

PRAEOVIBOS SP. (BOVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA): LA PRIMERA CITA DEL GÉNERO EN EL PLIOCENO SUPERIOR TERMINAL DE EURASIA (FONELAS P-1, CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

PRAEOVIBOS SP. (BOVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA): THE FIRST RECORD OF THIS GENUS FOR THE LATE UPPER PLIOCENE OF EURASIA (FONELAS P-1, GUADIX BASIN, GRANADA)

Guíomar Garrido

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

RESUMEN

Se presentan los materiales pertenecientes a un ovibovino de gran tamaño, registrados en el yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18), y atribuidos al género *Praeovibos*. La clasificación específica de este taxón queda por el momento pendiente debido a la escasez de elementos homólogos anatómicamente comparables. Las diferencias encontradas entre los terceros molares superiores de *Praeovibos mediterraneus* y aquellos registrados en Fonelas P-1 sugiere que pueda tratarse de una especie diferente de aquella representada en yacimientos del Pleistoceno inferior de la Europa circummediterránea.

PALABRAS CLAVE: Ovibovini, *Ovibos*, *Praeovibos*, Plioceno superior terminal, Europa occidental.

ABSTRACT

This paper describes the fossil material of a very large ovibovine discovered at the Fonelas P-1 site (MNQ18 zone; Granada, Spain), thought to belong to the genus *Praeovibos*. The species to which this animal belongs is still to be determined given the scarcity of comparable homologous materials. The differences between the upper third molar of *Praeovibos mediterraneus* and those found at the Fonelas P-1 site suggest that the described materials may belong to a species different to that recorded at Lower Pleistocene sites around the Mediterranean region.

KEYWORDS: Ovibovini, *Ovibos*, *Praeovibos*, late Upper Pliocene, Western Europe.

INTRODUCCIÓN

El género *Praeovibos* es descrito por primera vez en 1908 por Staudinger, quien propone *Praeovibos priscus* como la especie tipo basada en un fragmento craneal procedente del yacimiento del Pleistoceno medio de Bad Frankenhausen en Alemania. Unos años antes Dawkins (1883) figuraba una porción de

cráneo procedente de Norfolk en el Reino Unido, el cual sería más tarde identificado como *Praeovibos priscus* (Staudinger, 1908; Kahlke, 1964). Posteriormente son descritas las especies *Praeovibos recticornis* (Ryziewicz, 1933), *Praeovibos schmidtgeni* Schertz, 1937 y *Praeovibos beringiensis* Sher, 1971.

La propuesta de Staudinger de incluir estos materiales en un nuevo género no fue aceptada por ciertos autores, quienes no encontraron diferencias sustanciales con el género *Ovibos* (Kowarzik, 1912; Allen, 1913). Durante la década de 1960 el género *Praeovibos* fue finalmente aceptado a partir de los trabajos de Kahlke (1964). En los últimos años la mayoría de los autores acepta *Praeovibos* como un género monotípico con una única especie, *Praeovibos priscus*, a excepción de Sher (1974, 1992), Crégut-Bonnoure (1984) o McDonald *et al.* (1991), quienes reconocen la existencia de más de una especie.

Como se comentó previamente (Garrido, 2008) existen varias citas de la presencia de un ovibovino de gran talla asignado a *Praeovibos* sp. en yacimientos del Pleistoceno inferior de Europa occidental, aunque la escasez y el tipo de materiales registrados no permitían determinar específicamente el taxón presente. Durante el año 2001 se localizó en el yacimiento de Fonelas P-1 un maxilar en excelente estado de conservación que permite definir con precisión los caracteres morfológicos presentes en esta región anatómica, la cual hasta el momento no había podido ser caracterizada con detalle. En 2002 Crégut-Bonnoure nombra una nueva especie: *Praeovibos mediterraneus*, reconociéndola en los yacimientos de Apollonia-1, Casa Frata, Venta Micena, Quibas y Le Vallonet (Crégut-Bonnoure, 2002, 2006).

Sinonimias

- 2001. *Ovibovini* cf. *Praeovibos* sp. - Arribas *et al.*
- 2004a. *Praeovibos* nov. sp. aff. *P. priscus* - Arribas *et al.*
- 2004b. *Praeovibos* nov. sp. - Arribas *et al.*
- 2006. *Praeovibos* nov. sp. - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

La escasez de materiales recuperados por el momento en yacimientos de cronologías próximas a Fonelas P-1 dificulta enormemente su comparación y determinación taxonómica. Probablemente la especie que aparece en Fonelas P-1 se encuentra presente en aquellos yacimientos del Pleistoceno inferior de la región meridional europea donde ha sido citado *Praeovibos* sp., tales como Tasso, Casa Frata, Apollonia 1, Venta Micena, Quibas o Almenara, aunque esta determinación queda pendiente de confirmar a la espera de que se recuperen fósiles anatómicamente comparables. Algunos de estos registros han sido recientemente incluidos en la nueva especie propuesta por Crégut-Bonnoure (2002), *Praeovibos mediterraneus*, especie por el momento exclusiva de las biozonas MNQ19 y MNQ20 basal (Crégut-Bonnoure, 2007). Por otra parte, *Praeovibos* sp. ha sido identificado en el cercano yacimiento de Fonelas SCC-1 (zona MNQ18; Arribas *et al.*, 2004a).

Materiales

- FP1-2001-0100.- Fragmento de maxilar con P²-M² derechos y P², P³, DP⁴, M¹ y M² izquierdos.
- FP1-2001-0124.- M² derecho.
- FP1-2001-0483.- M³ derecho.
- FP1-2001-0490.- M³ izquierdo.

Número mínimo de individuos: 2 subadultos (M² derecho).

DESCRIPCIÓN

El maxilar registrado en Fonelas P-1 (Fig. 1; tablas 1 y 2) corresponde a un individuo subadulto, ya que retiene en el lado izquierdo de la serie dentaria un elemento dentario deciduo (DP⁴) superpuesto a un elemento definitivo en proceso de erupción (P⁴). Asimismo, la erupción del resto de la dentición definitiva no es completa. Los gérmenes de los terceros molares (FP1-2001-0483 y FP-2001-0490) han sido desplazados del maxilar antes de su enterramiento, apareciendo a pocos centímetros del mismo (Fig. 2 A y B). Unido al margen posterior del maxilar se conserva un fragmento mesial del palatino. Resulta imposible observar los forámenes palatinos, probablemente debido a la destrucción parcial de la región donde se ubican¹. Recorriendo longitudinalmente el palatino y el maxilar se observa una sutura palatina media en forma de aguda quilla. Lateralmente, en el lado izquierdo, aparece un foramen infraorbitario grande situado sobre P³ (Fig. 1C). La superficie superior del maxilar presenta abundantes marcas de mordeduras de carnívoros.

En cuanto a la dentición (Tabla 2) P² se encuentra implantado de forma oblicua al eje longitudinal del maxilar, con una orientación mesiolingual-labiodistal. Estos dientes no muestran desgaste alguno, ya que no han terminado de erupcionar completamente (Fig. 1). Su sección en vista oclusal es prácticamente subrectangular, con sus caras mesial y lingual convexas y su cara labial ligeramente cóncava. La cara distal es plana y sus caras lingual y distal forman un ángulo más o menos recto. En vista lingual no se observa separación entre los lóbulos que forman el protocono y el hipocono. La vista labial también carece de valles profundos que separen los estilos de las cúspides. El parastilo no existe como estructura bien definida y en su posición se observa una tenue arista en el margen mesial del elemento. Por el contrario, el metastilo está muy desarrollado, presentándose como una prolongación aguda del metacono que se proyecta en dirección labio-distal. El protocono es bajo y estrecho, ocupa aproximadamente la mitad mesial de la cara lingual de la pieza y presenta una forma semilunar. El paracono es una cúspide alta y aguda bien individualizada del metacono, con caras labial y lingual convexas, que ocupa aproximadamente la mitad mesial de la cara labial del diente. El metacono ocupa la mitad distal de la cara labial, es una cúspide estrecha y aguda que presenta una cara labial plana y ligeramente oblicua al eje longitudinal del diente. Entre el paracono y el metacono se observa un valle amplio en V de ángulo obtuso. El hipocono ocupa la región linguo-distal del elemento y está constituido por dos crestas, una que discurre en dirección mesio-distal que forma la pared labial de la pieza, de la cual diverge otra cresta linguo-labial que se termina uniendo al metacono. Entre ambas crestas se desarrollan dos o tres septos transversales más pequeños que unen el metacono con la pared distal del diente.

P³ tampoco presenta desgaste alguno y su sección, en vista oclusal, es de contorno subrectangular (Fig. 1A). A diferencia de P², este diente se sitúa prácticamente alineado con el eje longitudinal del maxilar.

	FP1-2001-0100
Anchura máxima palatina	106,89
Distancia alveolar mínima entre P ²	46,97
Distancia alveolar mínima entre P ³	59,08
Distancia alveolar mínima entre P ⁴	65,41
Distancia alveolar mínima entre M ¹ (lóbulo anterior)	62,19
Distancia alveolar mínima entre M ¹ (lóbulo posterior)	63,19
Distancia alveolar mínima entre M ² (lóbulo anterior)	65,35
Distancia alveolar mínima entre M ² (lóbulo posterior)	66,99

Tabla 1. Dimensiones (en mm) del maxilar de *Praeovibos* sp.

¹ Seguramente estos forámenes palatinos serían muy poco visibles, estando camuflados en la sutura que une el maxilar con el palatino y cubiertos por este último, tal como se observa en la especie actual *Ovibos moschatus* (Fig. 3B).

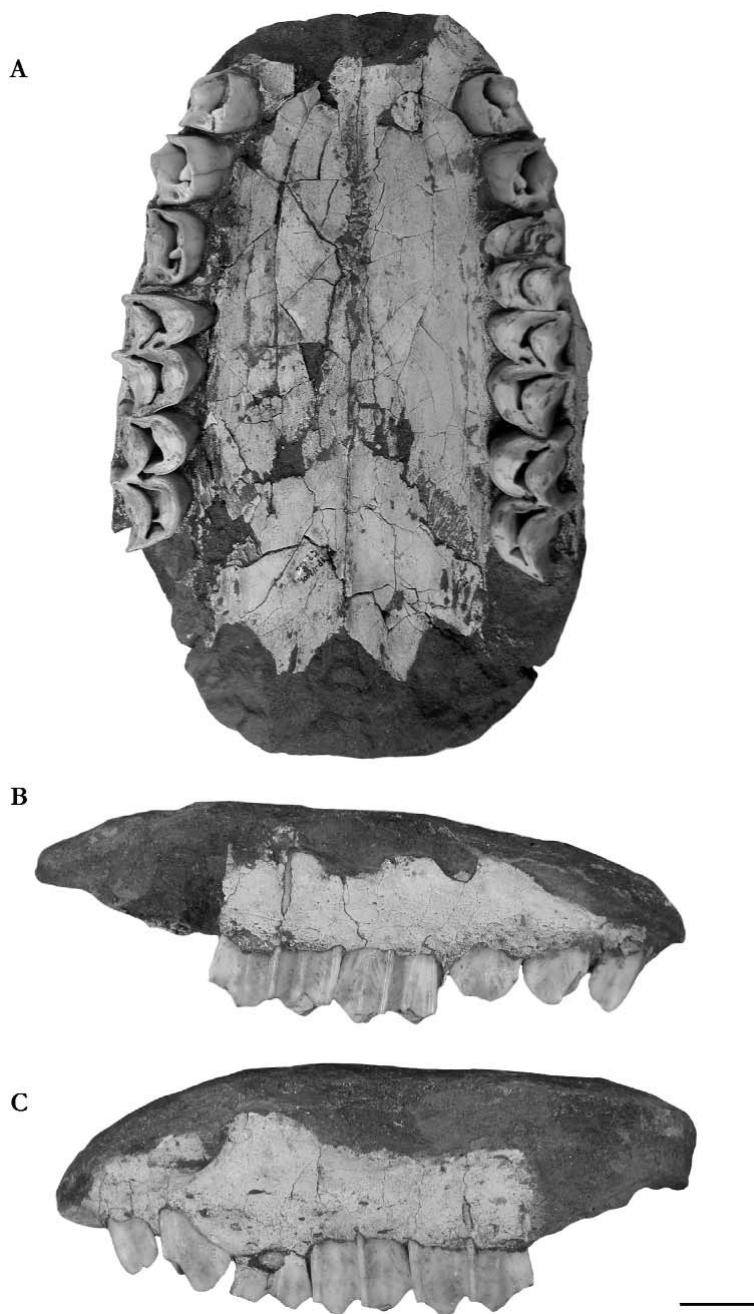


Figura 1. Maxilar de *Praeovibos* sp. (FP1-2001-0100). **A:** vista oclusal; **B:** vista lateral derecha; **C:** vista lateral izquierda. Escala gráfica: 2 cm.

El parastilo y el metastilo se encuentran muy desarrollados a modo de agudas crestas que se proyectan hacia la región mesio-labial y labio-distal, respectivamente. El protocono muestra una convexidad bastante acusada y aparece completamente unido al hipocono, sin observarse valle alguno entre ellos. El paracono es una cúspide alta que ocupa prácticamente todo el recorrido labial del diente, a excepción de la porción distal que se encuentra ocupada por el metacono. Este paracono presenta una convexidad pronunciada en ambas caras, proyectándose labialmente hasta alcanzar el mismo nivel que parastilo y metastilo. El metacono, que ocupa únicamente el cuarto distal de la cara labial, no se encuentra separado del paracono por valles o surcos.

	FP1-2001-0100	FP1-2001-0483	FP1-2001-0490	FP1-2001-0124
Longitud serie premolar	52,71	-	-	-
Longitud serie molar	*87,18	-	-	-
Longitud serie dentaria	*140,28	-	-	-
DMD P ²	15,34	-	-	-
DBL P ²	13,04	-	-	-
DMD P ³	18,34	-	-	-
DBL P ³	12,93	-	-	-
DMD P ⁴	19,46	-	-	-
DBL P ⁴	13,93	-	-	-
DMD M ¹	26,94	-	-	-
DBL M ¹	20,34	-	-	-
DMD M ²	31,51	-	-	27,54
DBL M ²	19,32	-	-	21,41
DMD M ³	-	32,57	32,42	-
DBL M ³	-	20,91	21,88	-

Tabla 2. Dimensiones (en mm) de la dentición superior de *Praeovibos* sp. Las medidas precedidas por un asterisco (*) están estimadas.

El hipocono ocupa la región linguo-distal del diente y no está separado del protocono, por lo que la superficie de la cara lingual es lisa. De la cara interna del margen mesial del hipocono parte un tabique de esmalte hacia la región labio-distal que termina uniéndose a la zona interna de contacto entre paracono y metacono, esto es, a la cara interna del punto de inflexión de la pequeña concavidad que presenta la cara labial del diente. De este tabique parte otro segundo septo que se dirige hacia la región mesial y termina junto al tabique precedente del hipocono, sin llegar a fusionarse con el mismo. En la cara interna del hipocono, y delimitada por los dos tabiques de esmalte, queda una profunda depresión que puede estar comunicada con la foseta central del diente o bien estar individualizada. En la región distal del hipocono se observa una pequeña cavidad poco profunda y de contorno circular.

P⁴ únicamente es observable en la serie del lado derecho, ya que en el lado izquierdo se encuentra cubierto por DP⁴, el cual permanece en la serie dentaria (Fig. 1A). Este diente no presenta desgaste y su erupción no ha terminado. Su contorno, en vista oclusal, es similar al de P³, aunque la relación diámetro mesio-distal/diámetro buco-lingual (DMD/DBL) es mayor. El parastilo y el metastilo son agudos, algo menos desarrollados que en P³, y se encuentran delimitando una cara labial más o menos plana. El

protocono es una cúspide baja que forma un ángulo prácticamente recto en su porción mesio-lingual y de cuya región distal, en el límite con el hipocono, parte un tabique de esmalte ortogonal al eje longitudinal del diente y dirigido hacia la zona de contacto entre paracono y metacono, aunque sin llegar a alcanzar esta región. El paracono, alargado y estrecho, ocupa la mayor parte de la cara labial y no se encuentra individualizado del metacono. En la zona distal de este paracono se desarrolla un tabique en forma de gancho que busca el septo procedente del límite entre protocono e hipocono, aunque, por lo que es posible observar en este diente, no llegan a unirse en su recorrido. El metacono es una cúspide pequeña unida al paracono y al metastilo. Del hipocono linguo-distal parte un tabique de esmalte que comunica esta zona con el metacono. Desde este tabique hacia el extremo distal del diente aparece una cavidad cubierta de dentina que presenta una segunda depresión en su interior, pequeña y de contorno circular.

M¹ muestra un ligero desgaste (Fig. 1A). Su lóbulo anterior es más estrecho y se encuentra más proyectado hacia la cara lingual que el lóbulo posterior. Parastilo y metastilo presentan un desarrollo moderado, observándose como estilos agudos unidos al paracono y metacono respectivamente. El mesostilo, sin embargo, está muy desarrollado en dirección mesio-labial y se proyecta hacia la cara labial sobre el resto de estilos y cúspides. El protocono es corto y presenta una convexidad muy acusada, estando proyectado lingualmente sobre el hipocono. En la región distal del protocono aparece un islote de esmalte de forma oval. La convexidad de las cúspides labiales no está muy marcada, aunque es más acusada en el paracono que en el metacono, característica que se repite en el resto de los molares. No se observa valle alguno entre parastilo y paracono. En su región distal el paracono entra en contacto con el metastilo, el cual, al estar bien desarrollado, deja una depresión en forma de U entre el estilo y la cúspide. El metacono muestra una cara labial más plana y oblicua con respecto al paracono y al eje longitudinal del diente, encontrándose su región distal desplazada hacia la zona lingual. Desde ésta cúspide parte el metastilo, sin observarse valle alguno entre ambos. El hipocono es más amplio y menos convexo que el protocono y no alcanza el nivel lingual de éste último. Entre el protocono y el hipocono se observa un minúsculo esbozo de columnilla interlobular, muy poco visible y unida al protocono. Junto a esta columnilla, en vista oclusal y desplazado ligeramente hacia la cara labial, queda el islote de esmalte ubicado en la porción distal del protocono.

M² es un diente sustancialmente más largo que M¹, cuyos lóbulos linguales son menos convexos (Figs. 1A y 2C). El lóbulo anterior se proyecta lingualmente sobre el posterior, el cual presenta un contorno subrectangular muy característico. Los estilos son finos y agudos. Mientras el metastilo se encuentra más desarrollado que en M¹, el mesostilo, sin embargo, es menos prominente y se dirige perpendicularmente al eje longitudinal del diente. En el hipocono es posible observar un tabique de esmalte que parte desde la zona lingual interna y está dirigido hacia la región labial. No se observa columnilla interlobular ni islotes de esmalte, debido probablemente al escaso grado de desgaste que muestran estos elementos dentarios.

No es posible observar si los molares implantados en el maxilar presentan cíngulo lingual debido a que las piezas no se encuentran totalmente erupcionadas y están incluidas en sus alvéolos correspondientes, por lo que no es visible el espacio que ocuparía dicho cíngulo. En el único M² aislado recuperado hasta el momento (FP1-2001-0124) no se observa cíngulo basal alguno (Fig. 2C₃).

Los gérmenes de M³ no aparecen en sus alvéolos correspondientes, sino que fueron recuperados en el yacimiento a pocos centímetros de distancia del maxilar (Fig. 2 A y B). El desgaste que presentan es muy ligero. No se observa presencia de columnilla interlobular. Tampoco presentan cíngulo lingual ni islotes de esmalte. El lóbulo anterior se encuentra desplazado lingualmente respecto al lóbulo posterior, dando un contorno oclusal muy asimétrico. Al igual que ocurre con el resto de elementos dentarios superiores, los estilos son finos y agudos y muestran un desarrollo similar al de los estilos de M². El metastilo se dirige en

vista oclusal hacia la región labio-distal del diente, aumentando su desarrollo conforme se acerca a la base de la corona, donde su dirección cambia para orientarse completamente hacia la región distal.

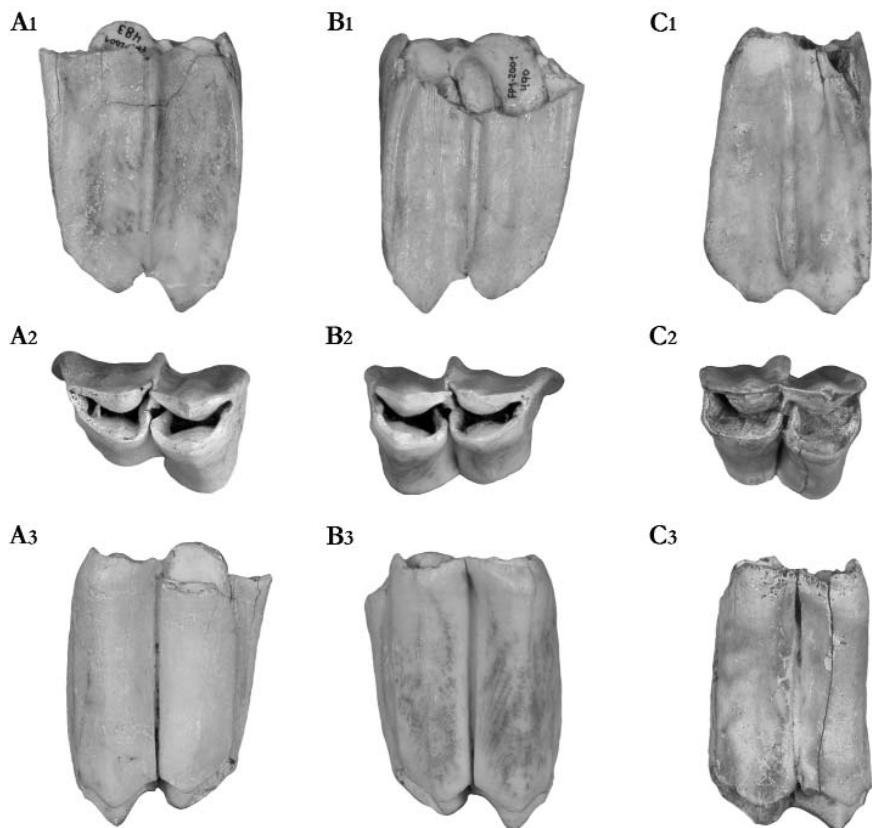


Figura 2. Elementos dentarios superiores aislados de *Praeovibos* sp. **A:** M³ derecho (FP1-2001-0483); A₁: vista labial, A₂: vista oclusal, A₃: vista lingual. **B:** M³ izquierdo (FP1-2001-0490); B₁: vista labial, B₂: vista oclusal, B₃: vista lingual. **C:** M² derecho (FP1-2001-0124); C₁: vista labial, C₂: vista oclusal, C₃: vista lingual. Escala gráfica: 1 cm.

DISCUSIÓN

El maxilar FP1-2001-0100 muestra una serie de caracteres anatómicos asignables a la tribu Ovibovini, tales como unos premolares superiores alargados y de contorno rectangular, molares de cúspides poco desarrolladas labio-lingualmente con fosas estrechas y simples, islotes de esmalte en M¹, esbozo de columnilla interlobular en M¹ unida al lóbulo anterior o estilos agudos poco individualizados (Gentry, 1978). Además, M³ es muy asimétrico, con un lóbulo anterior muy proyectado hacia la cara lingual en relación con el lóbulo posterior.

Por otra parte, pese a que no se observan con detalle los forámenes palatinos, parece que estos se encontrarán ocultos bajo el hueso palatino, al igual que ocurre en otros miembros de Ovibovini.

Como se adelantó anteriormente (Garrido, 2008), existen tres géneros de grandes ovibovinos fósiles incluidos dentro del grupo de los bueyes almizcleros o de la subtribu "Depressicornis". Éstos son el género *Bootherium* (sinónimo de *Symbos*), *Praeovibos* y *Ovibos*. Por lo conocido hasta el momento, ninguno de estos géneros estaba presente en Eurasia durante el límite Plio-Pleistoceno, siendo *Praeovibos* el primero que aparece en el registro fósil de hace aproximadamente 1,6 Ma, estando representado en el yacimiento italiano de Il Tasso (Torre *et al.*, 1992).

Además existen otros géneros de ovibovinos fósiles de menor tamaño hallados en yacimientos de este periodo de tiempo, tales como *Makapania broomi*, el cual aparece en los depósitos Plio-Pleistocenos de Makapansgat en Sudáfrica (Wells y Cooke, 1956) o *Megalovis latifrons* en Eurasia. Ambas especies han sido relacionadas filogenéticamente (Gentry, 1970).

Azanza y Morales (1989) citan la presencia de un Ovibovini indeterminado cf. *Hesperidoceras* en el yacimiento granadino de Huélago-carretera a partir de un P₄ aislado, el cual muestra un paracónido y un metacónido fusionados. Estos autores basan la identificación en las dimensiones que presenta este diente, argumentando que son similares a las halladas en el material procedente del yacimiento de Villarroja en Logroño, el cual fue asignado por Villalta y Crusafont (1955) a la especie *Hesperidoceras merlae*. Este género ha sido más tarde sinonimizado con *Hesperoceras*, *Pliotragus*, *Deperetia* y *Megalovis*, prevaleciendo este último sobre el resto (Duvernois y Guérin, 1989; McKenna y Bell, 1997). El género *Megalovis*, por lo tanto, incluye un conjunto de ovibovinos de gran tamaño, aunque estos no llegan a alcanzar las dimensiones de *Praeovibos*.

La comparación del ejemplar de Fonelas P-1 con materiales fósiles Plio-Pleistocenos del género *Praeovibos* es compleja, ya que este género aparece muy mal representado en el registro fósil. No ocurre lo mismo a partir del Pleistoceno medio, cuando aparece la especie *Praeovibos priscus* en numerosos yacimientos euroasiáticos y de la cual existen descripciones en varios trabajos (Staudinger, 1908; Kahlke, 1964; Crégut y Guérin, 1979; McDonald *et al.*, 1991). *Praeovibos priscus* presenta unos molares superiores provistos de gruesos cíngulos linguales, con una pequeña columnilla interlobular tras el protocono. Conforme avanza el desgaste del diente aparecen islotes de esmalte en posición lingual e incluso en ocasiones también aparece un islote labial (Kahlke, 1964; fig. 2). La morfología general de la dentición superior observada en el ejemplar de Fonelas P-1 refleja una gran afinidad con aquella presente en *Praeovibos priscus*.

Por otra parte, la presencia de un grueso cíngulo lingual en la mitad de la base de la corona permitiría discriminar entre *Praeovibos* y *Ovibos*, estando ausente en este último (Crégut y Guérin, 1979). No es posible constatar la presencia de cíngulos linguales en FP1-2001-0100, ya que los dientes se encuentran incluidos en sus alvéolos correspondientes y, como se comentó en la descripción del fósil, los molares no están completamente erupcionados. Aun así, los molares que aparecen aislados, un M² y dos M³, no presentan trazas de estos cíngulos ni columnilla interlobular. Por tanto, si este criterio tuviera validez, anatómicamente los materiales de Fonelas P-1 se aproximarían en principio más a *Ovibos* que a *Praeovibos*.

Sin embargo, en un análisis más detallado es posible apreciar que el material registrado en Fonelas P-1 presenta sustanciales diferencias con el género *Ovibos*, con el cual se ha podido contrastar su anatomía craneal y dental tras el estudio morfológico de un cráneo completo de un individuo adulto de la especie *Ovibos moschatus*² (Fig. 3 A y B). En esta especie, al igual que en el ejemplar fósil, la sutura palatina media presenta forma de quilla, aunque esta es bastante menos prominente que en FP1-2001-0100. Una gran

² Ejemplar procedente de la Colección de Anatomía Comparada del Museo Geominero (MGM-AC-13).

diferencia se observa en la posición del foramen infraorbitario, el cual aparece situado sobre P³ en FP1-2001-0100, mientras en *O. moschatus* se sitúa sobre P⁴. Además, en el fósil este foramen se encuentra a menor distancia de la serie dentaria que en *O. moschatus*.

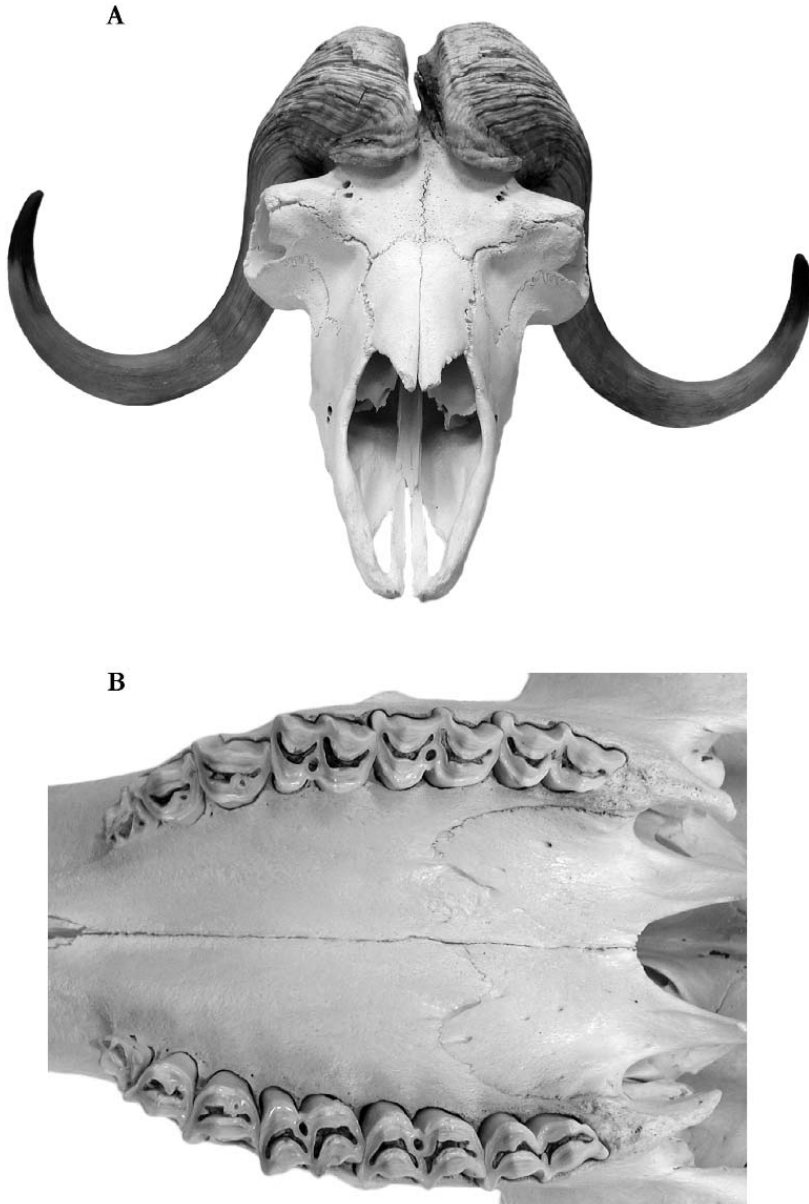


Figura 3. Cráneo de *Ovis moschatus* procedente de la Colección de Anatomía Comparada del Museo Geominero (MGM-AC-13).
A: vista frontal; **B:** detalle del maxilar en vista ventral. Escala gráfica para A: 4 cm. Escala gráfica para B: 2 cm.

En la dentición también se observan diferencias, siendo éstas más acusadas en los premolares. Mientras en *Ovibos moschatus* P² muestra una forma subtriangular cuyos vértices se ubican en ambos estilos, bien desarrollados, y en el hipocono, situado en posición linguo-distal (Fig. 3B), en el ejemplar de Fonelas P-1 la forma de P² es subrectangular, con las caras mesial y lingual convexas, la cara distal plana y la cara labial ligeramente cóncava (Fig. 1A). En *O. moschatus* el gran desarrollo del parastilo y metastilo deja dos valles labiales profundos que le dan a esta cara del diente una forma irregular, a diferencia de la cara labial sencilla que presentaba P² en el ejemplar fósil.

En *O. moschatus* P³ presenta, en vista oclusal, un contorno semicircular y se orienta de forma oblicua al eje longitudinal del maxilar, a diferencia de la forma subrectangular que se observa en FP1-2001-0100 y su orientación alineada con dicho eje. Parastilo y metastilo son gruesos en la especie actual y se encuentran separados de las cúspides labiales por valles bien delimitados.

En P⁴ las diferencias son sustanciales, ya que en FP1-2001-0100 el tabique interno del protocono se sitúa en posición lingual y se dirige hacia la zona labial, siendo prácticamente ortogonal al eje longitudinal del maxilar. En *Ovibos*, sin embargo, este tabique está situado en la cara mesial interna del protocono y se dirige hacia la zona distal, siendo paralelo al eje longitudinal. En ambos especímenes existe una cavidad abierta dejada por los tabiques que parten del protocono y del hipocono, aunque su posición es diferente: mientras en *Ovibos* esta cavidad está situada en posición mesio-lingual, en FP1-2001-0100 se encuentra en la zona linguo-distal del diente. En general, la cara lingual del diente es bastante más convexa en *Ovibos* que en el ejemplar fósil. Al igual que ocurre en el resto de elementos dentarios, el parastilo y el metastilo son gruesos y de contorno redondeado en la especie actual mientras en el fósil se muestran finos y agudos.

En el primer molar de *O. moschatus* también se observa una gran asimetría entre los lóbulos, aunque ésta es menos patente que en el fósil. Las cúspides labiales son bastante más gruesas en *O. moschatus* y sobresalen más hacia la zona labial. La columnilla interlobular no aparece individualizada en ningún ovibovino, aunque en la especie actual es gruesa y se sitúa en posición central entre ambos lóbulos, mientras, como se detalló anteriormente, esta columnilla es muy poco visible en el ejemplar fósil y aparece unida en su base al lóbulo anterior. Un islote de esmalte se observaba en el lóbulo anterior de FP1-2001-0100. En *Ovibos moschatus*, sin embargo, este islote adquiere una posición interlobular. En la cara labial el valle en forma de U que queda entre el mesostilo y el paracono es más profundo en FP1-2001-0100 que en *Ovibos*. Parastilo y metastilo son finos y agudos en el fósil, mientras en *Ovibos* son más gruesos y suaves y se proyectan más fuertemente hacia la zona labial. El mesostilo sin embargo está más acusado en el ejemplar de Fonelas P-1 que en la especie actual.

En M² de *O. moschatus*, al igual que ocurre con el resto de elementos dentarios, los estilos son más gruesos y redondeados, y los islotes se sitúan en posición central. El tabique del hipocono sigue una dirección distinta que en el ejemplar fósil, ya que en FP1-2001-0100 parte de la zona lingual interna y se dirige hacia la región labial siendo perpendicular al eje longitudinal del diente. Por el contrario, en la especie actual este tabique parte desde la zona distal interna del hipocono y se dirige hacia la zona mesial, situándose de forma paralela a este eje.

M³ no muestra columnilla interlobular, cingulo lingual ni islotes de esmalte. Las diferencias en este diente entre FP1-2001-0100 y la especie actual *Ovibos moschatus* son menores que en el resto de piezas.

Por tanto, tras una comparación anatómica detallada, quedan patentes las diferencias entre el ejemplar registrado en Fonelas P-1 y la especie *Ovibos moschatus*, único representante actual de género.

Como se comentó anteriormente, no se conocía cita alguna del género *Praeovibos* en cronologías anteriores o próximas al límite Plio-Pleistoceno de Eurasia y, en la mayoría de los casos, los registros

procedentes del Pleistoceno inferior están representados por núcleos óseos o por elementos del esqueleto postcraneal, por lo que no son anatómicamente comparables con el maxilar registrado en Fonelas P-1.

Así, en el yacimiento italiano de Casa Frata (Villafranchense final) ha sido citado *Praeovibos* (De Giuli y Masini, 1983; 1986) a partir de escasos restos postcraneales asignados con anterioridad a *Megalovis* (Borselli *et al.*, 1980) y reclasificado como cf. *Praeovibos* debido a las proporciones tan masivas que presentaba este material.

En el yacimiento granadino de Venta Micena se describe un núcleo óseo completo, un metatarsiano, dos metacarpianos y un extremo distal de húmero asignados al género *Praeovibos* sp. (Moyà-Solà, 1987).

En Quibas se han recuperado un fragmento distal de metacarpiano, varias primeras falanges y una segunda, un semilunar, un astrágalo y un calcáneo que han sido asignados a un ovibovino indeterminado cf. *Praeovibos* (Montoya *et al.*, 1999).

En la localidad de Cueva Victoria se encuentran escasos restos que tal vez puedan ser también atribuidos a este taxón (Moyà-Solà y Menéndez, 1986).

Por último, en Apollonia-1 se atribuye al género *Praeovibos* un tercer molar superior aislado, con abundante cemento y un avanzado grado de desgaste, el cual muestra un protocono bien desarrollado, más angular y más proyectado lingualmente que el hipocono, un parastilo prominente dirigido hacia la región mesial y unido al paracono en la base de la corona, un paracono fuertemente curvado hacia la zona labial, un valle en forma de U y poco profundo entre el paracono y el mesostilo, un metastilo muy desarrollado con una cara oclusal subrectangular y dirigido hacia la región distal formando una extensión en la cara labio-distal del diente, un cíngulo en la zona lingual del lóbulo anterior y un islote central bien desarrollado y conectado con la cavidad posterior (Kostopoulos, 1997).

Este último elemento procedente de Apollonia-1 es comparable con los terceros molares superiores registrados en Fonelas P-1 (FP1-2001-0483 y FP1-2001-0490), en los cuales no aparecen todos los caracteres anatómicos descritos por Kostopoulos (1997), ya que no presentan cemento, el paracono no se encuentra fuertemente proyectado hacia la cara labial, no se observa presencia de cíngulo lingual en ninguno de los lóbulos y no muestran islote central probablemente debido al escaso grado de desgaste dental de los elementos.

Como se ha comentado previamente, Crégut-Bonnoure reconoce la presencia de la especie *Praeovibos mediterraneus* en los yacimientos de Apollonia-1, Casa Frata, Venta Micena, Quibas y Le Vallonet (Crégut-Bonnoure, 2002, 2006), y cuyos registros más antiguos proceden de la zona MNQ19 (Crégut-Bonnoure, 2007).

Dadas las diferencias existentes en los terceros molares superiores procedentes de Apollonia-1 y Fonelas P-1, no se atribuyen estos últimos a las especie *Praeovibos mediterraneus*.

Recientemente Bukhsianidze (2005) cita la presencia elementos dentarios y postcraneales pertenecientes a Ovibovini gen. et sp. indet. en el yacimiento caucásico de Dmanisi. Crégut-Bonnoure (2006) cita la presencia conjunta de afinidades y diferencias entre estos fósiles y *P. mediterraneus*, planteando la hipótesis de que pueda representar una especie independiente.

Por otra parte, en los trabajos consultados sobre taxonomía de *Praeovibos* se otorga una gran importancia tanto a la morfología como a la biometría de los Mc III-IV, ya que son bien diferenciables de aquellos pertenecientes a otras tribus de bóvidos y se encuentran bien representados en los yacimientos (Kahlke, 1964; De Giuli y Masini, 1983; Moyà-Solà, 1987; Sher, 1992). Por el momento, la ausencia de estos elementos en Fonelas P-1 impide comparar estos registros.

CONCLUSIONES

El excepcional material craneal registrado en el yacimiento de Fonelas P-1 permite determinar la presencia de *Praeovibos* en el Plioceno superior terminal (MNQ18) de Europa Occidental. Estos fósiles quedan por el momento clasificados con nomenclatura abierta a la espera de poder en un futuro comparar anatómicamente elementos homólogos y establecer la variabilidad presente en este taxón.

Por otra parte, tras la identificación de *Praeovibos* en este yacimiento (constituyendo la cita más antigua conocida), se puede concluir que este género se encontraba ya presente en Europa occidental antes de la supuesta llegada de distintos inmigrantes asiáticos hace 1,7 Ma, por lo que su distribución bioestratigráfica se ampliaría hasta los últimos pulsos del Plioceno.

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*"). Beekie Dyer, del Illinois State Museum, nos cedió amablemente documentación sobre el registro de *Praeovibos* en el continente americano. A su vez, Speranza Rose (Universidad de Alaska Fairbanks) nos proporcionó bibliografía sobre los géneros *Praeovibos* y *Ovibos*. Roland Frey, del *Institute for Zoo and Wildlife Research* de Berlín, nos facilitó información gráfica sobre la anatomía craneodental del takín del Himalaya, *Budorcas taxicolor*. Agradecemos al resto del equipo del *Proyecto Fonelas* su esfuerzo y entusiasmo durante las arduas campañas de excavación paleontológica sistemática.

REFERENCIAS

- Allen, J.A. 1913. Ontogenetic and other variations in muskoxen, with a systematic review of the muskox group, recent and extinct. *Memories of the American Museum of Natural History*, n. serie, 1 (4), 101-226.
- Arribas, A., Baeza, E., Bermúdez, D., Blanco, S., Durán, J.J., Garrido, G., Gumiel, J.C., Hernández, R., Soria, J.M., y Viseras, C. 2004a. Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plio-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3), 567-581.
- Arribas, A., Baeza, E., Carrión, J.S., Cortés, M., De Renzi, M., Durán, J.J., Esquivel, J.A., Garrido, G., Gumiel, P., Gumiel, J.C., Hernández, R., Laplana, C., López-Martínez, J., Lozano, R.P., Martín-Lagos, I., Martínez, A., Palmqvist, P., Pérez-Claros, J.A., Riquelme, J.A., Robles, F., Soria, J.M., Torregossa, V. y Viseras, C. 2004b. El yacimiento villafranquiense de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada): resultados de la primera campaña de investigación (2001). *Anuario Arqueológico de Andalucía*. Dirección General de Bienes Culturales. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, 15-23.
- Azanza, B. y Morales, J. 1989. Los artiodáctilos de Huélago, Huéscar-1 y Cúllar de Baza-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada). *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 289-316.
- Borselli V., De Giuli, C., Ficarelli, G. y Mazzini, M. 1980. Casa Frata: una località fossilifera del Villafranchiano Superiore presso Terranuova Bracciolini (Arezzo) nel Valdarno Superiore. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 19 (2), 245-258.
- Bukhsianidze, M. 2005. *The fossil Bovidae of Dmanisi*. Tesis Doctoral. Universidad de Ferrara (Italia). 192 pp.

- Crégut-Bonnoure, E. 1984. The Pleistocene Ovibovinae of Western Europe : temporo-spatial expansion and paleoecological implications. *Biological Papers of the University of Alaska, Spec. Rept.*, 4, 136-144.
- Crégut-Bonnoure, E. 2002. *Les Ovibovini, Caprini et Ovini (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pleistocène d'Europe: systématique, évolution et biochronologie*. Tesis Doctoral. Université Claude Bernard, Lyon.
- Crégut-Bonnoure, E. 2006. European Ovibovini, Ovini and Caprini (Caprinae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene: new interpretations. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 256, 139-158.
- Crégut-Bonnoure, E. 2007. Apport des Caprinae et Antilopinae (Mammalia, Bovidae) à la biostratigraphie du Pliocène terminal et du Pléistocène d'Europe. *Quaternaire*, 18 (1), 73-97.
- Crégut, E. y Guérin, C. 1979. Première découverte en Europe Sud-Occidentale de *Praeovibos priscus* (Mammalia, Artiodactyla, Ovibovinae) dans le gisement Pleistocène moyen Ante-Rissien de la Caune de L'Arago (Tautavel, Pyrénées-orientales, France). *Geobios*, 12 (3), 459-465.
- Dawkins, W. B. 1883. On the alleged existence of *Ovibos moschatus* in the Forest Bed and its range in space and time. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 39, 575-581.
- De Giulii, C. y Masini, F. 1983. A new element of the Late Villafranchian (Tasso Unit) faunas of Italy : occurrence of Ovibovini (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) in the fauna of Casa Frata (Upper Valdarno, Tuscany). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 22 (3), 271-280.
- De Giulii, C. y Masini, F. 1986. Late Villafranchian faunas in Italy: the Casa Frata Local Fauna (Upper Valdarno, Tuscany). *Palaeontographia Italica*, 74, 1-9.
- Duvernois, M.P. y Guérin, C. 1989. Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, 22 (5), 339-379.
- Garrido, G. 2006. Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranchiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. 2008. Generalidades sobre los artiodáctilos del Villafranchiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. Este volumen.
- Gentry, A.W. 1970. Revised classification for *Makapania broomi* Wells and Cooke (Bovidae, Mammalia). *Palaeontologia Africana*, 13, 63-67.
- Gentry, A.W. 1978. Bovidae. En: *Evolution of African Mammals*. (Eds. V.J. Maglio y H.B.S. Cooke). Harvard University Press, 540-572.
- Kahlke, H.D. 1964. Early middle Pleistocene (Mindel/Elster) *Praeovibos* and *Ovibos*. *Commentationes Biologicae*, 26 (5), 1-17.
- Kostopoulos, D. 1997. The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrate, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site "Apollonia-1", Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas*, 19 (4), 845-875.
- Kowarzik, R. 1912. Der moschusochs im Diluvium Europas und Asiens. *Denkschr. Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 87, 505-566.
- McDonald, J.N., Clayton E. R. and Harington, C. R.. 1991. Taxonomy and zoogeography of the musk ox genus *Praeovibos* Staudinger, 1908. *Illinois State Museum Scientific Papers*, 23, 285-314.
- 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., Fumal, 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.
- Moyà-Solà, S. 1987. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontología i Evolució*, mem. esp. 1, 181-235.
- Moyà-Solà, S. y Menéndez, E. 1986. Los Artiodáctilos (Bovidae y Cervidae, Mammalia) del Pleistoceno inferior de Europa occidental: ensayo de síntesis. *Paleontología i Evolució*, 20, 289-295.

- Sher, A. 1974. Pleistocene mammals and stratigraphy of the far northeast USSR and North America. *Internat. Geological Review*, 16 (7-10), 284 pp.
- Sher, A. 1992. Beringian fauna and early Quaternary mammalian dispersal in Eurasia: ecological aspects. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 125-133.
- Staudinger, W. 1908. *Praeovibos priscus* nov. gen. et nov. sp., ein Vertreter einer *Ovibos* nahestehenden Gattung aus dem Pleistocän Thüringens. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 481-502.
- Torre, D., Ficcarelli, G., Masini, F., Rook, L. y Sala, B. 1992. Mammal dispersal events in the Early Pleistocene of Western Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 51-58.
- Villalta, J.F. y Crusafont, M. 1955. Un nuevo Ovicaprinio en la fauna Villafranchiense de Villarroya (Logroño). *Actes du IV Congres International du Quaternaire*, Roma-Pisa (1953), 1-7.
- Wells, L.H. y Cooke, H.B.S. 1956. Fossil Bovidae from the Limeworks Quarry, Makapansgat, Potgietersrust. *Palaeontologia Africana*, 4, 1-55.