aguirre, 1995). Han sido propuestas varias subespecies en función del grado evolutivo que muestra su dentición yugal:

Mammuthus meridionalis meridionalis [*sin. Mammuthus meridionalis taribanensis* Gabunia y Vekua, 1963].- Representa la forma más primitiva del linaje, cuya altura estimada en la cruz a partir de un ejemplar del Valdarno superior es de 3,35 m (Ferretti y Croitor, 2001).

Mammuthus meridionalis tamanensis (Dubrovo, 1965).- Citada en el Villafranchiense terminal de Crimea y Ubeidiyah y en la península de Taman (Rusia).

Mammuthus meridionalis depereti (Coppens y Beden, 1982).- Definida en el yacimiento

francés de Saint Prest, sobre una forma que había sido previamente descrita como una mutación de *M. meridionalis* (Depéret *et al.*, 1923).

Mammuthus meridionalis cromerensis (Depéret, Mayet y Roman, 1923) [sin. *Mammuthus meridionalis voigtstedtensis* Dietrich, 1958 y *Mammuthus meridionalis vestinus* Azzaroli, 1972].- Taxón de mayor tamaño que la subespecie tipo, con unos 3,75 m en la cruz (Ferretti y Croitor, 2001).

Mammuthus trogontherii (Pohlig, 1885) [sin. *Mammuthus armeniacus* (Falconer, 1857)].- Especie descrita en el yacimiento alemán de Süssenborn, representa el llamado vulgarmente "mamut de las estepas". Esta forma parece descender directamente de *M. meridionalis* y evoluciona progresivamente durante el Pleistoceno medio euroasiático. En Cerdeña existe una variedad enana insular.

Mammuthus intermedius (Jourdan, 1861) [sin. *Mammuthus chorsaricus* Dubrovo, 1966].- Constituye un taxón adscrito en numerosas ocasiones a *M. trogontherii*, aunque representa una forma de menor tamaño, con defensas de curvatura más cerrada y molares con esmalte más delgado que la especie anterior. Ha sido propuesto como el ancestro directo de *Mammuthus primigenius* (Guérin, 1996c).

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799).- El "mamut lanudo" constituye el último representante del linaje. Esta especie se adaptó a las duras condiciones climáticas de los periodos glaciares extendiéndose por Eurasia, atravesando el estrecho de Bering y alcanzando el continente americano. Esta especie se originó a finales del Pleistoceno medio y alcanzó épocas muy recientes, habiendo sido extinguido en la mayor parte de su territorio durante el Holoceno, aunque un relicto de esta especie habitó hasta tiempos históricos en la isla de Wrangel, al nordeste del continente asiático (Nowak, 1999).

Además, el género *Mammuthus* alcanza el continente americano bajo las formas *Mammuthus imperator* del Pleistoceno inferior y medio y *Mammuthus columbi* del Pleistoceno medio final y superior, descendiendo hasta Centroamérica durante el Pleistoceno superior. Parece que *M. trogontherii* [sin. *Mammuthus armeniacus*] alcanzó también este continente hace aproximadamente 1,2 Ma. Existen a su vez algunas citas de la presencia de *M. meridionalis* en el continente americano, en California, en estratos de 1,1 Ma de antigüedad (McDaniel y Jefferson, 2003).

Origen y relaciones filogenéticas

El género *Mammuthus* evoluciona en África durante el Plioceno inferior a partir de *Primelephas*, uno de los primeros elefántidos conocidos. Desde este continente se desplaza hacia Eurasia y Norteamérica, registrándose bajo numerosas formas a lo largo del Plioceno y Pleistoceno.

En relación con las especies actuales, los análisis morfológicos sugieren una mayor proximidad filogenética de los géneros *Mammuthus* y *Elephas*, encontrándose más distanciados anatómicamente del género *Loxodonta* (Kalb y Froelich, 1995; Shoshani *et al.*, 1998). Por el contrario, los resultados obtenidos de los estudios moleculares realizados son más conflictivos, existiendo trabajos que continúan apuntando a la proximidad entre *Mammuthus* y *Elephas* (Yang *et al.*, 1996, entre otros), y trabajos que postulan lo contrario, es decir, la mayor proximidad entre *Mammuthus* y *Loxodonta* (Barriel *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2000).

La especie euroasiática *Mammuthus gromovi* podría descender del africano *M. subplanifrons* (Aguirre, 1995). La línea evolutiva europea *M. gromovi* - *M. meridionalis* - *M. trogontherii* - *M. intermedius* - *M. primigenius* constituye para algunos autores un buen ejemplo de gradualismo evolutivo (Guérin, 1996c).

AGRADECIMIENTOS

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

REFERENCIAS

- Aguirre, E. 1995. Proboscídeos II. En: *Paleontología III*. Vol 2, Mamíferos (2ª Parte). (Ed. B. Meléndez). Paraninfo, 311-353.
- Agusti, J. y Antón, M. 2002. *Mammoths, Sabertooths and Hominids*. Columbia University Press. 313 pp.
- Alberdi, M.T., Caloi, L. y Palombo, M. R. 1988. The Quaternary fauna of Venosa: Equids. *Bulletin Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 31, 5-39.
- Alberdi, M.T. y Cerdeño, E. 1995. Perisodáctilos. En: *Paleontología III*, Vol. 2, Mamíferos (2ª parte). (Ed. B. Meléndez). Paraninfo, 91-159.
- Alberdi, M.T., Cerdeño, E., López-Martínez, N., Morales, J. y Soria, D. 1997. La fauna villafranquiense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geológicos*, 53, 69-93.
- Alberdi, M.T., Ortiz-Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1998. A quantitative review of european stenonoid horses. *Journal of Paleontology*, 72 (2), 371-387.
- Alberdi, M.T. y Ruíz-Bustos, A. 1989. Taxonomía y bioestratigrafía de Equidae (Mammalia, Perissodactyla) en la Cuenca de Guadix-Baza, Granada. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 239-270.
- Alfárez, F. 1978. Presencia de *Equus stenonis* Cocchi en el Pleistoceno inferior de la cuenca del Tajo. *Estudios Geológicos*, 34, 553-558.
- Antoine, P-O. y Saraç, G. 2005. Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from the late Miocene of Akkasdagi, Turkey. *Geodiversitas*, 27 (4), 601-632.
- Arambourg, C. 1970. Les vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 7ª sér., t. 10, 128 p.
- Azzaroli, A. 1965. The two Villafranchian horses of the Upper Valdarno. *Palaeontographia Italica*, 59, 1-12.
- Azzaroli, A. 1977. Evolutionary patterns of Villafranchian elephants in Central Italy. *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei*, ser. 8, 14, II (4), 149-168.
- Azzaroli, A. 1982. On Villafranchian palaeartic Equids and their allies. *Palaeontographia Italica*, 72, 74-97.
- 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. 1990. The genus *Equus* in Europe. En: *European Neogene Mammal Chronology* (Eds. E. H. Lindsay, V. Fahlbusch y P. Mein). Plenum Press New York, 239-256.
- Azzaroli, A. 1995. The 'elephant-*Equus*' and the 'end-Villafranchian' events in Eurasia. En: *Paleoclimate and Evolution, with emphasis on human origins* (Eds. E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge y L.H. Burckle). Yale University Press, 311-318.
- Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G. y Torre, D. 1988. Late Pliocene to early mid- Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 77-100.
- Baigusheva, V.S. 1978. The large horse from the Khapry complex on North-Eastern Azov Sea region. *Izv. Severo-Kavkazskogo Nauchnogo Zentra Vysshej Shkoly, Estestvennye Nauki*, 1, 98-102.

- Barone, R. 1976. *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. T.I. Ostéologie. Paris, Vigot Freres, 762 pp.
- Barriel, V., Thuet, E. y Tassy, P. 1999. Molecular phylogeny of Elephantidae. Extreme divergence of the extant forest African elephant. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 322, 447-454.
- Bennett, D.K. 1980. Stripes do not a zebra make. *Systematical Zoology*, 29 (3), 272-287.
- Bolomey, A. 1965. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien, Vorläufige Mitteilung. *Berichte der Geologischen Gesellschaft DDR*, 10 (1), 77-88.
- Bonadonna, F.P. y Alberdi, M.T. 1987. *Equus stenonis* Cocchi as a biostratigraphical marker in the Neogene-Quaternary of the Western Mediterranean basin: consequence on Galerian-Villafranchian chronostratigraphy. *Quaternary Science Reviews*, 6, 55-66.
- Caloi, L. 1997. New forms of equids in western Europe and palaeoenvironmental changes. *Geobios*, 30, 267-284.
- Caloi, L. y Palombo, M.R. 1987. Osservazioni sugli Equidi Italiani del Pleistocene medio inferiore. *Geologica Romana*, 26, 187-221.
- Cerdeño, E. 1989. Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) de la Cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 273-287.
- Cerdeño, E. 1990. *Stephanorhinus hemioechus* (Falc.) (Rhinocerotidae, Mammalia) del Pleistoceno medio y superior de España. *Estudios Geológicos*, 46, 465-479.
- Cerdeño, E. 1992. Spanish Neogene Rhinoceroses. *Palaeontology*, 35 (2), 297-308.
- Cerdeño, E. 1993. Remarks on the Spanish Plio-Pleistocene *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 317, sér. II, 1363-1367.
- Cerdeño, E. y Sánchez, B. 1988. Les rhinocéros du Pléistocène moyen d'Atapuerca (Burgos, España). *Geobios*, 21 (1), 81-99.
- Churcher, C.S. 1972. Late Pleistocene vertebrates from archaeological sites in the plain of Kom Ombo, Upper Egypt. *Royal Ontario Museum Life Sciences Contribution*, 82, 172 pp.
- Churcher, C.S. y Richardson, M.L., 1978. Equidae. En: *Evolution of African Mammals* (Eds. V.J. Maglio y H.B.S. Cooke). Harvard University Press, 379-422.
- Cooke, H.B.S. 1963. Pleistocene mammal faunas of Africa, with particular reference to southern Africa. En: *African Ecology and Human Evolution* (Eds. F.C. Howell y F. Bourlière). Viking Fund Publications in Anthropology, 361. Wenner-Gren Foundation, 65-116.
- Davis, S.J. 1980. Pleistocene and Holocene equid remains from Israel. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, 70, 289-312.
- De Giuli, C. 1972. On the type form of *Equus stenonis* Cocchi. *Palaeontographia Italica*, 67, 35-49.
- De Giuli, C. 1986. Late Villafranchian faunas of Italy: the Selvella Local Fauna in the southern Chiana Valley - Umbria. *Palaeontographia Italica*, 74, 11-50.
- Depéret, C., Mayet, L. y Roman, F. 1923. Les éléphants pliocènes. *Annales de l'Université de Lyon Sciences Médecine*, 42, 221 pp.
- Eisenmann, V. 1979. Les metapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla). *Geobios*, 12, 863-886.
- Eisenmann, V. 1980. *Les Chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels: crânes et dents jugales supérieures*. Cahiers de Paléontologie, Editions du CNRS, Paris, 186 pp.
- Eisenmann, V. 1991. Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla). Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. *Geobios*, 24 (6), 747-759.
- Eisenmann, V. 1992. Origins, dispersals and migrations of *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 161-170.
- Eisenmann, V. 1995. *Equus granatensis* de Venta Micena et les Equidés Anté-Caballines. *Abstracts of the International Congress of Human Paleontology*, Orce, Granada.

- Eisenmann, V. 1999. *Equus granatensis* of Venta Micena and evidence for primitive non-stenonid horses in the Lower Pleistocene. *Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology "The Hominids and their Environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia"*, Orce 1995, 175-189.
- Eisenmann, V., Alberdi, M.T., De Giuli, C. y Staesche, U. 1988. Methodology. En: *Studying Fossil Horses 1, Collected papers after the "New York International Hipparion Conference, 1981"*. (Eds. M. Woodburne y P. Sondaar). E.J. Brill, 77 pp.
- Eisenmann, V. y Baylac, M. 2000. Extant and fossil *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) skulls: a morphometric definition of the subgenus *Equus*. *Zoologica Scripta*, 29 (2), 89-100.
- Eisenmann, V. y Karchoud, A. 1982. Analyses multidimensionnelles des métapodes d'*Equus*. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 4^a sér., t. 4, 1-2 Sec. C, 75-103.
- Emslie, R. y Brooks, M. 1999. *African Rhino. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC African Rhino Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge. 92 pp.
- Falconer, H. 1868. On the European Pliocene and Post-Pliocene Species of the Genus *Rhinoceros*. En: C. Murchison (ed.): *Palaeontological Memoirs and Notes of the late Hugh Falconer*, II, 309-404.
- Ferretti, M.P. y Croitor, R.V. 2001. Functional morphology and ecology of Villafranchian Proboscideans from Central Italy. En: *The World of Elephants, Proceedings of the 1st International Congress* (Eds. G. Cavaretta, P. Giola, M. Mussi y M.R. Palombo), 103-108.
- Foose, T.J. y van Strien, N. (Ed.). 1997. *Asian Rhinos – Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, 112 pp.
- Forsten, A. 1986. A review of the Süssenborn horses and the origin of *Equus hydruntinus* Regalia. *Quartärpaläontologie*, 6, 43-52.
- Forsten, A. 1988. Middle Pleistocene replacement of stenonid horses by caballoid horses. Ecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 65, 23-33.
- Forsten, A. 1990. Old World "Asses". *Quartärpaläontologie*, 8, 71-78.
- Forsten, A. 1992. Mitochondrial DNA timetable and the evolution of *Equus*: comparison of molecular and palaeontological evidence. *Annales Zoologici Fennici*, 28, 301-309.
- Forsten, A. 1998. The fossil horses (Equidae, mammalia) from the Plio-Pleistocene of Liventsovka near Rostov-Don, Russia. *Geobios*, 31 (5), 645-657.
- Forsten, A. 1999. A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms. *Quaternary Science Reviews*, 18, 1373-1408.
- Forsten, A. y Eisenmann, V. 1995. *Equus (Plesippus) simplicidens* (Cope), not *Dolichohippus*. *Mammalia*, 59, 85-89.
- Fortelius, M., Mazza, P. y Sala, B. 1993. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia Italica*, 80, 63-155.
- Gabunia, L.K. y Vekua, A.K. 1989. The antropogene horses of Georgia. *Tbilisi: Izdatelstvo "Metsniereva"*, 140 pp.
- Gadziev, V.G. 1953. The fossil ass *Equus cf. hydruntinus* REG. from Binagadi. En: *The Quaternary fauna and flora of the locality Binagadi*. *Akademie Nauka Azerbaijan SSR*, 334 pp.
- García-Fernández, D., Galobart, A. y Cerdeño, E. 2003a. Perisodáctilos del Pleistoceno inferior de los yacimientos de Incarcàl (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució*, 34, 175-183.
- García-Fernández, D., Galobart, A., Ros, X. y Cerdeño, E. 2003b. *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae) en el Villafranchiense de Crespià (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució*, 34, 279-296.
- Garrido, G. 2006. Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranchiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. 2008a. Los perisodáctilos [*Equus cf. major* Depéret, 1893 y *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1859)] del yacimiento plioceno superior terminal de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen.
- Garrido, G. 2008b. Presencia de *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825) en el Villafranchiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen.

- George, M. y Ryder, O.A. 1986. Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus*. *Molecular Biology and Evolution*, 3 (6), 535-546.
- Geraads, D. 1988. Révision des Rhinocerotinae (Mammalia) du Turolien de Pikermi. Comparaison avec les espèces voisines. *Annales de Paléontologie*, 74, 13-41.
- Gromova, V.I. 1949. A history of the horses (Genus *Equus*) in the old World. *Akademia Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta*, 17, 374 S, 62 S.
- Gromova, V.I. y Dubrovo, I. A. 1975. Fossile Pferde aus dem Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartärpaläontologie*, 1, 107-124.
- Grossouvre, A. de, y Stehlin, H. G. 1912. Les sables de Rosières, près Saint-Florent (Cher). *Bulletin de la Société Géologique de France, Sér. 4*, 194-212.
- Groves, C.P. 1982. The skulls of Asian rhinoceroses: wild and captive. *Zoo Biology*, 1, 251-261.
- Groves, C.P. 1983. Phylogeny of the living species of rhinoceroses. *Zeitschrift für Zoologische und Systematik Evolutionsforschung*, 21, 293-313.
- Groves, C.P. 1986. The taxonomy, distribution and adaptations of recent equids. En: *Equids in the Ancient World* (Eds. R.H. Meadow y H.P. Uerpmann). Verlag, 11-65.
- Groves, C.P. y Kurt, F. 1972. *Dicerorhinus sumatrensis*. *Mammalian Species*, 21, 1-6.
- Guérin, C. 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 79, 1-1182.
- Guérin, C. 1996a. Famille des Equidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 121-136.
- Guérin, C. 1996b. Famille des Rhinocerotidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 111-121.
- Guérin, C. 1996c. Superordre des Proboscidiens. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 141-153.
- Guérin, C. y Santafé, J.V. 1978. *Dicerorhinus miguelcrusafonti* nov. sp. Une nouvelle espèce de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement pliocène supérieur de Layna (Soria, Espagne) et de la formation pliocène de Perpignan (Pyrénées-orientales, France). *Geobios*, 11 (4), 457-491.
- Guerrero-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 nuevo mundo. *Paleontologia i Evolució*, 30-31, 93-148.
- Heissig, K. 1972. Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 5 Rhinocerotidae (Mammalia). Systematic und Oekologie. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie. München*, 12, 57-81.
- Heissig, K. 1996. The stratigraphical range of fossil rhinoceroses in the Late Neogene of Europe and the Eastern Mediterranean. En: *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas* (Eds. R.L. Bernor, V. Fahlbusch y H.W. Mittmann). Columbia University Press, New York, 339-347.
- Hirasova, G.D. 1963. Iskopaemye kosti mlekopitaüsih iz Koskurganskogo grifona (üznyj Kazahstan). Mat. Istorii fauny i flori Kazahstana. *Alma Ata*, 4, 42-57.
- Hooijer, D.A. 1953. On dredged specimens of *Anancus*, *Archidiskodon*, and *Equus* from the Schelde estuary, Nederlands. *Leidsche geologische mededelingen*, 17, 185-202.
- Howell, A.B. 1944. *Speed in Animals*. University of Chicago Press. 270 pp.
- Kahlke, H.D. 1965. Die Rhinocerotiden-reste aus des Tonen von Voigstedt in Thüringen. *Paläontologische Abhlungen*, A, 2 (2,3), 453-518.

- Kahlke, H.D. 1969. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen*, A, 3 (3,4), 667-709.
- Kalb, J.E y Froelich, D.J. 1995. Interrelationships of Late Neogene elephantoids: new evidence from the Middle Awash Valley, Afar, Ethiopia. *Geobios*, 28, 727-736.
- Koufos, G.D. 1992. Early Pleistocene equids from Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Palaeontographia Italica*, 79, 167-199.
- Koufos, G. y Kostopoulos, D. 1993. A stenonid horse (Equidae, Mammalia) from the Villafranchian of western Macedonia (Greece). *Bulletin of the Geological Society of Greece*, 28, 131-143.
- Koufos, G., Kostopoulos, D. y Sylvestrou, I. 1997. *Equus apolloniensis* n. sp. (Mammalia, Equidae) from the latest Villafranchian locality of Apollonia, Macedonia, Greece. *Paleontologia i Evolució*, 30-31, 49-76.
- Kretzoi, M. 1938. Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Pars Mineralogica, Geologica et Palaeontologica*, 31, 88-157.
- Kretzoi, M. 1942. Präokkupierte und durch ältere zu ersetzende Säugetiernamen. *Földtani Közlöny*, 72, 345-349.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London, 317 pp.
- Lindsay, E.H., Opdyke, N.D. y Johnson, N.M. 1980. Pliocene dispersal of the horse *Equus* and the late Cenozoic mammalian dispersal events. *Nature*, 287, 135-138.
- Loose, 1975. Pleistocene Rhinocerotidae of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and SE Asia. *Scripta Geologica*, 33, 1-59.
- MacFadden, B.J. 1984. Systematics and phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannipus*, and *Cormohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 179, 1-196.
- MacFadden, B.J. 1992. *Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press, 369 pp.
- Made, J. van der 1999. Ungulates from Atapuerca TD 6. *Journal of Human Evolution*, 37, 389-413.
- Made, J. van der 2000. A preliminary note on the rhinos from Bilzingsleben. *Praehistorica Thuringica*, 4, 41-64.
- Malez, M., Forsten, A. y Lenardic, J. 1992. Fossil horses (Mammalia, Equidae) from the bone breccias of Croatia, Northern Balcan. *Paläontologische Zeitschrift*, 66, 369-385.
- Marsh, O.C. 1884. Dinocerata. A monograph of an extinct order of gigantic mammals. *US Geological Survey Monograph*, 1-237.
- Matthew, W.D. 1924. A new link in the ancestry of the horse. *American Museum Novitates*, 131, 2 pp.
- Mazo, A.V. 1995a. *Stephanorhinus etruscus* (Perissodactyla, Mammalia) en el Villafranchiense inferior de Las Higuerauelas, Alcolea de Calatrava (Ciudad Real). *Estudios Geológicos*, 51, 285-290.
- Mazo, A.V. 1995b. Proboscídeos I. En: *Paleontología* 3. Vol 2. Mamíferos (2ª Parte) (Ed. B. Meléndez). Paraninfo, 251-309.
- Mazza, P. 1988. The Tuscan Early Pleistocene rhinoceros *Dicerorhinus etruscus*. *Palaeontographia Italica*, 75, 1-87.
- McDaniel, G.E. y Jefferson, G.T. 2003. *Mammuthus meridionalis* (Proboscidea: Elephantidae) from the Borrego Badlands of Anza-Borrego Desert State Park, California: phylogenetic and biochronologic implications. *Deinsea*, 9, 239-252.
- McKenna, M. y Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press. 631 pp.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbado, L.J., Fumana, 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.

- Musil, R. 1965. Die Equiden-Reste aus dem von Alpleistozän von Voigstedt in Thüringen. *Paläontologische Abhandlungen*, 2, 435-448.
- Musil, R. 1969. Die Equiden-Reste aus dem Pleistozän von Süssenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen Palaeozoologie*, 3, 617-666.
- Musil, R. 1975. Die Equiden aus dem Travertin von Ehringsdorf. *Abhandlungen der Zentrale Geologische Institut*, 23, 265-335.
- Musil, R. 1992. Die Pferde aus der oberpliozänen Spaltenfüllung Schernfeld bei Eichstätt. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 32, 115-162.
- Musil, R. 2001. Die Equiden-reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, 2 (Ed. R. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 557-587.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Vols. I y II. Johns Hopkins University Press.
- Oakenfull E.A. y Clegg, J.B. 1998. Phylogenetic relationships within the genus *Equus* and the evolution of α and θ globin genes. *Journal of Molecular Evolution*, 47, 772-783.
- Pales, L. y Garcia, M. 1981. *Atlas ostéologique pour servir à l'identification des mammifères du Quaternaire*. 2 vol. 252 p.
- Prat, F. 1964. Contribution a la classification des Equides Villafranchiens. *Procès-Verbaux de la Société Linnéenne de Bourdeaux*, 101, 14-32.
- Prat, F. 1968. *Recherches sur les Equidés pleistocènes en France*. Tesis Doctoral. Universidad de Burdeos. 696 pp.
- Prat, F. 1980. Les Équides villafranchiens en France. Genre *Equus*. *Cahiers du Quaternaire*, 2, 291 pp.
- Prothero, D.R. y Scotch, R. 1989. *The evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press. 560 pp.
- Prothero, D.R., Manning, E. y Hanson, C.B. 1986. The phylogeny of the Rhinoceroidea (Mammalia, Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 87, 341-366.
- Radulesco, C. y Samson, P. 1962. Remarques sur quelques Équidés quaternaires de Roumanie. *Zoologische Anzeiger*, 168, 170-179.
- Repenning, C. A. 1987. Biochronology of the Microtine Rodents of the United States. En: *Cenozoic Mammals of North America, Geochronology and Biostratigraphy* (Ed. M.O. Woodburne). University of California Press, 236-268.
- Samson, P. 1975. Les Equides fossiles de Roumanie (Pliocène moyen-Pléistocène supérieur). *Geologica Romana*, 14, 165-352.
- Santafé, J.V. y Casanovas, M.L. 1987. *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos pleistocénicos de la cuenca Guadix-Baza (Venta Micena y Huéscar) (Granada, España). *Paleontología i Evolució*, mem. esp. 1, 237-254.
- Shoshani, J., Golenberg, E.M. y Yang. 1998. Elephantidae phylogeny: morphological versus molecular results. *Acta Theriologica*, 5, 89-122.
- Simpson, G.G. 1945. The principle of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 85, 350 pp.
- Spassov, N. 2000. Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of Bulgaria and South Europe. *Historia Naturalis Bulgarica*, 12, 89-128.
- Teilhard de Chardin, P. y Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19, 3-134.
- Thomas, M.G., Hagelberg, E., Jones, H.B., Yang, Z. y Lister, A.M. 2000. Molecular and morphological evidence on the phylogeny of the Elephantidae. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, 267, 2493-2500.
- Tsoukala, E. S. 1989. Contribution to the study of the Pleistocene fauna of large mammals (Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla) from Petralona Cave, Chalkidiki (N. Greece). *Aristotle University of Thessaloniki, School of Geology, Scientific Annals*, 1, 360 pp.

- Vekua, A.K. 1962. *Ahalkalakskaia nizneplejstocenovaja fauna mlekopitajuscich*. Akademia Nauk Grus. SSR, Tbilisi, 208 pp.
- Viret, J. 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 4, 200 pp.
- Yang, H. Golenberg, E.M. y Shoshani, J. 1996. Phylogenetic resolution within the Elephantidae using fossil DNA sequence from the American mastodon (*Mammuth americanum*) as an outgroup. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 93, 1190-1194.

