

María Andrés Rodrigo

Los bóvidos Villafranquienses de
La Puebla de Valverde y
Villarroya: sistemática, filogenia y
paleobiología

Departamento
Ciencias de la Tierra

Director/es
Azanza Asensio, Beatriz
Morales Romero, Jorge

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>



Reconocimiento – NoComercial – SinObraDerivada (by-nc-nd): No se permite un uso comercial de la obra original ni la generación de obras derivadas.

© Universidad de Zaragoza
Servicio de Publicaciones

ISSN 2254-7606



Universidad
Zaragoza

Tesis Doctoral

LOS BÓVIDOS VILAFRANQUIENSES DE LA PUEBLA DE VALVERDE Y VILLARROYA: SISTEMÁTICA, FILOGENIA Y PALEOBIOLOGÍA

Autor

María Andrés Rodrigo

Director/es

Azanza Asensio, Beatriz
Morales Romero, Jorge

ISBN 978-84-697-6476-3

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA
Ciencias de la Tierra

2011



Universidad Zaragoza



**Departamento de
Ciencias de la Tierra
Universidad Zaragoza**

Facultad de Ciencias Geológicas. Departamento de Ciencias de la Tierra, Área
de Paleontología.

Universidad de Ciencias de Zaragoza

Los bóvidos Villafranquienses de La Puebla de Valverde y Villarroya: sistemática, filogenia y paleobiología.

Memoria de la Tesis Doctoral para optar a la mención de Doctor Europeo presentada por

Maria Andrés Rodrigo

bajo la dirección de la Dr. Beatriz Azanza Asensio y el Dr. Jorge Morales Romero

Vº. Bº. del director

Dr. Beatriz Azanza Asensio

Vº. Bº. del director

Dr. Jorge Morales Romero

Zaragoza, 2011

**Con cariño a mi familia,
especialmente a mis padres y mi hermana.**

ÍNDICE

Agradecimientos

Capítulo 1. Introducción.....(1-12)

Los bóvidos: caracteres generales.....	2
El dimorfismo sexual.....	4
Clasificaciones y relaciones filogenéticas.....	8
Historia evolutiva y distribución.....	11

Capítulo 2. Antecedentes y objetivos.....(13-16)

2.1 Antecedentes.....	13
2.2 Objetivos.....	15

Capítulo 3. Materiales y métodos.....(17-41)

Materiales..... 17-33

El Villafranquiense	22
El registro fósil de los bóvidos Pliocenos de España.....	22
Yacimientos: Antecedentes de estudio, situación geográfica y geológica	
La Puebla de Valverde.....	24
Villarroya.....	30
Colecciones y localidades.....	33

Métodos 34-42

Nomenclatura.....	34
Estudio morfométrico.....	37
Medidas.....	37
Análisis estadísticos.....	40

Capítulo 4. Sistemática de los Antilopinae del Villafranquiense.....(42-161)

Subfamilia Antilopinae Gray, 1821

Género *Gazella* Blainville, 1816: la especie *Gazella borbónica* Depéret, 1884... (43-104)

Sinonimias.....	43
Diagnosis.....	44
Holotipo.....	44
Localidad tipo.....	44
Otras localidades.....	45
Antecedentes.....	45
Materiales estudiados.....	45
Medidas.....	48
Descripción.....	64
Estudio morfométrico.....	91

Comparaciones y Discusión.....	101
--------------------------------	-----

Género <i>Gazellospira</i> Pilgrim y Schaub, 1939: la especie <i>Gazellospira torticornis</i> (Aymard, 1854).....	(105-162)
---	-----------

Sinonimias.....	105
Diagnosis.....	106
Holotipo.....	107
Localidad tipo.....	107
Otras localidades.....	107
Antecedentes.....	108
Materiales estudiados.....	108
Medidas.....	110
Descripción.....	119
Estudio morfométrico.....	113
Comparaciones y Discusión.....	153

Capítulo 5. Sistemática de los Caprinae del Villafranquiense.....(161-243)

Subfamilia Caprinae Gray, 1821.

Género *Hesperidoceras*: la especie *Hesperidoceras merlae* (Villalta y Crusafont, 1953).

Sinonimias.....	161
Diagnosis.....	161
Holotipo.....	163
Localidad tipo.....	163
Otras localidades.....	163
Materiales estudiados.....	163
Medidas.....	163
Descripción.....	167
Comparación y Discusión.....	176

Género *Gallogoral* Guérin, 1965: la especie *Gallogoral meneghinii heintzi* nov. ssp.

Sinonimias.....	181
Diagnosis.....	183
Holotipo.....	183
Localidad tipo.....	183
Materiales estudiados.....	183
Medidas.....	184
Descripción.....	186
Comparación.....	196

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DE LOS CAPRINAE DEL VILLAFRANQUIENSE.....	199
---	-----

DISCUSIÓN GENERAL.....	206
------------------------	-----

Capítulo 6. Sistemática de los Bovinae del Villafranquiense.....(209-243)

LOS LEPTOBOS DEL VILAFRANQUIENSE DE EUROPA OCCIDENTAL.....	209
EL DIMORFISMO SEXUAL.....	211
LOS LEPTOBOS DEL VILAFRANQUIENSE DE ESPAÑA.....	212
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	213

Subfamilia Bovinae Gill, 1872.

Género *Leptobos* Rüttimeyer 1877-1878: la especie *Leptobos elatus* (Croizet, Pomel, 1853).

Sinonimias.....	214
Diagnosis	215
Holotipo.....	215
Localidad tipo	215
Otras localidades	215
Antecedentes.....	215
Materiales estudiados	216
Medidas.....	217
Descripción.....	223
Comparaciones y Discusión.....	232
ANÁLISIS MORFOMÉTRICO: ANÁLISIS DEL DIMORFISMO SEXUAL.....	236

Capítulo 7. Análisis filogenético de los Antilopinae.....(245-280)

Clasificación y relaciones filogenéticas de los Atilopinae.....	245
Relaciones filogenéticas de los Antilopini.....	247
Antecedentes de las relaciones filogenéticas de <i>Gazellospira</i>	251
Análisis de los caracteres.....	254
Matriz de caracteres.....	268
Análisis filogenético.....	270
Resultados.....	270
Discusión.....	278

Capítulo 8. Conclusiones.....(281-285)

Résume et Conclusions.....(287-292)

Bibliografía.....(293-317)

Láminas

Esta tesis ha sido realizada gracias a la financiación la beca-contrato FPI del Gobierno de Aragón y de la beca de movilidad "Programa CAI Europa XXI", que me fueron concedidas, así como por los proyectos MEC CGL2006-01773/BTE, CGL2008-05813-CO2-01, CGL2007-60790/BTE MICINN del Ministerio de Ciencia e Innovación (Gobierno de España) y por el proyecto del grupo Consolidado EO5 (Gobierno de Aragón).

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que me han ayudado a sacar adelante este trabajo y me enorgullece poder dedicarles estas páginas en las que es difícil resumir la gratitud que siento hacia ellas.

A mis directores, la Dra. Beatriz Azanza y el Dr. Jorge Morales, les agradezco la ayuda, la confianza, el apoyo y todo lo que me han enseñado a lo largo de estos años. Gracias por haber revisado este manuscrito una y otra vez, por todas las ideas que habéis aportado y sobre todo por haber mejorado la calidad de este trabajo. Gracias Beatriz, por tu exigencia, tus críticas, por haberme formado en mi carrera investigadora, pero sobre todo por tu cercanía, por el empuje final y por el esfuerzo que has hecho desde la distancia. A los dos, os agradezco todos los contactos que me habéis aportado y la oportunidad ofrecida de excavar en los yacimientos Miocenos de Toril y Batallones, donde he tenido la oportunidad de conocer a grandes paleontólogos que ahora son buenos amigos.

Mi más sincera gratitud hacia los miembros del tribunal y los evaluadores externos por aceptar y realizar la valoración de este trabajo.

Al Dr. Manuel Hernández agradecer su colaboración, su disponibilidad, su eficacia a la hora de hacer correcciones, su ayuda con la estadística y con el inglés y sobre todo un agradecimiento por el apoyo que tan altruistamente siempre me ha brindado.

Por supuesto, he de agradecer a todas las instituciones que me han permitido el acceso al estudio de sus colecciones y en especial a los encargados que tan amablemente me han atendido y me han proporcionado todo lo que he necesitado. Por ello agradezco a Didier Berthet, Marie Luise y a de todo el equipo del Musee des Confluences de Lyon (Francia), Abel Prieur (Faculté de Sciences de Lyon, France), Christine Argot, Pascal Tassy y Stéphane Peigné (Museum Nationale de Histoire Naturelle in Paris, France), Eileen Westing y Judy Galkin (American Museum of Natural History of New York), Patricia Pérez (Museo Nacional de Ciencias Naturales in Madrid), Silvia Menéndez (Instituto Geológico y Minero de España), Laura Celià y Jordi Galindo (Instituto Paleontológico de Sabadell,) Luis Alcalá (Fundación conjunto Dinópolis) y Jesus Benzal (Estación Experimental de Zonas Áridas en Almería).

Quiero agradecer especialmente al Dr. Pere Bover su ayuda prestada en el American Museum de Nueva York, tanto por el apoyo científico como personal. Gracias por haberme presentado a Marcelo F. Tejedor, Bruce Bruce J. Shockey y Ana Balcarcel, a quienes agradezco su compañía en el museo.

Un sincero agradecimiento, al Dr. Alfonso Arribas y a la Dra. Guiomar Garrido, por el acceso para estudiar la muestra de Fonelas P-1 y la amabilidad con la que me acogieron.

Sin duda esta tesis no sería la misma sin el trabajo tan riguroso que ha realizado Zarela Herrera. Ella se ha encargado de montar las láminas y de realizar algunas de las fotografías. Gracias por la paciencia que has tenido con mis fotos, con las escalas mal colocadas y con los dedos que siempre aparecían encima del fósil. Muchas gracias por enseñarme los trucos del photoshop y de la fotografía, pero sobre todo por toda tu dedicación, tus consejos, tus ánimos, tu cariño y por haber sido muchas veces mi almohada.

Expreso mi agradecimiento al Dr. Robert Asher y Eva Bärman por la colaboración establecida. Gracias Eva por tu aportación en la parte de la filogenia y por las futuras y fructíferas colaboraciones que nos esperan.

A Gema Alcalde quiero agradecerle los buenos momentos que hemos pasado trabajando codo con codo midiendo huesos, haciendo fotos y viajando de un museo a otro. Atrás dejamos Almería, Nueva York y París, donde hemos descubierto juntas los misterios de cada museo y hemos disfrutado viendo colecciones y pasando horas entre fósiles, pero también donde nos hemos curtido con algunas experiencias menos agradables. Gracias por todos los buenos y por haber hecho que los malos fueran siempre más llevaderos.

Por supuesto, gracias al Dr. Daniel de Miguel, que hizo sin duda mucho más fácil el comienzo de esta tesis. Gracias por solucionar siempre mis dudas y mis problemas, por dejar siempre todo por ayudarme, por los constantes correos de ánimo durante mis estancias, por hacer que nunca me viniera abajo, por haberme prestado tu hombro y por haber sido un gran amigo.

Quiero agradecer al Dr. Manolo Salesa, el haberme enseñado a excavar, y el haberme transmitido su pasión por los fósiles. Gracias por tus consejos y por haberme enseñado a identificar los huesos, sin duda a tu lado he aprendido mucho.

Al Dr. Israel Sánchez y la futura doctora Victoria Quiralte quiero agradecerles el haberse prestado siempre a solucionar mis dudas con la terminología.

Quisiera mostrar mi agradecimiento hacia la Dr. Maria Teresa Alberdi y Dr. Pablo Peláez por su acogimiento y su ayuda en mis constantes visitas al Museo.

Muchísimas gracias a todos mis colegas paleontólogos (Aitor, Ana Rosa, Adriana, Blanca, Gema S., Juan, Laura, Luca, Miriam, Oscar, Paloma y Sole), por haberme acogido siempre tan calurosamente, por vuestra amistad, vuestra ayuda y sobre todo por los buenos momentos compartidos.

Gracias a Beatriz Lores, por acogerme en Almería y por enseñarnos los rincones más espectaculares de Cabo de Gata. Hizo mucho más llevadero el estar midiendo huesos durante un mes y medio.

Mi más sincero agradecimiento para todos los profesores y becarios del Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, en especial, a aquellos con los que he compartido despacho y también con los que he compartido muchos cafés. Gracias especialmente a Luis Miguel Sender, Jorge Colás, Juan Rofes, Raquel Fenero y Samuel Zamora, por vuestro apoyo científico pero sobre todo por haberme escuchado siempre, os tengo un gran cariño y espero que nunca perdamos el contacto.

Gracias a mis amigos de la carrera (Ana, Clara, Diego, Laura, Hernando y Jose Manuel) por haber sido mi otra familia durante estos años. Aunque nuestras vidas nos separen, siempre os llevaré en mi corazón.

Un cariñoso agradecimiento a mis amigas de Almazán (Ana, Ángela, Chus, Esther, Lucia, Mónica, Raquel, Sonia, Virginia y mis tres Cristinas), que han estado siempre en los momentos más difíciles y me han hecho mucho más llevaderas mis estancias, ¡gracias Cris por tu visita a Lyon!. Con vuestro apoyo y vuestra ayuda he llevado cada día con mucha más alegría, ¡sois las mejores amigas del mundo!. Gracias por el interés que siempre habéis mostrado por mi trabajo. Por cierto, se me ocurre que para nuestro club de lectura, ¿que tal si leemos mi tesis?

A Diego, quiero agradecerle enormemente el haber conseguido sacarme siempre una sonrisa y todo lo que me ha aportado con su música, que sin duda, me ha servido en muchos momentos de inspiración y refugio. Gracias por tu aliento, por tu humor y por todas las palabras de apoyo.

Mi pequeña Ana, gracias por haber recuperado mi espalda destrozada después de las excavaciones! y muchas gracias por visitarme en Paris y traerme toda la energía y los ánimos cuando más lo necesitaba!

Un remerciement très chaleureux à Pierre et Mireille pour tous les mots de courage, merci beaucoup!

Un agradecimiento sin límite a toda mi familia, por haber confiado siempre en mí, por haberme apoyado siempre, porque han estado a mi lado cada día y sobre todo porque sus ánimos me

han dado fuerzas para terminar. A mi futuro cuñado quiero agradecerle su alegría y su humor que han sido indispensables en mí día a día para poder evadirme de los agobios.

A mis padres, Florencio y Luzdivina, y a mi hermana Marta les debo todo. Sin ellos no habría podido llegar hasta aquí. Han sido mi mayor apoyo en la vida, gracias a ellos se que cuando uno lucha con todas sus fuerzas alcanza la meta. Gracias por todo el apoyo tan inmenso, por todo el cariño, por no permitir que jamás me rindiera, por haberme dejado siempre elegir y sobre todo GRACIAS por creer en mí. Esta tesis también es vuestra y espero que el resultado, os reconforte y sirva para llenar todos los momentos, que por trabajo, no hemos podido pasar juntos.

A Laurent, le debo el apoyo científico y personal que tan incondicionalmente siempre me ha dado. Gracias por leer y corregir parte de está tesis. Gracias por ayudarme a ver siempre lo positivo de las cosas, por ser tan paciente, por soportar todos mis malos momentos, pero sobre todo por haberme entendido siempre, por haberme esperado y por todo el cariño y todas las fuerzas que me has enviado en los momentos más difíciles. Merci de être fier de moi et merci beaucoup pour avoir réalisé un autre de mes rêves!

Gracias de todo corazón a todos los que habéis hecho posible esto.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

Desde los comienzos de la domesticación, los bóvidos han jugado un papel importante en la economía de los humanos. Su fuerza ha sido utilizada para transportar materiales y realizar las tareas agrícolas, que en los países subdesarrollados todavía hoy siguen realizando. Aportan su carne, leche, pieles, y sus huesos y heces son también utilizados. En algunos países, son una parte importante de la cultura, y en la India, las vacas, son consideradas animales sagrados. Los bóvidos domésticos también se han utilizado para controlar las especies invasoras de plantas y mejorar la biodiversidad de plantas, a través de su comportamiento de alimentación selectiva. (Grzimek, 1990; Feldhamer *et al.*, 2007). El ecoturismo y la caza deportiva de los bóvidos, contribuyen a aumentar la importancia económica de estas faunas. Sin embargo, la caza, junto con los principales predadores de estos animales, ha conllevado a la extinción de algunas especies. Así, según la lista roja de especies amenazadas de la IUCN, de las 143 especies consideradas, cuatro especies de bóvidos se consideran extintas (*Bos primigenius*, *Gazella bilkis*, *Gazella saudiya* y *Oryx dammah*, algunas sólo extintas en estado salvaje), 8 en peligro crítico de extinción, 2 en peligro de extinción, 21 son vulnerables y 16 casi amenazadas. Aun así, los bóvidos son la familia de artiodáctilos más diversa de la actualidad.

Los bóvidos son un grupo muy relevante entre las faunas de macromamíferos del Neógeno y del Cuaternario del Viejo Mundo y forman una parte muy importante del registro cuantitativo y cualitativo de los yacimientos de grandes mamíferos, por ello han sido empleados como indicadores paleoambientales (Nieto, 1998). Por otro lado, los estudios del microdesgaste y del mesodesgaste de la dentición de los bóvidos junto con los estudios de la morfología han sido utilizados para inferir sus estilos alimenticios y por lo tanto para reconstruir las condiciones paleoambientales y paleoclimáticas. De hecho, son uno de los grupos más abundantes y mejor preservados en los yacimientos de África, por lo que, aunque con algunas limitaciones, tienen el mayor potencial para informar sobre los contextos biogeográficos y climáticos de los primeros homínidos (Bibi *et al.*, 2009). Así por ejemplo, los cambios en las proporciones de alcelafinos y antilopinos en los yacimientos de homínidos del Plioceno Superior, fueron el principal soporte para formular la hipótesis de que el origen de *Homo* y *Paranthropus* tuvo lugar a lo largo de una importante aridificación entre los 2,8-2,0 Ma (Vrba, 1985b; Bobe y Eck, 2001). Además, existen una gran cantidad de trabajos, que se basan en el estudio de la morfología de los huesos del esqueleto postcraneal de este grupo, para poder inferir los ambientes del pasado (e.g. Kappelman, 1988; Köler, 1993; DeGusta y Vrba, 2003; DeGusta y Vrba, 2005 a, b; Kovarovic y Andrews, 2007).

Dada esta relevancia, resulta llamativa la relativa poca atención que ha recibido el estudio de los bóvidos del Plio-Pleistoceno de España, existiendo escasos trabajos sistemáticos. Es más llamativa si cabe, si se tiene en cuenta la riqueza faunística y relevancia

internacional de yacimientos clásicos como Villarroya o La Puebla de Valverde. Carencia que pretendemos subsanar con este trabajo.

LOS BÓVIDOS: CARACTERES GENERALES

Los bóvidos son ungulados artiodáctilos del suborden Ruminantia. Se caracterizan por presentar apéndices craneales epifisiarios de tipo cuerno, que entre otros caracteres, permite diferenciarlos de los giráfidos, cervidos y antilocápridos con los que están estrechamente relacionados. Además de la presencia de cuernos, los bóvidos se caracterizan por presentar una dentición hipsodonta, un único orificio lacrimal y un *sulcus* en el metatarsiano III-IV abierto.

Los cuernos están formados por tres partes: un núcleo óseo, un pedículo y una funda córnea queratinosa perenne que recubre el núcleo óseo (figura 1.1). El pedículo es una prolongación del hueso frontal hacia arriba, y es siempre más estrecho que el núcleo óseo, con el que se encuentra perfectamente fusionado (Solounias, 2007). El núcleo óseo presenta una osificación de tipo intramembranoso, y se fusiona precozmente con el hueso frontal, de tal forma que no existe una sutura visible entre el cuerno y el pedículo de éste (Bubenik, 1990; Sánchez y Azanza, 2000). Este núcleo óseo es un hueso esponjoso, excepto, en algunos bóvidos avanzados que desarrollan sinus frontales en el interior de este núcleo óseo, que por lo tanto es hueco (Gentry, 2010; Solounias, 2007). Estos sinus, cuando están presentes exhiben diferentes morfologías y desarrollo, de manera que han sido también utilizados para establecer clasificaciones sistemáticas y filogenéticas (Farke, 2010). Todos los machos presentan cuernos, mientras que las hembras de algunas especies son inermes, pero cuando los cuernos están presentes en ambos sexos, las hembras suelen desarrollarlos de menor tamaño.

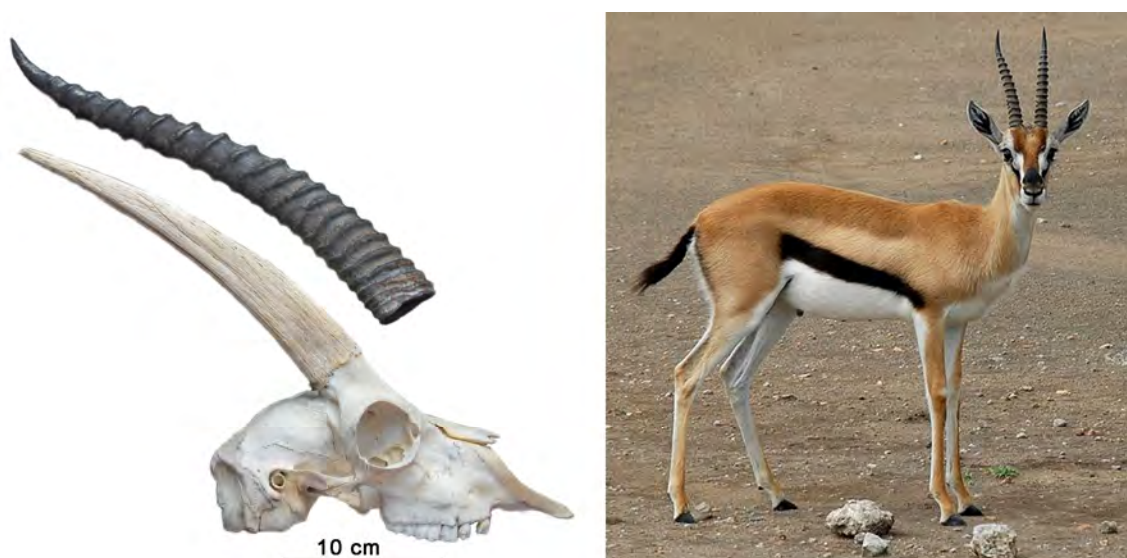


Figura 1.1: *Eudorcas thompsonii* en vida y cráneo donde se observan el núcleo óseo y la funda córnea que lo recubre.

Los núcleos óseos de los bóvidos presentan una gran variedad de morfologías con diferentes ornamentaciones (figura 1.2). La superficie del núcleo óseo puede estar ornamentada con profundos surcos, con surcos finos o con estrías. Además en algunos taxa, pueden observarse quillas, cuyo su número y disposición es variable. Así puede existir una o varias quillas, ubicadas en la región anterior, en la posterior o en ambas regiones. La sección basal del núcleo óseo generalmente es circular u ovalada, pero también pueden observarse otras morfologías, como las triangulares que exhiben algunos boselafinos como *Tragoportax* (Moyá-Solá, 1983). La longitud y el espesor también varían entre los diferentes taxa así como su posición en relación a las órbitas, pudiendo estar insertados sobre éstas o por detrás. Pueden ser rectilíneos, o estar curvados hacia adelante, hacia atrás, hacia la región medial o incluso pueden presentar una doble curvatura. Algunas especies exhiben una torsión del núcleo óseo, cuyo sentido y grado sirve para diferenciar unas especies de otras. En ocasiones, esta torsión es más acusada, llegándose a generar verdaderas hélices con diferentes morfologías, como las que se observan en algunas de las especies actuales (*Antilope cervicapra*, *Tragelaphus strepsiceros*, *Adax nasomaculatus*). Los núcleos óseos se preservan bien en el registro fósil y han sido por ello la clave para establecer las clasificaciones sistemáticas. Junto con los núcleos óseos la dentición es también clave para el establecimiento de las determinaciones sistemáticas.



Figura 1.2: Diferentes morfologías de los cuernos de los Bovidae. 1, cabra montés de los Pirineos (*Capra pyrenaica*); 2, dik-dik (*Madoqua kirkii*); 3, gacela de Grant (*Nanger granti*); 4, kudu (*Tragelaphus strepsiceros*); 5, carnero de las montañas rocosas (*Ovis canadensis*). 6, cob acuático (*Kobus ellipsiprymnus*); 7, impala (*Aepyceros melampus*); 8, (*Pelorovis antiquus*)*; 9, ibex alpino (*Capra ibex*); 10, antílope de cuatro cuernos (*Tetracerus quadricornis*); 11, markhor (*Capra falconeri*). (*, especies extintas). Tomado de Emlen, 2008.

No presentan incisivos superiores ni caninos ni el primer premolar (ni en la dentición superior ni en la inferior), de manera que su fórmula dentaria es la siguiente I 0/3, C 0/1, P 3/3, M 3/3. Los molares son selenodontos (con cúspides semilunares) y son casi siempre más hipsodontos y de esmalte más suave que el de los cérvidos o jiráfidos. A diferencia de la mayoría de los ciervos, los estilos, estílicos, conos y cónidos no son muy voluminosos y los cingulos son débiles.

Los metápodos III-IV se han fusionado para formar el hueso canon en las patas delanteras y traseras, y los metápodos lateral y medial están mucho más reducidos que en los ciervos. En comparación con los cérvidos o jiráfidos, muchos bóvidos muestran fuertes caracteres corredores en los huesos de sus extremidades y además la mayoría de ellos muestran un comportamiento territorial.

EL DIMORFISMO SEXUAL

El dimorfismo sexual se refiere a las diferencias de tamaño, masa corporal, morfología, patrón de coloración o estructuras fisiológicas, que diferencian a los machos de las hembras dentro una misma especie. La evolución del dimorfismo sexual ha sido muy investigada desde que Darwin (1871) propuso la teoría de la selección sexual, en la que relacionaba el dimorfismo sexual con la selección sexual. Dicho autor distinguió varios tipos de caracteres que difieren entre machos y hembras. Por un lado, los caracteres primarios, que son aquellos que están directamente relacionados con la reproducción, las gónadas y los órganos reproductivos. Por otro lado, los caracteres secundarios, que según el autor aparecerían por selección sexual, a menudo, en contra de la selección natural y muchos de ellos aumentarían el éxito de su poseedor en la competencia por las parejas. El dimorfismo sexual en bóvidos, como en la mayoría de los mamíferos, es por tanto el resultado de la competencia sexual entre los machos, ocasionando en estos la adquisición de rasgos físicos y de comportamiento que mejoren su capacidad para competir con éxito (Estes, 1991). Pero también está ligado a factores ecológicos:

- El sistema principal de apareamiento, es decir si los machos presentan más de una pareja sexual (especies poligínicas) o si por el contrario sólo existe una hembra para cada macho (especies monógamas). Es conocido que en las especies poligínicas, están sujetas a una mayor competencia sexual y es posible un mayor grado de desarrollo del dimorfismo sexual (Georgiadis, 1985) que en las especies monógamas donde la competencia sexual es mínima.

- Edad de maduración sexual. El grado de dimorfismo sexual entre las especies incrementa con la diferencia en la edad de maduración, siendo mucho mayor en especies cuyos machos maduran tres o cuatro años después que las hembras, que, cuando la diferencia es solo de 1 o 2 años. Ese hecho ayuda a explicar porque el dimorfismo sexual más extremo ocurre en los bóvidos de mediana y gran talla (Estes, 1991)

- Múltiples interacciones sociales en una comunidad de ungulados (sistemas de jerarquización) (Ruckstuhl *et al.*, 2007).

- Segregación en grupos del mismo sexo ó grupos de edad, por distintos hábitats (abiertos/cerrados), influidos por factores ecológicos (Shine, 1989).

Dentro de los artiodáctilos y junto con los ciervos, los bóvidos son uno de los grupos que han sido utilizados para estudiar la evolución del dimorfismo sexual. Los rumiantes generalmente exhiben dimorfismo sexual en la talla corporal, pero también en los apéndices craneales y en los caninos superiores si estos están presentes (Jarman, 1974). En relación a la talla, en la mayor parte de los mamíferos los machos son mayores que las hembras (Mace, 1979; Reiss, 1989; Abouheif y Fairbairn, 1997; Weckerly, 1998; Loison *et al.*, 1999; Pérez-Barbería y Gordon, 2000), pero formas con hembras más grandes que los machos no son tan raras (Ralls 1976, 1977). En los bóvidos el dimorfismo sexual en talla es leve entre las especies más pequeñas, cuyas hembras son, a menudo mayores que los machos, es el caso de los Cephalophinae y los Neotragini. Sin embargo en algunas de las especies de tallas medianas y grandes, los machos pueden llegar a doblar en tamaño a las hembras.

Jarman (1974) propone para las especies de antílopes africanos una hipótesis por la que mediante una serie de pasos evolutivos se adquirió el dimorfismo sexual en talla a través de un proceso de selección sexual. De este modo, inicialmente, las especies ancestrales de ungulados monomórficas y monógamas ocuparon hábitats cerrados expandiéndose hacia hábitats abiertos de praderas. Posteriormente, sistemas de apareamiento polígamo, evolucionaron rápidamente en respuesta a la agregación de machos y hembras, tal vez en relación con la distribución agrupada de los recursos alimentarios en ambientes abiertos. Posteriormente, el dimorfismo en talla evolucionó en las especies que ocuparon hábitats abiertos, pero no en las especies que se quedaron en ambientes cerrados o que conservaron la monogamia. Más tarde, Janis (1982) avanzó sobre las hipótesis previas de Jarman (1974) e introdujo los datos paleoecológicos. Las hipótesis de Jarman, 1974, han sido comprobadas posteriormente, a partir de los análisis estadísticos y filogenéticos realizados por Pérez-Barbería *et al.*, 2002.

Además de las diferencias en la talla, el dimorfismo sexual en los bóvidos se puede manifestar en la morfología, o en el patrón de coloración. Existen especies, donde las diferencias entre machos y hembras son muy acusadas, exhibiendo diferencias en los tres rasgos señalados. Es por ejemplo en el caso del Nyala (*Tragelaphus angas*), en el que los machos presentan poderosos cuernos, un peso de 98-125 kg y un pelaje de color gris, mientras que las hembras son inermes, su peso es de 55-68 kg y su color es rojizo (figura 1.3).



Figura 1.3: Uno de los casos de dimorfismo sexual más extremo dentro de la subfamilia Bovidae. Macho y hembra adultos de Nyala (*Tragelaphus angasi*).

Cuando los apéndices craneales están presentes en ambos sexos, tanto su morfología como su tamaño, puede ser diferente entre machos y hembras (figura 1.4 a y b). Si bien estos apéndices están presentes en todos los machos de esta familia, en un tercio de las hembras están ausentes. Así, de 129 de las especies actuales, las hembras de 84 especies presentan cuernos y las hembras de 45 no los presentan. Siguiendo la clasificación de Grubb (2001), en dos de las 9 subfamilias de bóvidos las hembras no presentan cuernos (Aepycerotinae y Reduncinae), en otras dos hay hembras con cuernos y hembras sin cuernos (Antilopinae y Bovinae) y en las restantes casi todas las especies tienen hembras con cuernos (Alcelaphinae, Caprinae, Cephalophinae, Hippotraginae).

Además de las diferencias existentes en los cuernos, los bóvidos también presentan diferencias en la morfología y en la talla del cráneo y del esqueleto postcraneal. Por ejemplo, los cráneos de las hembras de las gacelas se caracterizan por presentar basioccipitales con tuberosidades anteriores menos prominentes, procesos yugales más delgados y fosas supraorbitales menos profundas y algo más separadas (Andrés *et al.*, 2008), ver figura 1.4 a-d. A parte de la pelvis, que presenta diferencias morfológicas sexuales en todos los mamíferos (Barone, 1999), existen diferencias en la morfología del atlas y del axis (figura. 1.4 e-j). Así en las hembras, el atlas presenta alas menos desarrolladas con crestas laterales paralelas, y el axis, tiene una apófisis transversal menos divergente y menos desarrollada, así como un proceso espinoso con un borde superior plano (Andrés *et al.*, 2008). El estudio morfométrico de Andrés *et al.*, 2008, reveló que las gacelas, *G. dorcas*, *G. cuvieri* y *N. dama*, presentan un importante dimorfismo sexual en la talla y en la morfología del cráneo, la pelvis y el atlas, pero que además la especie de mayor talla, *N. dama*, presenta dimorfismo sexual en todos los elementos del esqueleto e incluso en la dentición.

Este dimorfismo sexual que caracteriza a los bóvidos, constituye un importante factor a tener en cuenta a la hora de realizar las asignaciones y/o clasificaciones de las especies fósiles, ya que como consecuencia de un registro incompleto se pueden llegar a realizar clasificaciones erróneas. De hecho, la existencia de un dimorfismo sexual ha conducido a que machos y hembras en ocasiones hayan sido clasificados en distintos géneros como es el caso

de *Bootherium bombifrons*, cuyos machos fueron incluidos en el género *Bootherium* (Harlan 1825), mientras que las hembras se incluyeron dentro del género *Symbos* (Osgood 1905).

Por lo tanto, uno de los objetivos de esta tesis consistirá en abordar el funcionamiento del dimorfismo sexual en las especies actuales, elaborando modelos que nos permitan comparar este patrón en las especies fósiles que van a ser objeto de estudio para posteriormente proceder a su estudio sistemático y al establecimiento de sus relaciones filogenéticas.

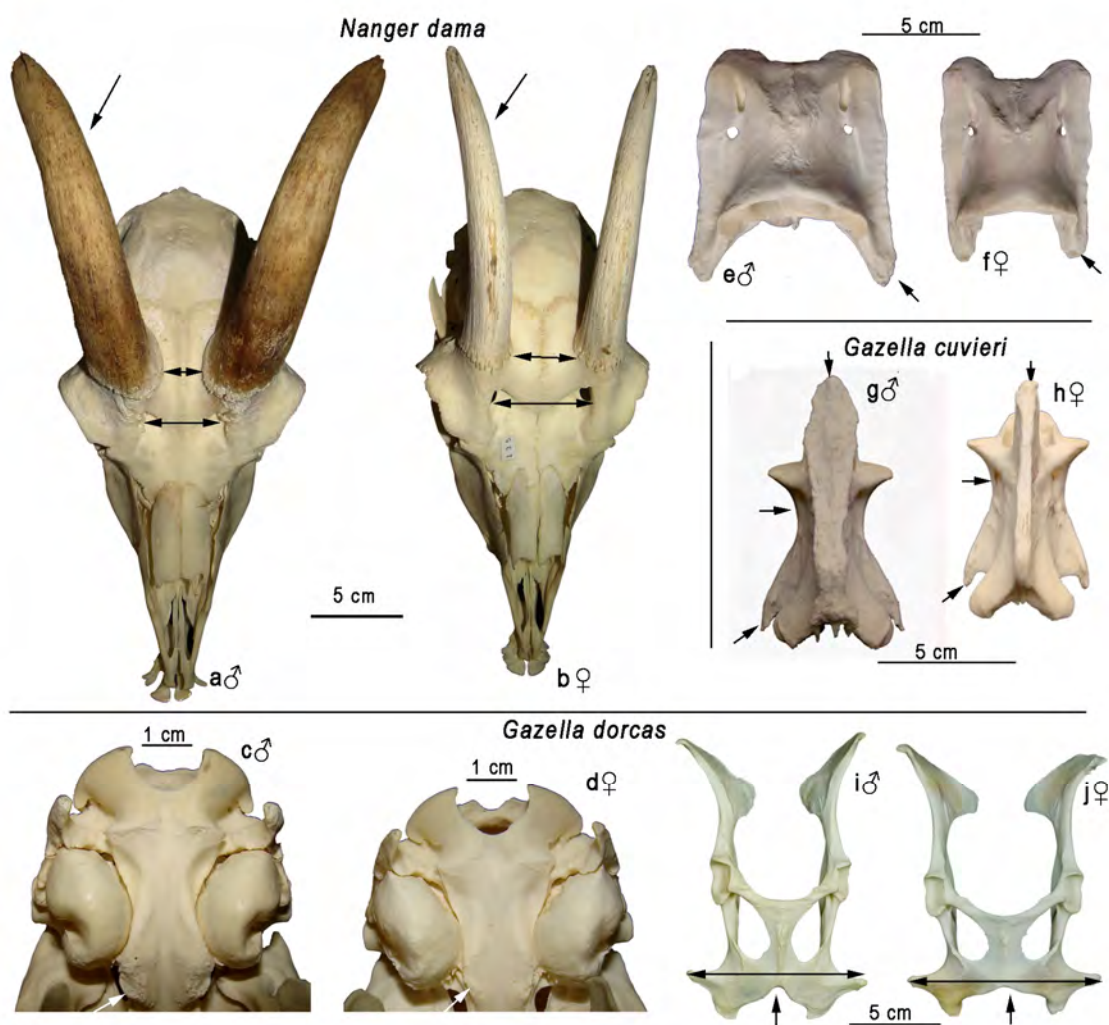


Figura 1.4: Diferencias sexuales en el cráneo y en el esqueleto postcraneal de las gacelas. **a)** y **b)** Vistas dorsales de los cráneos de un macho y una hembra de *N. dama*, donde se observan diferencias en la morfología y la talla de los núcleos óseos y en los forámenes supraorbitarios; **c)** y **d)** vistas de los basioccipitales de un macho y una hembra de *G. dorcas*, donde se observa unas tuberosidades musculares menos prominentes en la hembra; **e)** y **f)** vistas dorsales de los atlas de un macho y una hembra de *N. dama*, se observan alas menos desarrolladas y paralelas en la hembra; **g)** y **h)** vistas dorsales de los axis de un macho y una hembra de *G. cuvieri*, la hembra muestra unas apófisis transversales y un proceso espinoso menos desarrollado; **i)** y **j)** vistas dorsales de las pelvis de un macho y una hembra, con un arco isquiático de diferente morfología mucho más abierto en la hembra. Los ejemplares proceden del EEZA.

CLASIFICACIONES Y RELACIONES FILOGENÉTICAS

Una división clásica fue dada por Schlosser (1904), que separó dos grupos en relación a los caracteres dentarios, boodontia y aegodontia. Dentro de los boodontos se incluyen los Bovinae, Cephalophinae e Hippotraginae y en los aegodontos, los Alcelaphinae, Caprinae y Antilopinae. Los boodontos tienden a presentar dientes menos hipsodontos, esmalte más rugoso, columnas interlobulares, un ritmo más lento de la fusión entre los lóbulos de los molares en la ontogenia, y series premolares largas (Gentry, 1970, 1978). Mientras que los aegodontos presentan los rasgos contrarios.

Los bóvidos actuales han sido clasificados en subfamilias y tribus por Simpson, 1945 y parte de esas clasificaciones iniciales se consideran todavía válidas (McKenna y Bell, 1997). Existe un gran desacuerdo en relación al reconocimiento de las distintas subfamilias y tribus, existiendo importantes discrepancias entre datos moleculares, morfológicos y paleontológicos (ver revisión en Hernández-Fernández y Vrba, 2005). Simpson, 1945 propuso 5 subfamilias y 13 tribus, mientras que para Grubb, 2001, existirían 9 subfamilias y 17 tribus. A partir de trabajos previos, recientemente Gentry, 2010 propone la existencia de 6 subfamilias y 12 tribus, que a su vez podrían formar parte de tres grupos mayores. Otras clasificaciones recientes se han realizado utilizando datos moleculares (Matthee y Davis, 2001; Gatesy y O'Leary, 2001; Hernández-Fernández y Vrba, 2005). A pesar del gran desacuerdo sobre el número de tribus, un amplio consenso propone nueve en Antilopinae (Aepycerotini, Alcelaphini, Antilopini, Caprini, Cephalophini, Hippotragini, Neotragini, Oreotragini y Reduncini) y tres en Bovinae (Bovini, Boselaphini, y Tragelaphini-Hassanin y Douzery, 1999; Hassanin y Ropiquet, 2004; Ropiquet, *et al.* 2009; Bibi *et al.*, 2009).

Sin embargo a pesar de la gran cantidad de trabajos moleculares y morfológicos que han sido realizados (Hernández-Fernández y Vrba, 2005 y sus referencias), todavía no se ha alcanzado una filogenia definitiva lo que muestra que los Bovidae constituyen uno de los grupos de mamíferos más difíciles de clasificar. Las convergencias morfológicas, la rápida radiación de la familia en el Mioceno correlacionada con la expansión de las sabanas (Vrba, 1985a, Allard, *et al.*, 1992) y la cuestionable monofilia del grupo, son los factores que han contribuido a que la taxonomía y la filogenia del grupo sea incierta (Gatesy, *et al.*, 1992).

La monofilia de la familia Bovidae ha sido confirmada por análisis moleculares y por análisis combinados de datos moleculares y morfológicos (Gatesy *et al.*, 1997; Gatesy y Arcander, 2000b; Matthee *et al.*, 2001; Hassanin y Douzery, 2003; Angarson y May-Collado, 2008). Sin embargo, sigue siendo discutida ya que algunos autores han señalado que este grupo es parafilético (ver Gatesy *et al.*, 1992 y referencias en Gatesy *et al.*, 1997; Guha *et al.*, 2007; Wada *et al.*, 2007).

Algunos de los taxa son especialmente más problemáticos y las hipótesis de sus relaciones filogenéticas han estado en continuo cambio. Este es el caso del impala (*Aepyceros*), el suni (*Neotragus*), el saltarrocas (*Oreotragus*), antílope cabrío o pelea (*Pelea*), el chiru (*Phantalops*) y la saiga (*Saiga*). El impala ha sido incluido en diferentes subfamilias, en Alcelaphinae (Vrba 1984; Lowenstein 1986), en Antilopinae (Kingdon 1989), en Reduncinae (Murray, 1984) e incluso algunos autores consideran que formaría una subfamilia diferente, Aepycerotinae (entre otros Ansell 1971; Vrba 1979; Gentry 1992). Aunque las clasificaciones más tradicionales colocaban a *Neotragus* y *Oreotragus* en la tribu Neotragini de la subfamilia Antilopinae, los datos moleculares y morfológicos más recientes no son consistentes con esta posición. Así, estudios moleculares recientes relacionan a *Neotragus* con *Aepyceros* (Matthee y Robison, 1999; Matthee y Davis, 2001; Angarsson y May-Collado, 2008). *Pelea* ha sido colocado en Antilopini (Oboussier, 1970), en Neotragini (Gentry, 1992; Georgiadis *et al.*, 1990), en Caprinae (Gentry, 1970), en Reduncinae (Simpson, 1945; Gatesy *et al.*, 1997), o incluso algunos autores han establecido en su propia tribu (Vrba, 1976; Vrba *et al.*, 1994; Gentry, 2010) o Subfamilia. Aunque tradicionalmente *Pantholops* y *Saiga* eran colocados en los Caprinae (Simpson, 1945), estudios posteriores han demostrado la fuerte relación de *Saiga* con los Antilopini y de *Pantholops* con los Caprinae (e.g. Gatesy *et al.*, 1997; Hassanin, Pasquet y Vigne, 1998; Vrba y Schaller, 2000). Sin embargo algunos autores consideran la posibilidad de que *Pantholops* podría formar su propia subfamilia tal y como ya señaló Gray (1872), quien creó la subfamilia Pantholopidae (Vrba y Schaller, 2000 en duda para Gentry, 2010).

Las relaciones filogenéticas entre las tribus y las subfamilias sigue siendo por tanto discutida, sin embargo una clasificación conservadora podría establecerse de la siguiente manera con la agrupación de las 12 tribus reconocidas actualmente en seis subfamilias (Gentry, 1992): (1) Bovinae: Bovini, Boselaphini (nilgai y antílope de cuatro cuernos), y Tragelaphini (antílopes de cuernos espiralados), (2) Cephalophinae: Cephalophini (duikers), (3) Hippotraginae: Hippotragini y Reduncini, (4) Alcelaphinae: Alcelaphini, (5) Antilopinae: Antilopini y Neotragini, y (6) Caprinae: Caprini, Ovibovini, y Rupicaprini. Un ejemplo de como han cambiado en los últimos años las hipótesis de parentesco entre las diferentes subfamilias puede verse en la figura 1.5

Sin embargo, existe un amplio consenso en el reconocimiento de dos clados en la familia Bovidae; el de los Bovinae, y otro más grande, el de los Antilopinae (Hassanin y Douzery, 1999; Hassanin y Douzery, 2003; Matthee y Davis, 2001; Hernández-Fernández y Vrba, 2005; Decker, 2009). Una bifurcación en la que se separaban los Bovinae de resto de los bovidos había sido ya señalada por Kingdon, 1982 (en base a rasgos morfológicos y ecológicos) y por Lowenstein, 1986 (en su estudio inmunológico).

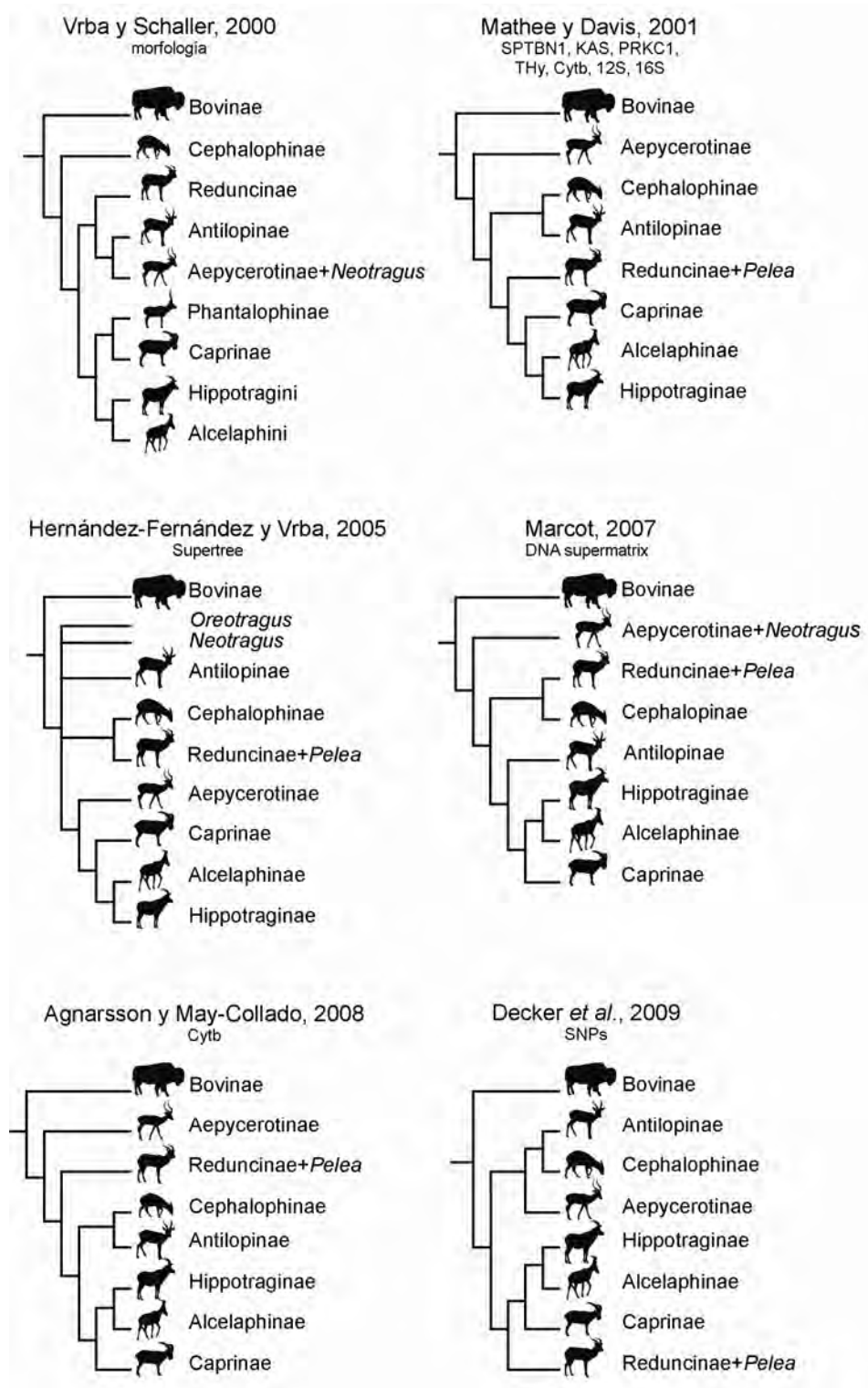


Figura 1.5: Diferentes hipótesis filogenéticas entre las distintas subfamilias de Bovidae, realizadas a partir de datos morfológicos o moleculares. El Supertree de Hernández-Fernández y Vrba, 2005 se basa en filogenias a partir de datos morfológicos, moleculares y ecológicos.

HISTORIA EVOLUTIVA Y DISTRIBUCIÓN

La historia evolutiva de los bóvidos tiene lugar durante los últimos 23 Ma (Bibi *et al.*, 2009). Estos, aparecieron en el Mioceno inferior, y a partir de esta fecha comenzaron una rápida e importante radiación evolutiva, a lo largo de la cual ha dado lugar a la aparición de nuevas especies y la extinción de otras. Un esquema de esta historia evolutiva puede consultarse en Bibi *et al.*, 2009. Gracias a la gran diversificación que experimentó este grupo, en la actualidad se diferencian aproximadamente unas 137 especies y se conocen más de 300 fósiles (Savage y Russell, 1983), siendo dentro de los rumiantes el grupo más diversos.

Eotragus Pilgrim, 1939 que se encuentra en Europa Central, España, posiblemente en el este de África y en Asia, ha sido considerado durante mucho el tiempo como el “stem group” de los bóvidos (Ginsburg y Heintz, 1968; Azanza y Morales, 1994; Solounias *et al.*, 1995; Gentry *et al.*, 1999; Ginsburg *et al.*, 2001; Bibi *et al.*, 2009). Sin embargo, tras el descubrimiento de *Namibiomyx* Morales, Soria y Pickford, 1995 y *Namacerus* Morales, Soria, Pickford y Nieto, 2003, todo apunta a que la familia de los bóvidos se originó más tempranamente de lo que se pensaba y que su origen sería africano. Morales *et al.*, 2003 señalan que esta familia se originaría en África austral a lo largo del Mioceno Inferior (entre los 20 y 21 Ma) diversificándose y dispersándose rápidamente hacia el resto de África y Eurasia, a comienzos del Mioceno medio (hacia los 16-17 Ma). *Namibiomyx*, un bóvido sin cuernos de talla similar a la de *Hispanomyx*, fue descubierto en el Mioceno inferior de Namibia (18-20 Ma, Pickford, 1981; Morales *et al.*, 1995). *Namacerus*, que fue encontrado en el yacimiento de Arrisdrift (17-17,5 Ma), es un pequeño bóvido de la talla del actual *Rapicerus campestris*, pero de proporciones corporales próximas a las de los *Cephalopinae*, con un peso estimado entre 10-14 kgs, de dientes yugales poco hipsodontos, y es considerado como el bóvido con cuernos más antiguo conocido (Morales *et al.*, 2003). Además, estos autores señalan la posibilidad de que éste taxa evolucionó a partir de *Namibiomyx*, por un aumento de la talla y por la adquisición de apéndices craneales, en el caso de que definitivamente se confirmara que *Namacerus* es inerme.

En base a los datos paleontológicos y a los datos moleculares los investigadores han argumentado que la evolución de los bóvidos tuvo lugar en tres fases de radiación (Vrba, 1985a; Gentry, 1994; Hassanin y Douzery, 1999, Robinson y Ropiquet, 2011). La primera radiación tuvo lugar a finales del Mioceno Inferior, y resultó como consecuencia del aislamiento de los Bovinae en Eurasia y los Antilopinae en África, debido a la separación de los continentes (Gentry, 1994; Kingdon, 1997). A mediados del Mioceno, tuvo lugar el segundo episodio y fue el que dio origen a la mayor parte de las tribus de los Bovinae y de los Antilopinae. Éste, es consistente con las tendencias paleoecológicas de los ecosistemas terrestres de finales del Cenozoico, que sugieren que los bóvidos radiaron de forma independiente en el sur de Asia y África durante los 16,0-13,5 Ma (Behrens-Meyer *et al.*, 1992) La tercera fase, en el límite

Mioceno/Plioceno, coincidió con una tendencia al enfriamiento global, con la expansión de las praderas, y con la evolución de los bóvidos adaptados a los hábitat de tipo sabana (Cerling *et al.*, 1997; Bibi, 2007). Así pues, como han señalado muchos autores, estos pulsos de divergencia dentro de bóvidos parecen coincidir con los tiempos de los cambios climáticos y de vegetación (Gentry, 2000; Vrba y Schaller 2000; Fernández y Vrba 2005).

Actualmente se encuentran ampliamente distribuidos por África, Europa, Asia y Norteamérica, ocupando hábitats muy diversos, aunque la gran mayoría se encuentran en el continente africano. La mayoría de los bóvidos actuales son gregarios y no territoriales, habitando en praderas, monte bajo o desiertos, aunque ciertos géneros pueden vivir en bosques, pantanos e incluso en la tundra ártica.

CAPÍTULO 2

ANTECEDENTES Y

OBJETIVOS

2.1 ANTECEDENTES Y OBJETIVOS GENERALES

Durante el Plio-Pleistoceno, la familia Bovidae se encuentra en pleno desarrollo en África, mientras que en Europa las asociaciones de bóvidos son mucho más modestas, principalmente compuestas por algunos inmigrantes procedentes, tanto de África como de Asia, que conformarán una parte importante de los mamíferos herbívoros del Villafranchense, caracterizado por el importante grado de endemismo. A pesar de la gran abundancia de los bóvidos villafranchenses españoles, no existe ningún estudio monográfico hasta la fecha que aborde el estudio de los bóvidos pliocenos de España, hecho llamativo dada la importancia y el abundante material recolectado en yacimientos de relevancia mundial.

No obstante existen un gran número de trabajos sobre los yacimientos Villafranchenses de Villarroya y La Puebla de Valverde, el conocimiento de sus faunas de bóvidos, no va más lejos de los meros listados faunísticos. Tan sólo algunos trabajos (Gautier y Heintz, 1974; Villalta y Crusafont, 1953) vislumbran algo más sobre la taxonomía de los bóvidos de estos yacimientos. Sin embargo, no existe ningún trabajo sistemático que abarque globalmente los bóvidos de estas localidades. Tres subfamilias de bóvidos están representadas en estas localidades: Antilopinae, Caprinae y Bovinae, pero con diferencia, son los antilopinos los más abundantes y los mejor representados. Estos, además, constituyen los últimos representantes de esta subfamilia en Europa, por lo que, es merecido que les dediquemos una especial atención. Principalmente, nos hemos centrado en el estudio de las faunas de estos yacimientos, si bien, también se han estudiado los bóvidos de otras localidades villafranchenses europeas con el fin de comparar con nuestro material.

La sistemática de los bóvidos fósiles se ha basado tradicionalmente en la morfología de los apéndices craneales y de la dentición, mientras que el esqueleto postcraneal generalmente ha sido menos estudiado, en parte porque los restos suelen ser más escasos y en parte por su dificultad a la hora de diferenciarlo del esqueleto de los ciervos. Por lo que, nuestro estudio pretende abordar el estudio anatómico y morfométrico de todo el esqueleto de cada una de las especies.

Como ya se ha señalado en la introducción, los bóvidos son uno de los grupos de mamíferos con un alto grado de dimorfismo sexual, existiendo en ocasiones diferencias importantes entre machos y hembras, en relación a su talla y morfología. Estas diferencias sexuales, en ocasiones han conducido a establecer clasificaciones taxonómicas erróneas de las especies fósiles o incluso a la creación de nuevas especies. Por lo tanto, para la realización de este estudio, hemos considerado que es esencial estudiar previamente el dimorfismo sexual en las especies actuales, elaborando modelos que nos permitan comparar este patrón en las especies fósiles que van a ser objeto de estudio, para así realizar un estudio sistemático

correcto. Este punto será especialmente relevante en el estudio de los caprinos y bovinos fósiles, ya que entre sus representantes actuales se encuentran algunos de los bóvidos con mayores diferencias sexuales.

Los Antilopinae son una de las subfamilias más diversas con una amplia distribución espacial y temporal, de manera que sus descendientes están bien representados en la actualidad con un gran número de géneros y especies. Esta gran diversidad de la subfamilia, hace que las relaciones filogenéticas entre sus representantes actuales hayan sido y sigan siendo muy discutidas. Representantes fósiles de esta subfamilia, con un extraordinario grado de preservación de sus esqueletos, los encontramos en los yacimientos de Villarroya y La Puebla de Valverde. Creemos que la integración de los representantes fósiles a los estudios filogenéticos, puede ayudar a esclarecer las relaciones de parentesco de los representantes actuales de esta subfamilia.

Dentro de esta subfamilia, el género *Gazella* es el más diverso, reconociéndose en la actualidad 16 especies distribuidas en Africa y Asia. Si bien, las relaciones filogenéticas entre las gacelas son controvertidas. Los estudios filogenéticos más recientes parecen confirmar la existencia de tres subgéneros o géneros, que han sido denominados: *Gazella*, *Eudorcas* y *Nanger*. En Europa, *Gazella* está representado desde el Mioceno Superior hasta el límite Plio-Pleistoceno, siendo *Gazella borbonica* su último representante. *G. borbonica* se encuentra abundante representada en el yacimiento de La Puebla de Valverde y en menor magnitud en el de Villarroya. Hecho que nos permite abordar con fiabilidad el análisis de sus relaciones filogenéticas, y determinar su posición sistemática con relación a las gacelas actuales. Así, nuestros objetivos consistirán en: esclarecer las relaciones filogenéticas de las gacelas; comprobar la existencia de los clados *Gazella*, *Eudorcas* y *Nanger*; conocer la posición sistemática de la gacela más representativa del villafranquiense de Europa (*G. borbonica*) y conocer sus relaciones de parentesco con las gacelas actuales, así como con las gacelas mio-pliocenas de Europa occidental (*G. deperdita*, *G. baturra* y *G. soriae*), Europa oriental (*G. capricornis* y *G. dorcadoides*) y Asia (*G. lydekkeri*).

Junto con las gacelas, el género *Gazellospira* está ampliamente representado en los yacimientos del Villafranquiense. Los yacimientos de Villarroya y de la Puebla de Valverde proporcionan unas de las muestras más completas y representativas, junto con las de Senèze y Fonelas P-1. Las relaciones filogenéticas de este peculiar antílope de cuernos helicoidales, han sido discutidas por numerosos autores, que lo han relacionado con los africanos Tragelaphini o con la especie actual asiática, *Antilope cervicapra*, perteneciente a los Antilopini. Esta última relación parece ser que suscita un mayor consenso por parte de los autores, sin embargo, no existe ningún estudio cladístico que corrobore la posición de este género dentro de la subfamilia, por lo que esto será otro de nuestro objetivos.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Como hemos visto en el apartado precedente, faltan estudios generales sobre los bóvidos del Plioceno de España, en particular del periodo final correspondiente al Villafranquiense. Es pues el objetivo general de este trabajo de tesis doctoral realizar el estudio de la sistemática y evolución de los bóvidos del Villafranquiense de los yacimientos de La Puebla de Valverde (Teruel) y Villarroya (Logroño), yacimientos clave para el conocimiento de las faunas de rumiantes de esta época, junto con la revisión de las asociaciones de bóvidos del Rusciniense y Villafranquiense de España y Francia, en cuyo conjunto temporal y geográfico se incluyen las asociaciones de bóvidos de estos dos yacimientos.

Para la realización de este objetivo general, ha sido necesario plantear una serie de objetivos concretos que sintetizamos a continuación:

- 1) Estudio descriptivo de la anatomía craneal y postcraneal de los bóvidos de los yacimientos de La Puebla de Valverde y Villarroya.
- 2) Elaboración de una base de datos biométricos y morfológicos del esqueleto de las especies estudiadas de las localidades de La Puebla de Valverde y Villarroya, más las especies descritas del Rusciniense y Villafranquiense de España y Francia, así como la de 11 especies actuales emparentadas con las formas fósiles.
- 3) Análisis de dimorfismo sexual en las especies actuales y establecimiento de patrones de dimorfismo sexual que sean extrapolables a las especies fósiles.
- 4) Estudio sistemático de los géneros *Gazella*, *Gazellospira*, *Hesperidoceras*, *Gallogoral* y *Leptobos*, géneros presentes en las asociaciones de bóvidos del Villafranquiense de España y Francia.
- 5) Enumeración y definición de caracteres morfológicos, con elaboración de una matriz para el desarrollo de un análisis filogenético cladístico para la subfamilia Antilopinae.
- 6) Análisis filogenético de la subfamilia Antilopinae y estudio de las relaciones filogenéticas de las formas fósiles y actuales. Propuesta de hipótesis filogenéticas.

CAPÍTULO 3

MATERIALES Y MÉTODOS

Los bóvidos que se estudian en esta tesis vivieron durante el Villafranquiense, que es la unidad biocronológica que actualmente comprende el Plioceno Superior y el Pleistoceno Inferior. Tanto la definición del Villafranquiense como el establecimiento del límite Plio-Pleistoceno han estado en continuo cambio.

Durante la realización de esta tesis se ha redefinido la serie/época del Pleistoceno y aceptado oficialmente (ratificado el 30 de Junio de 2009 por IUGS) que el inicio del sistema/periodo Cuaternario (y por tanto el límite Neógeno-Cuaternario) tiene lugar hace 2,588 Ma. Así actualmente el Plioceno se restringe al periodo de tiempo geológico comprendido entre 5,332 y 2,588 millones de años y se subdivide en dos pisos/edades, el Zancliense (5,332–3,600 Ma) y el Piacenciense (3,600–2,588 Ma). Tras esta revisión el Gelasiense (2,588–1,806 Ma) ha dejado de formar parte del Plioceno y ha sido incluido dentro del Pleistoceno. Así yacimientos tradicionalmente pliocenos como La Puebla de Valverde, Roccaneyra, St. Vallier, Chillac, Pardines, Senèze, Le Coupet, Montopoli, Costa San Giacomo, entre otros, ahora son incluidos en el Pleistoceno (figura 3.1).

Los principales argumentos para este cambio en la definición son paleoclimáticos y cambios asociados en la biota, entre ellos la aparición del género *Homo*. Durante la mayor parte del Plioceno el clima fue mucho más cálido que el clima actual. Al inicio de esta época tiene lugar un importante cambio ambiental que irrumpe en la tendencia general de enfriamiento que se venía sucediendo a finales del Mioceno. Las temperaturas ascendieron y la Antártida se vio libre de hielo provocando el ascenso del nivel del mar y quedando así cubiertas algunas zonas de los continentes (Zachos *et al.*, 2001). Al intervalo comprendido entre los 4,5 y los 3 millones de años se le ha denominado “Mid-Pliocene thermal Optimum” (MPTO) hecho por el cual ha sido considerado como un referente para analizar el calentamiento global actual (figura 3.2). En este momentos en la región de Europa y en el Mediterráneo, el clima era más cálido (por encima de 5°C) y húmedo (por encima de 400-1000 mm / año), y menos estacional que el actual (Haywood *et al.*, 2000a). Así, entre los 3,0 y los 2,5 millones de años, tuvo lugar el inicio de una tendencia glacial con el establecimiento del casquete polar ártico (Zachos *et al.*, 2001). Así, el Cuaternario que se caracteriza por un aumento de la ciclicidad con ciclos glaciares e interglaciares, como consecuencia de cambios en los parámetros orbitales (ver teorías de Milankovitch), se ha asociado a este cambio global y se sitúa en el punto medio, junto al límite Gauss-Matuyama (Cronin, 2010)

Entorno a 2,8 Ma tiene lugar un cambio en los ciclos dominantes de oblicuidad de 41 ka coincidiendo con el enfriamiento de finales del Plioceno que ha sido denominado como “Pliocene transition” (Cronin, 2010). El origen de este descenso de las temperaturas, al igual que el período de calentamiento que le precedió, es probable que sea complejo. Las hipótesis actuales incluyen el efecto del levantamiento tectónico, la disminución del CO₂ atmosférico, y

los cambios en la circulación oceánica, el transporte de calor y las fuerzas orbitales (Haywood, 2009).

Estos cambios ambientales tan bruscos, debieron afectar profundamente a las asociaciones de bóvidos, al igual que a otros grupos de mamíferos.

La gran radiación evolutiva de la familia de los bóvidos tiene lugar en África y probablemente sea paralela a la aparición y diversificación de los homínidos (Vrba, 1995). Ciertos estudios han indicado que los bóvidos experimentaron cambios de abundancia en relación a los cambios climáticos globales y medioambientales (Bobe y Eck, 2001; Hernández Fernández y Vrba 2006; Vrba, 1985a, b). La expansión de las sabanas en África está vinculada, no solo con los importantes eventos de la evolución humana, sino también con los mayores pulsos de recambio de las faunas de mamíferos (Vrba 1985b, 1988, 1995).

En el entorno mediterráneo, como consecuencia de los cambios climáticos acaecidos, se produjeron importantes cambios faunísticos en base a los cuales se definieron las unidades biocronológicas. Los análisis sobre la de la diversidad y recambios faunísticos de los mamíferos neógenos (Aguirre y Morales, 1990; Morales, 1992; Morales y Nieto, 1997; Azanza *et al.* 1999, 2000; Nieto *et al.* 2003; Prado *et al.* 2004; Rodríguez *et al.*, 2004), destacan que al inicio del Plioceno tuvo lugar un importante recambio faunístico que afectó a la fauna de bóvidos. Este cambio conllevó que, tras una época en la que dominaron los boselaphini, los antílopes vuelvan a ser el grupo dominante coexistiendo con los últimos boselaphini. A mediados del Plioceno tiene lugar el establecimiento de una nueva fauna de rumiantes, apareciendo nuevos antílopes junto con bovinos y caprinos, ambos grupos reaparecen tras una efímera presencia en el Mioceno superior, diversificándose y persistiendo hasta la actualidad.

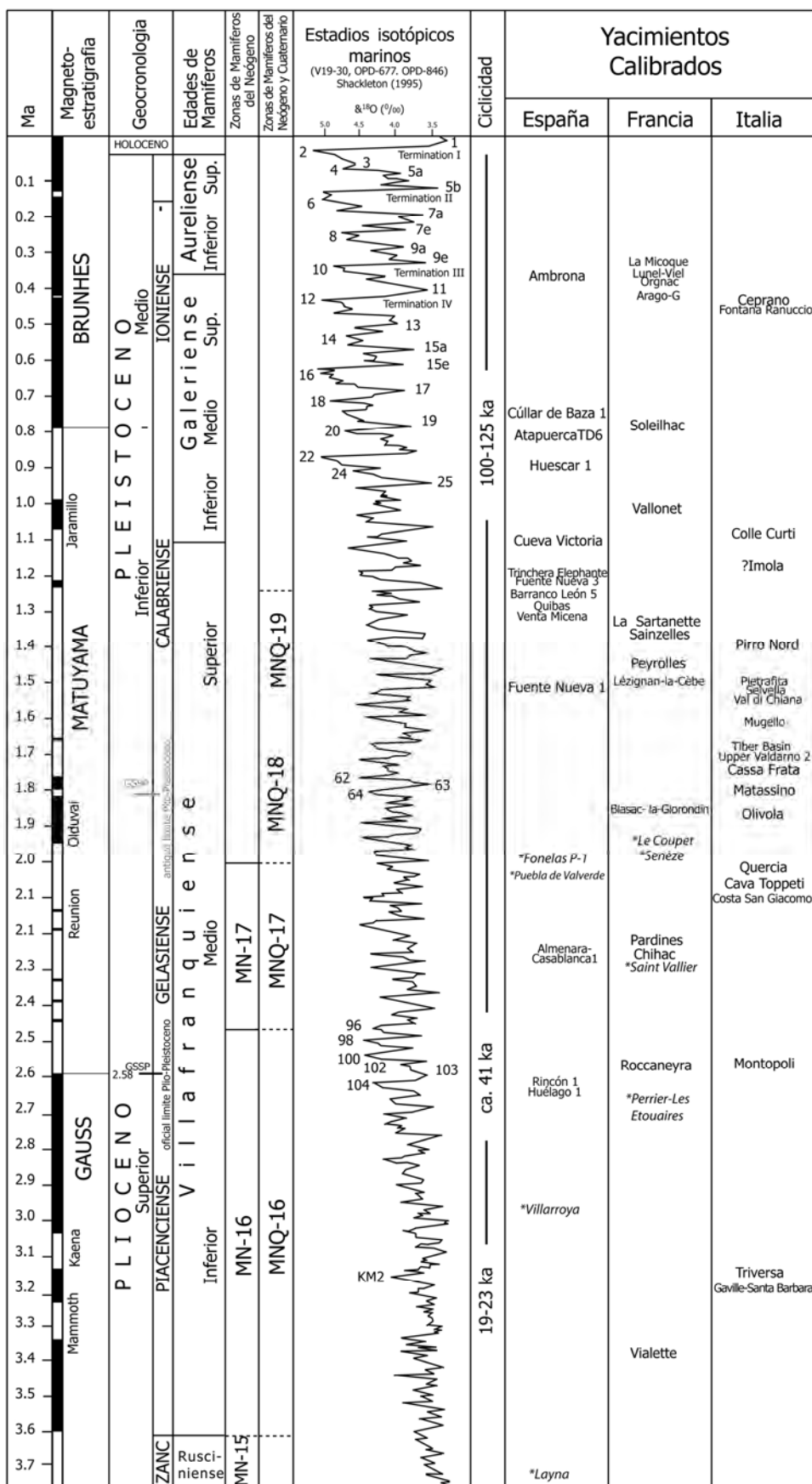


Figura 3.1: Tabla cronológica mostrando la situación magnetoestratigráfica de los yacimientos utilizados en el presente trabajo (señalados con * y en cursiva), así como de los principales yacimientos Plio-pleistocenos que se conocen en España, Francia e Italia. Los yacimientos de La Calera y La Gloria 4 pertenecen a la MN14, Rusciense y no han sido incluidos en la figura.

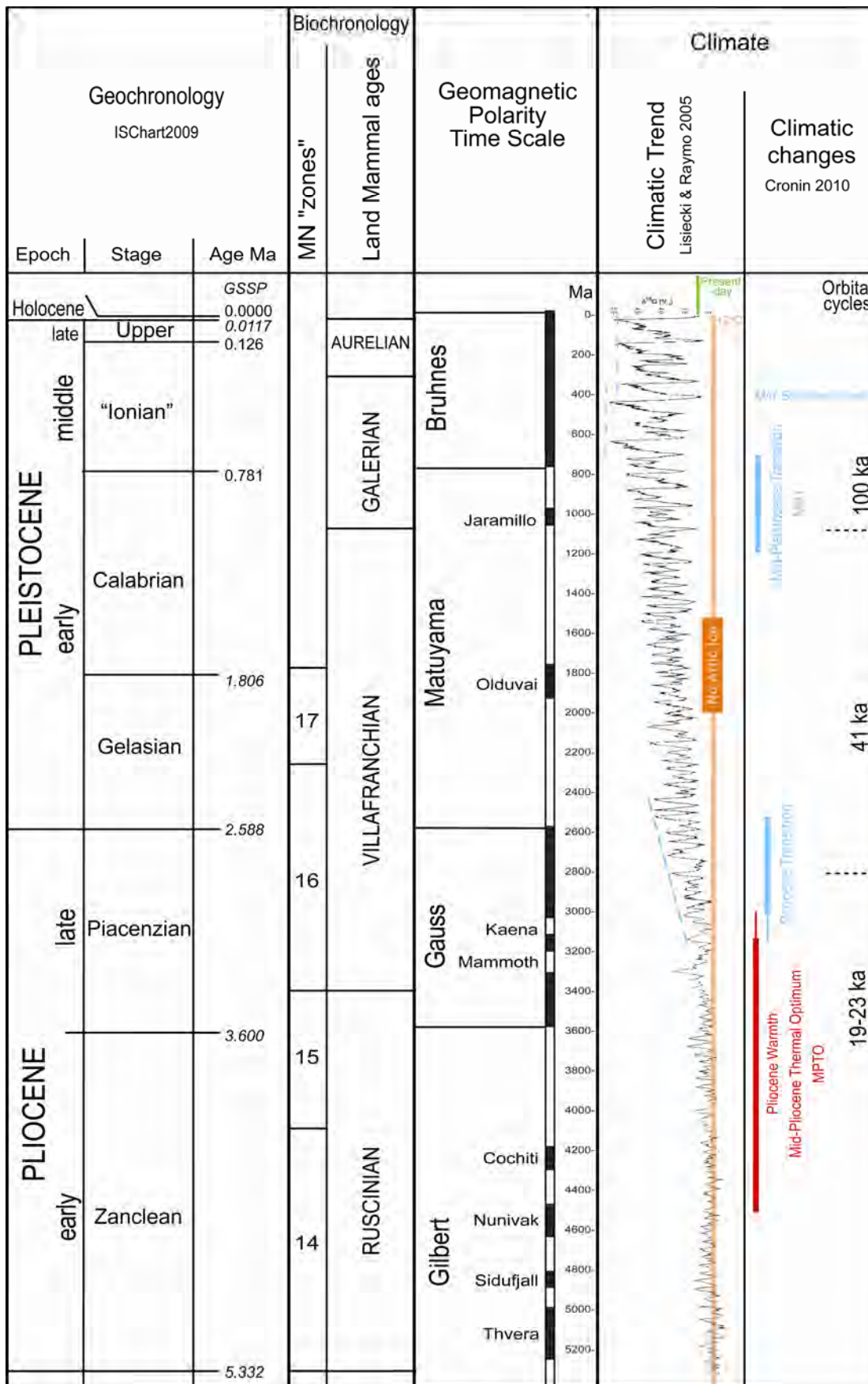


Figura 3.2: Tabla cronológica mostrando los cambios climáticos ocurridos en el Plio-Pleistoceno y su relación con los cambios orbitales, a partir de Cronin, 2010.

EL VILAFRANQUIENSE

El término de Villafranquiense fue propuesto por Pareto (1865) para referirse a una etapa continental relacionada con los sedimentos fluviales y lacustres de los alrededores de Villafranca d'Asti (Piedmont) que contenía los restos de una fauna transicional de mamíferos (Rook y Martínez-Navarro, 2010).

El Villafranquiense ha sido considerado una edad de mamíferos basada en las faunas de grandes mamíferos terrestres que habitaron Europa durante el Plio-Pleistoceno. El estudio y la subdivisión cronológica de esta unidad ha sido realizada por numerosos investigadores a lo largo del tiempo quedando dividido en Villafranquiense Inferior, Medio y Superior en base a los cambios faunísticos sucedidos (Alberdi y Aguirre, 1977; Azzaroli, 1962, 1970, 1977, 1983; Azzaroli y Vialli, 1971; Bourdier, 1961; Bout, 1960, 1967; Gignoux, 1916; Heintz, 1968, 1970; Heintz *et al.*, 1974; Howell, 1959).

El Villafranquiense Inferior (MN16a) las faunas de mamíferos terrestres son típicas de medios abiertos, como lo indican los representantes de los géneros *Gazella* y *Leptobos*. El yacimiento de Villarroja, en España, muestra las faunas típicas de esta biozona.

Hacia los 2,6-2,5 Ma tiene lugar uno de los eventos bióticos más importantes denominado como "Equus- Elephant dispersal even" al que se le atribuye un origen Asiático (Steininger *et al.*, 1985; Azzaroli *et al.*, 1988). Los resultados obtenidos por Azanza, Alberdi y Prado (1997) confirman la importancia de este evento de dispersión que significó un marcado incremento en la diversidad. Este evento se caracterizó fundamentalmente por la entrada de nuevas faunas de cérvidos como *Eucladoceros* o *Metacervoceros* así como por la sustitución de los mastodontes por los elefantes y de los équidos tridáctilos por monodáctilos. Coincidente con este evento se sitúa el Villafranquiense Medio.

El Villafranquiense Superior viene marcado por una gran renovación de las faunas en el entorno mediterráneo que se ha venido a caracterizar por la llegada de los canidos de tipo lobo y que tradicionalmente es conocido como el "wolf-event" (Azzaroli, 1983). Este evento faunístico de origen Asiático fue situado en 2.0 Ma y se ha relacionado con el denominado "Homo event" registrado en el yacimiento de Dmanisi (Georgia) (Arribas y Palmqvist, 1999; Bar-Yosef y Belfer-Cohen, 2001; Mithen y Reed, 2002). Sardella y Palombo, 2007 señalan que el "wolf event" en una acepción nueva y más amplia, en realidad incluye diferentes bioeventos que afectan a las asociaciones de carnívoros en Europa Occidental (la dispersión no solo de *Canis*, *Lycaon*, sino también *Pachycrocuta* y, al menos en Italia, *Panthera*), por lo que no puede ser considerado como un "marcador" del comienzo del Pleistoceno. En España, estas últimas

faunas características del Villafranquiense las encontramos registradas en los yacimientos de La Puebla de Valverde y Fonelas P-1.

Para las dataciones biocronológicas en el se han propuesto varias escalas basadas en las faunas de mamíferos. Por un lado, el sistema clásico de las Unidades de Mamíferos del Neógeno (MN) de Mein (1975) y por otro el sistema MNQ (Guérin, 1980, 1982) en Francia, el sistema MQmn (Agustí *et al.*, 1987) en España y las FU (Unidades Faunísticas) en Italia (Azzaroli, 1977).

El Villafranquiense comprende las unidades MN16 y MN17 en el sistema de Mein (1975) y alcanza hasta el Villafranquiense medio. En el sistema de Guérin (1982), se añaden las unidades MNQ18 y MNQ19 que alcanzan hasta el Villafranquiense Superior. En el sistema italiano se corresponde con las unidades faunísticas de Triversa, Montopoli, St Vallier, Costa San Giacomo, Olivola, Tasso, Farneta y Pirro que continuamente han sido revisadas por los paleontólogos italianos. (e.g. Torre, 1987; Sala *et al.*, 1992; Caloi y Palombo, 1996; Gliozzi *et al.*, 1997, Petronio y Sardella, 1999; Palombo *et al.*, 2004; Palombo, 2005).

Las faunas Villafranquienses son unas faunas de transición en donde aún persisten grupos característicos del Mioceno, junto a otros que serán los que van a configurar las faunas cuaternarias. Los ciclos glaciares que se iniciaron en el Plioceno Superior afectaron profundamente a las faunas de mamíferos y la fauna actual es el resultado de todos los cambios faunísticos que tuvieron lugar. Entre ellos destaca, coincidente con la evolución y migración de los homínidos desde el continente Africano, una gran diversificación de los bóvidos que se registra principalmente en África (Vrba, 1985a, 1985b, 1995, Hernández Fernández y Vrba, 2006).

En Europa las faunas de bóvidos, a groso modo, de este periodo están caracterizadas por: 1) un predominio de los Antilopini, si bien, hacia el Villafranquiense superior tenemos los últimos representantes de esta tribu, 2) la aparición de bovinos modernos con el género *Leptobos* y 3) la reaparición de los representantes de la subfamilia Caprinae.

EL REGISTRO FÓSIL DE LOS BÓVIDOS PLIOCENOS DE ESPAÑA

A lo largo del Plioceno el registro fósil de los bóvidos en España presenta una amplia distribución geográfica y una gran diversificación, registrándose al menos 23 especies de bóvidos en 18 yacimientos pertenecientes a 5 Cuencas diferentes (Ebro, Tajo, Calatayud Teruel, Levante y Béticas). En este registro aparecen representadas la mitad de las subfamilias de bóvidos que existen en la actualidad, y corresponden a las subfamilias Bovinae, Antilopinae, Hippotraginae y Caprinae (ver figura 3.3).

El primer registro de bóvidos en el Plioceno esta representado por el Boselaphini *Tragoreas sp.* en el yacimiento de Loma de Casares 2 y 3. En el Plioceno únicamente aparecen registradas dos especies de la tribu Boselaphini y es que al comienzo del Plioceno tuvo lugar una importante caída en la diversidad de las faunas de mamíferos que afectó a esta tribu dando lugar a los últimos representantes.

A comienzos del Plioceno los antílopes vuelven a ser dominantes, como ya lo habían sido durante la MN12 donde tuvieron su primera aparición (Nieto *et al.*, 1997). Durante el Rusciniense inferior (MN14) se registran al menos 4 especies de la subfamilia Antilopinae (*Gazella baturra*, *Gazella soriae*, *Hispanodorcas heintzi* y Antilopini indet.) y dos de la subfamilia Hippotraginae (*Protoryx sp. I* y *Protoryx sp. II*). Este registro queda restringido a la Cuenca de Calatayud-Teruel, presentando así poca distribución geográfica. En el Rusciniense superior (MN15) se produce una bajada brusca de la diversidad y esta subfamilia queda restringida a una única especie, *Gazella borbonica* que aparece por primera vez en el yacimiento de Layna y persistirá durante todo el Villafranquiense siendo hasta el final del Plioceno la especie dominante (Morales, 2003).

A comienzos del Villafranquiense (MN16) se registra el último representante de los Hippotraginae en el yacimiento de Piedrabuena con la especie *Protoryx sp. II*. En estos momentos tiene lugar un aumento de la diversidad de los bóvidos con un predominio de los Antilopinae y la reaparición de los representantes de la subfamilia Caprinae cuyo primer registro tuvo lugar a finales del Vallesiense (MN10) con la especie *Aragoral mudejar* del yacimiento de La Roma 2. Durante la MN16 se registran al menos 8 especies de bóvidos estando representadas las cuatro subfamilias citadas. Además la distribución geográfica es amplia, existiendo yacimientos en diferentes Cuencas (Ebro, Tajo, Levante y Béticas).

En el Villafranquiense superior (MN17) la diversidad de los bóvidos es máxima llegando a registrarse hasta 9 especies diferentes (*Leptobos sp.*, *Leptobos etruscus*, *Gazella borbonica*, *Gazellospira torticornis*, *Gazellospira torticornis hispanica*, *Procampoceras sp.* y dos *Paeovivos sp.*). Sin embargo, los Hippotraginae ya han desaparecido y quedarían representadas las otras tres subfamilias. Geográficamente el registro se limita las Cuencas Ibericas, Levante y Guadix-Baza.

El último registro de las faunas del Plioceno aparece en el yacimiento de Fonelas P-1 donde se citan la aparición de nuevas especies de las subfamilia Antilopinae (como *Gazellospira torticornis hispanica*) y de la subfamilia Caprinae (como *Praeovivos sp.* y *Capra baetica*). Además, en este yacimiento aparece el único registro de *Leptobos etruscus* de la Península Ibérica (Arribas *et al.*, 2004).

Geológicamente el yacimiento se enmarca dentro de la depresión de Sarrión-Mijares, también conocida como Cuenca de Mora de Rubielos (fig 3.4 A). Esta depresión, se localiza a unos 30 Km al este de Teruel, en el límite entre las provincias de Teruel y Castellón (Gautier y Heintz, 1974). Presenta una dirección NW-SE y está situada en la parte oriental de la Cadena Ibérica, entre las sierras de Gúdar y Javalambre (Paricio y Simón, 1986). Según Simón (1983) el periodo de relleno de esta cuenca coincide con la última fase compresiva de la cadena.

Los materiales neógenos de la cuenca están formados por depósitos continentales en facies detríticas y carbonatadas que recubren irregularmente las rocas mesozoicas. Dentro de estos depósitos se diferencian tres grandes unidades o secuencias sedimentarias originadas en diferentes contextos tectónicos (Simón, 1984; Paricio y Simón, 1986; Anadón, Moissenet y Simón, 1990; Anadón y Moissenet, 1996). En la unidad superior, la unidad plio-cuaternaria, aparecen las formaciones Sarrión y La Puebla de Valverde. Los horizontes fosilíferos se emplazan en unos limos y areniscas rojizos y en los contactos con lentejones de brecha dura intercalados, en una potencia variable entre 0,30 y algo más de 1 m (Gautier y Heintz, 1974; Adrover *et al.*, 1974).

El yacimiento fue descubierto por D. Pascual Plumed en 1962; en Abril-Mayo de 1963 fue excavado por E. Heintz y M. Crusafont, por J.L. Hertenberger y E. Heintz en 1964 y nuevamente por E. Heintz en 1970. En la década de los setenta, se realizaron dos campañas de excavación bajo la dirección del Dr. Emiliano Aguirre en puntos no coincidentes con las excavaciones precedentes de 1963 y 1964. Dichas excavaciones se realizaron en 1974 y 1978 por miembros del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, de la Universidad Complutense, de la existente entonces Sección de Geología del Colegio Universitario de Teruel y del Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza. En 1998 miembros del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza y de la Sociedad de Amigos de dicho museo reiniciaron las excavaciones, obteniendo así una nueva colección que pretende aportar nuevos datos tras su estudio.

Dada la gran importancia de este yacimiento, este fue declarado Bien de Interés Cultural, en la categoría del Conjunto de Interés Cultural, Zona Paleontológica (Decreto 217/2004, de 5 de Octubre del Gobierno de Aragón, publicado en el B.O.A 124, 20 Octubre de 2004), quedando delimitada la zona del yacimiento (fig 3.4 B)

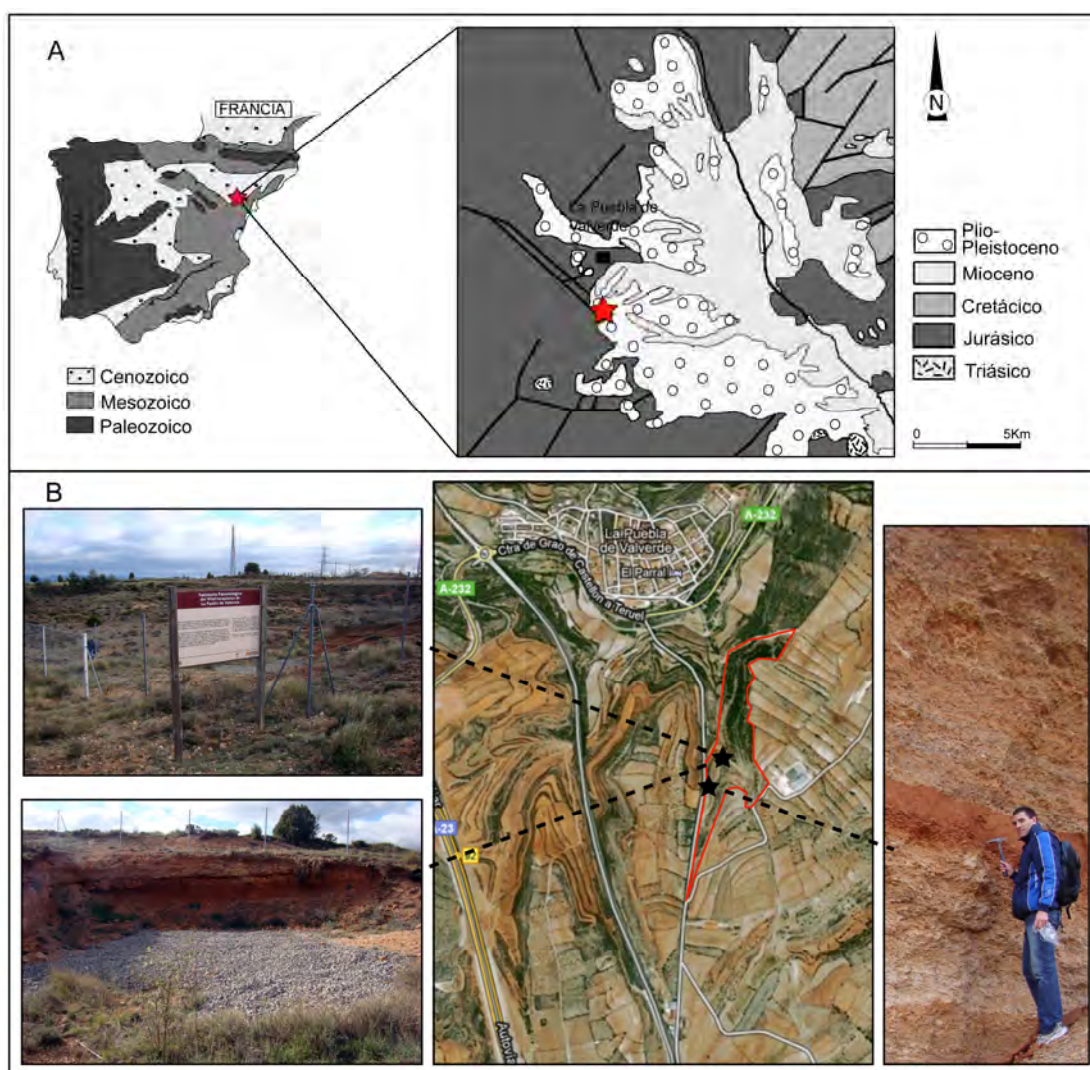


Figura 3.4: A) Situación geológica del yacimiento (modificado de Cortés, 1999), B) en el centro, localización geográfica de la zona paleontológica del yacimiento de la Puebla de Valverde (señalado en rojo); a la izquierda, vistas del estado actual del yacimiento que está rodeado por una valla; a la derecha, detalle de los materiales pliocenos del entorno al yacimiento.

Tafonomía:

En 1974 Gautier y Heintz presentan una primera interpretación acerca de la génesis del yacimiento, proponiendo “una muerte masiva y rápida de los animales alrededor de un abrevadero natural, agotado por una sequedad excepcional, breve estancia al aire libre de los despojos, corto transporte por arroyos tras tormentas, y disociación dentro de los materiales detríticos acarreados, concentración y acumulación de los restos óseos sobre el lugar actual del yacimiento”.

El Arribas (1999) realizó estudios tafonómicos a partir de las colecciones depositadas en el MNCN del yacimiento, concluyendo que la génesis de la concentración de los huesos, tuvo mucho que ver con la acción de los grandes hiénidos. Por otro lado Merino (1999) sobre una muestra de *Equus stenorhis* hizo estudios geoquímicos que revelaron que los huesos

tuvieron una primera etapa de exposición subaérea, durante un periodo de tiempo en el que los poros se rellenaron mecánicamente por sedimentos y que posteriormente fueron enterrados y cementados. Además la fábrica del cemento indica que la fosilización fue poco profunda y correspondería a un medio subaéreo-badoso.

Fauna, singularidad y datación:

El yacimiento de La Puebla tiene una gran diversidad (25 taxones, 22 de mamíferos) y riqueza de la fauna que junto con el estado de conservación de sus fósiles, ser localidad tipo del ciervo *Croizetoceros ramosus pueblensis*, ser el único yacimiento de Aragón que ha suministrado primates, justifican sobradamente la importancia científica y el gran valor patrimonial del yacimiento (Pesquero *et al.*, 2002).

La fauna del yacimiento de La Puebla de Valverde ha sido estudiada por numerosos investigadores tanto del ámbito nacional como internacional, que han realizado las determinaciones taxonómicas de la fauna del yacimiento, las cuales han ido cambiando con las sucesivas revisiones realizadas (Tabla 3.1). Desde sus primeras citas en la literatura científica (Crusafont *et al.*, 1964; Crusafont, 1965), la fauna de mamíferos recuperada en el yacimiento de La Puebla de Valverde es punto de referencia del Villafranchiense europeo (Mein, 1975, 1990; Bruijn *et al.*, 1992; Alberdi *et al.*, 1997). Paradójicamente, no se ha publicado una monografía sobre la fauna y los estudios taxonómicos son escasos: los ciervos (Heintz, 1970; Heintz y Aguirre, 1976), los carnívoros (Kurtén y Crusafont, 1977; Antón *et al.*, 2006) y los primates (Heintz *et al.*, 1971; Aguirre y Soto, 1974). No obstante, la totalidad de fauna ha sido reseñada en Gautier y Heintz, 1974 y la lista taxonómica es revisada periódicamente (Adrover *et al.*, 1974; Heintz, 1978; Azanza *et al.*, 1989; Alberdi *et al.*, 1997; Azanza *et al.*, 1997; Nieto *et al.*, 1997).

La edad biocronológica del yacimiento se basa principalmente en los macromamíferos, ya que los restos de micromamíferos no son abundantes. Así, la asociación faunística de la Puebla de Valverde es la típica de la zona MN17, como la registrada en otros yacimientos típicos de esta zona como Saint-Vallier y Chillac (Francia). Comparte 16 especies con Saint Vallier, localidad tipo de la biozona MN17 de Mein (MNQ17 tras la interpretación Neógeno-Cuaternario de Guèrin) (Mein, 1990; Guèrin 1990).

Sinusía *et al.* (2005) realizan un estudio magnetoestratigráfico del yacimiento de La Puebla de Valverde, situando dicho yacimiento en la porción de polaridad inversa localizada entre los subchrones de Reunión y Olduvai, y acotando por lo tanto la edad del yacimiento entre los 2,14 y 1,95 Ma (valores máximos y mínimos posibles).

Quizás los restos más populares que se han encontrado en el yacimiento son dos piezas de primates cercopitécidos. La primera de ellas fue hallada por Heintz en 1964 y atribuida a *Macaca* sp. (Heintz *et al.*, 1971) y que junto con el de Layna y la mención de Ambrona fueron los primeros cercopitécidos conocidos en España (Aguirre y Fuentes, 1969; Crusafont y Golpe, 1969). La segunda pieza es una mandíbula incompleta que fue asignada al género *Papio* (Aguirre y Soto, 1974). Ambos ejemplares se han atribuido con posterioridad en el género *Paradolichopithecus*, que son la réplica Europea de los papiones y mandriles africanos (Aguirre y Soto, 1978; Moyá-Solá *et al.*, 1989-1990)

Los rumiantes con 6 especies es el grupo más diverso. La especie mejor representada es *Gazella borbónica*, siendo además el único yacimiento europeo Villafranquiense que ha proporcionado tantos restos de esta especie, lo que le aporta mayor trascendencia. Otras dos especies de bóvidos aparecen representadas en este yacimiento; *Gazellospira torticornis* y *Gallogoral meneghinii*. *Gazellospira torticornis* un antílope de cuernos helicoidales es uno de los bóvidos de talla media mas expandidos del Villafranquiense de Europa, registrándose en numerosos yacimientos de España, Francia, Alemania, Grecia y Bulgaria. *Gallogoral meneghinii* se trata de un caprino de mayor talla, que al igual que los otros dos bóvidos, está abundantemente registrado en los yacimientos Europeos, aunque es más escaso que las especies precedentes.

Los cérvidos se hallan representados por tres especies, siendo destacable que el yacimiento es la localidad tipo de la subespecie, *Croizetoceros ramosus pueblensis*.

Otros grupos de herbívoros con menor número de especies (representados tan sólo por una especie), son los proboscídeos, rinoceróntidos y équidos, aunque estos últimos son unos de los restos más abundantes tanto en número como en variedad de elementos anatómicos.

También es destacable la presencia de carnívoros como cánidos, úrsidos, hiénidos, félidos y dientes de sable; que aunque no están representadas por un gran número de elementos, hacen que sea un yacimiento importante desde el punto de vista de diversidad de especies.

VILLARROYA

El yacimiento de Villarroya se halla situado en el barranco del Vallejo a unos 3 km. al SW del Pueblo de Villarroya (La Rioja) (Carvajal, 1928).

Geológicamente el yacimiento se encuentra en la pequeña cubeta de Villarroya (6 km²) localizada al noreste de la Sierra de Cameros (La Rioja) (fig. 3.5). La cuenca, se trata de un semigraben originado por una falla con una orientación E-O que la limita en su margen S (Muñoz, 1992; Pueyo, Muñoz y Parés, 1996). Los materiales geológicos que rellenan esta cuenca son depósitos continentales lacustres y de abanicos aluviales que integran dos Unidades Tectosedimentarias separadas por una ruptura de tipo climático que indica un cambio hacia condiciones más áridas en la unidad superior (Muñoz, 1992; Muñoz *et al.*, 1992). La unidad inferior (30 m de espesor), está formada en la base por depósitos correspondientes a abanicos aluviales recubiertos por lutitas, margas y calizas de origen lacustre, integrando en conjunto una evolución granodecreciente. La segunda unidad (70 m de espesor) está formada por lutitas y areniscas sedimentadas en ambientes palustres que pasan hacia techo a areniscas y conglomerados relacionados con sistemas aluviales de procedencia occidental y septentrional (Pueyo *et al.*, 2005).

Fue citado por primera vez por Carvajal (1928) en el XIV Congreso geológico internacional de 1926, que establece el primer listado faunístico del yacimiento. La mayor parte de los restos fósiles recuperados por Carvajal fueron depositados en las colecciones del Instituto Geológico y Minero de España.

Posteriormente, en la década de los años 30 comienzan las primeras excavaciones metódicas bajo la dirección del Dr. José Royo Gómez, recuperando restos importantes y en mejor estado de conservación que fueron depositados en el MNCN de Madrid. Más tarde, en 1944, 1946 y 1957 las excavaciones del yacimiento son realizadas por los paleontólogos Villalta y Crusafont que depositaron importantes restos en las colecciones del IGME en Madrid y del IPS en Sabadell (Arribas y Bernad, 1994). Parte de este material es estudiado por Villalta en su tesis doctoral (1952).

La última excavación fue realizada en los años 1988 y 1989 dando una gran cantidad de material que fue depositado en el Museo de Ciencias Naturales de Arnedo (La Rioja). Jiménez, Martín y Jiménez (1999) publicaron los resultados preliminares de esta excavación. El material de esta última excavación no ha sido incluido en esta tesis.

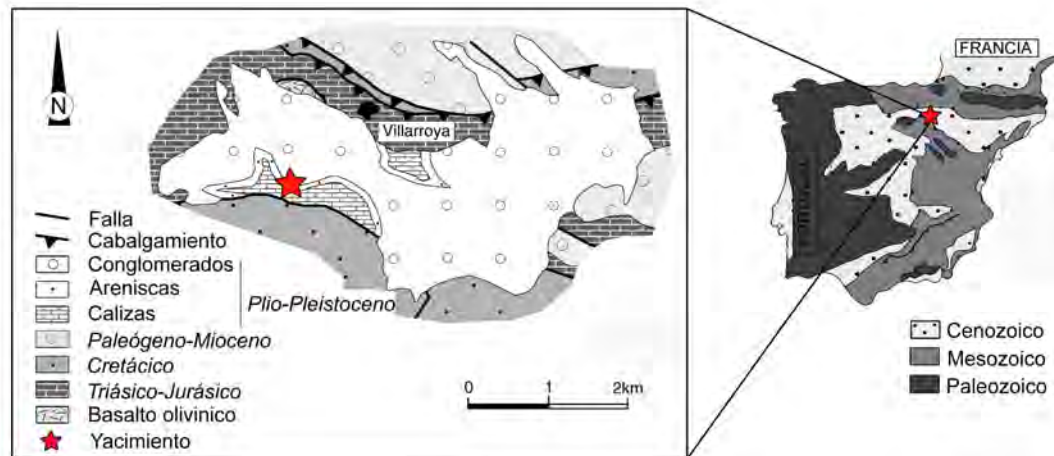


Figura 3.5: Localización geológica del yacimiento de Villarroya (modificado de Gauthier y Muñoz, 2009).

Tafonomía:

Los primeros datos acerca de la génesis del yacimiento son dados por Villalta (1952), que propone que los animales acudirían a beber agua a los estanques, donde serían atacados por las fieras, originándose así cadáveres que permanecerían un corto periodo de tiempo al aire libre y que serían arrastrados en las épocas de crecida hacia los deltas fluviolacustres. Si bien, el transporte sería escaso, ya que existen numerosos restos en conexión y el ataque por parte de las hienas es visible por las marcas dejadas en mucho de los huesos.

El Arribas (1999) realizó estudios tafonómicos a partir de una muestra del yacimiento (procedente de las colecciones del IGME y del MNCN) aportando datos relevantes acerca de la génesis de la concentración de los huesos. Según este autor, en los yacimientos de Villarroya y la Puebla de Valverde, los hiénidos *Pliocrocuta perrieri* y *Chasmaportites lunensis*, serían en gran parte responsables de la formación de estas acumulaciones fosilíferas.

Fauna, singularidad y datación:

La fauna del yacimiento de Villarroya ha sido estudiada por numerosos investigadores siendo el primer trabajo taxonómico el de Villalta (1952), que estudio distintos grupos de mamíferos (Perisodáctilos, Carnívoros, Proboscídeos y Roedores) de los que describió once taxones, tres de ellos nuevas especies. En este trabajo también aportó una lista faunística de los Artiodáctilos. Posteriormente otros autores estudiaron en profundidad la fauna de Villarroya, como Heintz (1970) que estudió los cérvidos, Alberdi (1974) los équidos, Soria (1979) y Alcalá *et al.* (1987) los carnívoros, mientras que los trabajos taxonómicos de los bóvidos quedan reducidos a una breve publicación sobre el cráneo de *Hesperidoceras merlae* (Villalta y Crusafont, 1953). Las listas taxonómicas han sido revisadas continuamente (Arribas y Bernad 1994; Azanza *et al.* 1989, 1997; Nieto *et al.*, 1997)

En cuanto a los bóvidos representados se encuentran especies comunes a las del yacimiento de La Puebla de Valverde, como *G. borbonica* y *G. torticornis* y otra que no están presentes en La Puebla, como *Leptobos elatus* y *Hesperidoceras merlae*. Sin embargo a diferencia de La Puebla de Valverde, los restos de la gacela son muy escasos, mientras que la especie mejor representada dentro de este grupo taxonómico es *G. torticornis* (bastante menos abundante en La Puebla).

Cabe destacar la importancia de carnívoros en relación al resto de mamíferos, al menos se reconocen 11 especies frente a 3 de roedores, 7 de artiodáctilos, 2 de perisodáctilos y un proboscídeo.

La asociación faunística es la típica de la zona MN16 basal, caracterizada por la presencia del équido *Hipparion rocinantis* y del proboscídeo *Anancus arvernensis* (Alberdi *et al.* 1982; Aguirre y Morales, 1990). Por encima de esta unidad tiene lugar la entrada de *Equus* y de los primeros elefantes del género *Mammuthus*, que caracterizan la parte superior de la MN16. No obstante las similitudes con la fauna de La Puebla de Valverde son grandes, hecho por el cual su posición relativa en análisis numéricos es controvertida (Azanza *et al.*, 2003; Alberdi *et al.*, 1997; Domingo *et al.*, 2007)

La edad magnetoestratigráfica ha sido muy debatida, así, Pueyo *et al.* (1996, 1997) ubican el yacimiento (basando la correlación litoestratigráfica y magnetoestratigráfica entre el nivel del yacimiento y el perfil más completo de la cubeta) en el cron geomagnético 2r.1n (Réunion), lo que la situaría en MN17/MNQ18, mientras que esta edad y correlación es rebatida por Alberdi y Azanza (1997) que proponen una edad más antigua en relación con la asociación faunística encontrada, concluyendo que debería encontrarse por debajo del límite Gauss/Matuyama (entre las magnetozonas de Mammoth y Kaena). Posteriormente, Agustí y Oms (2001) sitúan el yacimiento en la magnetozona 2An.1n, basándose en la presencia del arvicólido *Kislangia ischus*, en los trabajos bioestratigráficos realizados en la cuenca de Guadix-Baza y en las dificultades de correlación entre el nivel del yacimiento y la columna general de la cuenca. Los datos paleomagnéticos de la cuenca, fueron completados proporcionando nuevos datos acerca de la posición magnetoestratigráfica del yacimiento clásico de Villarroya y nuevas localidades de micro (Pueyo *et al.*, 2005).

COLECCIONES Y LOCALIDADES

El material estudiado está depositado en las siguientes instituciones:

Material fósil

MPZ: Museo Paleontológico de Zaragoza (España).

ICP: Instituto Catalán de Paleontología, anteriormente denominado (IPS) Instituto de Paleontología de Sabadell (España).

MNCN: Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (España).

IGME: Instituto Geológico y Minero (España).

MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Francia).

MHNL: Musée des Confluences (Lyon, Francia), anteriormente denominado como Musée de histoire naturelle de Lyon.

FSL: Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias de Lyon (Francia).

AMNH: American Museum of Natural History, Nueva York (EEUU).

Material actual

AMNH: American Museum of Natural History, Nueva York (EEUU).

EEZA: Estación experimental de las zonas áridas, Almería (España).

Las localidades estudiadas son las siguientes:

LPV: La Puebla de Valverde, Teruel (España).

VYA: Villarroya, La Rioja (España).

LCA: La Calera, Teruel (España).

GL: La Gloria, Teruel (España).

LAY: Layna, Soria (España).

HU: Huélago, Granada (España).

FP-1: Fonelas P-1, Granada (España).

SE: Senèze (Francia).

COU: Le Coupet (Francia).

Cornillet 4 (Francia).

Saint-Vallier (Francia).

Perrier-Les Etouaires (Francia).

Perpignan (Francia).

El estudio sistemático realizado se basa en los apéndices craneales, la dentición y el esqueleto postcraneal. Las poblaciones estudiadas son suficientemente grandes como para realizar además estudios biométricos y morfométricos.

Para la determinación taxonómica del esqueleto postcraneal se han utilizado a *grosso modo* los criterios dados por Heintz (1970), que son útiles para diferenciar cérvidos de bóvidos, pero como se verá en los sucesivos apartados descriptivos de las especies, estos criterios deben ser utilizados con precaución porque no siempre se cumplen.

NOMENCLATURA

En los apartados correspondientes a la sistemática (ver capítulos 4, 5 y 6) se ha utilizado un esquema que responde a las recomendaciones del Código de Nomenclatura Zoológica. En el apartado de sinonimias se ha señalado con “?” aquellas referencias cuya atribución al taxón considerado es dudosa, con “p” cuando se establece la sinonimia sólo con una parte del material al que se hace referencia y cuando el material ha sido estudiado personalmente se ha señalado con “*” si se ha estudiado todo o con “/*” si sólo se ha estudiado una parte.

En la descripción de los cuernos se han utilizado algunos términos que son definidos a continuación:

-Torsión homónima Thomas, 1979 (= torsión dextral, Moyà-Solà, 1983; o clockwise torsión, Gentry 1970, 1971, 1974) enrollamiento de los núcleos óseos en el mismo sentido que las agujas del reloj (se considera el núcleo óseo derecho).

-Torsión heterónima Thomas, 1979 (= torsión sinistral Moyà-Solà, 1983; o anti-clockwise torsión, Gentry 1970, 1971, 1974) enrollamiento de los núcleos óseos en sentido contrario al anterior.

Para designar los elementos dentarios se ha utilizado la notación habitual, en la que cada diente está representado por una letra, de manera que con la letra P/p se identifican los premolares y con la M/m los molares. Los dientes deciduales vienen representados por las letras DP/dp. Con letras mayúsculas se denominan los elementos superiores y con minúsculas los inferiores. Estas letras que designan al tipo de diente aparecen seguidas de un número con el que se indica el orden de posición del elemento dentario desde la parte anterior.

La orientación de la dentición superior e inferior comprende los términos anterior, posterior, labial y lingual (figura 3.6) y para su descripción se ha seguido la terminología propuesta por Azanza (2000) a la que se le han añadido algunos términos (figuras. 3.7 y 3.8).

Por ejemplo, en los premolares inferiores, hablamos de “ala anterior” para referirnos a estíldo y el cónido anterior, señalando que está desdoblada, cuando el cónido y el estíldo anterior se encuentran separados, mientras que, decimos que no está desdoblada, cuando los elementos anteriores no se encuentran diferenciados.

El pliegue caprino (*pli caprin* o *goat fold*), que es una estructura que se desarrolla en la parte anterior de los molares, aunque algunos autores también incluyen dentro de esta estructura el estíldo (Gentry, 1971). La figura 3.9 muestra como se presenta este elemento en Hippotragini o en *Capra*. Nosotros, describimos esta estructura haciendo referencia tanto al desarrollo que presenta en la parte labial como en la parte lingual.

Tanto en el tercer molar superior como en el inferior, en algunas especies suele desarrollarse una estructura en la región posterior del diente. En el M3, esta estructura se origina por la expansión del metaestilo hacia la región posterior y se le ha denominado ala metastilar. En el m3 esta estructura es una prolongación de las crístidas del hipoconúlido hacia la región posterior.

La dentición de los bovini se caracteriza por presentar ectoestíldos muy desarrollados y en algunas especies estos pilares basales o columnas accesorias son también visibles en la pared lingual.

La nomenclatura anatómica craneal y postcraneal ha sido modificada de Barone (1999) orientando los huesos del animal en su posición de vida (figura 3.10). Para el miembro anterior, desde el húmero a las terceras falanges, utilizaremos los términos de dorsal y palmar; mientras que en el miembro posterior, desde el fémur a las terceras falanges, los términos de dorsal y plantar.

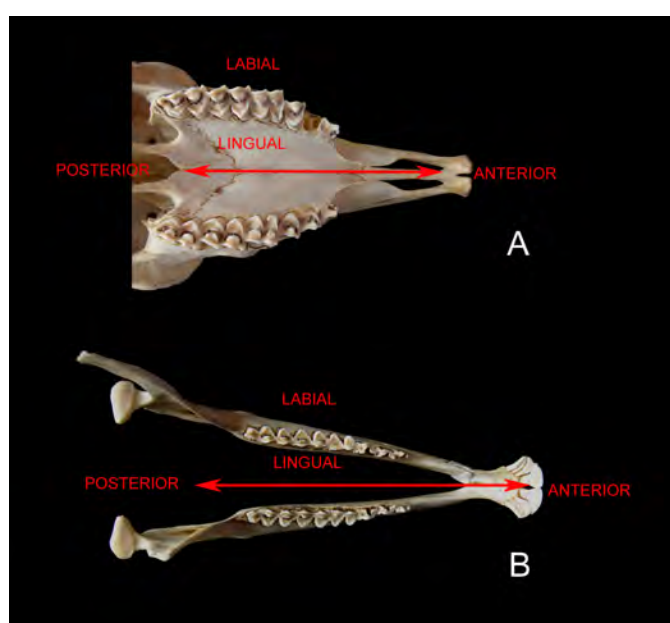


Figura 3.6: Orientación de la dentición A) vista oclusal de la dentición superior, B) vista oclusal de la dentición inferior.

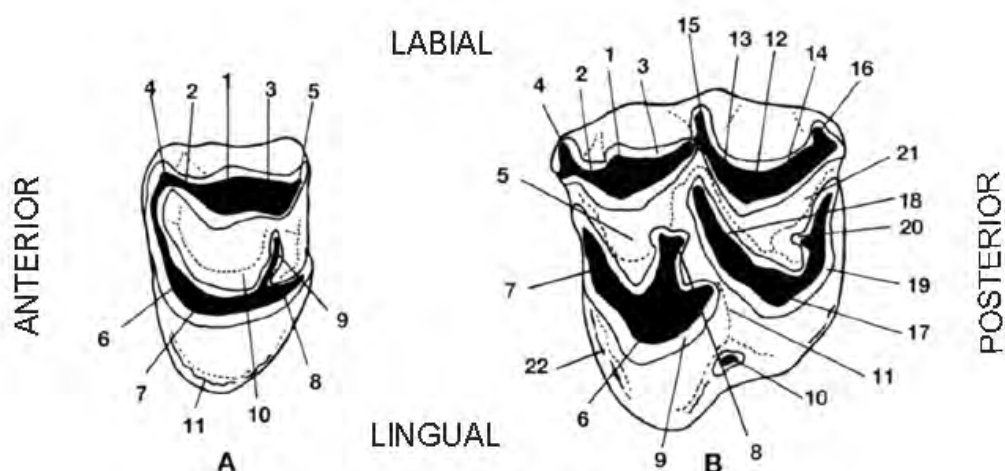


Figura 3.7: Nomenclatura de los elementos morfológicos de la dentición superior.
 A: Premolares, 1: cono labial, 2: crista antero-labial, 3: crista postero-labial, 4: estilo anterior, 5: estilo posterior, 6: crista antero lingual, 7: cono lingual, 8: crista postero-lingual, 9: pliegue medial, 10: foseta medial, 11: cingulo lingual.
 B: Molares, 1: paracono, 2: preparacrista, 3: postparacrista, 4: parastilo, 5: foseta anterior, 6: protocono, 7: preprotocrista, 8: pliegue central, 9: postprotocrista, 10: entostilo, 11: valle medial, 12: metacono, 13: premetacrista, 14: postmetacrista, 15: mesostilo, 16: metastilo, 17: metacónulo, 18: premetacónulocrista, 19: postmetacónulocrista, 20: pliegue del metacónulo, 21: foseta posterior, 22: cingulo lingual. Tomado de Azanza (2000).

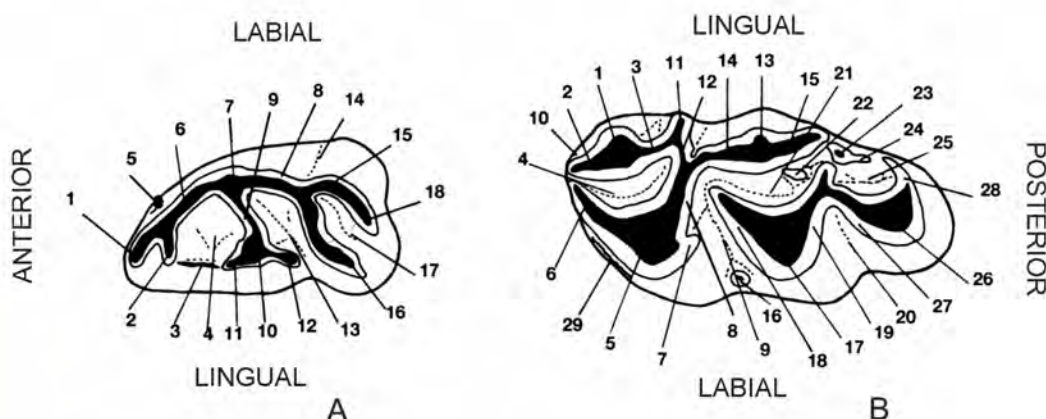


Figura 3.8: Nomenclatura de los elementos morfológicos de la dentición inferior.
 A: Premolares, 1: estilido anterior, 2: cónido anterior, 3: cingulo antero-lingual, 4: valle anterior, 5: cingulo antero-labial, 6: crístida antero-labial, 7: cónido mesolabial, 8: crístida postero-labial, 9: crístida oblicua, 10: cónido mesolingual, 11: crístida antero-lingual, 12: crístida postero-lingual, 13: valle medial, 14: surco externo, 15: cónido postero-labial, 16: cónido posterolingual, 17: valle posterior, 18: estilido posterior.
 B: Molares, 1: metacónido, 2: premetacrístida, 3: postmetacrístida, 4: foseta anterior, 5: protocónido, 6: preprotocrístida, 7: pliegue paleomerídico, 8: postprotocrístida, 9: valle anterior, 10: parastilo, 11: metaestilido, 12: crístida accesoria interlobular, 13: entocónido, 14: surco externo, 15: postentocrístida, 16: ectostilido, 17: hipocónido, 18: prehipocrístida, 19: posthipocrístida, 20: valle posterior, 21: foseta medial, 22: pliegue del entocónido, 23: entoconúlido, 24: postentoconulidocrístida, 25: foseta posterior, 26: hipoconúlido, 27: prehipoconulidocrístida, 28: posthipoconulidocrístida, 29: cingulo anterior. Tomado de Azanza (2000).

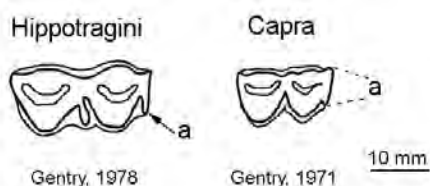


Figura 3.9: a, Pliegue caprino

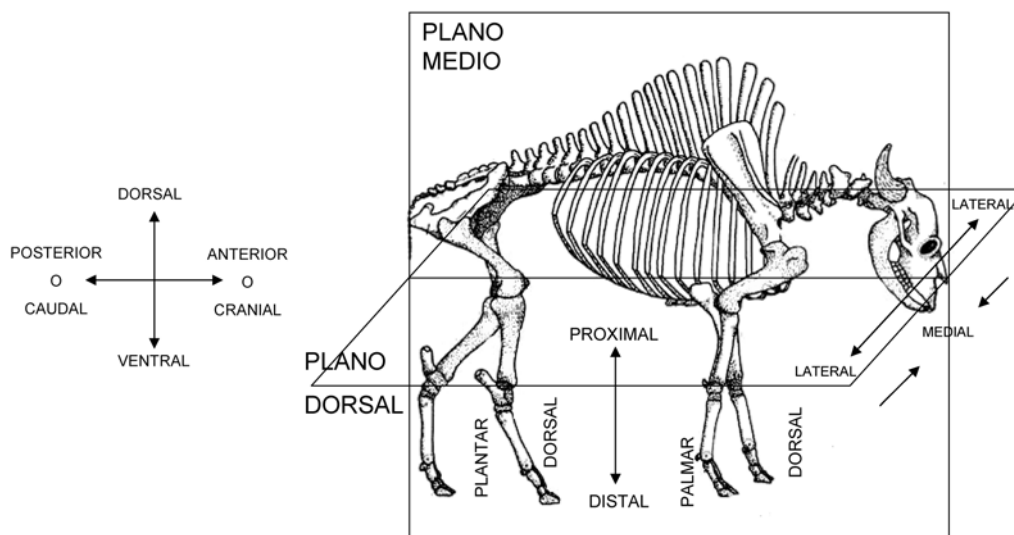


Figura 3.10: Nomenclatura empleada en el esqueleto postcraneal.

ESTUDIO MORFOMÉTRICO

MEDIDAS

El procedimiento de toma de datos biométricos ha sido el mismo para todos los elementos. Las medidas fueron tomadas sobre los ejemplares con un calibre digital Mitutoyo modelo 500-162-21, con el que se pueden tomar medidas de hasta 200 mm., que presenta una precisión DIN 862 y una resolución de 0,01 mm. Se elaboraron una serie de tablas donde se recogieron las diferentes medidas tomadas para cada hueso.

-APÉNDICES CRANEALES: Se han medido los diámetros antero-posterior (DAP) y transversal (DT), en la base de los núcleos óseos en todos los individuos, siguiendo la técnica de medición de Heintz (1971, ver p. 210-211, fig.1) Para los ejemplares que están completos o casi completos se ha tomado también la longitud (L).

-CRÁNEO: Se han tomado las 55 medidas para 128 cráneos pertenecientes a 10 especies actuales de gacelas (*G. dorcas*, *G. bennettii*, *G. spekei*, *G. subgutturosa*, *G. cuvieri*, *E. thomsonii*, *E. rufifrons*, *N. dama*, *N. soemmerringii*, *N. granti*) (modificado de von den Driesch, 1976).

Las diferentes medidas han sido tomadas en vista dorsal (figuras 3.11A y 3.13), vista nupal (figura 3.11B), vista ventral (figura 3.12) y vista lateral (figura 3.14).

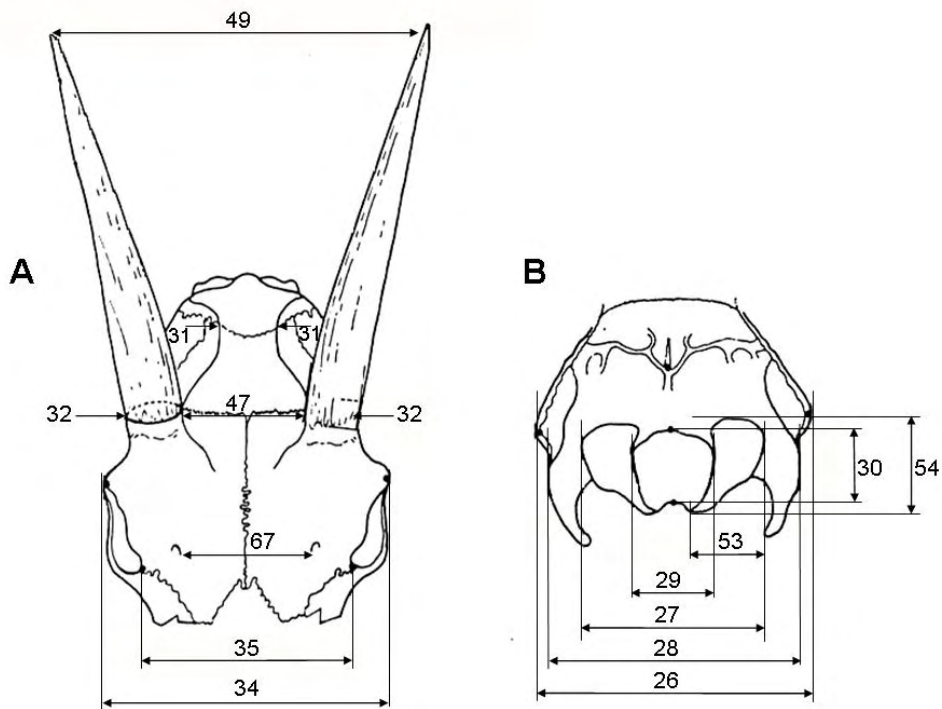


Figura 3.11: Medidas cráneo, A vista dorsal, B vista nuchal. Modificado de von den Diesch, (1976).

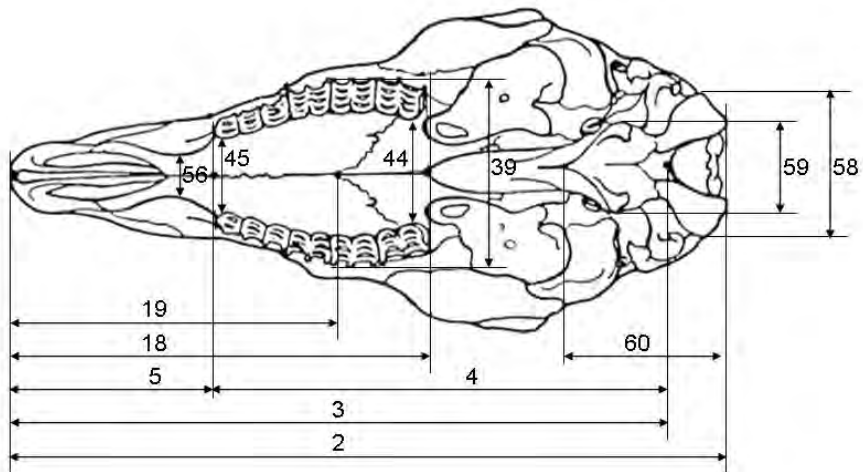


Figura 3.12: Medidas cráneo, vista ventral. Modificado de von den Diesch, (1976).

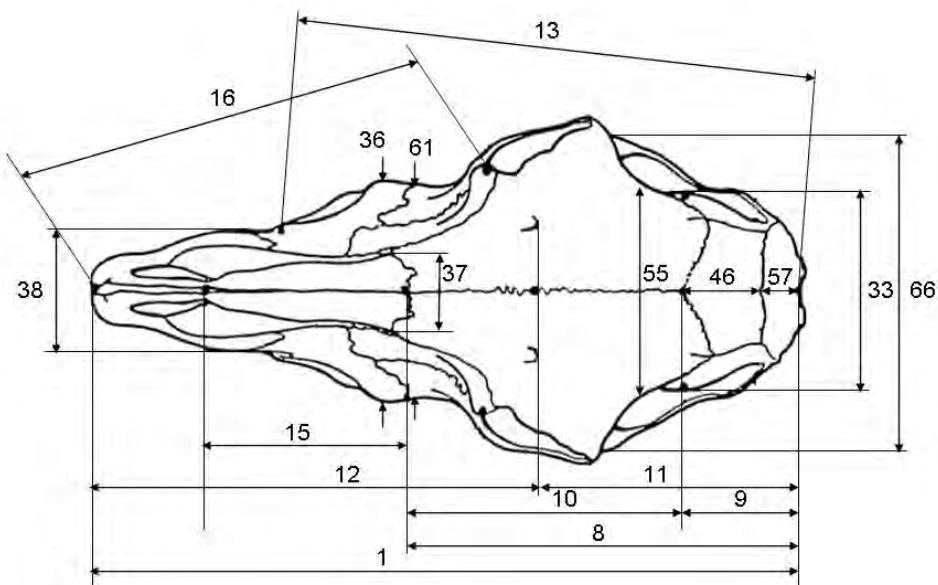


Figura 3.13: Medidas cráneo, vista dorsal. Modificado de von den Driesch, (1976).

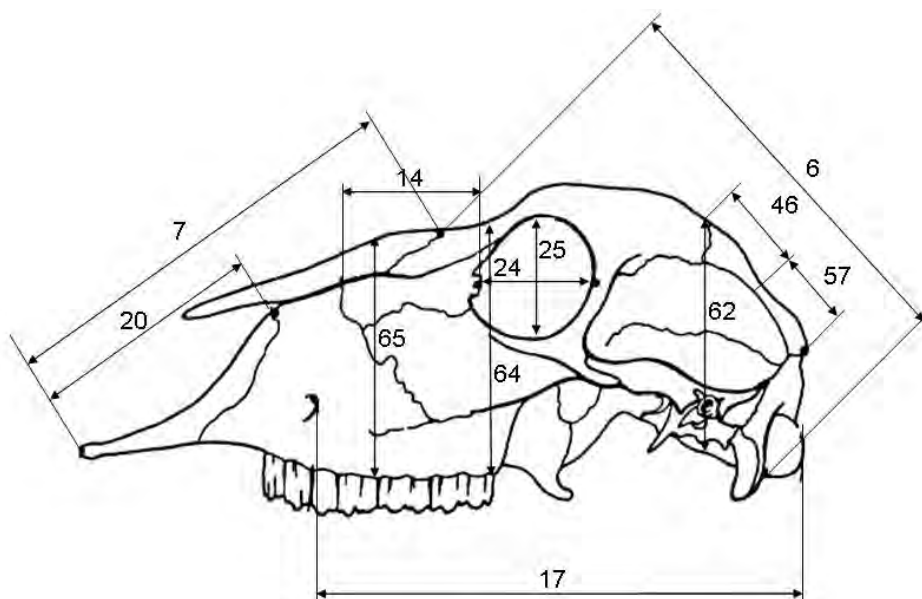


Figura 3.14: Medidas cráneo, vista lateral. Modificado de von den Driesch, (1976).

-DENTICIÓN: Para los premolares tanto superiores como inferiores se han tomado cuatro medidas para cada diente: AO, anchura oclusal, LO, longitud oclusal, H, altura desde la base del diente al ápice de la corona y AB, anchura basal. Esta última se ha tomado solo para los premolares.

Para los molares superiores e inferiores se han tomado las mismas medidas con la única diferencia de que la anchura oclusal se ha tomado para cada lóbulo por separado. La altura de los molares también se estima desde la base del diente al ápice de la corona en aquellos dientes que están aislados o bien en aquellos que ya han emergido por completo de la

mandíbula. También se han medido las alturas en los dientes que no afloran por completo, en los que la altura se toma desde el borde del alveolo correspondiente hasta el ápice de la corona del diente, en este caso hay que tener en cuenta de que no se trata de la altura total del diente.

Las medidas LP-P, LM-M y LP-M hacen referencia a las dimensiones de las series premolar, molar y premolar-molar respectivamente y se han tomado tanto para la serie superior como para la inferior.

A partir de las medidas de las series dentales se han estimado los siguientes índices:

Índice premolar-molar de la dentición superior= $100 \times LP2-P4/LM1-M3$.

Índice premolar-molar de la dentición inferior= $100 \times Lp2-p4/Lm1-m3$.

-ELEMENTOS POSTCRANEALES: Para los elementos del esqueleto postcranial se han utilizado las medidas especificadas en Sánchez (2006) y Sánchez y Morales (2008). Además, se han tomado algunas medidas adicionales para el húmero, como son la longitud del cóndilo medial y la longitud del surco de la tróclea.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

El estudio morfométrico se ha llevado a cabo mediante los análisis univariantes y bivariantes habituales.

También se han utilizado técnicas multivariantes como el análisis factorial (mediante el método de componentes principales, PCA), el análisis discriminante (AD) y la regresión lineal.

Para la realización de estos análisis se han utilizado el paquete estadístico SPSS 11.0 y SPSS 15.0.

El análisis factorial es una técnica de reducción de datos que sirve para encontrar grupos homogéneos de variables a partir de un conjunto numeroso de variables. Estos grupos homogéneos se forman con las variables que se correlacionan mucho entre sí y procurando, inicialmente, que unos grupos sean independientes de otros. Como método de extracción, hemos utilizado los componentes principales, en el que los factores obtenidos son los autovectores de la matriz de correlaciones re-escalados.

La finalidad del análisis discriminante es clasificar un conjunto de objetos en grupos alternativos a partir de los valores de un conjunto de variables medidas sobre dichos objetos. Cada objeto puede pertenecer a un solo grupo.

A las variables que se utilizan para realizar la clasificación de los individuos se les denomina variables clasificadoras o predictoras. La información de las variables clasificadoras s e

sintetiza en unas funciones, denominadas funciones discriminantes, que son las que finalmente se utilizan en el proceso de clasificación.

En nuestro caso, tanto el análisis factorial como el análisis discriminante han sido empleados para comparar los patrones de dimorfismo sexual entre las diferentes especies estudiadas, así como para poder diferenciar la existencia los distintos grupos morfológicos, en el caso de que estos existan. El análisis discriminante se ha utilizado además como técnica de chequeo de los posibles grupos obtenidos, en el análisis factorial.

El análisis de regresión lineal es una técnica estadística utilizada para estudiar la relación entre las variables. En nuestro caso, hemos utilizado la regresión lineal simple para comparar entre sí dos variables. Este análisis, puede utilizarse tanto para explorar y cuantificar la relación entre una variable llamada dependiente o criterio (Y) y una o más variables llamadas independientes o predictoras (X_1, X_2, \dots, X_k), así como para desarrollar una ecuación lineal con fines predictivos. En nuestro caso, esta técnica será empleada para comparar la relación existente entre el peso de los machos y el peso de las hembras para los Bovinae.

CAPÍTULO 4

**SISTEMÁTICA DE LOS
ANTILOPINAE DEL
VILLAFRANQUIENSE**

Orden: **Artiodactyla** Owen, 1848
Superfamilia: **Bovoidea** Gray, 1821
Familia: **Bovidae** Gray, 1821
Subfamilia: **Antilopinae** Baird, 1857 (=Gray, 1821)
Tribu: **Antilopini** Baird, 1857 (=Gray, 1821=)
Género: **Gazella** Blainville, 1816

Sinonimias:

- 1758 *Capra*, Linnaeus
1776 *Antilope*, Pallas
1816 *Gazella*, Blainville, p.75.
1841 *Antilope*, Ogilby
1853 *Antilope*, Pomel, p. 112.
1993 *Gazellospira*, Cassoli *et al.*, p. 31, fig. 6, 1.271
*1994 *Megalovis*, Arribas y Bernard. Lámina 3, fig. 11
1842 *Antilope*, Cuvier, en Geoffroy y Cuvier, p. 424-425.

Especie tipo: *Gazella dorcas*, (Linnaeus 1758)

Diagnosis del género: En Gentry, 1970 p. 292.

Gazella borbonica Depéret, 1884 (p.251, pl. VIII, Figs. 1-2)
(Láminas 1-7)

Sinonimias:

- * *Antilope borbonica*, Bavard. Collection Muséum Histoire Naturelle.
* 1853 *Antilope antiqua*, Pomel, p. 112.
* 1884 *Gazella borbonica*, Déperet, p.251, pl. 8, figs. 1-2.
? 1884 *Gazella anglica*, Newton, p. 284, pl. 14, figs. 1-3.
1889 *Gazella julieni*, Munier-Chalmas.
1893 *Gazella burgundina*, Delafond y Déperet.
1904 *Gazella julieni*, Stehlin, p.435.
? 1906 *Gazella daviesii* Hinton, p. 247-251.
? 1908 *Gazella daviesii* Hinton, p. 445, pl.23, figs. 4-5.
1918 *Gazella fucinii*, Del Campana, pl. 15, fig. 6a, b.
* 1954 *Gazella borbonica*, Viret, p. 122-126, pl.18, fig. 1-5.
1974 *Gazella borbonica*, De Giuli y Heintz, p. 230-236, pl. 1-3.
* 1989 *Gazella borbonica*, Azanza y Morales.
1993 *Gazellospira torticornis*, Cassoli *et al.*, p. 31, fig. 6, 1.271.
* 1994 *Megalovis* sp., Arribas y Bernard, pl. 3, fig. 11.

- * 2004 *Gazella borbonica*, Crégut-Bonnoure y Valli, p. S234-S245.
- * 2004 *Gazella* sp., Crégut-Bonnoure y Valli, p. S245.

Diagnosis original: De acuerdo con Dèperet, 1884 pag. 251: « *Espèce de petite taille, à cornes implantées directement au-dessus de l'orbite, un peu infléchies en arrière et presque parallèles. Chevilles osseuses de ces cornes aplaties latéralement, à surface presque lisse, sans trace de carènes. Molaires supérieures de lait (les seules connues) et molaires inférieures de remplacement munies du pli d'émail antérieur et transverse des Chèvres, sans traces de colonnettes interlobaires* ».

Holotipo: Un fragmento posterior de cráneo de un individuo adulto, con la mitad proximal de sus núcleos óseos, figurado por Depéret (1884, lámina 8, fig. 1) y por De Giuli y Heintz (1974, lámina 3, fig 4.1). Colección Bravard, n. 1879-28, depositado actualmente en el MNHN de Paris.

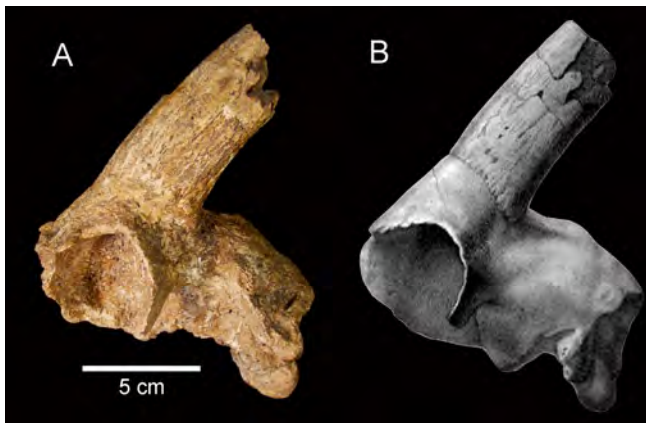


Figura 4.1: holotipo de *G. borbonica*: A, fotografía del ejemplar y B, figura tomada de Depéret (1884, lámina 8, fig. 1).

Paratipos: Un fragmento de maxilar de un individuo juvenil con la serie izquierda DP2-M1 y el DP2 y parte del DP3 derechos, figurado por Depéret (1884, lámina 8, fig. 2). Colección Bravard, n. 6779.

Un m3 izquierdo (de la colección Croizet n. 6780) figurado por De Giuli y Heintz (1974, lámina 1, fig 2).

Un fragmento proximal de metatarsiano III-IV (de la colección Croizet n.5257), figurado por De Giuli y Heintz (1974, lámina 1, fig 3).

Todos los ejemplares se encuentran depositados en el MNHN de Paris.

Localidad tipo: El yacimiento de Perrier- Les Etouaires (Francia). Depéret (1884, p. 251) indica como lugar de procedencia «los aluviones volcánicos de Bourbon y de la montaña de Perrier». Para los diferentes nombres de la localidad ver Heintz, 1970 p. 19.

Otras localidades:

España: La Puebla de Almoradier (Heintz, 1975), Villarroya, Huélago-1, Rincón-1 (Alberdi *et al.*, 1997), Fuente Nueva-1, Cortes Baza-1, Fonelas SCC-2 (Arribas *et al.*, 2004). Es posible en Piedrabuena y Moreda (Nieto *et al.*, 1997). En el yacimiento de las Higuieruelas existe una *Gazella* sp. (Heintz, 1975).

Francia: La Rochelambert (Haute-Loire) (Heintz *et al.*, 1974; Chaline y Michaux, 1974), Saint-Vidal (Haute-Loire) (Heintz *et al.*, 1974), Perrier-Pardines (Puy-de-Drôme) (Heintz *et al.*, 1974), Perrier-Roccaneyra (Puy-de-Drôme) (Heintz *et al.*, 1974 ; Duvernois, 1990), Cornillet en Puymoisson (Alpes-de-Haute-Provence) (Heintz y Dubar, 1981 ; Duvernois, 1990), Chagny (Saône-et-Loire) (Guérin, 1980), Saint-Vallier (Drôme). Es posible que también se registre en Vialette (Haute-Loire) *Gazella* cf. *G. borbonica* (Lacombat *et al.*, 2008). En Perpignan Viret, 1954 cita la presencia de *Gazella* aff. *borbonica*.

Italia: Montopoli y Valle Catenacio (De Giuli y Heintz, 1974; Palombo *et al.*, 2000-2002)

Grecia: Sésklo (Athanassiou, 1996 y 2001), Megalo Emvolo-1 y Vatera *Gazella* aff. *borbonica* (Vos *et al.*, 2002).

Georgia: Es posible que se registre en Dmanisi, *Gazella* cf. *borbonica* (Gabunia *et al.*, 2000).

Reino Unido: Es posible la presencia en Norwich Crag (Mayet y Roman, 1923; Hooijer, 1945)

Antecedentes: Las descripciones de esta especie fueron han sido realizadas por numerosos autores (Depèret, 1884; Viret, 1954; Heintz, 1975; De Giuli y Heintz, 1974, Heintz y Dubar, 1981, Crégut-Bonnoure y Valli, 2004). En la mayor parte de los trabajos se describen solamente las partes craneales, mientras que del esqueleto postcranial sólo se proporcionan las medidas en algunos de ellos. Parte del material de *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde fue ya estudiado por Heintz, quien además señaló la existencia de dimorfismo sexual en los apéndices craneales de este bóvido (ver Heintz, 1974 y Gautier y Heintz, 1975). Los trabajos de estos autores se centran principalmente en el estudio de los núcleos óseos, por lo que un estudio anatómico más exhaustivo de todo el esqueleto es presentado a continuación.

Materiales: *Gazella borbonica* es la especie dominante, junto con el équido, del yacimiento de La Puebla de Valverde y aparece representada tanto por elementos craneales como postcraniales con un excelente estado de conservación, encontrándose elementos en conexión anatómica. El cráneo LPV98'-391-70 es sin duda la pieza más espectacular e importante de esta colección, no solo por su excelente estado de conservación, sino porque además es el cráneo más completo de *G. borbonica* que se ha encontrado en el yacimiento de la Puebla de Valverde e incluso se podría decir que es el único cráneo publicado con este excelente estado de preservación. Este pertenece a un individuo macho adulto (ver lámina 1 y

fig. 1 en lámina 2). Las piezas en conexión anatómica más espectaculares son: LPV98'-121b-17DII, que se trata de una epífisis distal de una tibia izquierda articulada con el cubonavicular y maleolar (ver fig. 3 lámina 6); LPV98'-69-17C que son los elementos de un tarso derecho articulado con una primera falange; LPV98'-65-17C que es un metacarpo izquierdo articulado con los carpales (magnotrapezoide, escafoide y piramidal), la epífisis proximal de una 1ª falange y dos huesos sesamoideos; LPV98'-63-17C que es un húmero izquierdo articulado con epífisis distal de radio (ver fig. 6 lámina 3). También encontramos huesos que son más difíciles de preservar, con una buena conservación como es LPV98'-64-17C que es un radio-ulna izquierdos sin la epífisis proximal.

Otros ejemplares articulados se encuentran en la colección del MNHN de Paris, como son: Pue1112 que es una pata anterior derecha completa desde el húmero hasta la tercera falange y Pue1147 que es una epífisis proximal de radio articulada con la epífisis distal del húmero.

LA PUEBLA DE VALVERDE

Cráneo y fragmentos craneales, 1 cráneo prácticamente completo LPV98'-391-70, 1008M; 14 fragmentos de cráneo con núcleos óseos Pue1-5, Pue18-20, Pue46, Pue615-620, Pue622-623, LPV98'-32-3C ; 2 fragmentos de basioccipital con occipital Pue64-65, 5 bullas timpánicas Pue544-Pue548, 1 petrosa LPV98'-141b2-17DII; **203 núcleos óseos completos y fragmentos proximales o distales**, Pue(5-7) (21-40) (42-45) (47-54) (59-64) (621) (624-738), LPV98'-29-3C, LPV98'-34a-3C, LPV98'-34b-3C, LPV98'-43a-3C, LPV98'-134-17DII, LPV98'-147-17E, LPV98'-217-19C, LPV98'-240-19C, LPV98'-272-19CS, LPV98'-288b-5C, LPV98'-288c-5C, LPV98'-305-5C, LPV98'-329-8, LPV98'-335-14, MNCN54971, MNCN54975-54977, MNCN54980, MNCN54984; **131 ejemplares de dentición superior definitiva** (comprenden maxilares con series dentales completas o casi completas así como piezas sueltas); **dentición inferior decidua**, LPV98'-228-19C, LPV98'-381-60, MNCN24051, IPS28326, IPS 28326, Pue317, Pue384-385, Pue388-395, Pue397-398, Pue400-405 (24 ejemplares); **104 ejemplares de dentición inferior definitiva** (comprenden tanto hemimandíbulas y fragmentos mandibulares con series completas o casi completas, como piezas dentales sueltas); **escápulas**, 17 fragmentos distales Pue788-804; **húmeros**, LPV98'-63-17C, IPS-28315, Pue1112 (3 completos), LPV98'-137-17DII, LPV98'-199a-18D, Pue752, Pue754, Pue755, Pue757, Pue759, Pue760, Pue762-765, Pue767 (13 epífisis distales); **radios**, IPS-28290, LPV98'-99-17DII, LPV98'-140-17DII, LPV98'-189-18D, Pue782-785, Pue1155 (9 completos), MNCN24014-24015, LPV98'-262-19CS, Pue1151,1152,1156,1158,1159,1161-1163,1166,1168,1170 (15 epífisis proximales), MNCN24017-24019, LPV98'-43b-3C , LPV98'-64-17C, LPV98'-63-17C, LPV98'-260-19CS, Pue787,957-962,966-968 (15 epífisis distales); **magnotrapezoide**, LPV98'-65-17C, LPV98'-209-18D, Pue358e, Pue1137, Pue1138, Pue1139b, Pue1140, Pue1141a (8 completos); **unciforme**, LPV98'-142a-17DII, Pue358c, Pue1136, Pue1142, Pue1143d (5 completos); **escafoides**, LPV98'-65-17C, Pue358f, Pue1128, Pue1129, Pue1130c (5 completos); **semilunar**, Pue358b, Pue1131, Pue1133, Pue1135 (4 completos); **piramidal**, LPV98'-78i-17CSS, LPV98'-212d-18D, LPV98'-369-48 (3 completos); **pisiforme**, LPV98'-142b-17DII, LPV98'-142c-17DII, LPV98'-333-12 (3 completos); **metacarpianos III-IV**, LPV98'-39-3C, LPV98'-62-17C, LPV98'-65-17C, LPV98'-205-18D, LPV98'-323-2, LPV98'-334-13, LPV98'-353-32, MNCN24023, IPS28339, Pue772-781, Pue1112 (20 completos), LPV98'-203a-18D, LPV98'-208-18D, LPV98'-212f-18D, MNCN24020, Pue857-863, Pue865, Pue868, Pue872, Pue874-876, Pue878,

Pue881, Pue887 (20 epífisis proximales), LPV98'-120-17DII, LPV98'-163a-18C LPV98'-204-18D, LPV98'-339-18, MNCN24027-24030, IPS-28333, Pue888-890, Pue893, Pue894, Pue897, Pue900, Pue911, Pue914, Pue916 (20 epífisis distales), LPV98'-110-17DII (1 diáfisis de juvenil); **fémures**, LPV98'-202-18D, IPS-28316, Pue813 (3 completos), Pue805, Pue806 (2 epífisis proximales), Pue808, Pue809, Pue810, Pue811, Pue812, Pue814 (6 epífisis distales), Pue807, Pue815, Pue816 (3 cabezas femorales); **tibias**, LPV98'-201-18D, Pue847 (2 completas), Pue842-846, Pue849-853 (10 epífisis proximales), LPV98'-69-17C, LPV98'-93-17DII, LPV98'-111-17DII, LPV98'-121a-17DII, LPV98'-167-18C, LPV98'-238-19C, LPV98'-342-21, IPS-28347, IPS-28349, Pue825-841 (26 epífisis distales); **calcáneos**, LPV98'-69-17C, LPV98'-121d-17DII, LPV98'-338-17, LPV98'-386-65, Pue973, Pue975, Pue978, Pue979, (8 completos) LPV98'-130b-17DII, LPV98'-273a-19CS, Pue974, Pue976, Pue977 (5 *tuber calcanei*); **astrágalos**, LPV98'-69-17C, LPV98'-121b-17DII, MNCN 24037-24039, IPS-28391d, IPS-28391i, Pue982-986, Pue988-990, Pue992, Pue994, Pue997 (18 completos); **cubonaviculares**, LPV98'-69-17C, LPV98'-121b-17DII, MNCN32730, Pue1118-1121, Pue1123, Pue1125, Pue1126 (10 completos); **metatarsianos III-IV**, LPV98'-200-18D, LPV98'-68-17C, LPV98'-336-15, LPV98'-269-19CS, IPS-28325 (Cue 97e), IPS-28325, Pue739-751 (19 completos), LPV98'-94-17DII, Pue932, Pue937-944, Pue947, Pue949-952, Pue955 (16 epífisis proximales), MNCN24024, IPS-28333, Pue910, Pue918, Pue920 (5 epífisis distales), MNCN24026 (1 diáfisis); **falanges 1ª**, LPV98'-5a-3CSS, LPV98'-6a-17C, LPV98'-65-17C, LPV98'-66b-17C, LPV98'-69-17C, LPV98'-70b-17C, LPV98'-117-17DII, LPV98'-168-18C, LPV98'-212e-18D, LPV98'-224-19C, LPV98'-332-11, LPV98'-361-40, MNCN24031-24033, Pue1031-1052, Pue1054-1066, Pue1069-1070, Pue1072-1073, Pue1075, Pue1079, Pue1082, Pue1084-1087, Pue1089, Pue1048 (38 completas); **falanges 2ª**, LPV98'-66c-17C, LPV98'-66f-17C, LPV98'-70a-17C, LPV98'-70b-17C, LPV98'-130c-17DII, LPV98'-131a-17DII, LPV98'-327-6, LPV98'-328-7, Pue998-1011, Pue1013-1014, Pue1016-1020, Pue1022-1028, Pue1030 (37 completas); **falanges 3ª**, LPV98'-66e-17C, LPV98'-66d-17C, LPV98'-70a-17C, LPV98'-70b-17C, LPV98'-98f-17DII, LPV98'-131a-17DII, LPV98'-131a-17DII, LPV98'-131c-17DI, LPV98'-136-17DII, LPV98'-188-18D, Pue1092-1106, Pue1108-1110, Pue1149 (29 completas).

En total un número de **900** ejemplares han sido estudiados.

VILLARROYA

Núcleos óseos, Vi664; **dentición superior definitiva**, Vya210, Vya203; **dentición inferior decidua**, dp4 sin sigla depositado en MNHN; **dentición inferior definitiva**, Vya202, Vya205, Vya204, 1861M, Vi672, Vi678, Vi674, Vi679, MNCN47153; **húmeros**, V157; **metatarsianos III-IV**, Vi671 (epífisis proximal).

En total un número de **15** ejemplares han sido estudiados.

Medidas: en tablas 4.1-4.18

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	P2			P3			P4			M1			M2			M3			L						
				AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AO1	AO2	AOT	LO	H	AO1	AO2	AOT	P2-P4	M1-M3	P2-M3		
La Puebla de Valverde G. borbonica	MPZ	LPV98-391-70	D	6,42	6,6	6,9	6,22	7,93	7,41	6,74	7,49	8,32	4,84	9,1	8,4	12,2	5,31	9,84	8,19	14,4	7,78	14,4	7,78	34,7	34,7			
	MPZ	LPV98-391-70	I	6,39	6,51	6,53	5,78	8,04	8,12	6,73	7,28	8,5	3,45	9,89	9,37	12	7,19	9,63	8,08	14,2	8,37	14,2	8,37	34,7	34,7			
	MPZ	LPV98-52-3C5S	D	6,55	6,75	7,02	7,72	8,35	8,13	7,41	8,22	11,6	6,51	7,45	6,55	14	9,98	9,07	8,34	15,3	11,4	15,3	11,4	20,9	39,9			
	MPZ	LPV98-52-3C5S	I								10,7	6,93	9,55	8,91	10,2	9,29	14,7	10,8	8,77	15,4	11,8	15,4	11,8					
	MPZ	LPV98-786d-17C5S	D	5,38	5,96	7,94	7,14	6,53	6,44	7,35	8,89	8,5	6,59	7,06	8,75	9,72	8,6	13	10,3	9,14	14,7	8	14,7	8				
	MPZ	LPV98-132b-17DII	D	5,43	5,28	7,23	6,73	6,7	7,04	8,27	7,66	9,62	8,46	10,6	8,55	8,89	8,16	13	10,2	7,65	13,2	9,23	13,2	9,23	22	36,6	57,9	
	MPZ	LPV98-132b-17DII	I	5,67	6,63	7,83	5,51				5,2																	
	MPZ	LPV98-142-17DII	D																									
MNHN	MPZ	LPV98-146-17E	I					7,37	6,34	8,51	12																	
	MPZ	LPV98-149-17E	I																									
	MPZ	LPV98-152-17E	I																									
	MPZ	LPV98-236-19C	D	6,47	7,36	6,82	4,79																					
	MPZ	LPV98-268-19CS	D																									
	MPZ	LPV98-289-5C	D																									
	MPZ	LPV98-297-5C	D																									
	MPZ	LPV98-302c-5C	I	5,92	5,79	7,12	6,98	7,24	6,49	7,9	8,81	9,6	8,76	7,67	9,91	9,77	11,5	10	8,76	7,67	13,2	8,91	13,2	8,91				
	MPZ	LPV98-319g-5C	I																									
	MPZ	EMPZ 99A-SC10	I																									
	MPZ	EMPZ 99A-SC12	I																									
	MNHN	MNCN 24072	D	6,79	6,44	7,01	8,32																					
	MNHN	MNCN 24073	I	6,72	6,51	7,11	7,66																					
	MNHN	MNCN 24074	I																									
	MNHN	MNCN 24076	D																									
MNHN	MNCN 24077	I																										
MNHN	MNCN 24078	D																										
MNHN	MNCN 24079	D																										
MNHN	MNCN 24080	D																										
MNHN	MNCN 24084	D																										
MNHN	MNCN 24097	D																										
MNHN	MNCN 32743	D																										
ICP	IPS 28256	D	7,01	6,68	8,12	8,4	7,43	6,82	7,11	8,03	9,88	8,3	7,91	7,9	8,77	14,3	11,6	8,13	7,45	15,5	9,51	10,2	8,93	10,4	16,5	9,03	39,4	
ICP	IPS 28256	I					6,91	6,44	7,69	11,1																		
ICP	IPS 28319	D																										
ICP	IPS 28321	D																										
ICP	IPS 28329	D																										
ICP	IPS 28329	D																										
MNHN	Pue 68	D	7,16	5,82	6,99	9,8	6,87	6,45	8,28	7,59	8,3	7,91	7,9	8,77	14,3	11,6	8,13	7,45	8,87	15,5	9,51	10,2	8,93	10,4	16,5	9,03	39,4	
MNHN	Pue 71	D					7,35	7,12	7,58	5,63	8,57	7,97	7,1	5,96	11	10,9	11,4	10,5	10,6	12,2	13,2	7,17	10,2	8,93	10,4	16,5	9,03	39,4
MNHN	Pue 72	D																										
MNHN	Pue 74	D																										
MNHN	Pue 75	D																										
MNHN	Pue 76	D																										
MNHN	Pue 77	D																										
MNHN	Pue 78	D																										
MNHN	Pue 79	D																										
MNHN	Pue 80	D																										
MNHN	Pue 81	D																										
MNHN	Pue 82	D																										
MNHN	Pue 83	D																										
MNHN	Pue 84	D																										
MNHN	Pue 85	D																										

Tabla 4.1: Dimensiones (en mm) de la dentición superior definitiva. En negrita se señalan las alturas de los dientes que están sin desgastar.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	P2				P3				P4				M1				M2				M3				L							
				AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AO1	AO2	AOT	LO	H	AO1	AO2	AOT	LO	H	AO1	AO2	AOT	LO	H	P2-P4	M1-M3	P2-M3		
La Puebla de Valverde G. borbonica	MNHN	Pue 86	D	5,65	5,54	7,41	6,06	6,81	6,29	7,23	6,53	7,9	7,22	7,7	9,71	9,8	8,86	9,89	11,1	6,6	9,54	8,99	10,4	13,4	11,8	8,73	7,94	9,19	14,8	15,5	23,5	37,8	59,2		
	MNHN	Pue 87	I	6,88	6,68	7,43	7,98	7,36	6,95	7,83	8,16	8,56	8,27	7,24	6,61	9,71	9,8	8,86	9,89	11,1	6,6	9,54	8,99	10,4	13,4	11,8	8,73	7,94	9,19	14,8	15,5	23,5	37,8	59,2	
	MNHN	Pue 88	I	6,79	6,85	7,26	5,53	7,33	7,1	7,18	6,92	7,18	8,37	7,06	5,96	9,71	9,8	8,86	9,89	11,1	6,6	9,54	8,99	10,4	13,4	11,8	8,73	7,94	9,19	14,8	15,5	23,5	37,8	59,2	
	MNHN	Pue 89	D	6,75	6,43	7,47	5,66	7,77	7,48	7,89	7,47	7,98	8,37	7,06	5,96	9,71	9,8	8,86	9,89	11,1	6,6	9,54	8,99	10,4	13,4	11,8	8,73	7,94	9,19	14,8	15,5	23,5	37,8	59,2	
	MNHN	Pue 91	I	6,72	6,65	7,3	6,63	7,3	7,09	7,67	5,91	6,58	8,5	8,31	6,58	9,71	9,8	8,86	9,89	11,1	6,6	9,54	8,99	10,4	13,4	11,8	8,73	7,94	9,19	14,8	15,5	23,5	37,8	59,2	
	MNHN	Pue 92	I	6,19	6,21	6,65	9,46	6,79	6,26	7,75	8,93	7,47	6,87	7,82	8,86	9,41	9,05	10,4	11,6	8,27	8,58	8,78	10,4	14,5	15,6	6,88	10,5	8,96	10,5	15,4	23,6	38,8	58,8		
	MNHN	Pue 95	I	6,02	6,04	6,87	6,34	6,66	6,5	6,94	6,48	6,81	7,56	7,36	7,97	9,79	9,42	10,4	10,4	6,46	9,35	9,35	10,4	13,3	12,7	8,27	7,4	8,62	14,3	16	23,2				
	MNHN	Pue 96	D	6,81	6,75	7,65	4,85	7,12	7,3	7,53	8,09	8,74	8,62	8,03	7,66	6,78	10,1	9,65	10,3	10,1	4,67	10,5	9,97	11,4	12,5	6,09	10,5	8,76	10,6	15,4	8,4				
	MNHN	Pue 97	D																																
	MNHN	Pue 99	D																																
	MNHN	Pue 104	D																																
	MNHN	Pue 105	D																																
	MNHN	Pue 106	D																																
	MNHN	Pue 108	D																																
	MNHN	Pue 126	I																																
	MNHN	Pue 127	D																																
	MNHN	Pue 128	D																																
	MNHN	Pue 131	D																																
	MNHN	Pue 132	D																																
	MNHN	Pue 133	D																																
	MNHN	Pue 134	D																																
	MNHN	Pue 135	D																																
	MNHN	Pue 156	D																																
	MNHN	Pue 161	I																																
	MNHN	Pue 162	I																																
	MNHN	Pue 163	I																																
	MNHN	Pue 164	I																																
	MNHN	Pue 165	I																																
	MNHN	Pue 166	I																																
	MNHN	Pue 168	D																																
	MNHN	Pue 169	D																																
	MNHN	Pue 170	I																																
	MNHN	Pue 171 a	I																																
	MNHN	Pue 171 b	I																																
	MNHN	Pue 171 c	I																																
	MNHN	Pue 171 d	I																																
	MNHN	Pue 171 e	I																																
	MNHN	Pue 172 a	I																																
	MNHN	Pue 172 b	I																																
	MNHN	Pue 172 c	I																																
	MNHN	Pue 173 a	D																																
	MNHN	Pue 173 b	D																																
	MNHN	Pue 173 c	D																																
	MNHN	Pue 173 d	D																																
	MNHN	Pue 173 e	D																																
	MNHN	Pue 173 f	D																																
	MNHN	Pue 173 g	D																																
	MNHN	Pue 173 h	D																																
	MNHN	Pue 174 a	D																																
	MNHN	Pue 174 b	D																																
	MNHN	Pue 174 c	D																																
	MNHN	Pue 174 d	D																																
	MNHN	Pue 177	D																																
	MNHN	Pue 582	D																																
	MNHN	Pue 583	D																																

Tabla 4.1: continuación

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	P2			P3			P4			M1			M2			M3			L												
				AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AO1	AO2	AOT	LO	H	AO1	AO2	AOT	LO	H	P2- P4	M1- M3	P2- M3						
La Puebla de Valverde G. borbonica	MNHN	Pue 584	I	6,94		6,81																												
	MNHN	Pue 585	I	8,07		7,54																												
	MNHN	Pue 587	I	6,66		6,79																												
	MNHN	Pue 588	D	7,38		6,99																												
	MNHN	Pue 589	I	6,94		6,74																												
	MNHN	Pue 590	D	7,2		7,2																												
	MNHN	Pue 591	I	7,09		8,42																												
	MNHN	Pue 592	D					8,54		7,52		9,63																						
	MNHN	Pue 593	I					7,9		6,24		5,3																						
	MNHN	Pue 594	I					8,22		7,96		13,4																						
	MNHN	Pue 595	I					8,65		8,34		13,5																						
	MNHN	Pue 596	I					8,18		6,88		5,18																						
	MNHN	Pue 597	I					8,46		6,77		3,56																						
	MNHN	Pue 598	I					8,19		7,82		7,6																						
	MNHN	Pue 599	I					8,53		6,95		6,32																						
	MNHN	Pue 600	I					7,73																										
MNHN	Pue 601	I					6,37																											
MNHN	Pue 602	D					7,2																											
MNHN	Pue 603	I					7,39																											
MNHN	Pue 604	D					6,95																											
MNHN	Pue 605	I					6,48																											
MNHN	Pue 606	I																																
MNHN	Pue 607	D					6,98																											
Villaroya G. borbonica	MNHN	Vya 210	I					9,09	8,26	7,81	9,84																							
Layra G. borbonica	MNCN	Vya 203	I																															
Layra G. borbonica	MNCN	LAY 811/ N°5699	D					7,89	6,27	8,01	6,92																							
	ICP	IPS 26766	D					7,94	7,11	7,75	9																							
	ICP	IPS 26754	D					8,32	5,13	7,14	8,51																							
	ICP	IPS 26756	I					7,6	6,81	7,53	7,72																							
	ICP	IPS 26635	D					7,96	6,65	7,37	8,49																							
	ICP	IPS 26752	D					7,75	6,05	7,34	11,4																							
	ICP	IPS 26767	I																															
	ICP	IPS 26750	I					7,28	6,17	7,41	6,53																							
	ICP	IPS 4445	I					6,57	6,06	7,71	6,46																							
	ICP	IPS 26751	D																															
	ICP	IPS 26751	D																															
	ICP	IPS 26751	D																															
	Perpignan	FSL	FSL65566	I																														
Saint-Vallier G. borbonica	MHNL	MHNL162143	I					7	6,17	7,6	10,8																							
	MHNL	MHNL162144	I					6,75	5,84	7,69	7,43																							
	MHNL	MHNL162145	I																															
	MHNL	MHNL20162132	D	5,9	5,83	7,2	5,71	7,65	7,75	7,53	5,63																							
	MHNL	MHNL20162132	D					7,31	7,1	7,46	5,32																							
Perrier Etouailles G. borbonica	FSL	FSL 211657	D																															
La Calera G. sornae	La Calera	La Calera	D																															
	La Calera	La Calera	D																															
	La Calera	La Calera	D																															
	La Calera	La Calera	D																															
La Gloria-4 G. batarra	La Gloria-4	GL-162	D																															
	La Gloria-4	GL-259	D					6,45	6,23	6,92	7,9																							
	La Gloria-4	GL-106	D																															
	La Gloria-4	GL-258	D																															
	La Gloria-4	GL-185	D					8,07	7,41	7,9	6,86																							
Alcoli	Alcoli	GL-260	D					7,34	7,31	7,59	6,44																							
	Alcoli	GL-489	D																															
	Alcoli	GL-212	D																															
Alcoli	GL-50	D																																
Alcoli	IPS 37091	D																																
Alcoli	IPS 37091	D					7,72	8,17	10,7	8,83																								

Tabla 4.1: continuación

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	p2			p3			p4			m1			m2			m3				L			Mandíbula									
				AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AO1	AO2	LO	H	AO1	AO2	AO3	LO	H	p2-p4	m1-m3	p2-m3	H-p2	H-p2-foram						
Villafranca G. borbonica	MNHN	Vi 672	D																																
	MNHN	Vi 676	D																																
	MNHN	Vi 674	D																																
	MNHN	Vi 679	D																																
Layna G. aff. borbonica	MNHN	MNHN 47153	D																																
	MNHN	LAY C-14/ N5701	I	2,93	2,92	5,29	4,48	4,05	4,04	8,35	7,34	5,12	4,44	7,56	7,62	13,9	7,95	5,6	5,2	12,4	13,3	5,21	4,05	2,99	13,3	14,28	20,4	39,1	60,5						
	MNHN	LAY B-11/ N5702	I																																
	MNHN	LAY 816/ N5702	D																																
	MNHN	LAY F-41/ N5702	D																																
	MNHN	LAY D9/ N5702	I																																
	MNHN	LAY 81 F4/ N5702	D																																
	ICP	IPS 26758	D																																
	ICP	IPS 26759	I																																
	ICP	IPS-26770	I																																
ICP	IPS-26768	I																																	
ICP	IPS-26771	I																																	
ICP	IPS-4451	I																																	
ICP	IPS-4451	I																																	
Perpignan	FSL	FSL41284	I																																
Eouaires	FSL	FSL41284	D																																
FSL	FSL	FSL41285	D																																
Perrier Les	FSL	FSL 211566	D																																
Eouaires	MHNL	MHNL162151	I	3,15	3,14	4,46	3,74	4,82	4,18	7,82	4,43	4,21	4,37	7,32	3,77	8,09	7,57	6,31	8,48	12,8	8,64	5,74	6,37	4,69	18,2	8,56									
G. borbonica	MHNL	MHNL162150	I																																
Saint-Vallier	MHNL	MHNL162146	D																																
G. borbonica	MHNL	MHNL162148	D																																
	MHNL	MHNL162576	D																																
	MHNL	MHNL162578	D																																
La Gloria	MNHN	GL 130	D	2,86	2,79	4,64	4,16	3,74	3,49	6,33	3,74	4,21	4,37	7,32	3,77	8,09	7,57	6,31	8,48	12,8	8,64	5,74	6,37	4,69	18,2	8,56									
G. sorae	MNHN	GL 102	D																																
	MNHN	GL 97	D	2,93	2,87	4,3	3,73	4,63	4,04	7,2	4,22	4,88	4,93	7,66	5,12	8,13	7,07	6,7	8,69	12,8	10,1	6,86	6,01	4,83	20,2	12,58									
	MNHN	GL 12	I																																
	MNHN	GL 19	I	2,68	2,65	4,64	3,82	4	3,31	7,09	5,52	4,08	4,01	7,97	5,7	8,34	4,88	5,61	6,07	10,5	7,55	5,44	5,38	3,94	14,2	9,2									
	MNHN	GL 353	D																																
	MNHN	GL 18	I																																
	MNHN	GL 462 o GL 447	I																																
	MNHN	GL 435	I	3,89	3,74	5,71	5,07	4,77	4,36	8,05	6,92	5,2	4,79	9,48	8,18	5,53	5,7	10,1	8,29	5,56	12,7	13,2	4,97	5,42	3,3	15,2	15,8								
	MNHN	GL 66	I	3,01	2,82	4,36	5,38	4,39	3,9	8,65	8,14	4,87	4,5	9,32	8,78	5,71	5,82	10	7,98	5,84	5,79	12,4	12,1	5,07	5,52	3,67	15,5	16,6							
	MNHN	GL 116	D																																
	MNHN	GL 392	D																																
	MNHN	GL 528	D	3,24	3,21	5,36	3,56	4,39	4,18	7,68	4,86	5,12	5,22	8,33	5,5	6,15	8,62	5,45	6,15	6,4	10,7	7,65	6,27	5,93	4,56	16,1	9,89								
	MNHN	GL 61	D																																
	MNHN	GL 90	D																																
	MNHN	GL 20	D																																
	MNHN	GL 86	D																																
	MNHN	GL 117	D																																
	MNHN	GL 211	D																																
	MNHN	GL 130b	D																																
	MNHN	GL 17	I																																
	MNHN	GL 86	D																																
	MNHN	GL 38	D																																
	MNHN	GL 450	D																																
	MNHN	GL 145	D																																
	MNHN	GL 73	D																																
	MNHN	GL 173	D																																
	MNHN	GL 331	D																																

Tabla 4.2: continuación.

SIGLA	LADO	DP2			DP3				DP4				M1					M2					
		AB	LO	H	AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AO1	AO2	AO	LO	H	AO1	AO2	AO	LO	H	
LPV98-10-3C	D								7,2	6,59	9,73	6,24											
IPS26751	D								8,24	6,92	9,03	4,98	6,87	5,84		11,64	9,96						
Pue193	D																						
Pue203	D																						
Pue208	D				6,92	5,79	11,35	7,92	8,28	6,83	13,09	11,81	8,08	7,26	9,05	13,84	17,1						
Pue209	I								9,93	7,34	12,34	10,17	7,27	7,09	8,53	13,69	17,14	7,21	7,57	8,39	15	21,9	
Pue210	I				7,39	5,06	10,06	8,26	8,53	6,15	11,78	10,05											
Pue606	I	5,04	7,45	5,37																			
Pue613	I	5,46	9,4	6,27																			
Pue611	D				6,23		8,94	7,97															
Pue608	D								9,53	7,56	12,77	10,86											
Pue599	I								7,45	12,29													
Pue240	I								9,65	6,72	11,4	10,61											

Tabla 4.3: Dimensiones (en mm) de la dentición superior decidual de *Gazella borbonica* del yacimiento de la Puebla de Valverde (España). En negrita se señalan las alturas de los dientes que están sin desgastar.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	DESGASTE	dp2			dp3			dp4			m1				m2						
					AO	LO	H	AB	LO	H	AB	LO	H	AO1	AO2	LO	H	AO1	AO2	LO	H			
La Puebla de Valverde G. borbonica	MPZ	LPV98-228-19C	D		2,02	4,19	4,55				5,51	13,57	6,34*											
	MPZ	LPV98-381-60	I							5,88	13,2	*5,51												
	IPS	IPS28326	D							4,89	14,56	7,15												
	MNCN	MNCN24051	D										5,63	5,7	12,73	11,14	4,97	5,21	14,15	21,51				
	IPS	IPS28326	I										4,8	5,07	12,43									
	MNHN	Pue400	I	1				3,58	8,2	5,19	5,51	13,78	8,42											
	MNHN	Pue401	D	1							5,62	14,87	10,23											
	MNHN	Pue402	I	1				3,94	7,8	5,44														
	MNHN	Pue395	D	2	2,53	4,7	3,9	4,27	8,27	4,55	6,1	15,07	8,22	5,91	5,99	13,15	14,76							
	MNHN	Pue397	D	2	2,55	4,34	4,35	4,14	8,13	5	6,04	15,02	7,9	5,18	5,67	13,59	14,46							
	MNHN	Pue398	D	3				4,02	7,88	4,85	6,21	13,26	8,31											
	MNHN	Pue317	D	3				4,14	8,14	4,71				5,79	5,83	12,13								
	MNHN	Pue389	I	3	2,85	4,84	4,5	4,52	8,2	4,72	6,13	13,93	7,26	5,62	5,43	12,73								
	MNHN	Pue404	D	3				4,35	8,35	4,39	6,11	13,96	7,01	5,66	5,51	12,93								
	MNHN	Pue385	D	4I										6,09	6,26	12,2		6,04	5,74	13,53	20,99			
	MNHN	Pue388	I	4I	1,71	3,22	3,77	3,59	7,9	4,33	5,8	13,32	4,24	5,94	6,09	12,48		6,01	5,69	15,27	24,51			
	MNHN	Pue390	I	4I	2,27	4,11	3,89	3,96	8,4	4,17	5,91	14,31	3,58	6,06	6,04	13,14		5,56	5,13	15	22,56			
	MNHN	Pue391	I	4I				4,06	7,86	3,04	5,91	11,77	3,73	5,88	6	12,45		4,89	5,33	14,62	23,12			
	MNHN	Pue392	I	4I							6,72	12,78	4,6	5,75	5,95	12,7		5,64	5,35	14,78	21,88			
	MNHN	Pue393	I	4II				4,23	8,26	4,01	6,16	12,99	5,6	5,76	5,85	11,4								
MNHN	Pue403	D	4II				3,93	8,18	3,56	6,19	13,95	6,34												
MNHN	Pue384	I	5II	2,32	3,87	2,61	4,23	7,65	2,3	6,07	11,44	1,77	6,1	6,54	11,72	9,46	5,39	5,61	13,96	17,24				
MNHN	Pue394	I	5II				4,18	8,04	1,97	5,6	12,25	2,84												
MNHN	Pue405	I	5II	2,73	4,63	3,81	4,1	8,83	3,45				6,18	6,06	12,31	11,62	5,38	5,45	14,05	20,73				
Layna G. borbonica	MNCN	LAY C-11/ N°5702	I							3,99	13,4	8,26												
	ICP	IPS4936	D		2,75	5,39	3,78	4,43	8,36	5,46	4,46	14,54	8,36											
	ICP	IPS26755	D					3,99	7,72	3,74														
Alcoi Gazella?	ICP	IPS4477	D							5,45	14,45	7,72						4,44	4,94	12,07	11,68			
Villarroya G. borbonica	MNHN		D							6,69	14,14	4,54												
La Gloria G. baturra	MNCN	GL467	D					4,3	8,76	6,55				5,49	5,93	12,37	13,29	5,05	5,26	14,32	12,34			

Tabla 4.4: Dimensiones (en mm) de la dentición inferior decidual.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	AG	LG
La Puebla de Valverde G. borbonica	MNHN	Pue789	18,55	26,73
	MNHN	Pue790	20,18	27,46
	MNHN	Pue791	18,54	27,6
	MNHN	Pue792	19,68	
	MNHN	Pue793	19,9	
	MNHN	Pue796	18,81	
	MNHN	Pue797	18,55	
	MNHN	Pue798	19,08	
	MNHN	Pue799	19,64	27,88
	MNHN	Pue800	18,56	
	MNHN	Pue803	18,21	
	MNHN	Pue804	18,36	
Layna G. borbonica	MNHN	Lai106	17,22	26,02

Tabla 4.5: Dimensiones (en mm) de las escápulas. AG: anchura de la cavidad glenoidea. LG: longitud de la cavidad glenoidea.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	L total	L funcional	DT min día	DAP min día	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis	L condilo humeral	L surco medio	L capitulum
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-63-17C	I	>121,28	>112,53	13,48	14,74	33,56	35,24	-24,46	21,6			12,17
	MPZ	LPV98'-137-17DII	D							25,22	21,3	16,4	11,85	12,16
	MPZ	LPV98'-199a-18D	D										13,23	12,63
	ICP	IPS-28315	I	122,7	108,5	12,99	14,77		33,96	25,94	22,13	17,23	13,63	12,06
	MNHN	Pue752	D			12,71	14,03			23,53	20,85	16,5	12,85	11,87
	MNHN	Pue754	I			12,95	14,96			23,08	19,84	15,41	11,91	11,2
	MNHN	Pue755	D			12,84	14,48				20,86	15,67	12,67	
	MNHN	Pue757	D			13,86	15,82			25,52	22,56	17,58	13,35	12,17
	MNHN	Pue759	I							23,74		16,27	12,45	12,65
	MNHN	Pue760	D			13,5	14,95			23,76	22,18	17,52	12,91	13,32
	MNHN	Pue762	I							22,91		16,99	12,81	12,21
	MNHN	Pue763	D							23,67	21,33	15,87	12,03	12,19
	MNHN	Pue764	I			14,02	15,86			24,9	22,39	17,66	13,39	12,79
	MNHN	Pue765	D							23,19	21,12	15,92	12,14	12,52
	MNHN	Pue767	I							22,36	20,38	15,95	12,34	11,98
MNHN	Pue 1112	D							23,77	20,68	16,32	12,24	11,86	
Villarroya <i>G. borbonica</i>	MNHN	V157	I			12,17	14,85			23,92	22,59	17,08	13,17	12,75
Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAY B-3/Nº 5696	D	121,4	110,4	12,41	13,49	28,86	33,6	26,26	21,48	17,39	12,68	14,42
	ICP	IPS 26759	D					30,58	31,95	24,37	21,21	16,05	12,68	14,84
	MNHN	LAI 104	D					28,18	32,62	25,2	22,13	16,44	12,73	12,66
	MNHN	LAI 105-108	I	122,9	116,2	12,32	13,75			25,2	21,19	17,14	12,53	11,42
	MNHN	LAI 110	I							24,92	22,34	16,5	12,27	12,4
MNHN	LAI 109-111	D	*129,24	*117,98			29,44	35,3	24,42	21,63	17,46	13,83	12,63	
Saint-Vallier <i>G. borbonica</i>	MNHN	20162152	I			13,41	15,91		34,25	24,76	22,07	17,39	13,2	12,51
Cornillet4 <i>G. borbonica</i>	MNHN	SIN SIGLA	I							27,13	23,03	18,42	14,59	13,22
	MNHN	SIN SIGLA	I							25,94	23,67	17,71	13,41	13,66
La Calera <i>G. soriae</i>	MNCN	LCA-81 561	D							24,74	20,17	15,58	11,48	13,57

Tabla 4.6 Dimensiones (en mm) de los húmeros.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	L total	L funcional	DT min día	DAP min día	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis	DAP lat prox	DAP fac capitulo del humero	DTprox superficie articular	
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-43b-3C	I			14,07	8,79	26,19	*12,56	19,9	17,72		9,91	23,65	
	MPZ	LPV98'-63-17C	I			14,89	9,24			20,57	*16,98				
	MPZ	LPV98'-64-17C	D	133,6	142	15,51	*8,8	24,26	12,09	19,59	16,63	12,3	9,14		
	MPZ	LPV98'-99-17DII	I	140		14,33	9,17	25,41	13,43	20,45	16,26		12,98	8,91	
	MPZ	LPV98'-140-17DII	D	133,5		14,14	8,28	24,4	11,99	20,42	15,45	*11,27	8,55		
	MPZ	LPV98'-189-18D	I												
	MPZ	LPV98'-260-19CS	I												
	MPZ	LPV98'-262-19CS	I			15,6	9,69	25,24	12,87	21,91	16,04				
	MNCN	MNCN24014	D					25,65					10		
	MNCN	MNCN24015	D					25,4	13,69			12,62	8,7		
	MNCN	MNCN24016	I					24,04	13,13			12,6	10,16		
	MNCN	MNCN24017	D							22,81	17,24				
	MNCN	MNCN24018	I			12,85	9,86								
	MNCN	MNCN24019	I			14,1	10,27								
	ICP	IPS28290	D	140,4		15,03	9,08	23,96	12,73	21,51	15,39	12,21	9,01	22,01	
	MNHN	Pue782	D	132,5		14,96	9,12	24,59	12,77	20,65	17,29	12,56	9,5		
	MNHN	Pue783	D							23,51	15,72				
	MNHN	Pue784	D							22	17,14				
	MNHN	Pue785	D	134,3		15,95	8,32			22,66	16,86	13,2	9,52	21,74	
	MNHN	Pue787	D			15,77	8,31	25,04	13,17	22,66	16,86			22,63	
	MNHN	Pue957	I			15,86	9,52	25,33							
	MNHN	Pue958	D			14,73	10,06			23,12	16,24				
	MNHN	Pue959	I							22,07	15,46				
	MNHN	Pue961	I							21,53	16,34				
	MNHN	Pue962	D							20,9	15,08				
	MNHN	Pue966	D							22,18	16,33				
	MNHN	Pue968	I							22,26	17,04				
	MNHN	Pue1151	I			14,44	7,72	24,67	12,66	22,43	16,2		12,59	10,55	21,31
	MNHN	Pue1152	I			14,14	8,41	23,84	12,38				12,4	9,69	21,73
	MNHN	Pue1155-956	I			15,82	8,75	25,56	13,16	21,29	17,02		13,18	9,96	22,11
	MNHN	Pue1156	I					25,91	13,44				13,48	10,86	23,29
	MNHN	Pue1158	I					25,45	13,06				13,07	10,86	22,05
	MNHN	Pue1159	D					24,42	12,74					9,35	21,9
MNHN	Pue1161	I			15,25	9,47			25,2	13,05				22,2	
MNHN	Pue1162	I					24,63	13,03						21,41	
MNHN	Pue1163	I			15,32	8,75	25,27	12,48				12,47	9,23	22,2	
MNHN	Pue1166	D					24,72	12,4				12,43	8,94	21,37	
MNHN	Pue1168	I			15,29	8,55	24,34	12,48				12,39	9,27	21,4	
MNHN	Pue1170	D					24,53	13,7				13,66	10,16	22,21	
Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAY rodado/Nº 5694	I					24,1	13,13			12,94	9,53		
	MNCN	*LAY F2/Nº 5692	I							20,81	15,72				
	MNCN	*LAY 64 14(2)/Nº 5692	I							22,14	15,91				
	MNCN	*LAY 784/Nº 5692	I							20,79	16,47				
	ICP	IPS26763	I			15,65	9,76			22,44	16,43				
	MNHN	LAI292	I			14,61	8,38	23,27	12,38			12,38	9,33	20,75	
	MNHN	LAI293	D			15,34	9,31	25,2	13,38			13,14	9,59	22,26	
	MNHN	LAI295	D					24,95	13,11			13,11	9,96	22,26	
	MNHN	LAI296	D					24,51	13,09			13,13	9,05	21,78	
	MNHN	LAI298	D					23,49	12,57			12,57	9,66	21,29	
MNHN	LAI299	D						13,39			13,39	10,16	21,88		
MNHN	LAI300	I					24,76	13,18					22,11		
Cornillet 4 <i>G. borbonica</i>	MNHN	SIN SIGLA	D	*143,82		15,61	10,3	27,68	14,13	23,89	17,4				
	MNHN	SIN SIGLA	D					26,49	13,27				11,03		
	MNHN	SIN SIGLA	D					28,38	14,68						
	MNHN	SIN SIGLA	D							22,71	17,08				
	MNHN	SIN SIGLA	D							23,93	17,87				
La Calera <i>G. soriae</i>	MNCN	LCA-81 276						*22,81	*12,15			*11,92	*8,3		
	MNCN	LCA-81 562						*23,08	*12,15			*11,3	*8,28		

Tabla 4.7: Dimensiones (en mm) de los radios.

ELEMENTO	YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	DAP	DT ant	DT post	H ant	
Magnotrapezoide	La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-65-17C	15,48	11,1	11,24	8,14	
		MPZ	LPV98'-209-18D	13,35	11,54	11,24		
		MNHN	Pue358e	12,35	11,83	11,29		
		MNHN	Pue1137	12,69	11,33	10,53		
		MNHN	Pue1138	13,25	13,08	11,38		
		MNHN	Pue1139b	13,28	11,35	11,13		
		MNHN	Pue1140	13,15	11,11	10,61		
		MNHN	Pue1141a	12,97	11,11	11,12		
	Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAY B2 / Nº 5717	12,14	11,14	10,54	7,13	
		MNCN	LAY B2 A4/ Nº 5717	12,89	12,67	11,53	7,74	
		MNCN	LAY G4 72 / Nº 5717	12,69	10,82	11,45	7,36	
		MNCN	LAY G4 / Nº 5727	11,27	12	10,13	7,45	
		MNCN	LAY B2 / Nº 5717	12,12	11,46	11,75	7,54	
		MNCN	LAY 787 / Nº 5717	12,23	11,5			
MNHN		sin sigla 1	12,37	12,94	10,99			
Unciforme	La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-142a-17DII	12,6	8,46		7,69	
		MNHN	Pue358 c	11,79	8,9	9,37	8,44	
		MNHN	Pue1136	11,91	8,41	9,42	7,99	
		MNHN	Pue1142	11,75	8	8,1	7,71	
		MNHN	Pue1143d	10,29	8,27	8,19	8,12	
		MPZ	LAY C7/ Nº 5719	12,33			8,63	
	Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNHN	sin sigla 1		8,45	8,41	7,78	
		La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-65-17C	14,23			
			MNHN	Pue358f	14,52	7,35		10,18
			MNHN	Pue1128	15,14	7,68		10,26
MNHN	Pue1129		15,98	8,28		10,77		
MNHN	Pue1130c		15,63	7,59		10,87		
Escafoides	Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAY G4-52 / Nº 5717	15,66	9,15		11,17	
		MNCN	LAY G4-29 / Nº 5717	15,24			11,34	
		MNCN	LAY G4-55 / Nº 5717	14,9	8,62		12,14	
		MNCN	LAY B2 / Nº 5717	13,82	8,25		11,32	
		MNHN	sin sigla 1	14,67	8,13		10,73	
		MNHN	sin sigla 2	15,31	8,74		10,5	
		MNHN	sin sigla 3	16,13	8,29		10,51	
		MNHN	sin sigla 4	15,05	7,64		10,11	
		MNHN	sin sigla 5	13,95	7,75		9,52	
		MNHN	sin sigla 6	14,26	7,82		10,64	
		MNHN	sin sigla 7	15,76	8,61		10,55	
	La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MNHN	sin sigla 8	15,65	8,43		10,78	
		MNHN	sin sigla 9	15,49	8,05		10,87	
		MNHN	sin sigla 10	15,74	8,43		11,09	
		MNHN	sin sigla 11	16			11,3	
Semilunar	La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MNHN	Pue358b	13,39	8,56	9,01	10,81	
		MNHN	Pue1131	13,33	9,23	8,99	10,69	
		MNHN	Pue1133	13,12	8,78			
		MNHN	Pue1135	13,6	8,97	8,32	9,66	
	Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNHN	sin sigla 1	12,8	9,88	9,26	10,8	
		MNHN	sin sigla 2	12,76	8,41	9,2	10,73	
		MNHN	sin sigla 3	14,2	8,7	9,11	10,25	

Tabla 4.8: Dimensiones (en mm) de los huesos carpales.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	L total	L min	DT min día	DAP min día	DT prox tot	DAP prox tot	DT faceta magnotr apesolide	DI faceta uniforn e	DTdis sup	DT dis	DAP dis	
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-39-3C	D		*160			17,9	12,97	7,1	11,5	17,45	16,7	13,86	
	MPZ	LPV98'-65-17C		163,5	*160	11,55	10,94		14,86		12,07	18,56	17,23	14,63	
	MPZ	LPV98'-62-17C				12,22	11,82	18,85	14,22	8,7	10,62	17,68	17,28	13,87	
	MPZ	*LPV98'-108-17DII										17,7	19,84	14,21	
	MPZ	LPV98'-110-17DII				10,56	9,74						*18,15		
	MPZ	LPV98'-120-17DII										19,04	18,03	*14,09	
	MPZ	LPV98'-163a-18C										18,23	17,81	13,34	
	MPZ	LPV98'-203a-18D	I				*10,43	*11,08		*13,16	7,45				
	MPZ	LPV98'-205-18D	D						18,4	13,77	6,92	10,83	18,21	17,98	13,55
	MPZ	LPV98'-204-18D					10,37	10,58					17,96	18,17	13,66
	MPZ	LPV98'-208-18D	D			*142	10,14	9,69	17,86	*13,47	6,8	10,49			
	MPZ	LPV98'-212f-18D	I				11,59	8,84							
	MPZ	LPV98'-323-2	I	159	159	159	11,64	10,47			8,64		17,97	17,68	13,62
	MPZ	LPV98'-334-13	D	157	156	156	12,02	10,57			7,44	11,79	19,27	18,18	14,22
	MPZ	LPV98'-353-32	I	159	158	158	11,02	11,18	19,18	12,92	6,66	12,13	18,36	17,89	13,57
	MPZ	LPV98'-339-18	I				11,07	10,09					18,27	17,87	14
	MNCN	MNCN24020	I				11,82	11,52	18,9	14,44	6,11	14,43			
	MNCN	MNCN24023	D	158,04	156,56	156,56	11,4	10,73	19,15	14,64	6,24	12,68	18,49	17,36	14,38
	MNCN	MNCN24027					12,01	10,88					18,58	17,3	14,33
	MNCN	MNCN24028					12,3	9,67							
	MNCN	MNCN24029					12,59	9,86					19,37	18,08	13,76
	ICP	IPS-28333					11,29	11,8					19,06	18,04	14,43
	ICP	IPS-28339		168,11	166,61	166,61	12,04	10,83	19,51	14,6	7,63	12,52	18,71	18,14	14,84
	MNHN	Pue772	I	155,66	153,34	153,34	11,34	11,03	18,37	13,21	7,69	12,64	18,73	18,32	13,81
	MNHN	Pue773	I	153,58	152,28	152,28	10,71	10,28	18,04	13,68	6,36	12,68	18,1	16,76	13,05
	MNHN	Pue774	D	164,72	162,98	162,98	12,1	11,13	18,49	14,09	7	12,71		19,09	
	MNHN	Pue775	I	160,45	158,45	158,45	10,68	10,25	18,76	13,47	8,26	12,59	17,77	17,15	14,03
	MNHN	Pue776	I	157,55	156	156			18,55	13,76	6,47	12,53			
	MNHN	Pue777	D	159,77	157,47	157,47	11,19	10,42	18,75	13,57	7,75	11,35	18,17	17,6	14,18
	MNHN	Pue778	D	165,22	163,65	163,65	12,38	11,29	19,03	14,23	7,93	13,29		19,25	
	MNHN	Pue779	I	151,71	150,76	150,76							17,29	17,27	13,22
	MNHN	Pue780	D	151,6	150,11	150,11	11,1	10,86	18,81				17,59	17,46	13,44
	MNHN	Pue781	I	157,18	155,42	155,42	11,56	11,74	20,08	14,35	7,25	13,07	18,96	18,19	13,48
	MNHN	Pue857	D				10,73	10,15	18,53	13,55	7,1	11,53			
	MNHN	Pue858	D				10,73	10,09	18,89	14,04	7,46	11,61			
	MNHN	Pue859	D						17,76	13,27	6,56	11,64			
	MNHN	Pue860	D				11,36	10,48	19,23	13,87	7,68	12,24			
	MNHN	Pue861	D				11,53	10,19	19,18	14,22	8,11	12,71			
	MNHN	Pue862	D						20,17	15	7,74	13,24			
	MNHN	Pue863	I						19,91	15,68	7,12	14,3			
	MNHN	Pue865	I						16,92	12,69	6,33	12,38			
	MNHN	Pue868	D				11,27	9,81	18,62	14,48	6,99	12,93			
	MNHN	Pue872	I						18,9	14,39	7,47	12,57			
MNHN	Pue874	I				11,12	9,98	18,32	12,94	8,2	11,83				
MNHN	Pue875	D				12,68	11,14	19,86	13,86	7,65	13,51				
MNHN	Pue876	I						19,27	14,49	7,3	12,86				
MNHN	Pue878	D						18,21	14,15	7,26	12,75				
MNHN	Pue881	D						18,87	13,89	6,49	13,08				
MNHN	Pue887											18,72	18,51	14,72	
MNHN	Pue888					11,02	10,08					18,47	17,67	13,94	
MNHN	Pue889					11,4	11,76					17,8	18,49	13,55	
MNHN	Pue890					11,18	9,85					17,58	17,25	13,2	
MNHN	Pue893											19,59	18,63	14,34	
MNHN	Pue894											18,49	18,53	14,2	
MNHN	Pue897											18,33	17,75		
MNHN	Pue900											17,91	17,23	13,61	
MNHN	Pue911					11,43	10,69					17,56	17,06	13,53	
MNHN	Pue914											18,09	18,06	13,72	
MNHN	Pue916											18,18	17,56	13,88	
MNHN	Pue1112	I	*152,03	*150,55	*150,55	10,74	10,41	17,95	14,38			17,87	16,6	13,31	
Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAY C-6/ N° 5707	I	135		11,54	10,68	19,39	14,63	7,24	11,62				
	MNCN	LAY G4-23/ N° 5727	I					19,72	14,42	7	11,87	18,31	19,26	14,23	
	MNCN	LAY G4-18/ N° 5688	I					18,75	14,35			18,8	18,96	15	
	MNCN	LAY C-1 32/ N°5686	I			12,43	10,57						17,46		
	MNHN	*LAY G4-46/ N°5686	I			11,23	11,61	19,83	13,81	8,22	12,06				
	MNHN	LAI249	D			12,35	10,85	19,25	14,47	6,96	12,26	19,53	19,95	14,61	
	MNHN	LAI250	D									18,93	18,82	14,73	
	MNHN	LAI253	D									18,69	18,77	14,07	
	MNHN	LAI254	D												
	MNHN	LAI258	I			11,49	10,61	20,08	14,03	9,44	12,32				
	MNHN	LAI268	D					17,51	13,79						
MNHN	LAI273	D			11,99	11,22	18,68	15,22	6,66	13,35					
MNHN	LAI274	D									17,91	19,09	13,98		
MNHN	LAI280	D			*161,09	11,73	11,17	18,48	13,34	7,08	11,96	17,88	18,42	13,58	
MNHN	LAI285	I					18,59	14,42	6,96	14,7					
Saint-Vallier <i>G. borbonica</i>	FSL	FSL1740						18,71	13,91	7,33	11,67				
	MNHN	20162153				12,04	10,78					18,32	18,4	13,99	
Cornillet 4 <i>G. borbonica</i>	MNHN	SIN SIGLA	I	156,54	155	12,83	11,66	20,02	14,74	7,98	13,01	19,72	19,67	14,66	
	MNHN	SIN SIGLA	I			11,94	10,72					19,11	19,8	13,79	
	MNHN	SIN SIGLA	I									19,84	19,45	14,27	
	MNHN	SIN SIGLA	I					20,53	15,26	7,53	13,77				
La Calera <i>G. soriae</i>	MNCN	LCA-81 240											16,32	16,97	
	MNCN	LCA-81 241	D					11,18	15,62	6,08	9,43		14,92	16,04	
	MNCN	LCA-81 243	D					11,96	17,1	6,03	10,28				
	MNCN	LCA-81 245	D												
La Gloria <i>G. batura</i>	MNCN	GL88	I		134	11,09	9,74	16,69	12,54	6,42	9,86	16,23	15,59	11,7	
	MNCN	GL376	I					16,28	11,85	6,13	10,94				

Tabla 4.9: Dimensiones (en mm) de los metacarpios III-IV. Las siglas señaladas con * corresponden a individuos juveniles.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	L funcional	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT del caput femoris	DAP del caput femoris	DT dis plantar	DAP dis lateral	DAP dis medial	DT dis dorsal
La Puebla de Valverde G. borbonica	MPZ	LPV98'-202-18D	D	161	14,72	13,82	>36,49	24,94	24,14	17,73	31,33			
	ICP	IPS28316	I	157,78	14,67	13,8			23,26	17,83	30,11	42,28	36,93	15,44
	MNHN	Pue805	D		15,16	13,62			22,4	16,89				
	MNHN	Pue806	D						22,69	18,3				
	MNHN	Pue807	D		16,04	14,93					33,31		37,56	18,16
	MNHN	Pue808	D		14,68	13,63			20,94		32,73	43,77	37,75	18,98
	MNHN	Pue812	I											
	MNHN	Pue813	D		14,03	13,44								
	MNHN	Pue814	I										36,71	
	MNHN	Pue815	D							18,96				
Layna G. borbonica	MNHN	Lai304	I				42,03	26,65	23,43	17,6				
	MNHN	Lai306	D								31,4	42,74	37,74	18,12
	MNHN	Lai309	D								37,14	44,59	39,6	19,11
	MNHN	Lai310	D						22,29	16,84				
	MNHN	Lai311	I		15,64	13,85					32,99	43,37	38,72	18,2
	MNHN	Lai312	D		15,66	14,16	41,02		23,25	18,11	33,72	43,58	38,91	18,67
	MNHN	Lai313	I		15,47	14,32				17,58	33,73	43,93	38,16	19,79
	MNHN	Lai305	D							33,29	43,24	42,55	38,05	19,01
	MNHN	Lai307	D							32,41			38,32	17,61
	MNHN	Lai308	D										39,2	
La Calera G. soriae	MNCN	LCA-81 567							19,67	15,56		**34,11		
	MNCN	LCA-81 553												

Tabla 4.10: Dimensiones (en mm) de los fémures.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	L total	L funcional	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis	
La Puebla de Valverde G. borbonica	MPZ	LPV98'-69-17C	D							22,92	17,47	
	MPZ	LPV98'-93-17DII	I							22,19	17,63	
	MPZ	LPV98'-111-17DII	I			13,35	14,15			21,63	17,26	
	MPZ	*LPV98'-121a-17DII	I			12,57	12,97			21,71	16,78	
	MPZ	LPV98'-167-18C	I							21,5	16,81	
	MPZ	LPV98'-201-18D	D	196,5	187	14,65	16,4	*35,06	42,15	22,03	17,65	
	MPZ	LPV98'-238-19C	D							21,1	16,18	
	MPZ	LPV98'-342-21	D			14	11,84			22,63	16,43	
	ICP	IPS28347	D			13,43	12,34			22,26	16,52	
	ICP	IPS28349	D			15,79	12,59			20,58	16,48	
	MNHN	Pue817	I			15,31	13,43			20,85	16,73	
	MNHN	Pue818	I			15,01	12,51			23,85	18,44	
	MNHN	Pue819	I			14,34	12,64			21,73	17,69	
	MNHN	Pue820	I							22,49	17,68	
	MNHN	Pue821	I							22,68	16,97	
	MNHN	Pue822	D			13,32	13,35			21,96	17,04	
	MNHN	Pue823	D			14,01	13,27				17,61	
	MNHN	Pue825	I							22,05	16,91	
	MNHN	Pue826	I							21,12	15,55	
	MNHN	Pue827	D			14,44	12,23			22,12	16,8	
	MNHN	Pue828	D			13,64	11,9			22,54	17,78	
	MNHN	Pue829	D			14,58	11,98			21,85	16,53	
	MNHN	Pue830	D			14,35	13,65			22,89	18,02	
	MNHN	Pue832	I								18,25	
	MNHN	Pue833	I							22,59	17,76	
	MNHN	Pue835	D							22,27	17,58	
	MNHN	Pue836	D			14,63	12,92				17,23	
	MNHN	Pue841	I									
	MNHN	Pue844	I									
	MNHN	Pue845	D			14,4	12,94		35,28	41,25		
	MNHN	Pue847	I	196,4	191,3	14,78	14,71				23,84	18,37
	MNHN	Pue848	D			15,85	14,12				23,86	
	MNHN	Pue849	D						36,12	41,36		
MNHN	Pue850	D						36,07	37,87			
MNHN	Pue851	I							38,48			
MNHN	Pue853	D							38,88			
MNHN	SIN SIGLA	I						37,18	40,74			
Layna G. aff borbonica	MNCN	LAYG2 7B/ Nº 5695	D			16,88	16,74	36,25	>38,59			
	MNCN	LAYG4 15/ Nº 5703	D			15,03	14,29			23,69	19,57	
	MNCN	LAYG2 7A/ Nº 5693	D							23,51	17,14	
	MNHN	LAYG4 17/ Nº 5711	I							23,77	17,44	
	MNHN	114	D							22,6	18,32	
Perpignan G. sp.										23,08	19,76	
	FSL	FSL41304	D							21,19	15,15	
La Calera G. soriae	MNCN	LCA-81-555								20,66	17,29	
	MNCN	LCA-81 557								19,74	16,15	
	MNCN	LCA-81-558	D							22,82	16,96	
	MNCN	LCA-81 560	D			15,01	11,2			21,24	15,87	

Tabla 4.11: Dimensiones (en mm) de las tibias. Las siglas señaladas con * corresponden a individuos juveniles.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	L total	L sustenta culum	DT sustenta culum	DT tuber	DAP tuber	DT min cuerpo	DAP min cuerpo	DAP max
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-69-17C	D	56,53	39,9	18,86	12,99	15,89	8,11	16,24	21,62
	MPZ	*LPV98'-121d-17DII	I	*47,44	*32,25		9,11		9,29	13,54	
	MPZ	LPV98'-273a-19CS	I				10,87	14,11			
	MPZ	LPV98'-338-17	I	53,25	35,89		12,06	15,36	7,11	13,16	20,75
	MPZ	LPV98'-386-65	D	54,85	39,13	18,84	12,5	14,47	7,07	14,79	20,45
	MNCN	MNCN24036	I	55,02	37,79	18,87	13,05	16,76	8,46	15,92	19,48
	MNCN	MNCN24035	D						8,63	15,52	
	MNHN	Pue973	I	55,93	39,85	16,15	12,72	15,76	7,28	14,6	
	MNHN	Pue974	D		41,36		13,32	14,53	7,99	14,46	
	MNHN	Pue975	I	54,81	38,76	16,39	11,73	15,26	7,28	13,53	20,05
	MNHN	Pue976	I				11,63	14,44	7,05	13,23	
	MNHN	Pue977	D				11,57	13,48	6,94	13,04	
	MNHN	Pue978	D	53,71			12,42		7,68	14,51	
	MNHN	Pue979	I	55,93							
Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAY790/ N° 5704					13,56	15,27			
	MNCN	LAYD/ N° 5710		53,52	38,88		12,72	15,05	7,64	14,47	22,59
	MNCN	*LAY10 G4/ N° 5710							7,59		20,98
	MNCN	LAYH/ N° 5710					12,92	16,08		14,38	
	MNCN	LAYC-16/ N° 5710					13,97	16,2	7,85	14,25	
	MNCN	*LAYC27/ N° 5710							6,75	13,47	
	MNCN	*LAY808/ N° 5710	D						7,11	12,13	
	MNCN	LAYrodado/ N° 5710					12,45	15,44			
	MNCN	LAYD7/ N° 5697	I	55,11	40,45	14,39	12,99	16,7	7,29		19,55
	ICP	IPS28787		54,89	38,92	17,74	13,37	15,27	7,89	14,7	20,73
	ICP	IPS4446		55,47	41,86	19,2	12,85	15,81	7,37	15,08	22,59
	MNHN	LAI75	D	56,68	39,67	16,34	14,2	15,81	7,63	13,97	23,61
	MNHN	LAI76	D				12,98	16,28	7,94	14,65	20,71
	MNHN	LAI77	I	55,63			14,31	14,85	9,65	14,2	
	MNHN	LAI78	D				13,59	16,44	8,14	14,42	
	MNHN	LAI79	I				13,05	14,66	6,71	14,45	
	MNHN	LAI80	I				13,16	15,35	7,46	14,08	
	MNHN	LAI82	I				13,1	16,06	9,08	14,2	
	MNHN	LAI84	D	55,11			12,47	16,61	6,93	14,94	21,69
	MNHN	LAI88	I		39,48		12,68	14,87	7,82	14,64	
MNHN	LAI89	D	54,12	38,75	16,18	12,63	14,41	7,68	15,07	21,37	
MNHN	LAI90	I	60,3	41,61	17,18	14,73	15,4	7,56	14,79	20,89	
MNHN	LAI91					13,2	16,8				
MNHN	LAI93	I				12,61	15,31	7	16,24	21,83	
Perpignan <i>G. sp</i>	FSL	FSL41283	D		34,13	15,72	10,77	13,79	6,48	12,51	19,02
Saint-Vallier <i>G. borbonica</i>	MNHNL	20162165		57,47	39,93	16,88	13,55	15,18	9,38	14,61	20,83
	MNHNL	20162167		53,08	37,83	17,18	12,93	14,55	8,98	13,36	20,52
Cornillet 4 <i>G. borbonica</i>	MNHN	sin sigla	D					14,85	7,3	14,14	
	MNHN	sin sigla	D				13,69	15,75	7,37	15,22	
La Calera <i>G. soriae</i>	MNCN	LCA-81 566	D	51,99	38,53	15,78	11,45	14,41	6,71		19,43
	MNCN	*LCA-81 571					10,67	12,76			
	MNCN	LCA-81 577					11,91	14,72			

Tabla 4.12: Dimensiones (en mm) de los calcáneos. Las siglas señaladas con * corresponden a individuos juveniles.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	LT (lateral)	L medial	L min	DT articulae prox	DT prox	DAP max	DT min	DT dis
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-69-17C	D	*26,02	*23,23		*16,6				*16,29
	MPZ	LPV98'-121b-17DII	I	26,15	23,61	19,91	15,1		17,13		15,69
	MNCN	MNCN24037	I	26,53	23,62	20,63	14,57	16,01	14,74	15,4	15,72
	MNCN	MNCN24038	D		24,24	20,12					
	MNCN	MNCN24039	I		22,97						
	ICP	IPS28391	D	26,11	24,56		15,19		15,37		15,63
	ICP	IPS28391	I	25,08	23,06	19,75	15,61				15,85
	MNHN	Pue982	I	26,14	24,82	21,09	16,47		15,47	15,42	16,65
	MNHN	Pue983	I	26,83	24,62	21,22	15,27		15,91	15,42	16,38
	MNHN	Pue984	I		23,84				14,27	13,56	15,25
	MNHN	Pue985	I	26,55	23,9	20,75	17,31		15,52	14,66	15,88
	MNHN	Pue986	I	25,4	23,29	20,19	16,26		14,05	14,67	15,65
	MNHN	Pue988	I							13,9	15,54
	MNHN	Pue989	D	25,31	23,33	19,6	15,29		14,58		15,12
	MNHN	Pue990	I	24,36	22,78	19,78	14,95		13,71	13,69	14,92
	MNHN	Pue992	I	24,1	24,34	18,29	14,25		14,3	13,27	15,03
	MNHN	Pue994	I	25,65	23,21	19,93	14,97			14,28	
MNHN	Pue997	D	26,26	23,88	19,87	15,25		14,19	13,77	15,14	
Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAYF2-92/ N° 5724		25,4	23,7	20,14	14,49	15,53	14,72	14,68	15,98
	MNCN	LAYB2/E1/ N° 5724	D	24,53	22,58	18,87	13,93	15,39	13,07	13,9	14
	MNCN	LAY797/ N° 5724	I	26,95	24,68	21,4	15,31	16,69	15,76		17,17
	MNCN	LAYB2 C-3/ N° 5724		25,96	24,73	21,43	15,6	16,55	14,85	14,81	16,12
	MNCN	LAY795/ N° 5724		25,85		21,54					
	MNCN	LAY796/ N° 5724		27,14		21,79					
MNCN	LAY794/ N° 5724			24,68				15,21		14,15	
Perpignan <i>G. sp</i>	FSL	FSL41283	D	23,72		18,7	15,2		13,05	13,59	13,96
Saint-Vallier <i>G. borbonica</i>	MNHNL	20162157		26,96	24,9	21,56	16,5	16,29	15,18	13,84	15,81
	MNHNL	20162164		26,71	25,84	21,13	17,34				15,84
Cornillet 4 <i>G. borbonica</i>	MNHN	SIN SIGLA	I	27,52	24,33	21,3	17,43		15,18	14,65	17
	MNHN	SIN SIGLA	I	26,99	24,8	21,03	16,41		15,21	14,76	16,01
	MNHN	SIN SIGLA	D	27,36	24,59	21,2	17,29		15,45	15,39	16,65
	MNHN	SIN SIGLA	D		24,81	21,53	17,28		15,09		16,36
La Calera <i>G. soriae</i>	MNCN	LCA81 277		24,09	21,9	19,38			13,17	12,62	12,95
	MNCN	LCA81 574	D			19,13				11,79	13,46
	MNCN	LCA81 575	D						13,75	12,37	13,43

Tabla 4.13: Dimensiones (en mm) de los astrágalos.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	DAP	DT	H post cuboides	H post navicular	H ant cuboides	
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-69-17C	D	19,89	20,05	13,75	14,74	9,49	
	MPZ	LPV98'-121c-17DII	I	18,97	19,58	13,62		9,68	
	MNCN	MNCN32730	I	19,14	18,54	11,51	13,85	9,87	
	MNHN	Pue1118	I	20,03	20,99	14,2	15,22	8,06	
	MNHN	Pue1119	D	19,54		14,41		8,39	
	MNHN	Pue1120	I	18,54	19,65	13,19	14,4	7,86	
	MNHN	Pue1121	D	19,65	20,01	14,47	14,67	8,44	
	MNHN	Pue1123	I	18,36	18,71	12,96	14,58	7,32	
	MNHN	Pue1125	D	19,52	19,85	14,43	15,04	8,62	
	MNHN	Pue1126	D	18,68	19,61	12,64		7,68	
	Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAY806/ N° 5712	D	19,68	20,42	13,24	14,68	7,89
		MNCN	LAYG2 17/ N° 5712	I	19,11	20,21	14,06	14,16	8,66
MNCN		LAYF2 17/ N° 5712	D	20,72	20,75	14,38		7,64	
MNCN		LAYD2 17/ N° 5712		18,77	20	12,7	12,55	8,27	
MNCN		LAYF2 17/ N° 5712	I	20,23	20,7	13,45		7,21	
MNCN		LAY807/ N° 5713			21,02	14,73		*7,38	
MNHN		LAI317	D	20,6	21,43	13,03	14,33	8,12	
MNHN		LAI318	D	18,35	19,78	12,73	14,5	8,78	
MNHN		LAI319	I	19,64	19,63			7,91	
MNHN		LAI320	I	20,39	21,03	15,63	15,39	8,59	
MNHN		LAI321	D		19,39			7,59	
MNHN		LAI322	I	20,82	21,43	14,42	15,14	8,46	
MNHN		LAI323	D	19,06	19,6	12,55		8,11	
MNHN		LAI324	I		20,98			7,92	
MNHN		LAI325	D	20,36	19,94	12,41	13,92	7,35	
MNHN		LAI326	I	19,23	19,12	13,04	14,24	8,03	
Perpignan <i>G. sp</i>	FSL	FSL41283	D	16,79	18,4	12,8			
Saint-Vallier <i>G. borbonica</i>	MNHNL	20162166		19,59	20,13	14,41	13,88	9,54	
La Calera <i>G. soriae</i>	MNCN	LCA-81 270	I	17,33	17,93	12,5	12,62	10,3	
	MNCN	LCA-81 271						9,92	
	MNCN	LCA-81 572	D	16,99	17,96	12,14	11,71	9,5	
	MNCN	LCA-81 573		17,02	16,98	11,58	12,79	9,65	

Tabla 4.14: Dimensiones (en mm) de los cubonaviculares.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	LADO	L total	L min	DT min día	DAP min día	DT prox	DAP prox	DT dis sup	DT dis	DAP dis	
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-68-17C	D	165	162	11,28	14,91	18,79	20,28	18,87	20,24	15,03	
	MPZ	LPV98'-94-17DII	D			11,43	14,51	18,42	19,2				
	MPZ	LPV98'-200-18D	D	170	167	*10,99	14,83	17,84					
	MPZ	LPV98'-269-19CS	I			10,04	14,8	17,6	19,73				
	MPZ	LPV98'-336-15	D	176	173	10,3	14,93	17,43	20,5	18,35	19,74	15,01	
	MNCN	MNCN24024				11,51	14,43			18,21	19,95	15,13	
	MNCN	MNCN24026				12,17	12,28						
	ICP	IPS28325		164,88	160,41	10,03	14,71	17,75	19,13	18,62	19,01	13,46	
	ICP	IPS28325		164,91	160,58	10,6	15,3	18,18	19,31	19,12	19,79	14,24	
	ICP	IPS28333				10,84	14,15			18,6	19	14,79	
	MNHN	Pue739		160,9	*159,48	9,5	14,69	17,45	19,44				
	MNHN	Pue740	I	160,21	159,05	11,34	14,02	17,44	19,64	18,97	19,74	14,88	
	MNHN	Pue741	I	172,36	*171,44	11,17	15,61	18,77	21,03			15,91	
	MNHN	Pue742	I	171,62	*170,03	11,39	15	18,5	22,39				
	MNHN	Pue743	D	160,37	158,15	10,53	14,06	17,79	19,36	18,64	19,59	15,02	
	MNHN	Pue744	D	160,12	*158,11	10,23	14,43	18,09	20,26	19,14	20,26	14,86	
	MNHN	Pue745	D	166,65	164,47	11,15	15,42	20,15	21,94			15,97	
	MNHN	Pue746	D	*159,68	**157,91			18	20,58			14,49	
	MNHN	Pue747	I	161,57	*160,02	9,7	14,04	17,3	20,33	19,24	19,68	14,41	
	MNHN	Pue748	D	161,96	160,13	10,44	15,08	18,85	20,63	19,69	20,15	14,67	
	MNHN	Pue749	I	161,32	159,46	11,09	14,76					14,95	
	MNHN	Pue750	D	165,45	164,63	10,55	14,54	18,83	20,86	18,27	20,37	15,16	
	MNHN	Pue751	I	*168,88	**166,86								
	MNHN	Pue910				11,6	14,91				19,58	20,12	14,67
	MNHN	Pue918									18,58	20,2	13,96
	MNHN	Pue920									18,69	20,47	15,04
	MNHN	Pue932	I					16,8	19,88				
	MNHN	Pue937	I					18,96	21,35				
	MNHN	Pue938	D					18,17	20,37				
	MNHN	Pue939	I					17,27	19,21				
	MNHN	Pue940	D			10,82	13,19	18,1	20,39				
	MNHN	Pue941	I			10,61	12,98	17,68	21				
	MNHN	Pue942	I			11,65	15,15	18,71	21,12				
MNHN	Pue943	D					19,21	21,53					
MNHN	Pue944	I					17,87	20,34					
MNHN	Pue947	I					19,75	22,44					
MNHN	Pue949	I					19,19	21,2					
MNHN	Pue950	D			11,16	14,59	18,89	21,89					
MNHN	Pue951	I					18,5	21,55					
MNHN	Pue952	I					18,8	20,6					
MNHN	Pue955	I				11,56	14,96	18,38	21,65				
Villarroya <i>G. borbonica</i>	MNHN	Vi 671	I					18,98	22,15				
Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	*LAYF4/ N° 5736				12,35	17,27	19,09	19,25				
	MNCN	*LAYG4-33/ N°5706				11,1	14,14	19,14	19,15				
	MNCN	LAYA-3/ N°5705	D	159	156	10,93	14,82	18,06	20,63		19,92	14,94	
	MNCN	LAYG4/ N°5686								19,45	20,52	15,66	
	ICP	IPS26633				10,92	15,02	17,47	19,35				
	MNHN	LAI257								19,88	20,96	15,49	
	MNHN	LAI259								19,66	19,69	15,22	
	MNHN	LAI263	I					18,85	21,17				
	MNHN	LAI265	D					18,5	21,41				
	MNHN	LAI266	D					18,66	21,32				
MNHN	LAI277	I					17,88	20,36					
MNHN	LAI279	D					17,06	19,66					
MNHN	LAI281	I		*167,9	11,57	15,68	19,69	21,85	20,28	21,24	15,29		
MNHN	LAI282	I											
Perpignan <i>G. sp</i>	FSL	FSL41283	D		134,85	10,02	12,43	16,13	16,58	17,72	18,29	13,73	
Saint-Vallier <i>G. borbonica</i>	MNCNL	20162154				10,62	12,59			19,05	19,57	13,98	
	MNCNL	20162154				11,82	12,93			20,56	20,35	14,63	
	MNCNL	20162154								20,6	20,64	15,33	
Cornillet 4 <i>G. borbonica</i>	MNHN	SIN SIGLA	I	165,45	161	12,14	13,77	19,03	20,76				
La Calera <i>G. soriae</i>	MNCN	LCA-81 342								16,02	17,92	12,66	
	MNCN	LCA-81 244									18,62	12,69	
	MNCN	LCA-81 553	D	147		10,1	13,94			16,32	18,68	13,32	
	MNCN	LCA-81 554				9,74	14,39	16,13	19,65				
	MNCN	LCA-81 563								16,53	18,23	12,94	
	MNCN	LCA-81 564				12,88	11,23						
MNCN	LCA-81 568						16,67	19,32					
La Gloria <i>G. batura</i>	MNCN	GL-16	I	135	134	10,56	12,12	16,85	17,56	16,78	17,73	13,01	
	MNCN	GL-30				9,83	13,78			15,79	18,61	13,39	
	MNCN	GL-252											
	MNCN	GL-285				9,34	12,87						

Tabla 4.15: Dimensiones (en mm) de los metatarsianos III-IV. Las siglas señaladas con * corresponden a individuos juveniles.

YACIMIENTO	SIGLA	L max	DT prox	DAP prox	DT dia	DAP dia	DT dis	DAP dis	SIGLA	L max	DT prox	DAP prox	DT dia	DAP dia	DT dis	DAP dis	
La Puebla de Valverde G. borbonica	LPV98'-5a-3CSS				7,03	8,89	8,04	8,05	Pue1047	37,48	9,05	13,21	7,18	9,29	7,9	8,98	
	LPV98'-65-17C		9,32	13,34	7,47	10,4			Pue1048						7,89	9,19	
	LPV98'-6a-17C						8,23	7,89	Pue1049	36,84	9,24	13,19	7,49	8,82	7,88	8,63	
	LPV98'-66b-17C				7,35	9,97	8,18	7,47	Pue1050	37,79	9,05	13,66	7,56	9,61	8,35	9,7	
	LPV98'-69-17C	33,42	10,05	13,17	7,5	9,35	8,92	8,31	Pue1051	33,93	9,56	13,19	7,64	9,64			
	LPV98'-70b-17C	33,44	10,09	13,49	7,49	10,01	8,87	8,61	Pue1052	39,13	9,23	13,68	7,62	9,46	8,33	8,91	
	LPV98'-117-17DII	31,8	8,1	11,1	6,43	8,43	6,73	7,29	Pue1054	38,25					8,3	9,16	
	LPV98'-168-18C	36,23	*7,55		6,08	7,98	7,4	7,8	Pue1055	35,53	10,33	13,44	7,88	9,37	8,91	8,55	
	LPV98'-212e-18D	>31,25	8,46	13,63	7,19	9,18			Pue1056	38,08	9,25	13,6	7,53	9,4	8,41	8,92	
	LPV98'-224-19C	33,97	10,59	13,75	7,5	9,18	8,7	8,82	Pue1057	33,93	9,67	13,23	7,23	9,33	8,29	7,88	
	LPV98'-332-11	37,79	*8,45	*13,23	7,06	9,48	8,03	8,89	Pue1058	38,47	9,19	13,04	7,16	8,74			
	LPV98'-361-40	34,82	9,9	13,53	7,46	9,88	8,11	8,18	Pue1059	36,93	10,22	13,67	7,83	9,41	8,89	8,59	
	MNCN24031	35,27	9,79	13,74	8,01	9,85	8,48	8,72	Pue1060	40,32	8,97	13,06	6,83	8,45	7,93	8,85	
	MNCN24032	35,55	11,28	13,43	8,08	10,31	8,79	8,74	Pue1061	37,28	8,57	12,81	6,97	8,66	8,17	9,17	
	MNCN24033		9,65	13,66					Pue1062		9,26	13,69					
	Pue1031	35,1	10,16	12,73	7,23	9,18	8,38	8,02	Pue1063	37,88	8,67	12,99	6,86	8,73	7,99	8,92	
	Pue1032	34,48	9,66	13,08	7,24	9,36	7,48	8,07	Pue1064	37,44	8,85	12,93			7,97	9,06	
	Pue1033	36,6	10,63	13,47	7,82	9,84	8,85	8,92	Pue1065	34,92	9,95	12,93	7,69	9,58	8,5	8,15	
	Pue1034	36,06	9,99	13,45	7,52	9,46	8,57	8,48	Pue1066				8,08	9,13	8,24	10,48	
	Pue1035	36	10,44	13,85	7,9	9,84		9,49	Pue1069				7,48	9,83	8,65	8,86	
	Pue1036	36,16	10,49	13,44	7,51	9,62	8,82	8,56	Pue1070						7,9	9,41	
	Pue1037		9,13	12,78					Pue1072		9,42	13,54					
	Pue1038	35,22	10,44	13,48	7,6	9,51	8,66	9,1	Pue1073						8,07	8,09	
	Pue1039	41,3	9,4	14,3	7,74	9,65	8,34	10,07	Pue1075						8,21	9,67	
	Pue1039	33,03	9,79	13,11	7,28	9,07	9,43	8	Pue1079						8,09	8,71	
	Pue1040	40,45	8,93	14,02	6,64	8,86	7,89	8,95	Pue1082						8,53	8,39	
	Pue1041	35,8	10,82	13,53	7,99	9,85	8,77	8,76	Pue1084		9,65	13,44					
	Pue1042	38,35	8,63	12,54	7,2	8,62	7,92	8,54	Pue1085						8,04	8,7	
	Pue1043	37,89	8,74	13,18	7,27	8,91	7,7	8,86	Pue1086						7,67	7,86	
	Pue1044		8,84	13,42			7,65	8,74	Pue1087		8,88	13,11					
	Pue1045	37,9	8,72	13,16	7,07	9,17	7,89	8,99	Pue1089								
	Pue1046	33,27	9,7	13,14	7,29	9,32	8,35	8,11	Pue1148	33,27			7,44	9,39	8,57	8,03	
	Layna G. aff borbonica	LAYB2-92/ N° 5723	40,22	8,89	13,25			7,79	8,76	LAY804/ N° 5723	37,05	8,88	13,18	6,11	8,2	7,41	7,94
		LAYB2/ N° 5723				7,18	9,59			*LAY805/ N° 5726		*7,69	*11,01	5,94	7,81	7,53	8,34
		LAYLIMPIEZA D/ N° 5723	37,02	8,93	12,15	6,88	8,84	7,75	8,33	LAY624/ N° 5726	33,57	8,98	11,21	6,71	8,04	8,75	8,25
		*LAYG2 27/ N° 5723	41,8	9,21	14	7,2	8,93	7,71	8,37	LAY82 C-11/ N° 5726	34,43	9,89	13,17	6,99	8,85	8,23	8,07
		LAYG4 6/ N° 5723	41,4	9,44	13,5	7,99	9,68		8,84	*LAY804/ N° 5723		*8,56	*12,78	6,87	8,55	7,68	8,03
		LAYG4 37/ N° 5723	41,05	9,47	13,18	7,65	9,32	8,22	7,93	LAY804/ N° 5723	35,19	9,87	13,65	7,44	9,12	8,18	8,01
		LAY82 C-9/ N° 5723	39,06	8,68	13,84	6,85	9,23	7,56	8,64	LAY804/ N° 5723	36,24	10,58	14,38	7,63	9,71	8,01	8,55
		LAYE/ N° 5723	35,88	9,82	13,09	7,4	9,44	8,17	8,49	*LAY804/ N° 5723		*8,13	*12,34	6,4	7,74	7,29	7,61
LAYC26/ N° 5723		39,31	9,37	13,81	6,82	8,77	7,94	8,18	LAY804/ N° 5723						8,29	7,99	
LAYE2/ N° 5723			8,87	12,47	6,82	8,73			LAY804/ N° 5723		8,89	12,67					
LAYD1/ N° 5723		34,17	9,62	12,61	7,04	9,35	8,11	7,92	sin sigla		10,13	14					
LAYG4 51/ N° 5723		33,62	9,9	13,51	7,59	9,19	8,76	7,43	LAYG4 3/ N° 5723		9,36	12,8					
LAYG 27/ N° 5723		37,67	9,36	13,81	7,28	9,13	8,07	8,42	LAYc-sn 3/ N° 5723		9,4	12,09					
LAYG4 62/ N° 5723		37,14	10,55	14,16	7,98	10,17	8,33	7,86	*LAYA/ N° 5723		9,27	12,72					
LAYC27/ N° 5723		35,5	10,2	14,16	7,81	9,89	8,44	8,15	LAYF2/ N° 5723		8,14	13					
LAYG4 20/ N° 5723		38,73	9,29	13,47	6,75	8,69	7,82	7,42	LAYB2/ N° 5723						8,18	8,48	
LAY82 1/ N° 5723		33,18	9,51	13,44	7,45	9,66	8,08	7,56	LAYG2 40/ N° 5723						8,02	8,9	
LAYG 26/ N° 5723		34,62	9,83	13,05	7,39	9,55	8,21	8,3	IPS28780	33,68	9,77	13,16	7,73	9,56	8,42	8,25	
LAYG2 13/ N° 5723		38,3	10,94	13,84	7,8	9,51	8,59	9,28	IPS28781				7,58	9,67	8,89	8,79	
Perpignan G. sp		FSL41283	30,14	8,79	12,42	6,73	8,34	7,51	7,57	FSL41283	29,57	9,17	11,87	6,99	8,96	7,63	7,65
Saint-Vallier G. borbonica	20162161	31,62	9,81	13,28	7,42	9,47	8,4	8,23	20162976	36,07	10,28	14,05	7,87	10,44	8,7	8,92	
	20162158	32,13	9,75	12,57	7,54	8,83	8,22	8,05	20162168	35,27	10,32	13,34	7,64	9,18	8,37	8,33	
	20162961	34,09	10,48	13,07	7,36	9,62	8,51	8,43									
Cornillet 4 G. borbonica	sin sigla	40,35	9,32	13,8	7,71	10,12	8,43	9,68	sin sigla	35,2	10,48	14,15	8,08	10,91	9,03	9,32	
	sin sigla	39,99	9,71	13,94	7,55	9,83	8,8	9,6	sin sigla	36,73	10,24	13,72	8,44	10,14	8,81	8,75	
	sin sigla	41,29	9,76				8,43	10,04	sin sigla	37,54			8,44	10,17	8,45	8,9	
	sin sigla	35,13					8,93	8,89									
La Calera G. soriae	LCA-81 261						7,8	8,66	LCA-81 585	30,02	8,91	11,37	6,71	7,62	7,67	7,31	
	LCA-81 263	31,16	9,61	11,75	6,7	7,63	7,23	6,98	LCA-81 586						6,94	7,48	
	LCA-81 266				6,69	8,31	6,99	7,38	LCA-81 593						6,98	8	
	LCA-81 581		8,14	11,37					LCA-81 594						7,82	7,67	
	LCA-81 583				6,62	8,52	7,06	7,27	LCA-81 862	30,23	9,9	12,05	6,73	8,15	7,33	7,52	
LCA-81 584		8,66	12,02	6,68	8,16												

Tabla 4.16: Dimensiones (en mm) de las falanges 1ª.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	L max	DT prox	DAP prox	DT dia	DAP dia	DT dis	DAP dis
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-66c-17C	19,75	8,29	11,94	6,66	7,84	7,4	9,53
	MPZ	LPV98'-66f-17C				6,8	7,96	7,49	9,96
	MPZ	LPV98'-70a-17C	20,74	8,49	11,1	6,27	7	7,14	9,15
	MPZ	LPV98'-70b-17C	20,16	8,61	11,45	6,81	6,42	7,44	9,09
	MPZ	LPV98'-130c-17DII		8	12,39				
	MPZ	LPV98'-131a-17DII						7,25	9,68
	MPZ	LPV98'-327-6	19,84	8,15	12,2	6,07	7,83	7,2	9,75
	MPZ	LPV98'-328-7	19,38	8,35	11,56	6,21	8	7,23	9,63
	MNHN	Pue998	19,62	8,02	11,56	6,03	7,7	6,64	9,73
	MNHN	Pue999	19,39	8,22	12,37	6,42	7,92	7,45	9,77
	MNHN	Pue1000	20,45	8,83	12,92	6,98	9,03	7,55	10,02
	MNHN	Pue1001	19,56	8,97	12,75	6,82	7,13		9,1
	MNHN	Pue1002	19,24	9,05	11,57	6,64	7,56	7,13	
	MNHN	Pue1003	19,1	9,15	12,27	6,82	7,13	7,46	9,68
	MNHN	Pue1004	19,56	8,58	12,17	6,38	7,11	6,85	8,54
	MNHN	Pue1005	19,57	8,26	11,36	6,1	7,82	6,81	9,68
	MNHN	Pue1006	19,38	8,14	11,23	5,99	7,43	6,68	9,58
	MNHN	Pue1007		8,02		5,91	7,61	7,29	9,58
	MNHN	Pue1008	18,97	8,45	11,98	6,31	7,77	7,05	9,1
	MNHN	Pue1009	18,04	8,27	10,93	6,18	7,34		
	MNHN	Pue1010	20,18	8,61	12,95	6,99	8,58	7,49	9,99
	MNHN	Pue1011	19,56	7,85	11,93	6	7,85		
	MNHN	Pue1013	18,85	8,2	11,92	6,83	7,53	7,09	9,27
	MNHN	Pue1014						7,2	8,82
	MNHN	Pue1016	19,25	8,92	11,91	6,39	7,5	7,36	9,6
	MNHN	Pue1017		8,05	11,21	5,72	7,82	7,22	9,53
	MNHN	Pue1018	19,35	8,29	11,81	6,18	7,78		
	MNHN	Pue1019	19,53	8,34	11,99	6,52	8,49	7,18	9,56
	MNHN	Pue1020	19,45	8,7	12,13	6,89	7,82	7,33	8,83
	MNHN	Pue1022	20,78	8,3	11,88	6,87	8,36	7,72	9,72
	MNHN	Pue1023	19,22	8,05	11,55	6,41	7,53	7,28	9,86
	MNHN	Pue1024	19,58	8,59	11,69	6,72	7,83	7,31	8,95
	MNHN	Pue1025	19,21	8,98	12,19	7,2	7,65	7,43	9,62
MNHN	Pue1026	19,65	7,95	11,44	5,83	7,55	6,96	9,75	
MNHN	Pue1027		8,46	11,46	6,08	7,7			
MNHN	Pue1028				5,68	7,49			
MNHN	Pue1030				6,63	8,5	7,23	10,13	
Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNCN	LAYG4-4/ N° 5726	21,2	8,81	12,42	6,52	7,83	7,54	10,05
	MNCN	LAY82 5/ N° 5726	20,11			5,82	6,97	6,91	9,44
	MNCN	LAYB2 5/ N° 5726	21,44	8,72	12,7	6,86	7,87	7,31	9,47
	MNCN	LAYB21C1?/ N° 5726	18,94	8,5	11,31	6,19	6,84	6,91	9
	MNCN	LAYE/ N° 5726				7,03	7,99		
	MNCN	LAYG4 13/ N° 5726	19,5	7,7	11,04	5,69	7,64	7,15	9,72
	MNCN	LAYG4 8/ N° 5726	21,11	8,87	12,73	6,79	8,26	8,02	10,03
	MNCN	LAYB2/C1/ N° 5726		8,67	12,21				
	MNCN	LAYG4 76/ N° 5726	19,24	8,18	12,34	6,21	7,27	6,72	9,55
	MNCN	LAY82 C-5/ N° 5726	20,51	8,16	12,57	6,09	7,85	7,12	10,13
	MNCN	LAY82 2/ N° 5726	20,82	8,31	12,52	6,16	7,75	7,01	9,74
	MNCN	LAYG2 38/ N° 5726	20,08	7,84	11,19	5,5	7,06	6,98	9,55
	MNCN	LAY82 C-3/ N° 5726	*17,52	7,39	10,47	5,29	6,97	7,04	8,96
	MNCN	LAY802/ N° 5726	19,49	8,09	12,19	6,14	7,6	7,28	8,57
	MNCN	LAY82 C10/ N° 5726				5,71	7,19	7,24	9,41
	MNCN	LAY801/ N° 5726	19,33	8,15	12,18	6,05	7,35	7,31	9,88
	MNCN	LAYC-27/ N° 5726	20,32	8,75	12,43	6,66	7,85	6,86	
	MNCN	*LAYG-2 34/ N° 5726		7,37	10,81	6,08	7,33	6,53	8,97
	MNCN	LAYG4 48/ N° 5726	21,49	9,7	12,85	7,45	8,44	7,77	10,05
	MNCN	LAYG4 75/ N° 5726	22,21	9,08	13,65				
	MNCN	LAY800/ N° 5726	18,78	7,9	11,49	6,22	7,81	6,65	9,6
	MNCN	LAYD/ N° 5726	18,44	8,41	11,76	6,55	7,91		8,71
	MNCN	LAYF2/ N° 5726		8,87	10,9	6,89	7,81		
	MNCN	LAY805/ N° 5726		7,69	11,01	5,94	7,81		
	MNCN	LAY624/ N° 5726		8,98	11,21	6,71	8,04		
	MNCN	*LAY82 C-11/ N° 5726				4,26	6,02	5,26	7,7
MNCN	LAYF2/ N° 5726				6,75	7,56	7,82	8,65	
ICP	IPS26622	20,82	8,98	12,23	6,83	7,99	7,53	8,92	
ICP	IPS28781	20,56	8,71	11,31	6,14	7,51	7,02	8,84	
ICP	IPS4449	19,02	8,05		5,61	7,36	6,93	8,92	
Perpignan <i>G. sp</i>	FSL	FSL41283	18,21	7,81	10,48	5,97	7,01	6,72	8,19
Saint-Vallier <i>G. borbonica</i>	MNHN	20162159	17,62	7,96	10,84	5,85	7,41	6,63	8,67
	MNHN	20162162	18,95	7,94	11,3	5,96	6,76	7,29	8,58
	MNHN	20162169	20,04	7,95	11,45	6,01	8,15	6,82	9,43
La Calera <i>G. soriae</i>	MNCN	LCA-81 257	18,61	7,93	11,09	5,98	6,34	6,55	8,6
	MNCN	LCA-81 265	18,32	7,05	11,2	5,35	6,53	5,6	7,32
	MNCN	LCA-81 268	17,18	7,48	10,3	5,6	6	5,71	7,83
	MNCN	*LCA-81 269						7,25	9,67
	MNCN	LCA-81 582	16,43	7,89	9,66	5,97	5,82	6,28	8,18
	MNCN	LCA-81 587	17,14	7,89	10,41	5,77	5,99	6,72	8,15
	MNCN	LCA-81 591	16,58	7,74	8,73	6,02	5,76	6,54	7,78
MNCN	LCA-81 592		7,78	9,78					

Tabla 4.17: Dimensiones (en mm) de las falanges 2ª.

YACIMIENTO	COLECCIÓN	SIGLA	L total	L ant	DAP prox total	DT prox funcional	DAP prox funcional
La Puebla de Valverde <i>G. borbonica</i>	MPZ	LPV98'-66e-17C		18,8			
	MPZ	LPV98'-66d-17C	23,87	18,55	16,2	7,1	10,05
	MPZ	LPV98'-70a-17C	23,85			6,88	10,69
	MPZ	LPV98'-70b-17C			15,33	6,86	9,93
	MPZ	LPV98'-98f-17DII			15,53	6,37	8,81
	MPZ	LPV98'-131a-17DII	22,23	18,78	15,34	6,91	9,93
	MPZ	LPV98'-131a-17DII	22,91	23,09	15,43	7,14	15,59
	MPZ	LPV98'-131c-17DII	24,56	21,61	15,79	6,73	10,48
	MPZ	LPV98'-136-17DII	23,56	19,33	14,85	6,64	11,86
	MPZ	LPV98'-188-18D	23,49	19,89	15,98	6,88	9,49
	MNHN	Pue1092	21,86	18,08	15,34	6,67	10,13
	MNHN	Pue1093	24,61	19,97	16,85	6,88	10,22
	MNHN	Pue1094	24,82	19,74	15,8	7,32	9,97
	MNHN	Pue1095	22,78	18,51	16,17	7,06	9,63
	MNHN	Pue1096			15,59	6,77	10,34
	MNHN	Pue1097	21,53	17,64	14,91	6,24	9,71
	MNHN	Pue1098			15,6	6,71	9,26
	MNHN	Pue1099	23,77	19,58	15,88		
	MNHN	Pue1100			15,38	7,14	9,96
	MNHN	Pue1101	22,37	18,42	15,26		
	MNHN	Pue1102			15,13	6,87	9,98
	MNHN	Pue1103	21,63	18,38	15,61	6,92	10,03
	MNHN	Pue1104	23,26	19,96	15,72	6,88	9,97
	MNHN	Pue1105			16,05	6,96	9,99
	MNHN	Pue1106	23,69				
	MNHN	Pue1108			15,44	6,72	9,47
	MNHN	Pue1109		19,74			
	MNHN	Pue1110	23,6				
	MNHN	Pue1149	21,46	17,88	15,32	6,48	9,39
	Layna <i>G. aff borbonica</i>	MNHN	LAY788/ N° 5704	20,44		14,8	
MNHN		LAY82 C-4/ N° 5729	22,77	19,05	16,04	7,17	9,73
MNHN		LAY6 B-4/ N° 5729	23,66			7,69	9,47
MNHN		LAY799/ N° 5729	22,64	16,27	18,35	7,27	9,91
MNHN		LAYG2 11/ N° 5729	22,04	8,91	6,66		
MNHN		LAYG4 50/ N° 5729	23,32	18,86	16,6	7,4	9,49
MNHN		LAYC-27/ N° 5729	23,03				
MNHN		LAYG4/ N° 5729	23,49			6,9	9,13
MNHN		LAYD11/ N° 5729	21,78	17,97	15,32	6,92	9,3
MNHN		LAYG4 77/ N° 5729	26,64	20,59	16,4	7,28	8,81
MNHN		LAY798/ N° 5729	20,79	16,15	14,42	6,5	9,27
MNHN		LAY803/ N° 5729	20,54	16,8	14,2		
MNHN		LAYG4 11/ N° 5729	18,25	14,13	13,56	6,68	8,95
MNHN		LAYG2 31/ N° 5729	20,34	16,57	14,4		
Perpignan <i>G. sp</i>	FSL	FSL41283	18,43	16,08	13,79	6,4	8,97
Saint-Vallier <i>G. borbonica</i>	MNHN	20162160	20,01	16,67	14,22	6,24	8,6
	MNHN	20162163	20,34	17,88	14,52	6,66	8,31
La Calera <i>G. soriae</i>	MNHN	LCA-81 264	20,31	17,18	14,35	6,17	8,2
	MNHN	LCA-81 588	19,44	16,15	13,98	6,25	9,59
	MNHN	LCA-81 589	19,09	15,29	13,29	5,87	8,25
	MNHN	LCA-81 590			12,97	6,32	8,26
	MNHN	LCA-81 595			12,78	6,19	8,72

Tabla 4.18: Dimensiones (en mm) de las falanges 3ª.

DESCRIPCIÓN

CRÁNEO Y APÉNDICES CRANEALES (lámina 1; fig. 1-3, lámina 2; tablas 4.19)

Cráneo:

El cráneo LPV98'-391-70 es una de las piezas estudiadas de mayor relevancia, no solo por su excelente estado de conservación, sino porque además es el cráneo más completo de *G. borbonica*. Se trata del cráneo de un individuo macho adulto y presenta la serie premolar-molar derecha completa y en la serie izquierda falta solo el P2. Solo se observa deformación en la parte facial derecha que está algo aplastada y la única parte mal preservada es la parte

anterior de la cara, estando ausente el premaxilar y la parte más anterior del nasal. El resto de las partes muestran un excepcional estado de conservación.

Región facial

Faltan los premaxilares y la parte superior del maxilar izquierdo. El lado derecho se encuentra un poco aplastado y faltan algunas partes del hueso maxilar. En ninguno de los dos lados se ha preservado el foramen infraorbitario, sin embargo en el maxilar LPV98'-132b-17DII los forámenes infraorbitarios están perfectamente preservados en ambos lados. Estos se sitúan por encima del P3, y el borde inferior se encuentra a 7,33 mm de este. Son grandes, simples y profundos. La sutura palatina transversa tiene forma de campana y entra en contacto con la sutura palatina media a nivel del segundo lóbulo del M2, aunque en el maxilar LPV98'-132b-17DII este contacto se produce más anteriormente llegando al contacto entre el M1 y el M2. La forma de la sutura palatina transversa es bastante diferente a la observada en las especies actuales, que suele ser triangular o aproximadamente más semicircular. La sutura palatina media está perfectamente preservada y no se identifican los forámenes palatinos. Estos si se observan en otros maxilares, estando ubicados en el hueso palatino a nivel del contacto M2/M3 o un poco posterior a este. La misma posición de los forámenes se observa en las gacelas actuales. También permanece preservada la parte anterior del vómer y la parte posterior de la cresta del borde interalveolar del maxilar. El límite anterior de las coanas se sitúa a nivel de la parte posterior del segundo lóbulo del M3, al igual que ocurre en las especies actuales de gacelas. Se preserva la parte posterior de los nasales y se observa una sutura naso-frontal con forma de trapecio.

Región orbital

A pesar de la fragilidad que suele presentar esta región, se encuentra perfectamente preservada en ambos lados, presentando las órbitas oculares por completo. Las orbitas son circulares y de gran tamaño, algo mayores que las de las especies actuales. El borde anterior de estas está a la altura del M3/ y el borde superior que esta constituido por el frontal, que es mucho más saliente que en las especies actuales. Los frontales están bien preservados y solamente se encuentran algo fracturados en su parte más anterior en el contacto con los nasales y lacrimales. El frontal es más bajo en el contacto con el nasal que en el borde superior de las órbitas, siendo plano entre los forámenes supra-orbitarios. Estos forámenes son grandes, de morfología sub-triangular, están situados en el eje de los núcleos óseos y se encuentran relativamente próximos el uno del otro a unos 32,37 mm. La sutura frontal se caracteriza por desarrollar un importante espesamiento entre los núcleos óseos, los cuales se implantan oblicuamente sobre las órbitas.

Al igual que en las especies actuales, presenta una fosa lacrimal delimitada superiormente por una cresta facial muy suave y no conspicua. La ventana etmoidal es una fisura muy fina siendo

su tamaño mucho más reducido que el de las gacelas actuales. Esta no se proyecta por detrás de la sutura naso-frontal y su extensión afecta al lacrimal sin que haya contacto con los nasales.

Región dorsocraneal-temporal

Las líneas temporales están bien diferenciadas y en su región caudal, en el contacto parietal-occipital están muy separadas una de la otra. El proceso postglenoideo está presente en el lado posteromedial de la fosa glenoidea. En el lado derecho del cráneo se preservan los agujeros de entrada al canal temporal.

Región nugal

La protuberancia occipital externa es bien prominente y caudalmente sobresale un poco más de los cóndilos occipitales. De ella parten dos crestas occipitales bien prominentes. El occipital ocupa parte de la cara dorsal y de la nugal. Las apófisis yugales están rotas, con lo que no podemos saber si son largas o cortas. Al igual que en las gacelas actuales el mastoideo y el parietal nunca se encuentran en contacto y el foramen magnum es bastante circular como en estas.

Región basicraneal

Morfológicamente el basioccipital presenta gran semejanza a los de las gacelas actuales *G. spekei*, *E. thomsoni* (figura 4.2). Presenta una forma trapezoidal con una mayor anchura a nivel de los tubérculos musculares posteriores que a nivel de los tubérculos musculares anteriores. El borde externo que une los tubérculos musculares anteriores con los posteriores, presenta una curvatura suave como la que se observa en *G. spekei* y *E. thomsoni*. Tanto las tuberosidades musculares anteriores como las posteriores no son muy prominentes al igual que las crestas que las unen. El canal entre las tuberosidades anteriores es ancho y el foramen oval de morfología ovalada y relativamente grande como en las gacelas actuales.

Región del oído

Las dos bullas timpánicas se encuentran completas, así como muchas de las estructuras asociadas. Son de gran tamaño y están muy infladas, al igual que ocurre en las especies de gacelas actuales a excepción de *N. dama* que presenta unas bullas algo comprimidas llegando a desarrollar una cresta. La morfología de las bullas es ovoide, no esférica como en *G. subgutturosa*. La vagina timpanohial está separada del proceso mastoideo por el inflamamiento de la bulla timpánica. La vagina timpanohial se encuentra en una posición

posterior respecto a la bulla debido al engrosamiento de esta última. Además debido al inflamamiento de la bulla el proceso estiloideo y el proceso paraoccipital se encuentran separados. El meato acústico externo es similar al observado en las gacelas actuales, en tamaño relativo y orientación, es decir es ancho y circular.

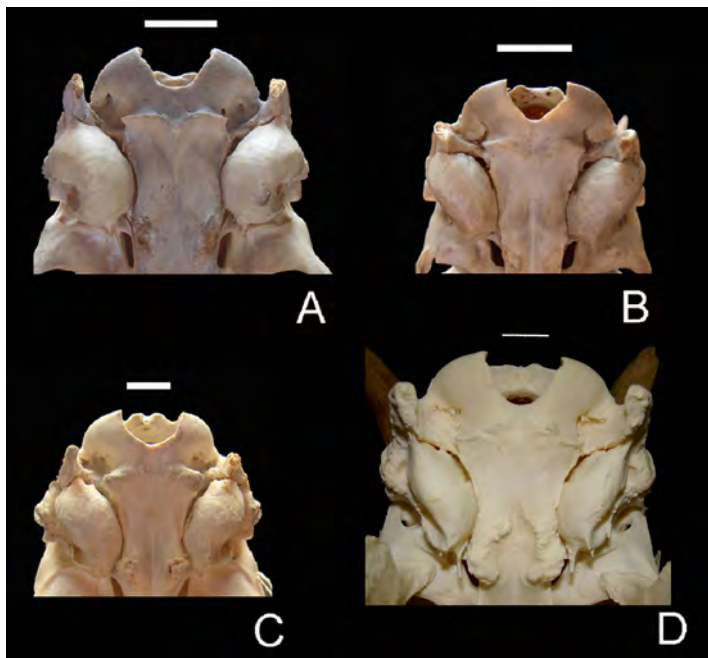


Figura 4.2: Basioccipital de A) *G. subgutturosa*, B) *G. spekei*, C) *E. thomsoni*, D) *N. dama*. Todos los individuos son machos adultos. Escala 1 cm.

Existen otros ejemplares machos que preservan algunas partes craneales, donde se observan los rasgos descritos. Respecto a las hembras solo tres ejemplares con cuernos preservan parte del cráneo. Pue18, con los dos núcleos óseos completos, el frontal hasta aproximadamente el contacto con el nasal y la parte más anterior del parietal. Pue19 con los dos núcleos óseos completos pero muy fracturados, en el que se preserva una parte del frontal. Pue20 que preserva la parte basal de los núcleos óseos, la parte posterior del frontal hasta la sutura fronto-parietal, parte de la región orbital y una pequeña escama del temporal. Comparando los cráneos de ambos sexos, se ha observado que los machos presentan una sutura fronto-parietal más fuerte y prominente que la de las hembras, con la existencia de dos fosas que en las hembras no existen. Además las fosas post-cornuales en los machos están más desarrolladas y son más profundas. Lo mismo ocurre con los agujeros supraorbitarios.

Apéndices craneales:

La morfología de los núcleos óseos estudiados corresponde perfectamente a la de *G. borbonica* descrita por Deperet, 1884, Viret, 1954, De Giuli y Heintz, 1974. Los machos presentan una sección ovalada, una ligera curvatura, caras planas y la superficie con estrías finas. Las hembras presentan una sección más redondeada, sin curvatura y un menor número de estrías.

Los núcleos óseos portan un corto pivote, comprimidos lateralmente, poco curvados hacia atrás, ligeramente divergentes hacia el ápice, con la superficie ligeramente acanalada, insertados sobre las órbitas y dirigidos hacia atrás. Son muy poderosos y proporcionalmente al tamaño del cráneo presentarían unas proporciones de tamaño y curvatura bastante similares a los de la especie actual *Nanger granti* (tabla 4.17).

ESPECIE	DAP	DT	L	Medida 4 cráneo
<i>N. granti</i>	48,54	35,93	313	157,44
	48,66	35,02	329,46	
<i>G. borbonica</i>	30,81	22,01		127,12
	31,65	21,81	176,86	

Tabla 4.17: Comparación de las medidas de los núcleos óseos de *G. borbonica* con la especie actual *G. granti*.

Entre los distintos individuos estudiados se han observado una serie de variaciones en la curvatura, en la forma de las secciones y en la ornamentación (ver figuras 4.3 y 4.4). En los machos, el ejemplar Pue10 está fuertemente curvado hacia la región posterior, mientras que los ejemplares Pue6 y Pue11 están algo menos curvados. Las hembras generalmente presentan núcleos óseos bastante verticales, pero el ejemplar Pue42 está bastante curvado hacia la región posterior.

Las secciones generalmente son ovaladas en los machos y más redondeadas en las hembras. Sin embargo, el ejemplar Pue22 desarrolla una cresta dorsal, dando lugar a una sección almendrada (figura 4.3 (5)).

La superficie de los núcleos óseos está ornamentada con suaves estrías pero algunos ejemplares desarrollan surcos profundos. Así, el ejemplar Pue7 presenta un surco en la mitad anterior del núcleo óseo; Pue11 desarrolla dos surcos discontinuos en la parte posterior, uno en la parte basal y otro en la apical; Pue625 presenta un surco anterior profundo y continuo junto con algunos surcos en la parte posterior distal; Pue4 presenta un surco distal en la parte postero-interna.



Figura 4.3: Variaciones morfológicas en los cuernos de los individuos machos de *G. borbonica* de La puebla de Valverde. 1-4 son individuos adultos y 5 y 6 posiblemente pertenezcan a individuos juveniles. 1a y 1b, Pue11. 2a y 2b, Pue6. 3a y 3b, Pue10. 4a y 4b, Pue664. 5, Pue15. 6, MNCN54975

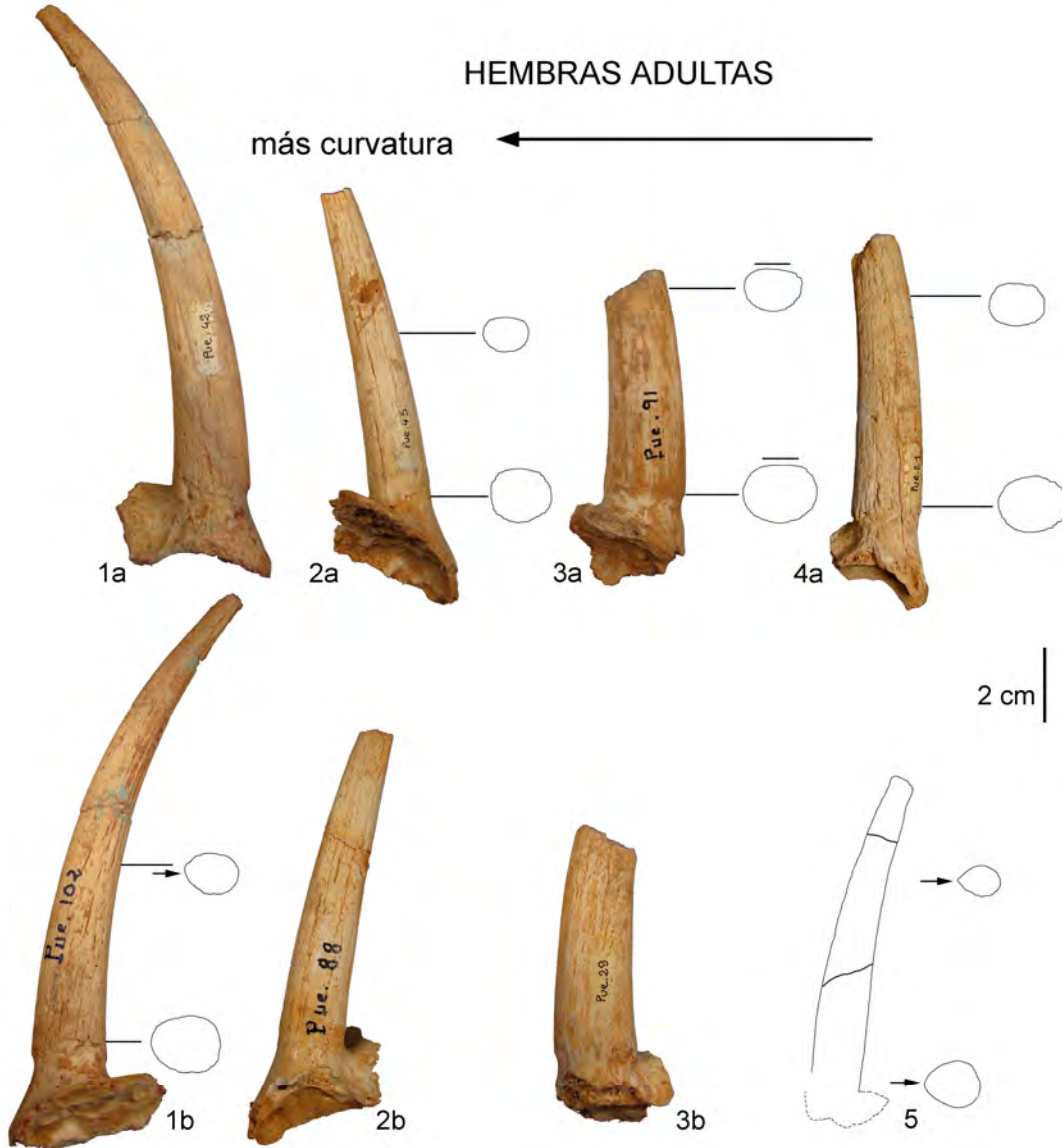


Figura 4.4: Variaciones morfológicas en los cuernos de las hembras de *G. borbonica* de La Puebla de Valverde. Generalmente las secciones son bastante circulares u ovaladas, pero algunos ejemplares muestran secciones más almendradas (ver 1b y 5) o en ocasiones con el borde interno plano (ver 3a). **1a** y **1b**, Pue42, ejemplar de mayor curvatura. **2a** y **2b**, Pue45. **3a** y **3b**, Pue29. **4a** y **4b**, Pue21. **5**, Pue22.

DENTICIÓN

DENTICIÓN SUPERIOR (figs. 4-6, lámina 2; tablas 4.1 y 4.3)

Segmento premolar moderadamente largo con un índice premolar-molar con valores máximos del 62,1% (Pue86) y 52,455% (LPV98'-52-3CSS). Se encuentra una mayor variación de la talla que la observada en los ejemplares de *G. borbonica* de Saint-Vallier, que comprenden valores del 61,6 % y 59,8 % (Bonnoure y Valli, 2004). En *G. deperdita* del Mioceno Superior, el índice es mucho más elevado alcanzándose valores del 70,5% y 73,2% (Heintz, 1971).

Los premolares son ligeramente bilobulados (P2 y P3), a diferencia de lo que ocurre en *G. deperdita*. El cono labial está siempre unido a la base del estilo anterior, pero la unión y el surco existente entre ambos es diferente en cada uno de los premolares.

El P2 presenta una morfología variable de sub-rectangular (con una longitud mayor que la anchura) a equidimensional (Morfotipos 1A y 1B respectivamente, figura 4.5). El relieve labial puede estar más o menos marcado, con un cono labial prominente y ancho y un estilo posterior bien prominente y algo más delgado. El estilo anterior es casi inexistente y cuando el desgaste no es muy acusado se aprecia en ocasiones una ligera incisión entre el cono labial y este, pero sin llegar a ser un verdadero surco (Morfotipos 2A, 2B y 2C, figura 4.5). La unión entre estos elementos anteriores se produce más próxima al ápice de la corona que en el P3. La posición del cono labial es muy anterior, configurándole así un aspecto disimétrico. El surco entre el cono labial y el estilo posterior es ancho, pudiendo ser casi plano o cóncavo (Morfotipos 3A y 3B, figura 4.5). El borde lingual es bilobulado formado por un cono anterolingual que está poco desarrollado antero-posteriormente y un cono posterolingual, que ocupa una mayor parte del diente. Este cono posterior puede desarrollarse lingualmente igual que el anterior o bien puede presentar un desarrollo mayor (Morfotipos 4A y 4B, figura 4.5). Además, en el ejemplar Pue184 se ha observado que este cono presenta una ligera incisión lingual. En vista oclusal se distingue una foseta anterior situada lingualmente y otra posterior alargada labio-lingualmente. No se observa la existencia de cíngulos.

El P3 presenta una morfología más cuadrangular que la del P2 con un aspecto menos bilobulado. El relieve labial también es marcado, pero el cono labial es más estrecho y prominente y el valle posterior es algo más cóncavo que el del P2. Hay ejemplares donde la concavidad es mayor que en otros. La unión entre el cono labial y estilo anterior se produce más cerca de la base de la corona que en el P2. El valle existente entre estos elementos es más profundo que el del P2 y su extensión puede variar llegando casi hasta la base de la corona o no (Morfotipos 1A y 1B, figura 4.5). El borde lingual generalmente es más continuo que en el P2 y sólo en algunos ejemplares el cono posterolingual se encuentra más extendido que el cono anterior hacia la región lingual (Morfotipos 2A y 2B, figura 4.5). En vista oclusal se distinguen al igual que en el P2 dos fosetas con similar disposición, siendo la anterior un poco más grande.

El P4 presenta una morfología triangular en el que los elementos más salientes son los estilos estando el cono labial menos prominente que en el P2 y P3. El estilo anterior es ancho y el posterior algo más estrecho. El valle anterior es algo más ancho que el de los premolares precedentes y la unión entre los elementos anteriores se produce más cerca de la base de la corona que en el P3. El valle posterior es más bien plano. La posición del cono labial es más posterior, configurándole un aspecto más simétrico que el del P2 y P3. El borde lingual puede

ser rectilíneo, redondeado u anguloso (Morfotipos 1A, 1B y 1C, figura 4.5) y nunca presenta división en lóbulos. El borde anterior puede ser plano y oblicuo labio-lingualmente, con una concavidad lingual o bien con una convexidad anterior (Morfotipos 2A, 2B y 2C, figura 4.5). En vista oclusal se diferencia una foseta anterior de morfología más semilunar y dos pequeñas fosetas posteriores; una anterolingual de morfología circular y otra posterolabial de morfología alargada. Estas últimas desaparecen tempranamente con el desgaste.

Sobre los molares superiores los estilos son los elementos más salientes de la muralla externa y los pilares son muy suaves siendo el más marcado el del paracono que se borra hacia la base de la corona. No existen columnas interlobulares y todos presentan fosetas de morfología semilunar.

El M1 presenta un relieve labial muy poco acentuado, donde los únicos elementos diferenciables son los estilos, siendo generalmente el más prominente el mesostilo. Estos estilos son estrechos y convergentes hacia la base de la corona. En algunos ejemplares se puede diferenciar un paracono muy tenue (Pue85, Pue178d), pero por lo general este elemento no suele estar muy diferenciado. El lóbulo anterior tiene una menor longitud antero posterior y el protocono suele presentar un contorno lingual más anguloso que el del metacónulo. Existen ejemplares donde el protocono está poco proyectado hacia la región lingual y otros donde el desarrollo es muy marcado (Morfotipos 1A y 1B, figura 4.5).

El M2 presenta un relieve labial más marcado que el M1, con un paracono muy suave y unos estilos salientes y algo menos convergentes hacia la base que los del M1. Los lóbulos presentan una longitud similar, pero el contorno lingual del protocono es más anguloso que el del metacónulo, al igual que ocurre en el M1. No existe islote central

El M3 presenta un relieve labial marcado donde el paracono es algo más fuerte que el del M2 y además se diferencia un suave metacono. Sobre la pared labial del segundo lóbulo, las cristas están alineadas y el cono no se diferencia. Los estilos son rectilíneos y no convergen hacia la base, siendo el metastilo un poco menos saliente que el del M2, pero hay ejemplares donde es más prominente (Pue177b). Los lóbulos tienen una longitud similar, pero el lóbulo posterior es más estrecho que el anterior. En el segundo lóbulo puede existir o no (Pue82), un entrante de esmalte en la foseta que varía de morfología (Pue89, 144). La pared distal del M3 puede ser prácticamente plana, o presentar un amplio surco vertical que le da un contorno cóncavo (Morfotipo 1A y 1B respectivamente, figura 4.5). No existe islote central.

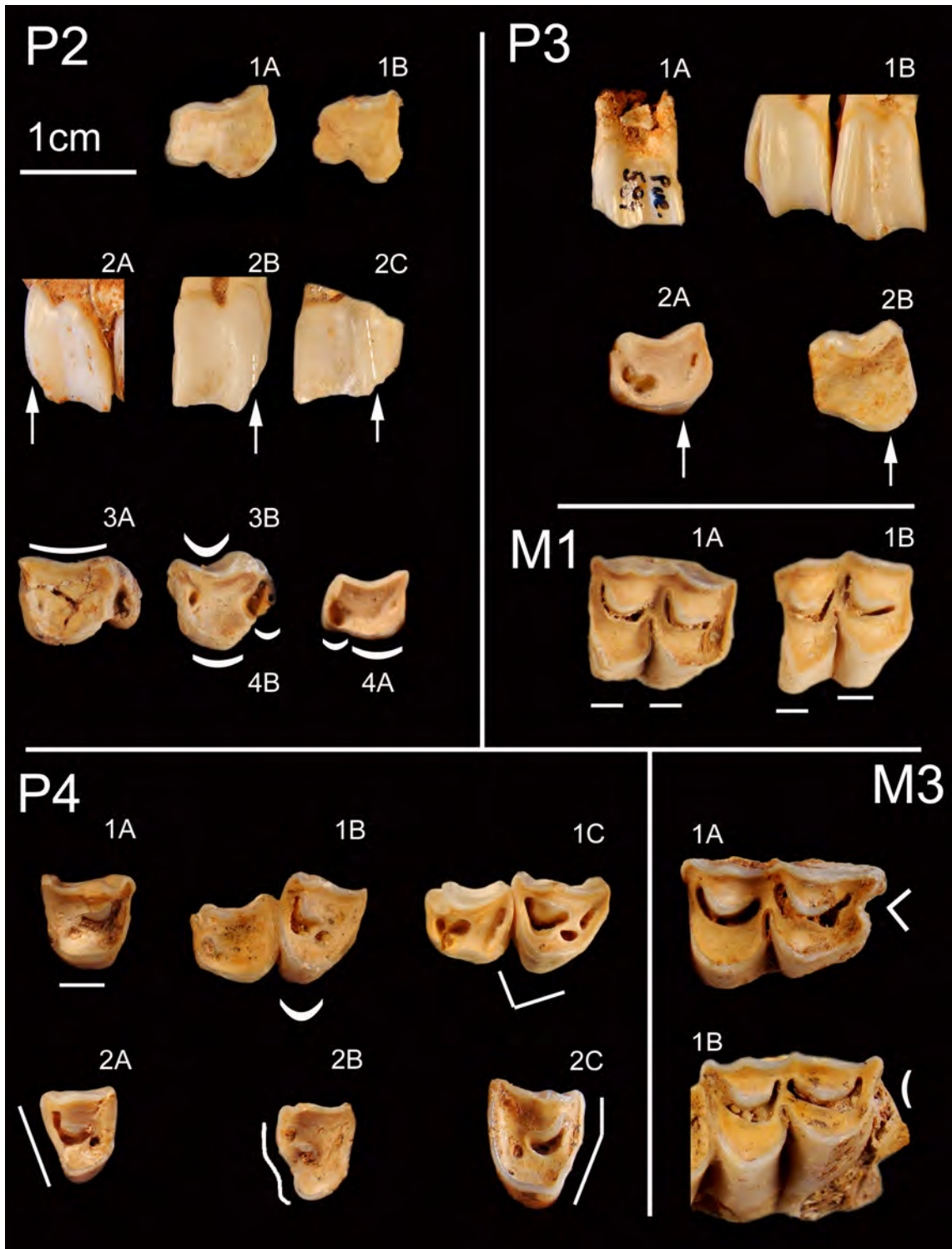


Figura 4.5: Variaciones morfológicas en los elementos de la dentición superior. **P2**, morfotipos 1A (Pue171e) y 1B (Pue171d), morfotipos 2A (Pue80), 2B (Pue173h) y 2C (Pue173e), morfotipos 3A (Pue173b) y 3B (Pue173e), morfotipos 4A (Pue165) y 4B (Pue173e). **P3** morfotipos 1A (Pue584) y 1B (Pue85), morfotipos 2A (Pue165) y 2B (Pue162). **P4** morfotipos 1A (Pue169), 1B (Pue88) y 1C (Pue85), morfotipos 2A (Pue593), 2B (Pue597) y 2C (Pue71). **M1**, morfotipos 1A (Pue178f) y 1B (Pue178e). **M3**, morfotipos 1A (Pue141) y 1B (Pue88).

DENTICIÓN INFERIOR (figs. 7-8 lámina 2; figs. 1-3, lámina 3, tablas 4.2 y 4.4)

El índice del segmento premolar es poco elevado, con un índice premolar-molar (índice = $100 \times Lp2-p4/Lm1-m3$) inferior al obtenido para arcada dentaria superior, con valores del 49,56% al 52,14 % para cuatro especímenes y de media del 50,51 %. Estos valores son algo menores que los que presenta la especie *G. baturra* del yacimiento de La Gloria con valores del 53,05% al 59,80% y de media del 55,4%. En *G. deperdita* se alcanzan los valores más elevados, 50%-62,7% (Heintz, 1971).

El p2 es una pieza de estructura oclusal sencilla. Es largo y estrecho con los elementos posteriores mejor desarrollados que los anteriores, que no se encuentran diferenciados. Existen ejemplares donde los elementos están más desarrollados lingualmente que en otros, como en Pue306. El cónido mejor desarrollado es el cónido mesolabial y se diferencian levemente el cónido posterolabial del posterolingual. Los valles linguales están mucho menos desarrollados que en otros premolares. La muralla externa es ligeramente convexa y en ella no se diferencia el surco externo. No hay cíngulos.

El p3 presenta una superficie oclusal más compleja que la del p2, así como una morfología lingual más desarrollada. El ala anterior se encuentra desdoblada y tanto el estíldo anterior como el cónido anterior están bien desarrollados. El desarrollo lingual de estos elementos es variable, pudiendo estar igual de desarrollados o más desarrollado un elemento que el otro. El cónido mesolabial sigue siendo la cúspide más alta. La crístida anterolingual es corta, pero menos que la del p2. El cónido mesolingual se encuentra dirigido hacia atrás, uniéndose con los elementos posteriores y cerrando así el valle medial. El valle anterior bien desarrollado, profundo y se encuentra abierto como en Pue278 y Pue237 o puede estar cerrado basalmente por el desarrollo de un cíngulo, mientras que el valle posterior no existe. El surco externo se intuye muy levemente y está situado muy posteriormente, de manera que la parte posterior es muy corta en relación con la anterior y en algunos ejemplares donde existe un surco muy superficial entre el cónido mesolabial y el ala anterior (Pue306, Pue263)

El p4 presenta una superficie oclusal y una morfología muy similar a la del p3 con algunos elementos más desarrollados. Cuando los dientes no están desgastados o en las primeras etapas de desgaste, se pueden diferenciar los elementos anteriores que pueden presentar distintas disposiciones. Morfotipo 5a, donde el estíldo y el cónido anterior se fusionan lingualmente, Morfotipo 5b donde el cónido y el estíldo anterior están sin fusionar y se encuentran igual de proyectados hacia la región lingual y el Morfotipo 5c donde el cónido presenta un menor desarrollo lingual que el estíldo (figura 4.6).

En vista lingual, el valle existente entre los elementos anteriores y el cónido mesolingual es algo más profundo que el del p3 y también está cerrado muy basalmente. Este valle puede

estar: muy abierto en todo su recorrido (Morfotipo 1a), más cerrado con una unión entre cónido mesolingual y el estíldo anterior pudiendo desarrollar un cingulo (Morfotipo 1b), o más cerrado todavía pero en este caso la unión se produce entre el cónido mesolingual (Morfotipo 1c). La crístida anterolingual es algo más corta que la del p3.

En vista oclusal, el cónido mesolingual puede estar orientado hacia la región anterior sin contactar con los elementos anteriores (Morfotipo 4a) o puede dirigirse hacia la región lingual (Morfotipo 4b). Ambas morfologías son observables en dientes poco desgastados. En vista lingual, este cónido puede ser: vertical y bien prominente a lo largo de toda su altura (Morfotipo 2a); puede disponerse ligeramente inclinado hacia la región posterior, siendo menos prominente hacia la base donde casi no se diferencia (Morfotipo 2b) o ligeramente inclinado poco prominente pero diferenciándose hasta la base (Morfotipo 2c). El surco externo está bien diferenciado y es mucho más profundo que en el p3 y al igual que en este, se encuentra situado muy posteriormente.

En vista labial podemos observar como varia el desarrollo de este elemento en los distintos ejemplares. Así, este puede ser: profundo, muy incidido y con el cónido posterolabial que se ensancha hacia la base (Morfotipo 3a); profundo, más ancho, situado más posteriormente y con un cónido que mantiene su anchura a lo largo de toda su altura (Morfotipo 3b) o poco profundo y con los elementos posteriores bien desarrollados (Morfotipo 3c).

El m1 presenta los lóbulos alineados, es decir los cónidos y crístidas se sitúan en una misma línea paralela al eje longitudinal, pero su eje transversal es oblicuo al eje longitudinal y está dirigido posteriormente. Los lóbulos presentan un contorno aproximadamente subtriangular y no son simétricos, de modo que el primero presenta una anchura menor. El relieve lingual, muy poco acentuado con los estíldos muy suaves convergentes hacia la base y con un parastíldo casi inexistente. El metacónido y el protocónido se encuentran unidos anterior y posteriormente, mediante la fusión de la preprotocrístida-premetacrístida y postprotocrístida-postmetacrístida. Existe un contacto distal entre la posthipocrístida y la postentocrístida. La presencia y desarrollo del ectostíldo es variable. Se diferencian ejemplares donde este está ausente (Morfotipo 1a), ejemplares donde es incipiente (Morfotipo 1b), ejemplares donde esta desarrollado o muy desarrollado (Morfotipo 1c) (figura 4.7). Cuando el ectostíldo está presente, este emerge a partir de la base del protocónido. No existe pliegue caprino ni cingulo anterior.

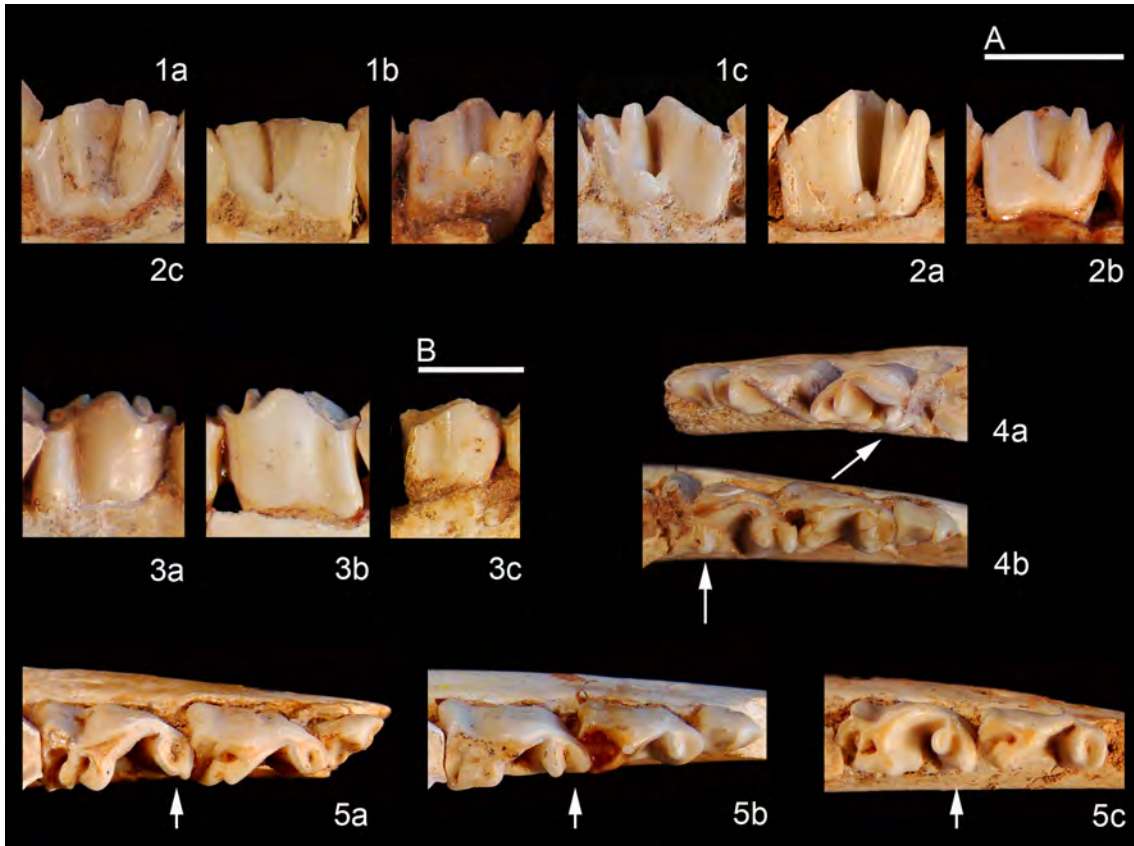


Figura 4.6: Variaciones morfológicas en los elementos de la dentición inferior. *Variaciones en el valle anterior*, morfotipo 1a (Pue213), morfotipo 1b (Pue220 y Pue 225) y morfotipo 1c (Pue215). *Posición del cónido mesolingual en vista lingual*, morfotipo 2a (Pue263), morfotipo 2b (Pue218) y morfotipo 2c (Pue213). *Desarrollo del surco externo en vista labial*, morfotipo 3a (Pue215), morfotipo 3b (Pue218) y morfotipo 3c (Pue245). *Dirección del cónido mesolingual en vista oclusal*, morfotipo 4a (Pue215) y morfotipo 4b (Pue219). *Disposición de los elementos anteriores en vista oclusal*, morfotipo 5a (Pue300), morfotipo 5b (Pue218) y morfotipo 5c (Pue263). Escalas 1cm, B para 3c y A para el resto de ejemplares.

El m2 es algo mayor que el m1 y presenta la misma disposición y contorno de los lóbulos que el m1. En algunos ejemplares (LPV98'-206-18D, LPV98'-109-17DII, LPV98'-131C-17DII, LPV98'-139-17DII y LPV98'-92-17DII) el contorno de los lóbulos es algo más redondeado estando más próximos entre si. Los lóbulos no son simétricos, al igual que ocurre en el m1, de manera que el primer lóbulo es también más estrecho pero presenta una mayor longitud que el segundo. El relieve lingual es algo más acentuado que el del m1 y los estílicos son paralelos. En algunos ejemplares los estílicos son convergentes (LPV98'-206-18D, LPV98'-109-17DII y LPV98'-92-17DII). Al igual que en el m1, el metacónido y el protocónido están unidos anterior y posteriormente por sus crístidas y también la posthipocrístida y la postentocrístida contactan distalmente. No existe ectostílido como ocurre en algunos ejemplares de m1. Presenta un pliegue caprino bien desarrollado, sin embargo en algunos ejemplares se encuentra muy poco desarrollado (Morfotipos 1b y 1a respectivamente, figura 4.7). No existe cingulo anterior.

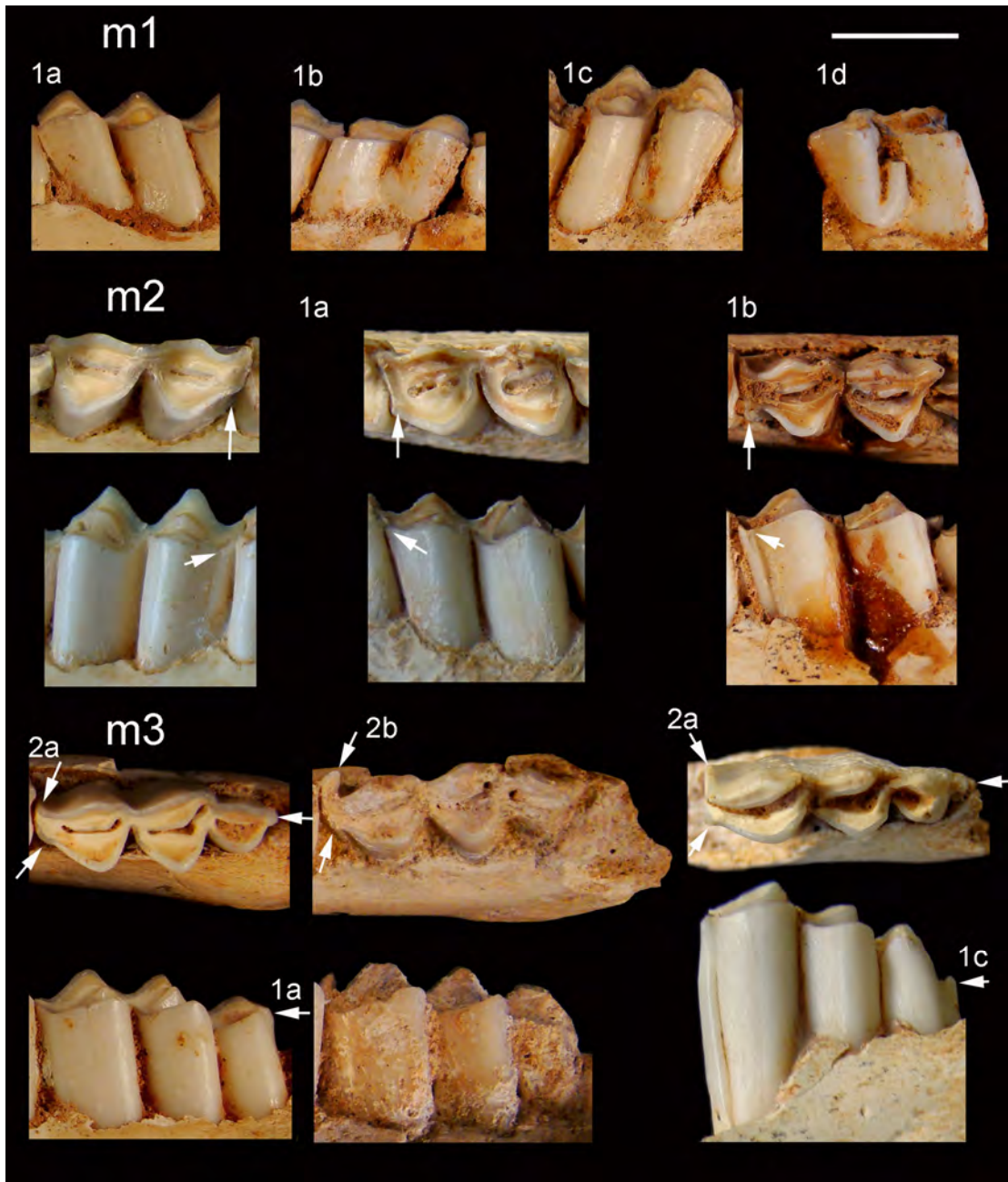


Figura 4.7: Variaciones morfológicas en los molares inferiores. Variaciones en el ectostílido del m1 (vista labial), morfotipo 1a (Pue213), morfotipo 1b (Pue231), morfotipo 1c (Pue242) y morfotipo 1d (Pue241). Variaciones en el desarrollo del pliegue caprino del m2 (vistas oclusal y labial), morfotipo 1b (Pue263). Variaciones en la prolongación de las crístidas del hipoconúlido del m3 hacia la región posterior (vista labial), morfotipo 1a (Pue213), morfotipo 1c (LPV98-225-19c). Variaciones en el desarrollo del pliegue caprino del m3 (vista oclusal), morfotipo 2a (Pue213), morfotipo 2b (Pue225). Escala 1 cm.

El m3 presenta los dos primeros lóbulos alineados con el eje longitudinal. El tercer lóbulo puede estar alineado o puede dirigirse hacia la región labial. El contorno de los dos primeros lóbulos es también subtriangular, si bien existen ejemplares con contornos más redondeados como ocurre en el m2. El tercer lóbulo es de gran tamaño y presenta un contorno aproximadamente semicircular. Se pueden diferenciar 4 morfotipos diferentes en relación a la prolongación de las crístidas del hipoconúlido hacia la región posterior. Morfotipo 1a, no existe prolongación de la pared; Morfotipo 1b, pared poco desarrollada, sólo en la base; Morfotipo 1c,

pared desarrollada en toda su altura y Morfotipo 1d, pared muy desarrollada en toda su altura (este último visible en el ejemplar LPV98'-92-17DII, ver fig 2 lámina 3).

Los lóbulos no son simétricos, siendo el primero el de mayor longitud y anchura. El relieve lingual muy poco acentuado, siendo el parastílido el elemento más sobresaliente. En algunos ejemplares se puede observar como el parastílido se curva hacia la base convergiendo hacia esta. Las conexiones entre los lóbulos se producen tempranamente. En el ejemplar LPV98'-225-19C se puede ver como se origina la conexión interlobular tanto entre los dos primeros lóbulos, así como entre el segundo y el tercero, contemplándose que estas uniones se producen en transversal (entre las postmeta- y postprotocrístida, de manera que el extremo distal de la postprotocrístida sobrepasa al de la preentocrístida que permanece adosada) y en diagonal (es decir entre los extremos de la posthipocrístida y la preentocrístida, quedando la posentoconidocrístida y la prehipoconulidocrístida más o menos adosadas a esta unión) respectivamente.

Al igual que en el m2, tampoco existe ectostílido. El desarrollo de pliegue caprino va aumentando conforme avanzamos en la serie molar, desde su ausencia en el m1 hasta su mayor grado de desarrollo en el m3. Si bien, en el m3 se observan ejemplares con este elemento poco desarrollado y otros donde está más desarrollado (respectivamente Morfotipos 2a y 2b, figura 4.7). No existe cíngulo anterior.

ESQUELETO POSTCRANEAL

ESCÁPULA (figs. 4-5, lámina 3; tabla 4.5)

Vista lateral — La parte que separa la parte de la porción escapular del deltoides de la inserción para el *tres minor* es visible en algunos ejemplares (Pue790, 792, 793, 794, 796, 798, 799, 803). El *tres minor* es estrecho y preserva la misma anchura a lo largo de su recorrido, siendo esta aproximadamente la mitad de la anchura de la inserción del deltoides. El contorno dorsal de la cavidad glenoidea es recto hasta la parte medial donde se inclina hacia la región craneal (esta morfología esta presente en las gacelas actuales). El tubérculo supraglenoideo apunta hacia la región ventral y puede estar separado, o no, de la cavidad glenoidea.

Vista ventral — El contorno de la cavidad glenoidea es redondeado u ovalado y presenta una indentación en forma de V desde el tubérculo supraglenoideo al centro la cavidad. Mismo contorno se observa en *G. dorcas*, *G. bennetti* o *G. cuvieri*, mientras que en *N. dama* es romboidal. El tubérculo supraglenoideo es prominente y ganchudo como se observa en *G. dorcas* y *G. bennetti*. Este tubérculo es más robusto en *N. dama* o en *G. cuvieri*.

Vista medial — El tubérculo infraglenoideo es una rugosidad estrecha, alargada y bien marcada como la de *G. dorcas* y *G. benneti*, mientras que en *G. cuvieri* es un verdadero tubérculo.

HÚMERO (fig. 6, lámina 3; fig. 1, lámina 4; tabla 4.6)

Presenta caracteres generales de la familia Bovidae, así la en la cara distal, el surco medio de la tróclea se encuentra al mismo nivel o incluso por debajo del nivel del borde anterior del cóndilo lateral y presenta un labio lateral redondeado, no cortante. El margen anterior del cóndilo medial sobrepasa solamente un poco o en absoluto el nivel del labio lateral. La fosa olecraneana (observada en los ejemplares IPS-28315 y LPV98'-137-17DII). Los húmeros de *G. borbonica* presentan una talla similar a los de la actual *G. dorcas*, pero sin embargo presentan una robustez mucho mayor.

Vista palmar — La cabeza del húmero es ligeramente asimétrica como en *G. dorcas* y *G. cuvieri* y no tan simétrica como en *N. dama*. Aunque en los ejemplares IPS-28315 y LPV98'-63-17C la cúspide del tubérculo mayor está algo rota, se puede estimar que el ángulo del surco intertubercular podría ser de 45°-60° como el de *G. dorcas*. Este ángulo es mayor que el de *N. dama* (30°-45°) y *G. cuvieri* (45°). En los ejemplares de Layna (LAI111, LAI108 y 104) el ángulo también es de unos 60°. La convexidad del tubérculo mayor esta muy poco desarrollada y separada de su cúspide por un surco muy suave como en las especies actuales. La cúspide del tubérculo menor no se preserva bien en ninguno de los ejemplares de La Puebla pero en Layna se observa que es una suave elevación. La tuberosidad deltoidea es alargada y pronunciada como la de las especies actuales *G. dorcas* y *N. dama*, y no está tan desarrollada como la de *G. cuvieri*. La fosa olecraneana presenta una morfología forma de U. El epicóndilo medial está más desarrollado que el lateral de modo que sobresale algo más de la tróclea.

Vista medial — El borde palmar del epicóndilo medial forma un ángulo recto y se encuentra separado de la tróclea por un surco. El borde de la tróclea está ligeramente por encima del borde distal del epicóndilo medial. La tuberosidad del redondo mayor está muy poco marcada y es grande en el ejemplar LPV98'-63-17C. En el ejemplar LAI105, de Layna, es ovalada y algo más prominente. El perfil de la cabeza del húmero, al igual que ocurre en las especies actuales, es muy ganchudo.

Vista dorsal — La tróclea, al igual que en las especies actuales, es ligeramente cónica con su parte medial más alta que la lateral. Se diferencian dos surcos, uno lateral en el *capitulum* y otro medial en la tróclea. Ambos surcos son muy pronunciados, siendo un poco más amplio el de la tróclea. El borde lateral del *capitulum* es muy prominente hacia la región distal.

Vista lateral — Inserción del músculo infraespinoso es pequeña como en las especies actuales *G. dorcas* y *G. cuvieri*. En *N. dama* es rectangular u ovalada y grande. La cresta epicondilar se encuentra muy poco marcada y el *capítulum* desarrolla un borde apuntado distalmente. La tuberosidad para la inserción del músculo redondo menor es alargada, está bien marcada y se continúa con la tuberosidad deltoidea.

RADIO (fig. 2, lámina 4; tabla 4.7)

Vista dorsal — La protuberancia lateral para la inserción del *capítulum* puede ser redondeada u apuntada. La cúspide central del borde dorsal de la epífisis proximal del radio, está bien desarrollada, puede ser redondeada o apuntada y se encuentra al mismo nivel o ligeramente por debajo de la cúspide lateral (donde articula el *capítulum* del húmero). El surco existente entre estas cúspides proximales es redondeado y está bien incidido. La protuberancia lateral para la inserción del músculo extensor lateral de las falanges, está situada casi al mismo nivel que la faceta para la articulación del *capítulum* del húmero y se dispone horizontal o ligeramente inclinada hacia la región palmar. El borde medial en su parte más proximal, no es prominente. Las crestas que limitan el surco medio generalmente están igual de desarrolladas como ocurre en *G. cuvieri* *G. dorcas*, mientras que en *N. dama* la cresta medial está más marcada que la lateral. Estas crestas son cortas y agudas.

Vista palmar — La incisión para la articulación con la ulna, presenta una morfología de V redondeada. La ulna recorre la diáfisis en una posición bastante lateralizada como en *G. cuvieri* y *G. dorcas*. En *N. dama* la posición es más centralizada, describiendo en su tercio distal una curva que la proyecta lateralmente.

Vista proximal — Presenta un contorno ovalado con el borde medial más ancho que el lateral y los bordes dorsal y palmar irregulares. La faceta para el capítulo es rectangular y cóncava. Su borde dorsal, como en las especies actuales *G. cuvieri* y *G. dorcas*, está poco proyectado. En *N. dama* este borde es más prominente. Esta faceta puede estar poco proyectada palmarmente, o puede estar casi tan proyectada y estar casi al mismo nivel del resto del borde palmar (como en el ejemplar Pue1158). La protuberancia lateral es muy prominente y tiene un contorno redondeado.

Vista distal — La superficie articular para el escafoides está limitada por las aristas lateral y medial, siendo la lateral muy fuerte palmarmente, formando una suave quilla que se prolonga hasta la cara medial del radio. La parte dorsal de la superficie articular es ancha, cóncava y profunda pero menos que en las actuales, y palmarmente es estrecha y convexa. El borde dorsal es recto y más suave que las aristas medial y lateral.

La superficie articular del semilunar presenta una parte dorsal ancha, cóncava y profunda pero menos que las especies actuales, hacia la región palmar se estrecha pero menos que en las

especies actuales. La arista lateral que la limita es fuerte palmarmente y hacia la región dorsal se atenúa. El borde dorsal es suave. La faceta para el piramidal es muy pequeña, plana, subrectangular y con una disposición bastante horizontal. En su borde palmar se adosa la superficie articular para la ulna, que está inclinada, muy bien desarrollada y su morfología es cuadrangular. En la parte palmar existe un surco, entre la faceta del semilunar y el borde medial de la articulación de la ulna, que es algo más profundo que en las especies actuales.

ESCAFOIDES (fig. 3, lámina 4; fig. 3, lámina 5; tabla 4.8)

Vista lateral — El borde de la superficie proximal, articula con la faceta del radio, dorsalmente es convexo y hacia la región palmar presenta una concavidad. Esta concavidad en *G. borbonica* es cerrada como la de *G. dorcas*, mientras que en *N. dama* esta concavidad es más suave o abierta. Hacia la región palmar de esta concavidad se desarrolla un vértice bastante conspicuo. La faceta para el magnotrapezoide es bastante similar en configuración a la faceta para el radio, siendo dorsalmente convexa y palmarmente cóncava, pero el relieve es mucho menos marcado. Los bordes dorsal y palmar son paralelos entre si y ambos son rectilíneos. En la cara medial o externa, existe un tubérculo donde se inserta el ligamento colateral radial, ocupa al menos un tercio de esta cara. Este, es prominente y limita anteriormente con una concavidad.

La faceta proximal para la articulación del semilunar contacta a lo largo de su longitud con la faceta para el radio y consiste en una banda longitudinal estrecha que se continúa palmarmente desde la región proximal hasta la distal como ocurre en las gacelas actuales *G. cuvieri* y *G. dorcas*. El ejemplar LPV 98'396-48, esta faceta palmarmente se irrumpe hacia la mitad como ocurre en *N. dama*. La faceta palmar-distal tiene una morfología subcircular, plana y contacta en ángulo agudo con la faceta para el magnotrapezoide. Esta faceta está bien individualizada y más desarrollada que la de *G. dorcas*. En vista proximal, el proceso lateral distal donde se sitúa esta faceta, lateralmente está más desarrollado que en *G. dorcas*. En vista proximal, se desarrolla un proceso hacia la parte dorsal que es poco prominente, redondeado y que se encuentra a distinta altura que la faceta de articulación del radio. Este proceso puede mostrarse como un suave escalón o como una traza más continua.

SEMILUNAR (fig. 4, lámina 4; fig. 3, lámina 5; tabla 4.8)

Vista medial — Los bordes dorsal y palmar son rectos y el palmar se dispone oblicuo al dorsal. El borde distal dorsalmente es convexo y palmarmente es cóncavo. La faceta proximal para el escafoides es una banda articular que se extiende desde la región dorsal a la plantar y que es algo más estrecha que la de *G. dorcas*. Esta faceta entra en contacto con la faceta dorsal para el escafoides, la cual es continua desde la parte proximal a la distal. Se puede intuir

la existencia de la faceta plamar distal para el escafoides que en *G. dorcas* apenas está diferenciada.

Vista proximal — El borde proximal-dorsal es convexo y simétrico como en *G. dorcas* y *G. cuvieri*. En *N. dama* este es asimétrico. En la cara lateral, en la parte más dorsal se encuentra la faceta para la articulación con el piramidal. Esta faceta tiene una forma triangular, plana y se desarrolla solo en la mitad distal, formando con la cara proximal un ángulo menor de 90°.

Vista distal — En la cara distal se encuentran las facetas del magnotrapezoide y unciforme, que se encuentran separadas por una cresta pronunciada en su mitad dorsal y más suave hacia la región palmar. Estas facetas son desiguales, de manera que, la del magnotrapezoide está palmarmente más desarrollada y es un poco más estrecha. Ambas facetas son fuertemente convexo-cóncavas dorso-palmarmente. Los bordes distales lateral y medial que delimitan a dichas facetas son fuertemente angulosos.

PIRAMIDAL (fig. 5, lámina 4; fig. 3, lámina 5; tabla 4.8)

Vista palmar — Se distingue una faceta de gran tamaño para la articulación con el pisiforme. Dicha faceta tiene una morfología elíptica o sinusoidal como la de *G. dorcas* y *G. cuvieri*, es levemente cóncava y está orientada hacia la región lateral.

Vista lateral — El proceso palmar-distal está bien desarrollado, representando 1/3 de la altura total del piramidal y no se dirige hacia la región palmar. La faceta de articulación con el radio, es un canal flanqueado por dos crestas que se extiende desde la cara proximal hasta algo más de la mitad de la cara lateral, sin incluir el proceso palmar distal. Dorsalmente, la faceta del radio entra en contacto con la faceta del semilunar, pero se encuentran separadas por una débil cresta.

Vista medial — El borde proximal, dorsalmente presenta una concavidad simétrica. El semilunar articula con este hueso sobre dos facetas, una dorso-proximal de morfología subtriangular y plana, y otra más palmar alargada y sutilmente cóncava. La faceta de articulación con el unciforme está en conexión con la faceta palmar del semilunar. Esta, tiene una morfología alargada y es bastante cóncava.

Vista distal — La faceta de articulación con el unciforme ocupa toda la cara distal y está separada en dos zonas por una cresta. La dorsal es alargada, grande y fuertemente cóncava mientras que la palmar es pequeña y plana y está inclinada hacia la región lateral.

PISIFORME (figs. 6 y 3, lámina 5; tabla 4.8)

Es un hueso muy compacto que presenta una sola faceta de articulación para el piramidal. Morfológicamente es muy parecido al de *G. cuvieri*, con una forma de guante de boxeo. En vista dorsal, se observa la faceta de articulación con el piramidal, que es muy suavemente convexa y de morfología elipsoidal. Está faceta en posición anatómica se encuentra bastante verticalizada. Lateralmente, el pisiforme está alargado hacia la región palmar y presenta una suave curvatura hacia la región proximal como ocurre en *G. cuvieri* y en *N. dama*. *G. dorcas* presenta un piramidal muy diferente, alargado en dirección proximo-distal y más fuertemente curvado. En vista proximal, presenta una forma arriñonada con la curvatura hacia la región medial.

MAGNOTRAPEZOIDE (figs. 1 y 3, lámina 5; tabla 4.8)

Vista palmar — La faceta de articulación para el escafoides es un poco más ancha que la de *G. dorcas*, pero similar a la de *G. cuvieri* o *N. dama*. Es muy prominente, pero algo menos que la de *G. dorcas*. El perfil del borde proximal de la faceta del escafoides es recto y está ligeramente inclinado hacia la región lateral. En algunos ejemplares, se observa una proyección hacia la región distal del borde medial.

Vista lateral — La articulación del magnotrapezoide con el unciforme se produce por medio de dos facetas, una dorsal y otra palmar. En *G. dorcas*, estas entran en contacto mediante una banda articular proximal muy estrecha, pero en *G. borbonica* nunca conectan. La faceta dorsal es semicircular, plana y más ancha en la parte proximal. Esta faceta, conecta con la faceta de articulación del semilunar pero está separada por una arista. La faceta palmar es subrectangular, plana y está inclinada suavemente hacia la región medial. Es una banda que se extiende próximo-distalmente y que está separada por una arista de la faceta del semilunar, con la que permanece en contacto. La forma y disposición de estas facetas hace que la unión entre el magnotrapezoide y el unciforme sea muy sólida, tanto dorsal como plantarmente.

Vista proximal — Es un hueso con una morfología general bastante cuadrangular. En su cara dorsal se encuentran dos facetas de articulación, la medial para el escafoides y la lateral para el semilunar. Estas facetas permanecen en contacto y están separadas por una cresta bien continua y prominente desde dorsal hasta palmar. La faceta para el escafoides es la de mayor tamaño y generalmente conserva su anchura a lo largo de toda su extensión. Dorsalmente es cóncava, palmarmente es convexa y se prolonga hasta la mitad de la cara palmar. La faceta para el semilunar, es una banda de articulación rectangular que preserva la anchura a lo largo de su recorrido estrechándose únicamente en su parte media donde cambia de cóncava a convexa. Dorsalmente es tenuemente cóncava, está poco o muy inclinada hacia la región lateral y palmarmente es fuertemente convexa. El borde palmar de la cara proximal

está formado por dos lóbulos que le dan un aspecto asimétrico, ya que el lóbulo medial-palmar está más extendido hacia la región palmar que el lateral-palmar.

Vista distal — La faceta para la articulación del metacarpo ocupa la totalidad de la cara distal. Existe una gran fosea sinovial que ocupa la parte central y parte de la palmar-lateral. Esta faceta tiene una morfología subcuadrangular con los vértices dorso-lateral y palmar-medial más proyectados, siendo los vértices dorsales redondeados y los palmares más bien angulosos. Esta faceta es plana, excepto en el vértice palmar-medial, que exhibe generalmente una fuerte concavidad.

UNCIFORME (figs.2-3, lámina 5; tabla 4.8)

Vista medial — En la cara medial hay dos facetas para la articulación con el magnotrapezoide, una dorsal y otra palmar, pero que no se encuentran en contacto como en *G. dorcas*. La faceta dorsal contacta con la faceta del semilunar y se separa de esta por una arista. Esta faceta es rectangular, plana, está fuertemente inclinada hacia la región lateral y continúa hasta conectar distalmente con la faceta del metacarpo. La faceta palmar, es una banda alargada y estrecha que recorre la parte palmar del hueso. En el ejemplar LAY C7/ N° 5719 la faceta palmar no se trata de una banda continua, sino que queda dividida en dos facetas ovaladas separadas.

Vista proximal — Sobre la cara proximal se diferencian dos facetas de articulación, una medial para la inserción del semilunar y otra lateral para la inserción del piramidal. Estas facetas están en contacto en la parte dorsal-proximal y se separan por una cresta pronunciada en la parte dorsal, la cual se suaviza hacia la región palmar. La faceta para el piramidal, en su parte dorsal es cuadrangular y tenuemente cóncava en sentido lateral-medial. Dicha faceta, hacia la región palmar se curva bruscamente dibujando un escalón. La faceta del semilunar es alargada, ancha pero estrecha bruscamente en la parte central. En su parte dorsal-lateral es cóncava y cambia a convexa hacia la región lateral-palmar.

METACARPIANO III-IV (figs. 4-5, lámina 5; tablas 4.9)

Su longitud es similar a la de la actual *G. dorcas*, pero *G. borbonica* presenta unos metacarpos mucho más robustos como los de *G. cuvieri*. En cara articular proximal del ejemplar LPV98'-39-3C la arista que separa las dos facetas es larga, siendo mayor de 1/3 del DAP de la epífisis proximal. Además, esta cresta no contacta con la fosea sinovial, sino que discurre a lo largo de esta por su borde externo. La cara palmar del metacarpo es ligeramente cóncava en su mitad proximal y luego se hace plana, lo que la diferencia claramente de los cérvidos, ya que estos presentan una cara posterior excavada en canalón.

Vista dorsal — La tuberosidad dorso-medial es prominente y está algo más desarrollada que la de la especie actual *G. dorcas*. Se sitúa en contacto con el borde de la epífisis proximal como en *G. dorcas* y *G. cuvieri*. Sin embargo, en *N. dama* está ligeramente por debajo de este borde. Es una rugosidad continua sin ninguna división. El canal metacarpiano proximal se encuentra muy débilmente marcado como en las especies actuales y el surco medio dorsal no es visible. El canal metacarpiano distal está muy marcado como en *G. cuvieri* y *G. bennetti*. Este en *G. dorcas* y *N. dama* está poco marcado. La diáfisis se ensancha ligeramente al llegar a la epífisis distal y la incisión intertroclear o interarticular presenta forma de V. El borde exterior de las poleas es ligeramente oblicuo al borde interno, que se dispone paralelo al eje de la diáfisis.

Vista palmar — La cara palmar del metacarpo es bastante plana, sobre todo en su parte distal. La parte proximal está limitada por los bordes lateral y medial que se encuentran ligeramente sobreelevados, proporcionando un relieve suavemente cóncavo. En algunos ejemplares (Pue773, Pue888), la concavidad de la cara palmar es algo más marcada, mostrando un borde medial algo más sobreelevado que el lateral. El canal metacarpiano proximal está más marcado que el dorsal, como en las especies actuales, y el surco medio tampoco es visible. El canal metacarpiano distal, al igual que el proximal, está muy marcado. Esto se observa en *G. cuvieri* y *G. bennetti*, mientras que en *G. dorcas* y *N. dama* el canal está poco marcado. Las quillas de las poleas palmarmente son algo más fuertes y los bordes de estas son oblicuos al eje de la diáfisis. Tanto dorsalmente como posteriormente en el contacto de las poleas con la epífisis se desarrollan unas fosas externas y otras internas, pero son más fuertes las externas.

Vista lateral y medial — Las quillas de las poleas están bien desarrolladas tanto dorsal como palmarmente. La epífisis proximal en su lado lateral, presenta una tuberosidad en la región palmar, más marcada que la de *G. dorcas*. Esta protuberancia puede ser más o menos prominente y dejar un surco por delante de ella.

Vista proximal — La forma general de la superficie articular proximal es triangular, como la de *G. dorcas*, *G. cuvieri* y *G. bennetti*. En *N. dama* esta suele ser más semicircular. La faceta de articulación del magnotrapezoide ocupa algo más de la mitad de la superficie articular proximal, presenta una morfología subrectangular y es ligeramente cóncava. Hacia la parte palmar medial, esta faceta presenta una elevación más marcada que la de *G. dorcas*. La faceta de articulación del unciforme también es ligeramente cóncava y presenta una morfología algo más trapezoidal que en las gacelas actuales, de manera que el borde dorsal lateral es más anguloso. En vista palmar, se observa que estas dos facetas no se encuentran al mismo nivel, estando ligeramente sobreelevada la faceta del magnotrapezoide, al igual que ocurre en las gacelas actuales. Además, entre estas dos facetas existe una cresta de separación muy marcada. Palmarmente, las facetas quedan separadas por la foseta sinovial que es alargada

(como la de *G. dorcas*, *G. cuvieri* y *N. dama* y en *G. bennetti* es más circular), estrecha y que está bastante desarrollada. Su longitud puede ser $\frac{1}{2}$ del DAP o algo mayor. La protuberancia palmar lateral es muy poco prominente.

FÉMUR (fig. 1, lámina 6; tabla 4.10)

En vista proximal, la cabeza del fémur en *N. dama* y *G. dorcas* es cilíndrica mientras que en *G. cuvieri* se hace un poco más cónica. Esta, en *G. borbonica* puede ser cilíndrica como en Pue805, o bien puede estrecharse más hacia la región lateral y hacerse más cónica como en Pue806 y Pue816.

En vista dorsal, se observa que el borde proximal de la cabeza se dispone ligeramente oblicuo hacia la región lateral. La forma de de la fóvea es redondeada como en *G. dorcas*. En *G. cuvieri* puede ser redondeada o alargada y en *N. dama* es alargada. La fosa supracondilar es profunda con una morfología semicircular y la tuberosidad supracondilar medial también es bien prominente. La tróclea dorsal termina en una fosa intercondilar que presenta un borde plantar redondeado.

TIBIA (figs. 2-3, lámina 6; tabla 4.11)

Vista dorsal — Las tibias de *G. borbonica* son mucho más robustas que las de *G. dorcas* y presentan una cresta tibial mucho más desarrollada hacia la región distal y que está algo más curvada hacia la región lateral.

El maleolo medial presenta una longitud similar a la del proceso dorso-distal y en vista medial puede presentar un borde dorsal curvo o bien este borde puede presentar un entrante. El borde distal del maleolo medial, puede ser puntiagudo o más romo.

Vista plantar — La cresta poplitea es muy prominente, mucho más que en *G. dorcas*.

Vista distal — En el proceso dorso-distal de la tibia se observan dos morfologías, puede estar más ensanchado (por ejemplo en LPV98'-69-17C, LPV98'-93-17DII, LPV98'-201-18D, LPV98'-342-21) o bien puede ser más estrecho (LPV98'-167-18C, LPV98'-111-17DII, LPV98'-238-19C).

CALCÁNEO (fig. 3, lámina 6; tabla 4.12)

Vista dorsal — La faceta de articulación del maleolar está dividida en dos regiones por una pequeña convexidad. La superior o proximal, es más grande y es fuertemente convexa y la distal es más pequeña y tenuemente convexa. En algunos ejemplares esta faceta está bien

extendida proximalmente, llegando hasta el borde del proceso coracoide. El *substentaculum tali* está poco extendido hacia la región lateral y poco desarrollado en dirección próximo-distal.

Vista plantar — En la parte proximal existe un surco donde se inserta un tendón. Este surco es ancho, ligeramente cóncavo, poco marcado y está limitado por dos crestas convergentes distalmente. El borde del *tuber calcanei* tiene una morfología variable, que puede ser rectilínea pero inclinada hacia la región lateral (como en LPV98'-338-17) o con una pequeña concavidad en la parte central que hacia los bordes genera unas pequeñas elevaciones (LPV98'-69-17C, LPV98'-386-65). La faceta articulación con el cubonavicular es corta, alargada, convexa y su parte proximal está ligeramente curvada hacia la región medial, manteniendo la anchura desde la parte proximal a la distal. El borde lateral del cuerpo es ligeramente cóncavo, mientras que, el borde medial es rectilíneo, inclinado hacia la región lateral y puede presentar una pequeña protuberancia poco marcada situada por encima del *substentaculum*.

Vista lateral — La tuberosidad para la inserción del músculo tibial craneal, situada en la parte más distal del calcáneo, es muy poco prominente.

Vista medial — El borde proximal del *tuber calcanei* presenta dos lóbulos, el plantar de mayor tamaño y redondeado, está más elevado que el dorsal. El lóbulo dorsal desarrolla un pico dorsal muy prominente. El *sustentaculum tali* es convexo, o, puede presentar un borde proximal bastante rectilíneo que se curva plantarmente y es estrecho o ancho. Plantarmente, está más desarrollado que en *G. dorcas*. Dorsalmente, termina por delante del lóbulo plantar del *tuber calcanei* y plantarmente no llega al borde plantar, de manera que presenta una posición central respecto al cuello del calcáneo. En su borde proximal presenta una protuberancia alargada bien continua a lo largo de todo este borde. Los bordes, dorsal y plantar del cuerpo, divergen ligeramente hacia la región distal. El dorsal es recto y el plantar es ligeramente cóncavo pasado el surco del *tuber calcanei* y convexo hacia la región distal. El borde dorsal de la faceta del astrágalo se dispone muy oblicuo al borde dorsal del cuerpo del calcáneo.

ASTRÁGALO (fig. 3, lámina 6; tabla 4.13)

Vista dorsal — El cóndilo proximal lateral es más alto y más ancho que el cóndilo medial y el surco medio que existe entre ellos puede ser muy estrecho como en el ejemplar MNCN24037. El cóndilo medial en su parte más distal desarrolla un pequeño proceso o cresta, apuntado hacia la región medial, que marca el límite de la articulación tibial. La polea distal es simétrica, y puede presentar los dos cóndilos redondeados con igual desarrollo, o bien, el medial redondeado mientras que el lateral es algo recto. En algunos ejemplares (Pue997, 991,

987, 995, 989, 993) el cóndilo medial está más desarrollado hacia la región distal, rompiendo la simetría de la polea que se observa en otros ejemplares.

Vista plantar — Tanto el borde lateral como el medial son cóncavos. El cubonavicular articula con la polea distal del astrágalo. El límite de esta articulación se manifiesta en el astrágalo mediante una foseta hacia la región lateral y una pequeña incisión hacia la región medial. La foseta donde articula el proceso central del cubonavicular es muy marcada, profunda, y su borde superior se continúa hasta unirse con el borde lateral de la polea.

Vista lateral — La articulación con el calcáneo está constituida por una gran foseta proximal y una faceta de articulación distal bien definida, de forma semicircular, plana y que en su borde posterior da paso a un surco que conecta con la fosa distal plantar.

Vista medial — El surco plantar proximal, donde articula la tibia, es estrecho y está bien definido por una cresta plantar prominente. En la cara medial existen dos fosas, la proximal que es una ligera concavidad redondeada sin límites bien definidos, y la distal también redondeada pero con los bordes más determinados. El proceso plantar proximal está poco desarrollado y es romo.

Vista proximal — La polea proximal presenta un borde plantar asimétrico, con el cóndilo medial más proyectado plantarmente que el lateral.

CUBONAVICULAR (fig. 3, lámina 6; tabla 4.14)

Vista plantar — El proceso plantar medial se encuentra bien proyectado hacia la región proximal. Este presenta un relieve mucho más suave que el de *G. dorcas*, definido por una cresta continua desde proximal a distal, ancha, poco prominente y ligeramente oblicua. En *G. dorcas* esta cresta es muy prominente, estrecha y más oblicua. En vista lateral, el borde plantar del proceso plantar -medial es casi continuo y solo se observa una tenue incisión marcada por el surco existente entre los procesos plantares, central y medial. El proceso lateral distal es ancho, apuntado y mucho menos prominente que el de *G. dorcas*. La faceta de articulación para el calcáneo, se encuentra por debajo del borde plantar de la faceta de articulación del cóndilo lateral del astrágalo, como ocurre en *N. dama* y en *G. dorcas*. En *G. cuvieri* está siempre por encima, o bien, a la misma altura. Esta misma disposición, se observa en algunos ejemplares de *Layna* y en los de *Perpignan*. Existe un foramen, situado en el centro de la cara plantar, bien marcado. En algunos ejemplares, este no aparece.

Vista lateral — En la cara lateral existe un surco lateral profundo, que conecta con la parte dorsal de la faceta del calcáneo. Este continúa oblicuo hacia la región plantar, extendiéndose por la cara plantar, separando las facetas anterior y plantar del metatarsiano II-

IV. En los ejemplares de Perpignan este surco está muy poco marcado. El borde dorsal es recto, mientras que, el plantar proximalmente es cóncavo y hacia la región distal fuertemente convexo.

El borde plantar de la faceta de articulación del calcáneo se sitúa más plantarmente respecto al proceso lateral distal. Esto se observa también en *G. cuvieri*, mientras que, en *G. dorcas* y *N. dama* su ubicación es más dorsal. Esto es debido a que el proceso lateral distal es muy prominente en *G. dorcas* y *N. dama*.

Vista proximal — En el ejemplar LPV98'-121b-17DII, el surco entre los procesos plantares central y medial, es suave y está muy poco proyectado hacia la cara plantar. Dicho surco no se observa en los ejemplares de Perpignan. Generalmente, la faceta para el calcáneo y la faceta del astrágalo, están en contacto por medio de una arista. Pero, en algunos ejemplares la arista no se continúa tanto hacia la región plantar existiendo una separación entre estas facetas.

Vista distal — La faceta dorsal metatarsiana es semicircular, plantarmente cóncava y dorsalmente convexa. La faceta plantar metatarsiana es alargada, plana y de morfología rectangular o triangular. Dicha faceta, está fuertemente inclinada de la región plantar a la dorsal y se extiende casi hasta llegar al borde de la faceta del entocuneiforme. En *G. dorcas*, esta faceta es triangular, ligeramente cóncava, fuertemente inclinada y menos extendida hacia la región medial, existiendo una mayor separación con la faceta del entocuneiforme. La faceta de articulación para el ectomesocuneiforme es de morfología arriñonada, convexa y está en contacto con la faceta para el entocuneiforme, pero separada por una cresta. La faceta del entocuneiforme es pequeña, rectangular, plana y en vista lateral está ligeramente inclinada hacia la región dorsal.

METATARSIANO III-IV (fig. 1, lámina 7; tabla 4.15)

Al igual que los metacarpianos III-IV, estos huesos también presentan una mayor robustez que los de *G. dorcas*. En la región proximal de la cara plantar, presenta una faceta diartrodial sobre la que se articula un pequeño hueso discoidal, a menudo interpretado como un rudimento del metatarsiano I. Presenta el *sulcus* metatarsal distalmente abierto y está limitado por dos crestas que terminan en dos pequeños picos bien pronunciados.

Vista dorsal — No existe un canal metatarsiano proximal. El surco medio es simétrico y está muy marcado hacia la región la parte distal, donde se cierra superficialmente por el desarrollo de unas protuberancias en forma de pico. Estas protuberancias presentan un grado de desarrollo variable entre los distintos ejemplares. El canal metatarsiano distal, está muy poco marcado y es más pequeño que el del metacarpiano III-IV. Al igual que ocurre en el metacarpiano III-IV, la diáfisis se ensancha ligeramente al llegar a la epífisis distal no de

manera brusca como en *N. dama*, sino progresivamente como en *G. cuvieri* y *G. dorcas*. La tuberosidad dorsal es estrecha y poco prominente, como en las especies actuales. Como en el metacarpiano III-IV, el borde exterior de las poleas es ligeramente oblicuo al borde interno, que se dispone paralelo al eje de la diáfisis.

Vista plantar — La faceta de articulación plantar del cubonavicular es variable en tamaño. Su morfología, varía de alargada u ovalada, a forma de gota. Esta faceta, está fuertemente inclinada hacia la región lateral, pudiendo estar más o menos inclinada hacia la región plantar. El canal metatarsiano proximal es muy profundo y de forma ovalada, como en las especies actuales. El surco medio está bien desarrollado, sobre todo en la parte media. Este, presenta un aspecto asimétrico, generalmente con la cresta lateral más desarrollada que la medial, aunque en algunos ejemplares presenta la medial más desarrollada (LPV98'-68-17C, Pue743, Pue739). El canal metatarsiano distal está muy poco marcado, o casi no es visible. Al igual que ocurre en el metacarpiano III-IV, las quillas de las poleas plantarmente son algo más prominentes y sus bordes se disponen oblicuos al eje de la diáfisis.

Vista proximal — La forma general de la superficie proximal es almendrada, con la parte apuntada en dirección plantar-medial. Sobre esta superficie se diferencian claramente las cuatro facetas de articulación para los tarsales, aunque la faceta plantar del cubonavicular en algunos ejemplares no suele preservarse. La faceta proximal dorsal para la articulación del mesentocuneiforme es la de mayor tamaño, tiene una morfología arriñoda y su superficie es cóncava. La faceta proximal plantar para el entocuneiforme es de morfología triangular. El cubonavicular articula dorsalmente sobre una faceta de morfología redondeada, con una superficie algo menos cóncava que la faceta del mesentocuneiforme. Entre las dos facetas de articulación del cubonavicular existe un surco ancho. La faceta plantar está netamente sobreelevada, respecto al resto de las facetas de la epífisis proximal.

En aquellos metatarsianos III-IV que están completos se han podido diferenciar 3 grupos morfológicos:

-metatarsos cortos y muy gráciles, en los que, la curvatura de la diáfisis al llegar a la epífisis distal es muy pronunciada (Pue739, 740, 743, 744, 746, 747). En este grupo los ejemplares Pue740, Pue744 en vista lateral, presentan un canal dorsal con las protuberancias planas y poco prominentes.

-metatarsos cortos o un poco más largos que los del primer grupo, donde la curvatura es también poco pronunciada (Pue750, Pue748). Las protuberancias de Pue750 son prominentes y planas

-metatarsos largos y con menor curvatura Pue742, 745, 741, 747. En este grupo el ejemplar Pue747 tiene en el canal distal unas protuberancias muy desarrolladas y picudas.

FALANGES (figs. 2-4, lámina 7; tablas 4.16-4.18)

Las primeras falanges son largas y estrechas y es difícil diferenciar, a simple vista, entre las falanges anteriores y posteriores. Si que se observa que existen unas falanges más largas y gráciles como Pue1040 y otras más cortas y robustas como Pue1075. morfométricamente si que se pueden diferenciar los dos grupos.

Vista proximal — El surco de la faceta proximal para la articulación de la quilla distal del metápodo es profundo y estrecho y las superficies para la inserción de los sesamoideos están muy poco desarrolladas. El relieve de la superficie dorsal es bastante plana en aquellas falanges más alargadas, y ligeramente convexo en las que son más cortas y robustas, en las que los bordes dorsal y plantar no son paralelos sino que convergen hacia la región distal. En vista dorsal, el borde lateral es ligeramente convexo. En la parte proximal en esta vista en algunas falanges se observa que existe una depresión pequeña y poco profunda.

Vista plantar-palmar — Se observan un par de tuberosidades proximales y un par de tubérculos distales. Las tuberosidades proximales son prominentes, pero poco desarrolladas distalmente. Los tubérculos distales suelen ser bien prominentes, siendo el interno de morfología ovalada, y el externo de morfología más elipsoidal estando más desarrollado hacia la región distal.

ESTUDIO MORFOMÉTRICO

Hemos realizado un estudio morfométrico de todos los elementos del esqueleto de *G. borbonica*. En este estudio se han incluido las medidas tomadas sobre los elementos de otras poblaciones de gacelas fósiles (*G. borbonica* de Perrier, Saint-Vallier, Cornillet, Perpignan, Layna y Villarroya; *G. baturra* de La Gloria y *G. soriae* de La Calera), así como, actuales (*G. dorcas*, *G. bennettii*, *G. spekei*, *G. subgutturosa*, *G. cuvieri*, *E. thomsonii*, *E. rufifrons*, *N. dama*, *N. soemmerringii*, *N. granti*).

CRÁNEO

El único cráneo preservado de La Puebla de Valverde se ha comparado morfométricamente con el de las 10 especies actuales. Se realizaron análisis de componentes principales y análisis discriminantes utilizando 14 variables independientes que corresponden a las medidas 4, 8, 10, 14, 24, 25, 26, 27, 30, 31, 34, 35, 39 y 67 (ver capítulo de métodos figuras 3.11-3.13). La figura 4.8 muestra los resultados de los análisis que fueron realizados utilizando los cráneos de machos y de hembras de las especies actuales. La figura 4.9 muestra los resultados de los análisis que se ejecutaron incluyendo sólo los cráneos de los machos. Los resultados de ambos análisis son bastante parecidos. Así, en los análisis de componentes principales se diferencian claramente los grupos *Nanger* y *Gazella*, mientras que *Eudorcas* no

forma un grupo separado, si no que algunos ejemplares se solapan con los de *Gazella* (*G. subgutturosa*, *G. spekei* y *G. dorcas*). PC1 refleja las variaciones generales en talla (que explican el 84,4-85,9% de la varianza) y todas las variables presentan valores altos y positivos, mientras que PC2 revela las variaciones en forma (captura entre un 3,2-4,5% de la varianza). En el análisis realizado para los cráneos de ambos sexos (figura 4.8, A y B), la distancia entre los forámenes supraorbitarios (V67, con valores positivos) y la longitud del frontal (V10, con valores negativos) son las variables que tienen una mayor contribución en PC2. Para los análisis realizados solo con los machos, (figura 4.9, A y B), las variables señaladas anteriormente (V67 y V10) junto con la anchura máxima del maxilar (V39, con valores negativos), son las que tienen una mayor contribución en PC2.

G. cuvieri, parece presentar rasgos morfológicos propios que la diferencian del resto de las gacelas, de manera que forma un grupo independiente. No queda duda de que *G. borbonica* tiene la morfología típica de *Gazella*, ya que en todos los gráficos se incluye dentro de este grupo y además en los análisis discriminantes es clasificada como *G. bennettii*. Tanto los porcentajes de clasificación como los de validación cruzada, son muy buenos y están siempre por encima del 85%.

NÚCLEOS OSEOS

La figura 10 recoge los resultados de los análisis realizados a partir de los datos de los núcleos óseos. En el gráfico A de la figura 4.10, se representan los diámetros (DAP y DT) de los núcleos óseos de las 10 especies de gacelas actuales. Se observan dos grupos separados, con un cierto solapamiento. Al incluir, los datos de las distintas poblaciones de *G. borbonica* (figura 4.10, gráfico B), se observan también dos grupos sexuales separados, pero algunos de los machos caen en el morfoespacio de las hembras de las gacelas actuales. Las hembras de *G. borbonica* parecen tener unas dimensiones similares a las de las hembras de las gacelas actuales (figura 4.10, gráfico C), sin embargo los machos son diferentes. Además, la recta de regresión de las gacelas actuales y la recta de regresión de *G. borbonica*, presentan distinta pendiente (figura 4.10, gráfico F).

El núcleo óseo MNCN 54975 no entra dentro de los valores máximos ni mínimos ni de machos ni de hembras, hecho que se observa en los gráficos de la figura 10. Además los valores del DAP y DT tomados a 7 cm de la base, son inferiores a los valores correspondientes a los individuos machos y los valores de DAP y DT a 5 cm de la base, son superiores a los concernientes a las hembras. Morfológicamente se asemeja a los núcleos óseos de los individuos machos, presentando una sección basal algo menos comprimida que la que muestran los machos adultos y no tan redondeada como la de las hembras. Esta diferencia morfométrica de la sección basal podría estar explicada por el hecho de que se trate de un individuo juvenil macho.

La población de las Higuieruelas, adscrita a *Gazella* aff. *G. borbonica* por Alcalá y Morales, 2006 presenta unos núcleos óseos con la misma morfología que la de *G. borbonica*, pero la talla de los machos es diferente. La recta de regresión de la población de las Higuieruelas sigue un patrón similar al de *G. borbonica*, que es diferente al de las rectas de regresión de los grupos de las gacelas actuales, así como de *G. baturra* y *G. soriae* (figura 10, gráfico F).

DENTICIÓN

Los análisis de componentes principales de la dentición superior, no revelan la existencia de diferencias morfométricas entre las distintas poblaciones de las gacelas fósiles (figura 4.11). Sin embargo, en la dentición inferior, si se observan diferencias morfométricas en el p4 y en los molares. Para el p4 algunos ejemplares de *G. baturra* se salen fuera del morfoespacio de *G. borbonica* de La Puebla. Para el m1, el m2 y el m3 se observan diferencias morfométricas entre los grupos de *G. borbonica* (LPV) y *G. baturra* (GL), que se interpretan como un acortamiento de la serie molar de *G. baturra*. Así, en el m1, los grupos se separan en relación a PC1, las variables que tienen mayor contribución en esta componente son las anchuras de los lóbulos. Mientras que en el m2 y m3, los grupos se segregan en relación a PC2, donde la longitud es la variable que tiene una mayor contribución en esta componente.

Los m2 y m3 de la población de *G. borbonica* de Layna se diferencian morfométricamente de los de las otras poblaciones de *G. borbonica* y de *G. baturra*.

Por otro lado, la dentición inferior de la gacela de Perpignan no difiere morfométricamente de la de *G. baturra*.

POSTCRANEAL

Las figuras 4.12-4.15 muestran las diferencias morfométricas, en los elementos del esqueleto postcraneal, entre las distintas poblaciones de las gacelas actuales y fósiles.

Para *G. borbonica* que presenta un talla intermedia entre la de las gacelas actuales, *G. cuvieri* y *G. dorcas*, no se observan grupos sexuales para ninguno de los elementos del esqueleto postcraneal.

A diferencia de lo que se observa en la dentición inferior, para el esqueleto postcraneal, no se observan diferencias morfométricas entre las poblaciones de las gacelas de Layna y de La Puebla de Valverde.

Al igual que para la dentición, en los elementos del esqueleto postcraneal existen diferencias morfométricas entre las poblaciones de *G. borbonica* (LPV) y *G. baturra* (GL). Además, el esqueleto postcraneal de la gacela de Perpignan morfométricamente es como el de *G. baturra*.

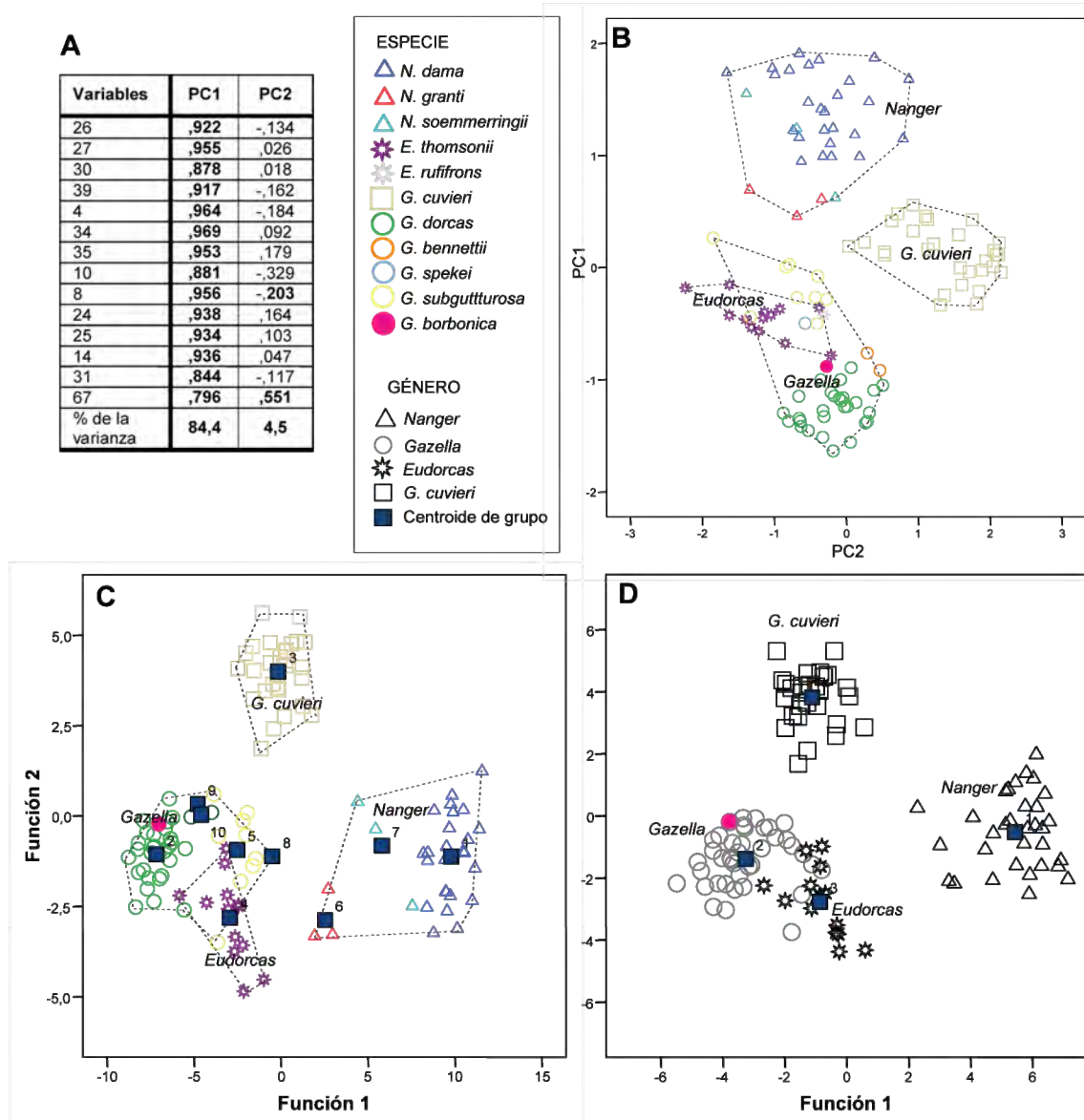


Figura 4.8: Resultados de los análisis de componentes principales y de los análisis discriminantes realizados para los cráneos las gacelas de machos y hembras. Se incluyen 14 variables independientes y las variables tanto de machos como de hembras. **A** matriz de componentes principales y % de la varianza total explicada por cada uno de ellos. **B.** Gráfico de dispersión de los componentes principales. **C.** Gráfico del análisis discriminante en el que se han utilizado los 10 grupos de gacelas actuales, donde *G. borbonica* se ha clasificado dentro del morfogrupo de *G. bennettii*. **D.** Gráfico del análisis discriminante en el que se han utilizado los 4 grupos (*Gazella*, *Nanger*, *Eudorcas* y *G. cuvieri*), donde *G. borbonica* se ha clasificado dentro del morfogrupo de *Gazella*.

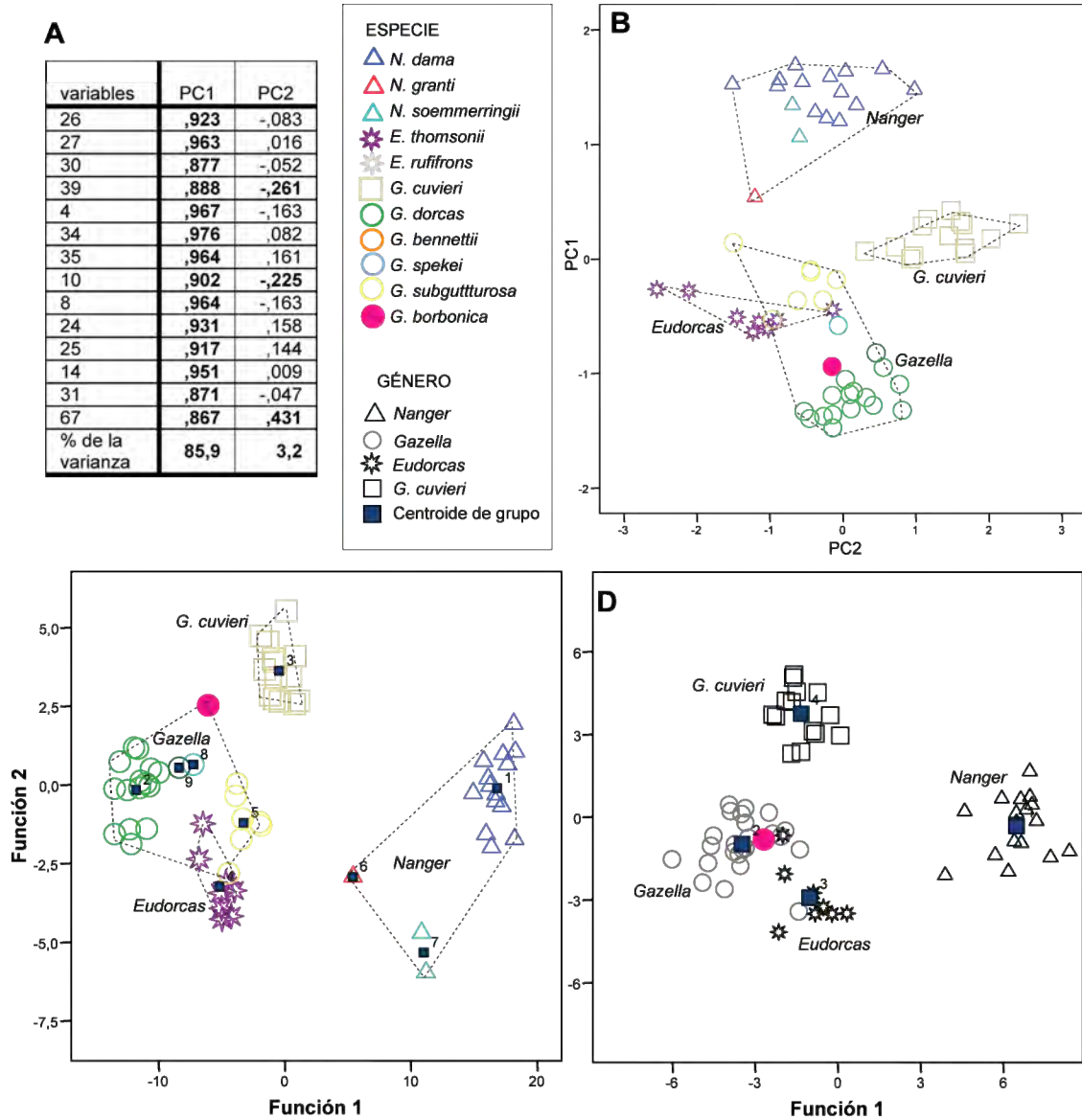


Figura 4.9: Resultados de los análisis de componentes principales y de los análisis discriminantes realizados para los cráneos de los individuos machos de las gacelas. Se incluyen 14 variables independientes. **A** matriz de componentes principales y % de la varianza total explicada por cada uno de ellos. **B.** Gráfico de dispersión de los componentes principales. **C.** Gráfico del análisis discriminante en el que se han utilizado los 10 grupos de especies de gacelas actuales, donde *G. borbonica* se ha clasificado dentro del morfogrupo de *G. bennettii*. **D.** Gráfico del análisis discriminante en el que se han utilizado los 4 grupos (*Gazella*, *Nanger*, *Eudorcas* y *G. cuvieri*), donde *G. borbonica* se ha clasificado dentro del morfogrupo de *Gazella*.

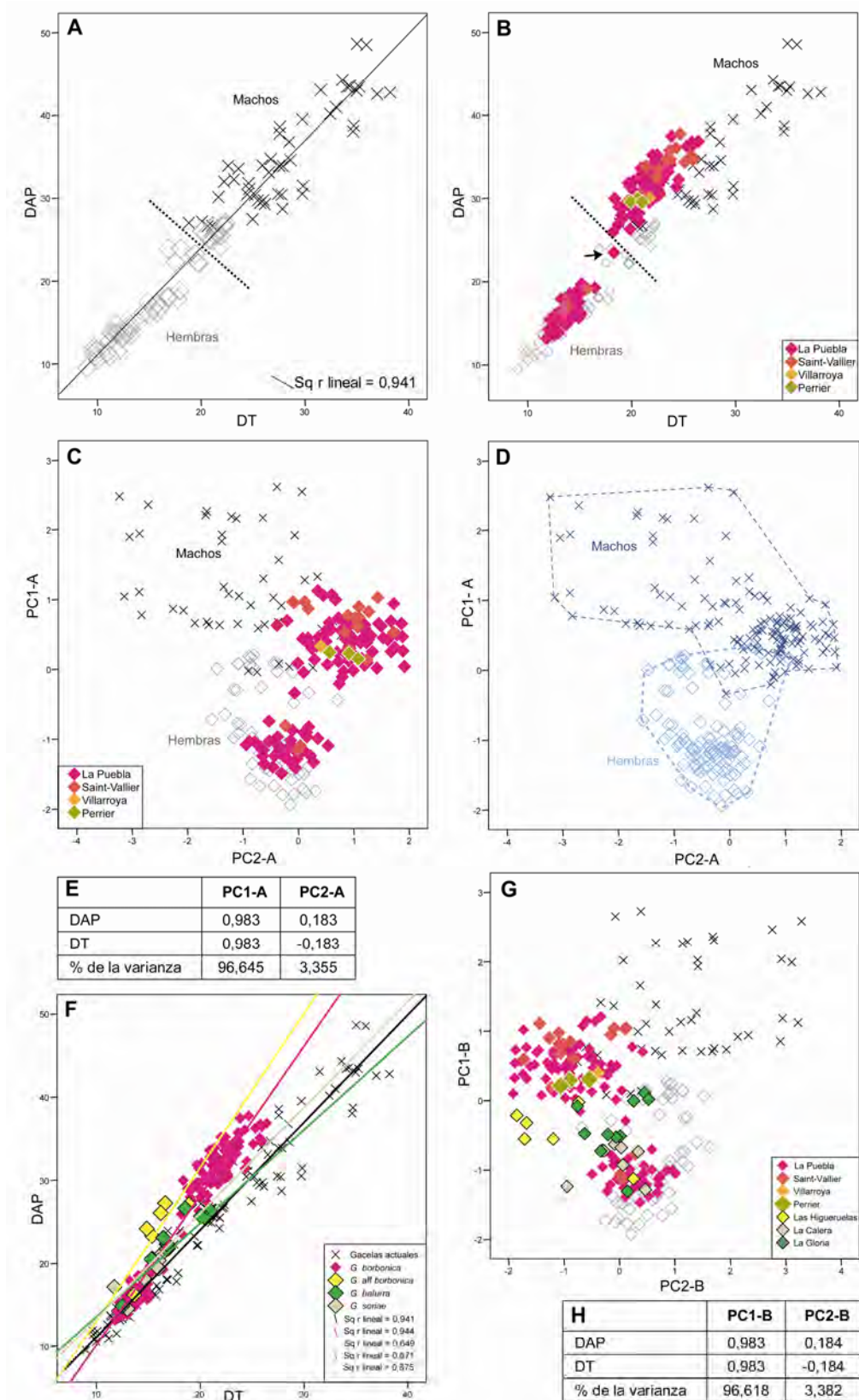


Figura 4.10: Resultados del análisis morfométrico de los núcleos óseos. **A.** Gráfico de dispersión bivalente para las gacelas actuales. **B.** Gráfico de dispersión bivalente para las gacelas actuales y para *G. borbonica*. **C, D** y **E.** Resultados del análisis de componentes principales para las gacelas actuales y *G. borbonica*. El gráfico D parte de los mismos datos que el C pero se señaló los machos y hembras de *G. borbonica* con las mismas tramas que las gacelas actuales para ver la relación entre los machos y las hembras. **F.** Gráfico de dispersión bivalente para las gacelas actuales, *G. borbonica* (La Puebla de Valverde, Villarroya, Perrier-Les Etouaires y Saint-Vallier), *G. aff. borbonica* (Las Higuieruelas), *G. baturra* (La Gloria) y *G. soriae* (La Calera). **G** y **H** Resultados del análisis de componentes principales para las gacelas del gráfico F.

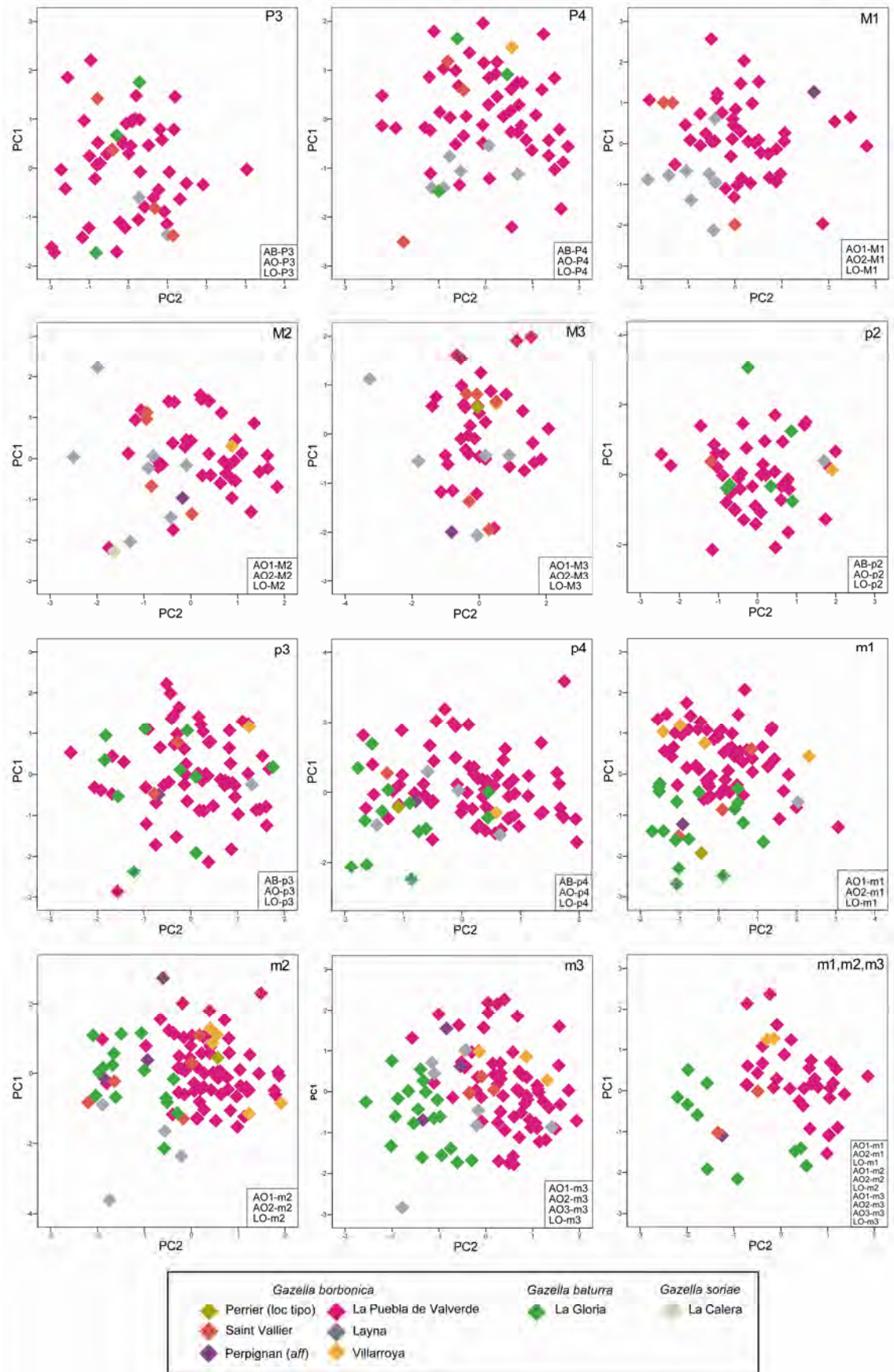


Figura 4.11: Resultados de los análisis de componentes principales para la dentición de las gacelas extintas. En cada gráfico se señalan en un recuadro las variables utilizadas en cada análisis.

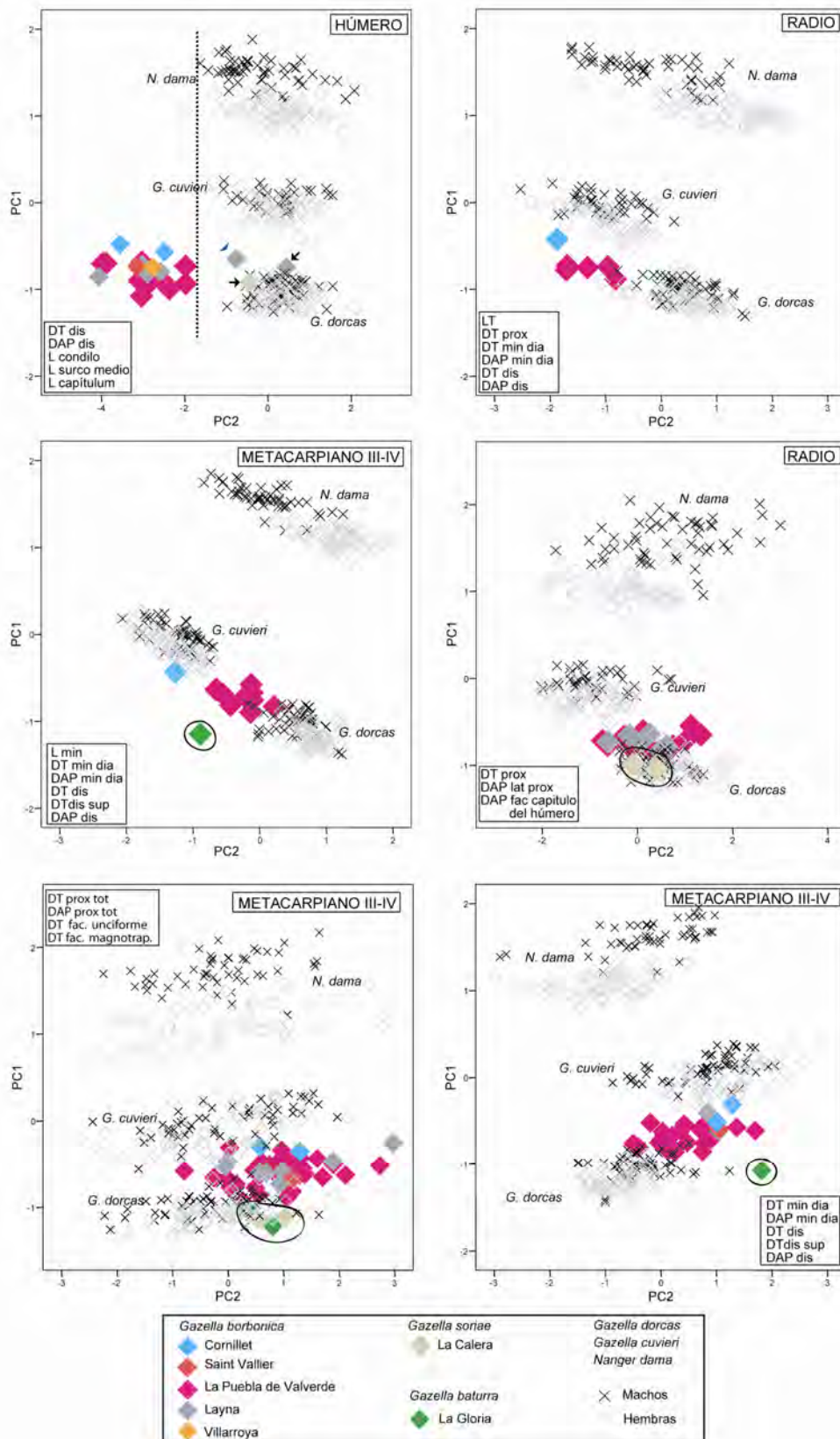


Figura 4.12: Resultados de los análisis de componentes principales de los huesos largos del miembro anterior. En cada gráfico se señalan en un recuadro las variables utilizadas en cada análisis.

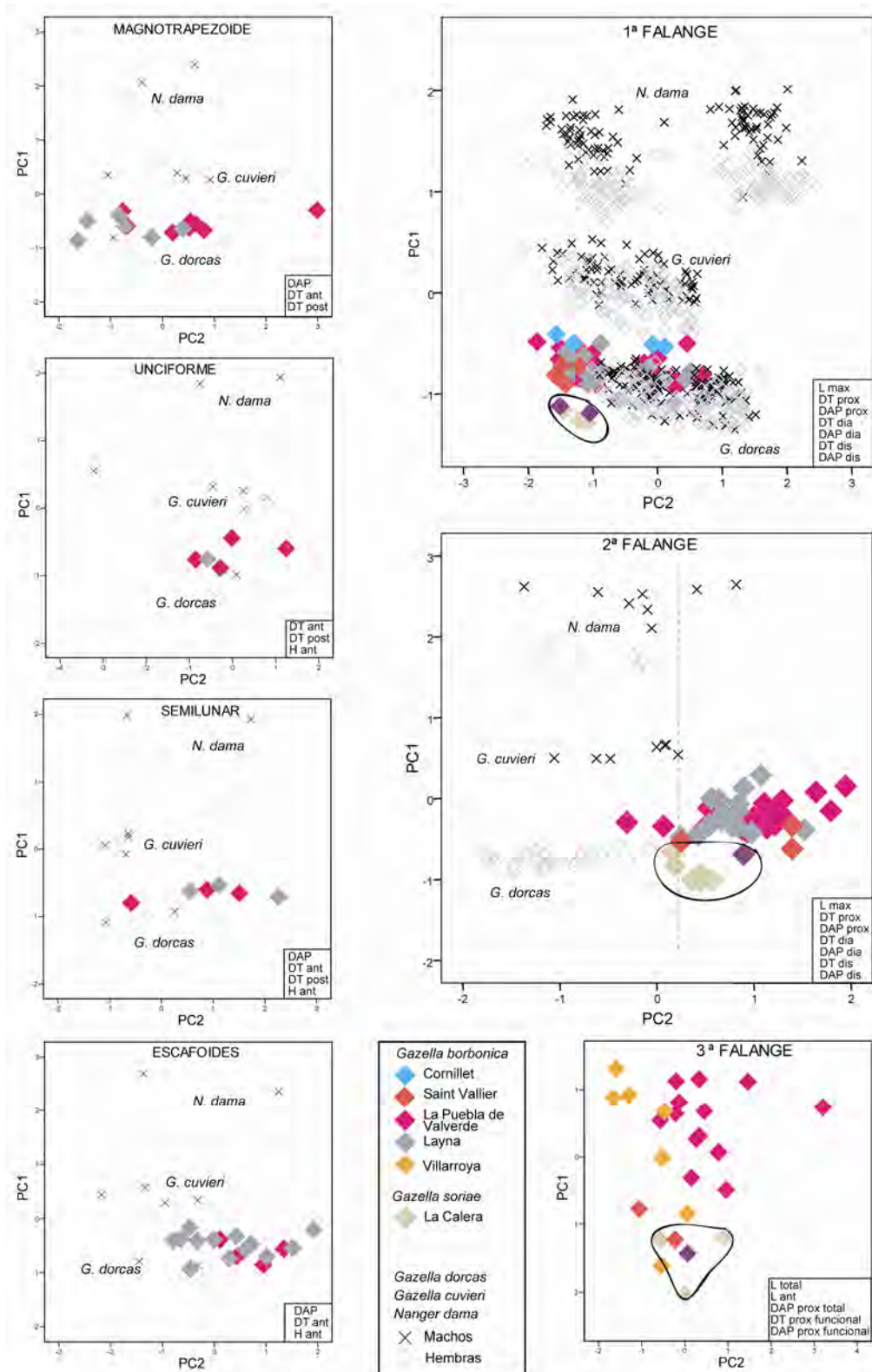


Figura 4.13: Resultados de los análisis de componentes principales de los huesos del carpo y de las falanges. En cada gráfico se señalan en un recuadro las variables utilizadas en cada análisis.

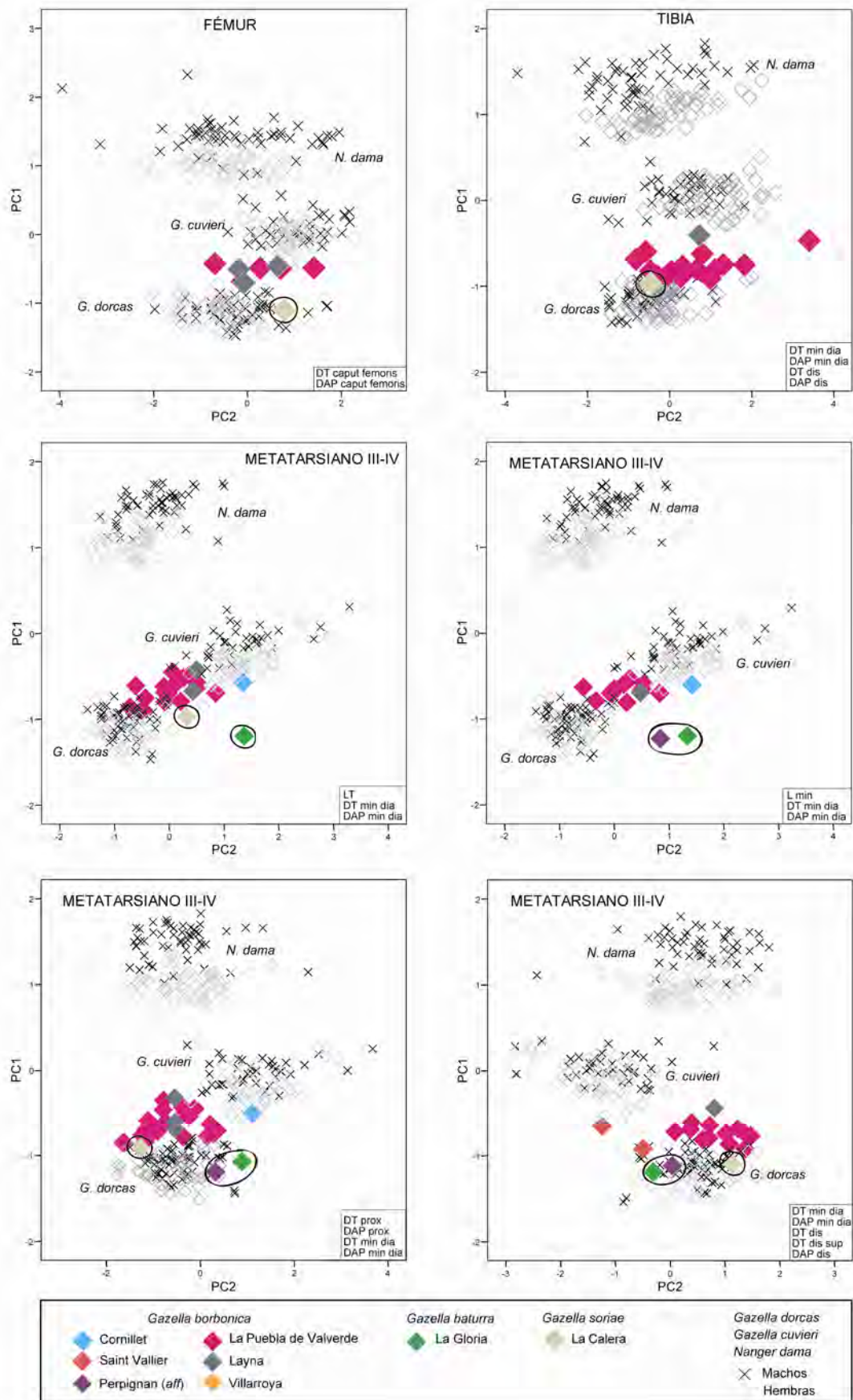


Figura 4.14: Resultados de los análisis de componentes principales de los huesos largos del miembro posterior. En cada gráfico se señalan en un recuadro las variables utilizadas en cada análisis.

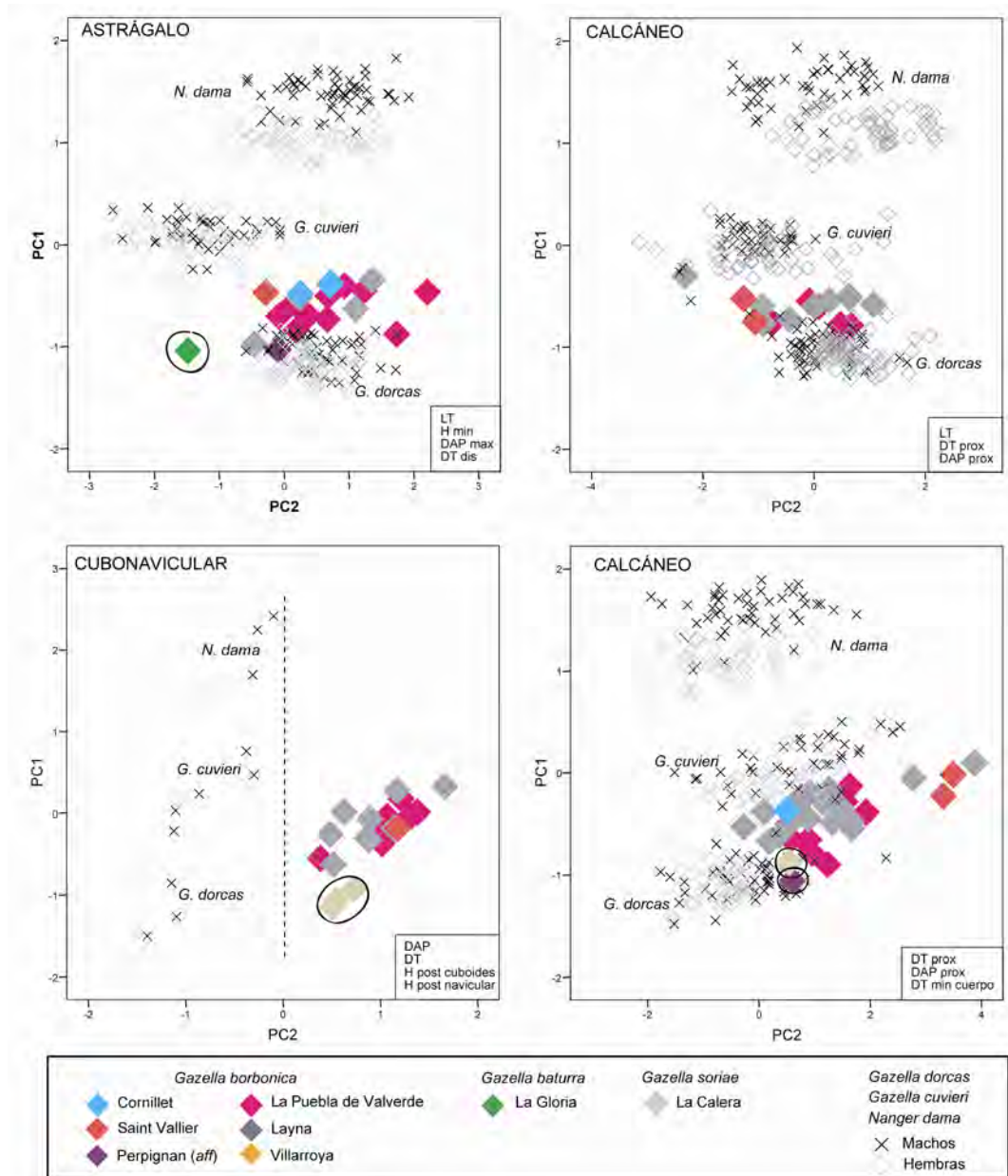


Figura 4.15: Resultados de los análisis de componentes principales de los huesos del tarso. En cada gráfico se señalan en un recuadro las variables utilizadas en cada análisis.

COMPARACIONES Y DISCUSIÓN:

Gazella borbonica puede ser considerada como una de las especies típicas del Villafranquiense con un amplio rango de expansión desde España hasta Grecia apareciendo en los yacimientos de: Perrier-Etouaires y Cornillet en Francia, Montopoli en Italia, La Puebla de Almoradier, Villarroya, Huélago, El Rincón, Cortes de Baza 1, Fuentes Nuevas en España, Megalo-Emvolo 1 y Sesklo en Grecia (Heintz, 1975; Heintz et al. 1974; Heintz y Dubar, 1981; Duvernois y Guérin, 1989; Crégut-Bonnoure y Guérin, 1996; Athanassiou, 1998; Kostopoulos y Athanassiou, 1997).

G. borbonica se diferencia claramente de las gacelas miocenas, *G. lydekkeri* Pilgrim, 1937 de Dhok Pathan (Pakistán), *G. capricornis* Wagner, 1848 de Samos (Samos) y *G. dorcadoides* Schollosser, 1903 de Samos (Grecia), en la morfología de los núcleos óseos, así como en la presencia de núcleos óseos en las hembras. *G. lydekkeri* presenta una sección transversal más circular que *G. borbonica*, con un DAP y una longitud total de los núcleos óseos menor. Los núcleos óseos están ligeramente curvados y presentan menor inclinación que *G. borbonica*. En cuanto a la ornamentación de los núcleos óseos, en *G. lydekkeri* se observan finas costillas que desaparecen antes de alcanzar el ápice, así como un surco posterior profundo. La separación de los núcleos óseos es de dimensiones similares a la de *G. borbonica* (*G. borbonica* 20,64 mm para LPV98'-391-70 d, *G. lydekkeri* 21,17 mm). *G. capricornis* y *G. dorcadoides* presentan núcleos óseos casi rectilíneos y más inclinados hacia atrás que *G. borbonica*. *G. capricornis* presenta una ornamentación mucho más marcada que *G. borbonica* con costillas fuertes y persistentes hasta el ápice y en *G. dorcadoides* la ornamentación es parecida a *G. capricornis* pero con surcos más profundos y discontinuos. Tanto *G. capricornis* como *G. dorcadoides* presentan mayor separación entre los núcleos óseos (24,34 mm y 22,03 mm, respectivamente) y una menor longitud de estos que los de *G. borbonica*.

Respecto a la dentición superior *G. borbonica* presenta una menor longitud de la serie premolar que *G. lydekkeri*, *G. capricornis* y *G. dorcadoides*, siendo la longitud del P2 y del P3 menor que la de *G. capricornis* y *G. dorcadoides*. Así, los índices $(LP2-P3/LM1-M3)*100$, para *G. borbonica* están comprendidos entre 52,45-62,11, para *G. lydekkeri* 61,61-72,85, *G. capricornis* 73,6-74,3 y *G. dorcadoides* 71, 5-72. Respecto a los molares superiores, presentan similares dimensiones, excepto para el M3, que en *G. borbonica* es de mayor longitud. La dentición inferior de *G. borbonica* es de similares dimensiones a la de *G. lydekkeri*, a excepción del m3, que presenta mayor longitud. Los premolares presentan un valle anterior más abierto que en *G. lydekkeri* y un valle posterior más retrasado. El cónido mesolingual en *G. lydekkeri* se dispone ligeramente dirigido hacia atrás en el p3 y perpendicular al eje longitudinal del diente en el p4, en ambos casos el valle medio está cerrado por un cíngulo. Tanto en el p3 como en el p4, el estíldo posterior y el cónido posterior están bien diferenciados, exintiendo un valle posterior entre ellos. Los molares de *G. lydekkeri* se caracterizan por la presencia de un ectoestíldo bien desarrollado, que en *G. borbonica* no siempre está presente y cuando aparece no está tan desarrollado. El m3 presenta un hipoconúlido de morfología semilunar y de menor tamaño que el de *G. borbonica*. Los dientes de estas gacelas miocenas son menos hipsodontos que los de *G. borbonica*.

Por otro lado, *G. borbonica* difiere claramente de *G. deperdita*, que es conocida en el Mioceno Superior de España (Alcalá, 1992; Alcalá 1994; Alcalá y Morales, 2006). La diferencia más marcada con *G. deperdita*, al igual que con las otras gacelas miocenas, es la presencia de núcleos óseos en las hembras, así como, la diferencia de talla de los núcleos óseos en los individuos machos.

Las diferencias en los núcleos óseos y en la dentición de *G. borbonica* con las otras gacelas del plioceno español (*G. soriae* de La Calera y *G. baturra* de La Gloria) fueron ya señaladas por Alcalá y Morales, 2006. Estos autores señalaron que *G. deperdita*, *G. soriae* y *G. baturra* presentan un esqueleto y una dentición de menor talla, hecho que constatamos con los análisis de componentes principales realizados (Figuras 4.11-4.15). En el poscraneal además hemos observado diferencias morfológicas en el húmero y en el metacarpiano III-IV. Así, el húmero de *G. soriae* se caracteriza por presentar una tróclea más cilíndrica que la de *G. borbonica* (métricamente esto queda reflejado en una menor altura lateral de la tróclea en *G. soriae*) y una fosa olecraneana más estrecha con una morfología de V. Los metacarpianos III-IV de *G. soriae* presentan un estrechamiento más brusco al pasar desde la epífisis distal a la diáfisis y las poleas están más reducidas que las de *G. borbonica*.

Como se ha señalado anteriormente, *G. borbonica* presenta una amplia distribución geográfica, sin embargo, las otras especies descritas del Plioceno español (*G. baturra* y *G. soriae*) no son conocidas fuera de España, la única excepción posible es la presencia de *G. soriae* en Montpellier (Francia) (Alcalá y Morales, 2006).

En Perpignan Viret, 1954 señala la presencia de *Gazella* aff *Gazella borbonica*, a partir de unas piezas dentales que no difieren en talla de los de la *G. borbonica* de Saint-Vallier. La revisión y comparación de otros materiales de Perpignan, nos ha permitido observar que la talla del esqueleto postcraneal de dicha gacela es menor que el de *G. borbonica*, pero cuyas dimensiones que entran dentro de los rangos de talla de *G. soriae* y de *G. baturra*. En concreto el metatarsiano III-IV de Perpignan presenta una talla como la de *G. baturra*. Así pues, vistas estas diferencias de talla y puesto que los yacimientos de Perpignan (MN15) y de La Gloria (MN14) son próximos en edad, se considera que por el momento mientras no se conozca la morfología de los núcleos óseos la gacela de Perpignan, esta podría ser adscrita a *G. baturra*.

Alcalá y Morales, 2006 adscribieron provisionalmente las poblaciones de Las Higuieruelas, Piedrabuena y Layna a *Gazella* aff. *G. borbonica*. Al no haberse estudiado materiales nuevos de estos yacimientos, seguimos manteniendo esta clasificación, pero señalamos que el esqueleto postcraneal de la población de Layna no difiere en talla ni en morfología de el de La Puebla de Valverde y que sólo existen diferencias en la talla del m2 y m3.

Se han observado algunas diferencias entre las poblaciones de *G. borbonica* de La Puebla y de Saint-Vallier. De este modo el bassiocipital del cráneo de la Puebla tiene una morfología trapezoidal y presenta unas tuberosidades anteriores poco prominentes, mientras que los de Saint-Vallier son más rectangulares y con unas tuberosidades anteriores más prominentes.

Consideramos que *Gazella* sp. Crégut-Bonnoure y Valli, 2004 de Saint-Vallier debe ser adscrita a *G. borbonica*, ya que no difiere ni en talla ni en morfología de los ejemplares atribuidos a individuos hembras de la Puebla de Valverde. Las medidas que hemos tomado en el ejemplar de Saint-Vallier (FSL 495484), difieren de las apuntadas por Crégut-Bonnoure y Valli, 2004. De este modo, el DAP es 16,45 mm (no 13,8 mm) y el DT 13,42 mm.

Género: **Gazellospira** Pilgrim y Schaub, 1939

Sinonimias:

- 1854 *Antilope*: Aymard en Dorlhac, p. 509, fig. 8.
1878 *Antilope* Rüttimeyer, p. 84.
1884 *Antilope* Depéret, p. 278, pl. 8, fig. 5, 6.
1885 *Paleoreas* Major, p. 2.
1890 *Paleoreas* Major, p. 71.
1918 *Paleoreas* Del Campana, p. 222, pl. 19, fig. 15.
1923 *Tragelaphus* Schaub, p. 285.
1938 *Antilospira* Teilhard de Chardin y Trassaert, p.72.
1939 *Gazellospira*: Pilgrim y Schaub, p. 5-20, pl. 1, fig. 1-7.

Especie tipo: *Gazellospira torticornis* (Aymard en Dorlhac, 1854), p. 509, fig. 8.

Otras especies: *Gazellospira torticornis hispanica*, *Gazellospira gromovae*.

Gazellospira torticornis (Aymard, 1854)

(Láminas 8-21)

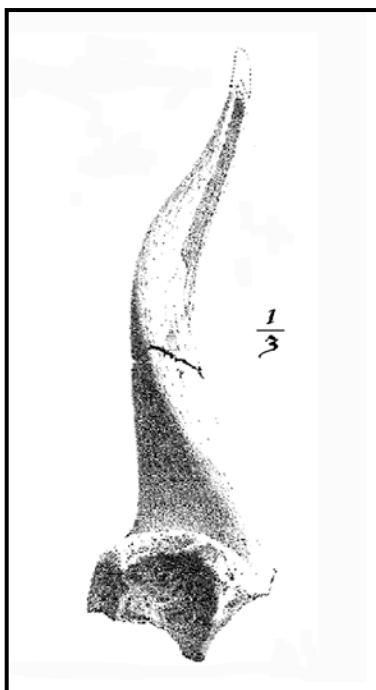
Sinonimias:

- *1854 *Antilope torticornis* Aymard en Dorlhac, p.509, fig. 8.
1878 *Antilope torticornis* Rüttimeyer, p. 84.
p1884 *Antilope (Tragelaphus) torticornis* Depéret, p. 278-280, pl. 8 fig 4.
1885 *Paleoreas montiscaroli* Major, p.2.
1890 *Paleoreas torticornis* Major, p. 71
1911 *Tragelaphus torticornis* Depéret y Mayet, p.10-11
1918 *Paleoreas montiscaroli* y *Paleoreas torticornis* Del Campana, p.122, pl. 19, fig. 15.
1923 *Tragelaphus torticornis* Schaub, p. 258-287
1923 *Tragelaphus torticornis* Depéret, Mayet y Roman, p.41.
1928 *Tragelaphus torticornis* Schaub, p. 265-266.
1928 *Tragelaphus torticornis* Carvajal
1932 *Tragelafino* próximo a *Tragelaphus torticornis* Schaub, p 320-322.
1938 *Antilospira (?) torticornis* Teilhard de Chardin y Trassaert, p.72.
/*1939 *Gazellospira torticornis* Pilgrim y Schaub
1944 *Gazellospira torticornis* Schaub, p.270-280.
1952 *Gazellospira torticornis* Villalta, p.152.
1956 *Gazellospira* cf. *torticornis* y *Gazellospira* aff. *torticornis* Kretzoi, p.163, 169, 171, 179, 185.
1957 *Gazellospira torticornis* Lehmann, p. 76, fig 21, pl. 4, fig. 18.
1961 *Gazellospira torticornis* Viret en Piveteau, p. 1061-1062, fig. 152.

- 1965 *Gazellospira torticornis* Guérin
- *1966 *Gazellospira torticornis* Heintz, p. 25-30, fig. 1 y 2, pl. 1 figs. 3 y 4.
- 1968 *Gazellospira torticornis* Sickenberg, p.43.
- 1974 *Gazellospira torticornis* Heintz *et al.*, p.74.
- 1975 *Gazellospira gromovae* Dmitrieva, pp. 76, pl. 16-17, figs. 25-27.
- 1981 ? *Gazellospira torticornis* Heintz y Dubar, p.376-378.
- 1985 *Gazellospira torticornis* Soto y Morales, p. 246, pl. 1, fig. 8.
- 1986 *Gazellospira torticornis* Geraards, p. 169-170.
- *p1989 *Gazellospira torticornis* Azanza y Morales, p. 292-293, lámina 1 fig 3.
- 1989 *Gazellospira torticornis* Duvernois y Guérin, pp. 341-343, pl. 1, fig. 1.
- 1992 *Gazellospira torticornis* Symeonidis, p. 11, pl. 5, fig. 1, 1a, 1b; pl. 6 fig. 1, 1a,1b; pl. 7, fig 4, 5.
- 1993 *Gazellospira torticornis* Cassoli *et al.*, p. 31, fig. 6, 1.28-1.31.
- *1994 *Gazellospira torticornis* Arribas y Bernard. p. 26, lámina 2, fig 4, 5 y 6.
- 1996 *Gazellospira torticornis* Crégut-Bonnoure y Guérin, p. 74.
- 1997 *Gazellospira* sp. Spassov
- 1997 *Gazellospira* cf. *torticornis* Kostopoulos, p.88.
- 1999 *Gazellospira* cf. *torticornis* y *Gazellospira* sp. Spassov y Crégut-Bonnoure, p. 495.
- 1999 *Gazellospira* cf. *torticornis* Kostopoulos y Sen
- *2001 *Gazellospira torticornis* Arribas *et al.*, p. 15, pl. 2, figs. 1,3,5 y 6, pl. 3, fig. 2.
- 2002 *Gazellospira* cf. *torticornis* Vos *et al.*, p. 51.
- *2004a *Gazellospira* nov. sp. aff. *G. torticornis* Arribas *et al.*, p. 573, fig 3, D.
- 2005 *Gazellospira torticornis* Athanassiou, p. 137-144, fig. 2.
- 2005 *Gazellospira* cf. *torticornis* Spassov, p. 206, pl. 2, fig. 2.1.
- 2005 *Gazellospira torticornis* Radulesco, pp.196-197.
- *2006 *Gazellospira torticornis* Garrido, pp. 429-485, figs. 109-125.
- *2008a *Gazellospira torticornis* Garrido, pp. 413-458, figs. 1-22.

Diagnosis original: La primera diagnosis es realizada por Depéret en 1884, en base al material procedente de los aluviones d'Auvergne (colección Bravard) y de Le Coupet. En dicha diagnosis describe a *Gazellospira torticornis* como: "Especie robusta, de talla apenas superior a la del rebeco de Europa. Núcleos óseos insertados sobre las órbitas, cortos, prismáticos, provistos de dos carenas espiraladas, siendo la posterior la más aguda. Molares estrechos, altos, con un esmalte grueso y liso, con un cullo bien marcado y provistos de columnas interlobulares muy pequeñas que no son constantes. Molares inferiores con un largo pliegue transversal de esmalte en la parte anterior". Más tarde Pilgrim y Schaub, 1939, realizan una nueva diagnosis con una descripción más amplia y detallada donde incluyen material procedente de otros yacimientos franceses (Pardines, Roccaneyra y Senèze), la cual posteriormente es resumida por Viret (1961, p.1061-1062). En base a la diagnosis de Pilgrim y

Schaub, 1939, Duvernois y Guérin, 1989, realizan una nueva diagnosis cuyos caracteres diagnósticos del género deben ser tomados con cierta precaución (Garrido, 2006).



Holotipo: Núcleo óseo figurado por Aymard en Dorlhac (1854, p. 509, fig. 8), colección del Museo Crozatier, Le Puy-en-Velay (ver Figura 4.16).

Figura 4.16: holotipo de *Gazellospira torticornis* tomado de Aymard (1854, p. 509, fig. 8)

Localidad tipo: Los sedimentos vulcano-sedimentarios de Le Coupet (Haute-Loire, Francia), base de la zona MNQ18 (Villafranquiense superior).

Otras localidades:

España: Villarroya (Carvajal, 1928; Villalta, 1952; Heintz, 1966), Huélago (Azanza y Morales, 1989), La Puebla de Valverde (Gautier y Heintz, 1974), Casablanca I (Soto y Morales, 1985), Fonelas SCC-1 y Fonelas P-1 (Arribas *et al.*, 2004a).

Francia: Vialette (es posible según Duvernois y Guèrin, 1989), Vals-Le Crozas (es posible según Bout, 1960), Perrier-Roccaneyra (Stehlin, 1904), Perrier-Pardines (Pilgrim y Schaub, 1939), Saint Vallier (Heintz, 1966), Cornillet (es posible según Heintz y Dubar, 1981), Le Coupet (Aymard, 1854), Chillac (Boeuf, 1983) y Senèze (Schaub, 1923).

Italia: Montopoli (Pilgrim y Schaub, 1939), Costa San Giacomo (Cassoli y Segre Naldini, 1994), Olivola FU (Pilgrim y Schaub, 1939), Tasso FU (Caloi *et al.*, 1986)

Grecia: Sésklo (Symeonidis, 1992; Athanassiou, 2005), Vólax (Sickenberg, 1968; Kostopoulos y Koufos, 1994; Kostopoulos 1996, 1997), Dafneró, Krími, possibly Gerakaróu (Kostopoulos y Koufos, 1994; Kostopoulos, 1996), Halykés (Athanassiou, 1996; Koufos, 2001) y Vaterá (De Vos *et al.*, 2002), Pyrgos (Kostopoulos *et al.*, 2002; Koufos, 2001).

Hungría: Csarnota, Villany 3 y Beremend (Schaub, 1932)

Rumania: Valea Graunceaunui (Radulesco, 2005; Radulescu *et al.* 2003)

Bulgaria: Varshets (Spassov y Crégut-Bonnoure, 1999; Spassov, 2005) y Slivnitsa (Spassov y Crégut-Bonnoure, 1999).

Turquia: Sakirol tepe (Kostopoulos y Sen, 1999) y posible en Çalta (Bouvrain, 1998) y en Akçaköy (Sickenberg *et al.* 1975; Bouvrain, 1998).

Rusia: Liventzovka (Baigusheva, 1971, Vislobokova, Erbaeva y Sotnikova, 1993)

Tayikistán: Kuruksai (Dmitrieva, 1975, 1977)

China: Shansi (Teilhard y Trassaert, 1938)

Antecedentes:

Gazellospira torticornis fue citado por primera vez en el yacimiento de Le Coupet (Dorlhac, 1854). El material procedente de esta localidad, depositado en el museo de Basel, fue estudiado por Rüttimeyer (1878, p. 84), que describió los núcleos óseos y la dentición. Si bien, el holotipo como ya se ha señalado se encuentra depositado en otro museo. Años más tarde, Depéret (1884), describió también dentición y núcleos óseos procedentes de los aluviones d'Auvergne y del yacimiento de Le Coupet. Este autor asignó también un metacarpo a la especie de cuernos helicoidales, si bien, dicho elemento mucho más corto y robusto, no pertenece a esta especie. Stehlin (1904) asignó un material procedente de la Montaña negra de Perrier al género *Antilope* Pallas, 1776, no pudiendo precisar la especie al no poseer ningún cuerno. Schaub (1923), en base a nuevos hallazgos del yacimiento de Senèze, demostró que estos materiales pertenecían a *Antilope torticornis*. *Gazellospira* ha sido citada en multitud de yacimientos, pero normalmente el material es bastante escaso sobre todo los restos craneales y postcraneales. En España, esta especie se registra entre otras, en las localidades de Villarroya (Logroño) y la Puebla de Valverde (Teruel), que constituyen unas de las muestras más abundantes en número de restos y con gran representación de todos los elementos anatómicos del bóvido de cuernos helicoidales. Además, en el yacimiento español de Fonelas P-1, recientemente se ha descrito una nueva cronosubespecie, *Gazellospira torticornis hispanica*, caracterizada por presentar una talla menor que la clásica *Gazellospira torticornis* (Garrido, 2006 y 2008a).

Materiales:

VILLARROYA

Fragmento cráneo, 1008M; **núcleos óseos**, 1860M, MNCN-47163, MNCN-47166, MNCN-47167, V088, V089; **dentición superior decidua**, Vya177, Vya179, Vya180, Vi694, Vi695, Vi696; **maxilares con dentición definitiva y series completas o casi completas**, 1831M, 1833M, 1836M, 327M (1009), Q2161, Vi764, Vi765, V079, V082, V084, V087, Vya169, Vya170, Vya171, Vya172, Vya173, Vya174, Vya175, Vya178; **P2 o P3**, Vya206; **P2**, Vya208; **P3**, Vi637, Vya194; **P4**, Vi638, Vi639, Vi640, Vi641; **M1**, Vya188, Vya191, Vya207; **M2**, Vya185, Vya187, Vya189; **M3**, Vi731, Vya176, Vya181, Vya186, Vya192; **dentición inferior decidua**, Vi681, Vi682, Vi683, Vi684, Vi686, Vi687, Vi688, Vi689, Vi690, Vi691, Vi692, Vi693, V081, Vya183, 1843M, 1844M; **mandíbulas y fragmentos mandibulares con series completas**

o casi completas, 1839M, 1840M, MNCN 47155 MNCN 47156 V080 V108 Vi 698 Vi 702 Vi 703 Vi 708 Vi 768 Vi 769 Vi 770 Vi 771, Vi 772, Vi 773, Vya156, Vya157, Vya158, Vya160, Vya161, Vya162, Vya163, Vya164, Vya165, Vya166, Vya167, Vya182, Vya209; **p2**, Vya200; **p3**, Vya199; **m1**, Vya159; **m2**, Vi 704, Vya190; **m3**, Vi 712, Vya168, Vya184; **húmeros**, V063 (completo), VYA128, VYA129, VYA130, VYA131, VYA132, VYA133, V050, V064, V065, V066, V067, Vi823, Vi824, Vi815, Vi810, Vi820, Vi817, Vi813, Vi814, Vi809, Vi816, Vi812, Vi819, Vi811, Vi821, Vi822, 1826M (epífisis distales); **radios**, V097, V098, V099, Vi797, Vi798 (completos), VYA125, VYA127, VYA150, VYA151 Vi806, Vi801, Vi808, Vi807, , VYA126, VYA134, Vi802, Vi803, Vi799, Vi800, Vi804 (epífisis distales); **magnotrapezoide**, VYA120; **unciforme**, VYA121; **escafoides**, VYA122 ; **metacarpianos III-IV**, VYA96, VYA97, VYA98, VYA99, VYA100, VYA103, VYA104, VYA105, VYA106, Vi857, Vi859, Vi860, Vi863, Vi856, Vi864, Vi858, Vi856, Vi862, Vi855, Vi861, V027, V059, V061, V062 (completos), 1824M, VYA101, Vi867, Vi871, Vi869, Vi870, Vi868, Vi866, Vi872 (epífisis proximales), 909M, VYA102, Vi873, Vi875, Vi876 (epífisis distales); **tibias**, Vi758, Vi 775, Vi 777, Vi 778, Vi 780, Vi 781, Vi 783, Vi 787, Vi 788, Vi 791, Vi 792, Vi 794, VYA140, VYA141, VYA142, V034; **calcáneos**, MNCN47152, VYA112, VYA113, V042, V043, V044, V068, V069, Vi750; **astrágalos**, MNCN47149, 1859M, VYA114, VYA115, VYA116, VYA117, V046, V047, V048, V102, V103, V104, V105, V106, Vi758, Vi760, Vi763, Vi759, Vi761, Vi756, Vi757, Vi762, VYA118; **cubonaviculares**, VYA123, VYA124, VYA153, V070, V071, V490, V093, V054, V056, Vi751, Vi752, Vi753, Vi755, Vi758; **metatarsianos III-IV**, MNCN47158, MNCN47159, MNCN47160, VYA86, VYA87, VYA88, VYA89, VYA90, VYA91, V090, V091, V092, V093, V094, V095, V096, Vi848, Vi851, V026, V028, Vi852, Vi853, Vi831, Vi834, Vi849 (completos), MNCN47083, MNCN47172, VYA92, VYA93, VYA94, VYA95, VYA152, Vi846, Vi830, Vi842, Vi841, Vi829, V100, Vi835, Vi837, Vi840, Vi832, Vi843, Vi838, Vi839, Vi845, Vi847, Vi828 (epífisis proximales), Vi838, Vi833, Vi836, Vi844 (epífisis distales); **falanges 1ª**, Vi662, Vi661, Vi660; **falanges 2ª**, V074, V075, V076, V077; **falanges 3ª**, Vi668, Vi669, Vi670.

LA PUEBLA DE VALVERDE

Fragmento cráneo, MNCN12270; **dentición superior decidua**, Pue666, Pue666bis, Pue667, Pue668, Pue669, Pue670, Pue672h, Pue672i, Pue672j, Pue672k; **DP3**, Pue672bis; **DP4**, Pue670bis; **maxilares con dentición definitiva y series completas o casi completas**, MNHNPue657, MNHNPue658, MNHNPue659, **dentición inferior decidua**, Pue678, Pue677d, Pue688, Pue689, Pue690bis; **dp2**, Pue; **dp3**, Pue; **dp4**, Pue690, **mandíbulas y fragmentos mandibulares con series completas o casi completas**, MNHNPue673, MNHNPue674, MNHNPue675, MNHNPue676, MNHNPue677, MNHNPue677bis, MNHNPue677c, MNHNPue680; **húmeros**, Pue856b, Pue856a, Pue856c, Pue856c (epífisis distales); **radios**, LPV98'-87-17DI (epífisis distal con escafoides, semilunar y piramidal en conexión), LPV98'-37-3C (diáfisis), Pue857 (epífisis proximal que articula con el húmero Pue856b), **metacarpianos III-IV**, L PV98'-87-17DI (en conexión con magnotrapezoide e unciforme), Pue859a, Pue859b, Pue859c, Pue859d (completos), Pue537, Pue843g (epífisis proximales), LPV98'-24-3C, LPV98'-75-3C, Pue859i (epífisis distales); **fémur**, MNCN54696 (epífisis proximal); **tibias**, Pue865c, Pue865d con astrágalo y maleolar, Pue865e, Pue865f (epífisis distales); **calcáneos**, Pue867a, Pue867b, Pue867c, Pue867d, Pue867f; **astrágalos**, MNCN54688, Pue866, Pue866a, Pue866b, Pue866c; **cubonaviculares**, MNCN54690, MNCN54693, Pue868; **metatarsianos III-IV**, LPV98'-199a-18D, LPV98'-259-19CS, Pue869a, Pue869b (completos), MNCN54702, Pue869c, Pue869d, Pue869e, Pue869f (epífisis proximales); **falanges 1ª**, LPV98'-57-17C, LPV98'-56-17C, Pue860a, Pue860b, Pue860c, Pue860d, Pue860e, Pue860f; **falanges 2ª**, LPV98'-57-17C, LPV98'-89-17DI, Pue861a, Pue861b, Pue861c, Pue861d, Pue861e, Pue861f; **falanges 3ª**, MNCN54699, LPV98'-55-17C, LPV98'-57-17C.

Medidas: Tablas 4.20- 4.38

YACIMIENTO	SIGLA	occipital					basioccipital				frontal				Longitud del parietal	Anchura máxima del neurocráneo	
		Anchuramastoidea máxima	Anchura máxima de los procesos yugales	Anchura máxima de los cóndilos occipitales	Anchura máxima del foramen magnum	Altura del foramen magnum	Anchura de las tuberosidades anteriores	Anchura de las tuberosidades posteriores	Longitud entre tuberosidades	Longitud condilo occipital-tuberosidades anteriores	Anchura máxima entre las órbitas (ectorbital-ectorbital)	Anchura entre los agujeros supraorbitarios	Separación interna entre núcleos óseos	Separación externa entre núcleos óseos			
SE	1921-9	120,6	106,2	67,86	24,67	25,97	38,75	32,15	38,77					61,78	135,3		86,44
LPV	MNCN12270	114		66,19		24,36	*28,84	32,02	50,98	74,68					135,5		93,7
FP1	FP1-2001-0094	118,6		63,34	25,23	26,7		35,07	41,37	65,91				56,28	134		*87,86
FP1	FP1-2001-0164												62,66	54,38	120,1	44,39	
FP1	FP1-2002-1393										148,8			53,02	116		
FP1	FP1-2001-0357													62,81	113,3		
FP1	FP1-2002-1452	*106,42		63,51	20,82	24,28			42,62	68,85				56,39	117,8	*45,02	*89,82
FP1	FP1-2007-3084	*113,40	101,1	*66,59	22,8	26,57	30,55	35,69	41,24	69,22			55,76	51,03	115,5	*32,22	
FP1	FP1-2001-0570												50,96	*44,06	114,3		
FP1	FP1-2007-3042						32,54		42,46					49,26	117,2		

Tabla 4.20: Medidas craneales (en mm) de *Gazellospira torticornis*. Las medidas del occipital y del frontal de los ejemplares FP1-2001-0094, FP1-2001-0164, FP1-2002-1393 y FP1-2001-0357 han sido tomada de Garrido, 2008a. Las dimensiones señalados con (*) pueden presentar ligeras variaciones porque el ejemplar puede estar un poco roto o deformado. SE, Senèze, LPV, La Puebla de Valverde y FP1 Fonelas P-1.

Dentición superior	LP2-P4				LP2-M3				%P2-P4/P2-M3			
	N	med	min	max	N	med	min	max	N	med	min	max
Villarroya	9	34,66	33,1	35,56	3	97,92	96,88	98,75	3	35,13	34,62	36,01
La Puebla	2	36,51	36,39	36,63	2	98,93	97,57	100,3	2	36,91	36,52	37,3
Fonelas P-1	12	34,2	32,32	36,08	11	91,46	88,42	94,51	11	37,25	34	40,77
Kuruksai	1	36			3	96,3	94	98	3	37,3	37	38
Dentición inferior	Lp2-p4				Lp2-m3				%p2-p4/p2-m3			
	N	med	min	max	N	med	min	max	N	med	min	max
Villarroya	7	35,7	34,74	36,66	3	102,8	98,48	107,2	3	34,01	33,52	34,76
La Puebla	5	33,34	31,07	35,61	5	97,85	91,85	103,8	5	34,07	33,61	34,91
Fonelas P-1	14	33,25	32,06	34,44	10	97,51	93,79	101,2	10	34,5	32,41	36,34
Kuruksai	3	32,6	32	33	3	100	99	100	3	32,3	32	33

Tabla 4.21: Comparación de las dimensiones (en mm) de la dentición *Gazellospira torticornis* de los yacimientos españoles y *Gazellospira gromovae* de Asia.

YACIMIENTO	SIGLA	DAP	DT	DT/DAP*100
Villarroya	1008M d	48,47	46,87	96,70
	1008M i		50,65	
	1860M d	41,26	39,62	96,03
	*MNCN-47163	35,51	29,3	82,51
	MNCN-47166	44,55	53,21	119,44
	*MNCN-47167	38,31	38,65	100,89
Senèze	1921-9 d	42,59	37,8	88,75
	1921-9 i	41,53	37,65	90,66
Le Coupet	COU-101	46,4	36,75	79,20
Fonelas P-1	FP1-2001-0094 d	38,42	39,67	103,25
	FP1-2001-0094 i	39,52	39,32	99,49
	FP1-2001-0164 d	37,96	32,42	85,41
	FP1-2001-0164 i	38,08	34,33	90,15
	FP1-2002-1393 i	35,61	35,86	100,70
	FP1-2002-1393 d	35,88	35,38	98,61
	FP1-2001-0357 i	35,88	29,51	82,25
	FP1-2001-0357 d	34,56	29,25	84,64
	FP1-2002-1452 d	37,28	34,19	91,71
	FP1-2002-1452 i		35,88	
	FP1-2007-3084 d	32,89	34,94	106,23
	FP1-2007-3084 i	32,34	36,49	112,83
	FP1-2001-0570 d	39,44	39,14	99,24
	FP1-2001-0570 i	38,72	37,87	97,80
	FP1-2007-3042 d		37,95	
FP1-2007-3042 i	35,01	36,1	103,11	
Huélogo	MNCN-13250	37,86	38,5	101,69
La Puebla de Valverde	MNCN12270 d	46,11	43,6	94,56
	MNCN12270 i	45,93	42,87	93,34

Tabla 4.22: Dimensiones (en mm) de los núcleos óseos de *Gazellospira torticornis*. DAP, diámetro antero posterior, DT, diámetro transversal. Las medidas señaladas en cursiva proceden de Garrido, 2008a, que señala que las medidas de los ejemplares MNCN-47163 y MNCN-47167 podrían verse ligeramente modificadas, ya que en estos ejemplares los núcleos óseos no se encuentran unidos al frontal, aunque se suponen dimensiones basales.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	DESASTE	dp2			dp3			dp4			m1				m2															
				AO	LO	H	AB	LO	H	AB	LO	H	AO1	AO2	LO	H	AO1	AO2	LO	H												
																					AO	LO	H	AO1	AO2	LO	H	AO1	AO2	LO	H	
Villarroya	1843M	I		4,89	9	6,99	6,34	11,95	6,54	9,4	22,02	10,86	8,46	8,17	19,77	22,21																
	1844M	I								9,3	23,78	13,76	9,14	8,51	20,73	16,42																
	Vi 681	D		5,29	8,55	6,92																										
	Vi 682	D					6,65	11,84	4,86	9,98	20,72		9,75	9,16	19,83	13,27							9,04	9,48	23,5	16,94						
	Vi 683	D								9,69	25,62	13,78	8,44	8,36	21,41	15,36																
	Vi 684	D					6,55	13,97	8,28	8,78	*24,16	14,25	8,94	8,24	21,53	14,87																
	Vi 686	I								9,61	25,2	13,52	8,45	7,99	20,87	12,87																
	Vi 687	D								9,66	25,72	13,94																				
	Vi 688	D								9,78	25,38	13,63	8,67	9,12	23,25	16,04																
	Vi 689	I					6,49	12,76	7,64	9,35	24,74	13,65																				
	Vi 690	I					6,46	13,12		9,97	25,23	12,41																				
	Vi 691	D								9,41	21,7	10,64																				
	Vi 692	I								9,55	24,43	13,47																				
	Vi 693	I					6,43	13,57	8,82																							
V081	I			5,28	8,49	7,12	7,11	13,21	7,6	9,79	23,44	13,45	9,01	8,87	20,48	19,69																
Vva183	D	1							9,27	24,74	15,1	8,19	7,02	20,74	12,06																	
La Puebla de Valverde	Pue678	D		4,47	7,75	7,12	6,3	12,08	6,45	8,88	20,32	9,55	8,59	8,15	17,91							8,42	8,31	21,18	34,28							
	Pue678	I		4,57	7,77	7,15	5,95	12,52	7,11	8,96	20,67		8,4	8,4	17,95							8,51	8,44	22,17	34,52							
	Pue677d	D					6,25	11,77	7,08																							
	Pue688	I		4,9	8,44	7,59	6,25	11,52	8,36	8,75	22,73	14,59																				
	Pue689	D					6,33	12,7	7,42	9,04	24,34	15,2																				
	Pue690bis	D		5,01	8,61	7,55	6,4	12,59	7,15	8,7	24,71	14,53																				
	Pue690	D					6,39	12,55	7,99																							
Pue	D			4,47	8,28	7,46																										
Pue	I																															

Tabla 4.25: Dimensiones (en mm) de la dentición inferior decidual de *Gazellospira torticornis*.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	DESASTE	AISLADOS	p2			p3			p4			m1			m2			m3			L			Mandibula		I					
					AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AO1	AO2	AO3	LO	H	AO1	AO2	AO3	LO	H	p2-p4		m1-m3	p2-m3	H-p2	H-m3	p2-foram
Villaroya	1839M	I 2 inc	9,66	5,58	9,72	9,86	7,29	6,95	12,36	9,48	7,88	14,45	10,57	10,25	10,93	11,77	11,54	23,24	17,07	11,13	10,83	5,7	31,81	18,97	35,37	71,18	104,8	21,21		33,75			
	1840M	I 2 inc	9	5,73	10,52	9	6,91	6,7	12,17	8,73	8,13	14,55	9,59	10,59	11,39	11,79	10,97	21,67	15,5	11,34	10,4	5,84	30,05	17,82	35,5	67,16	102,1	24,49		34,76			
	MNCN 47156	D 3 inc		7,35	7,06	11,4	7,35	7,06	11,4	6,94	8,76	13,97	7,11	10,63	11,44	11,95	11,59	21,08	12,06	11,58	10,92	5,75	30,84	16,72		66,86		21,52					
	V108	D 3 inc		7,17	7,04	11,83	7,65	9,28	9,74	13,26	7,67	13,26	7,67	10,31	11,76	12,09	12,49	23,24	12,58	12	12,1	6,28	31,79	20,17		68,75							
	V1080	I 1 inc		6,78	6,21	12,98	11,93	8,4	7,45	14,85	12,77	10,07	9,93	18,11	13,15	10,08	9,82	22,43	15,23	9,31	9,04	4,73	29,8	32,58									
	V1698	I 2 inc		7,93	7,55	11,81	9,79	9,27	8,83	13,19	7,44			10,45	10,23	20,04	17,65	11,45	10,76	11,24	10,65	5,12	31,32	19,24									
	V1702	I 2 inc																															
	V1703	D 2 inc																															
	V1704	I 2 si																															
	V1708	I 2 inc		5,95	9,94	9,51	8,37	7	12,44	10,31	8,58	13,76	11,26	10,45	10,23	20,04	17,65	11,45	10,76	11,24	10,65	5,12	31,32	19,24									
	V1712	I 2 inc																															
	V1768	D 2 inc																															
	V1769	D 2 inc																															
	V1770	I 2 inc		5,67	5,74	9,53	8,28	7,34	6,3	12,3	9,21	8,14	13,21	10,18	10,99	11,48	8,9	12,5	12,37	22,73	13,49	9,57	32,81	39									
	V1771	I 2 inc																															
	V1773	D 2 inc		6,21	5,92	10,01	9,04	7,4	7,18	13,46	7,93	8,57	8,52	14,3	8,21	10,26	11,45	11,35	11,57	22,29	17,4	10,73	10,48	16,29									
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															
	V1773	D 3 inc																															

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L funcional	DT min dia	DAP min dia	DT dis	DAP dis	L condilo humeral	L surco medio	L capitulum		
Villarroya	VYA128	D	H	199,99	23,94	28,46	46,3	38,88	30,02	23,06	22,28		
	VYA129	D	H		26,66	32,23	46,81	37,82	29,58	21,67	21,69		
	VYA130	D	M		26,66	32,23	54,16	43,37	34,36	24,63	25,17		
	VYA131	D	M		26,66	32,23	51,11	43,29	34,28	24,11	23,86		
	VYA132	D	M		26,66	32,23	49,16	41	33,47	24,14	23,63		
	VYA133	I	M		26,66	32,23	50,8	41,63	33,49	23,61			
	V050	I	H		21,74	27,63	41,87	37,55					
	V063	I	M		26,19	31,57	49,42	43,8	34,35	25,63	25,1		
	V064	D	M		28,76	34,15	*53,26	*43,08	33,27	24,4	26,01		
	V065	D	M		28,05	34,39	50,56	43,15	33,56	24,36	27,92		
	V066	I	M		27,56	33,16	51,29	45,04	36	25,25			
	V067	D	M		26,07	32,37	50,22	43,41	33,61	23,9	23,85		
	Vi 809	D	M		21,72	26,67	44,51	38,45			24,77		
	Vi 810	D	H				44,19	41,03	30,69	22,46	24,89		
	Vi 811	I	H				49,43	46,55	34,46	24,96	25,7		
	Vi 812	I	M				51,84			22,23	23,56		
	Vi 813	D	H				44,33	29,17	29,75	21,89	21,46		
	Vi 814	I	H				23,31	29,17	44,33	29,75	21,89		
	Vi 816	D	M				26,45	32,45	51,56	44,22	32,59	24,53	
	Vi 817	D	M						53,05	44,54	34,68	24,91	
	Vi 819	D	M				26,88	31,25	50,58	42	32,61	24,66	
	Vi 820	I	H						46,47	44,4	33,24	23,24	
	Vi 821	I	H						44,41	38,03	29,63	22,29	
	Vi 822	I	M						49,86	44,17	33,01	24,61	
	Vi 823	I	H				26,36	33,48	46,81	42	31,63	22,82	
	Vi 824	D	H						42,95	35,93	29,18	21,79	
	1826M	I	H						43,45	38,53			
	La Puebla de Valverde	Pue 856b	I		M				*48,36	43,28	33,74	22,76	
		Pue 856a	I		H				47,85		30,57	22,99	25,06
		Pue 856c	D		H					*41,89	*31,74	23,02	25,51
Pue 856c		I	H				46,14	40,2	31,72	23,02			
Fonelas P-1	FP1/2001 H3 92	-	-				44,07	38,38	29,96	20,93	24,4		
	FP1/2001 G3iE220	-	-		23,57		44,35	38,27	28,02	20,23	23,88		
	FP1/2001 362	-	-					37,96	29,42	19,87			
	FP1/2001 296	-	-				44,57		27,15	19,46	23,82		
	FP1/2001 126	-	-				43,1			19,9	25,1		
	FP1/2001 1419	-	-				42,57	39,64					

Tabla 4.27: Dimensiones (en mm) del húmero de *Gazellospira torticornis*.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis	DAP lat prox	DAP fac capitulo del humero	DT prox superficie articular
Villarroya	VYA125	D	M	~263	32,01	19,59	52,3	25,94	44,54	30,62	25,94	21,35	48,04
	VYA126	I	M		33,01	20,44			46,5	33,89			
	VYA127	D	H		26	16,85	45,82	23,69			22,48	19,22	41,91
	VYA134	D	M		30,15	20,57			46,23	32,63			
	VYA150	I	H		25,92	16,03	47,87	23,91			23,87	19,07	44,29
	VYA151	D	M		31,98	19,83	52,28	26,16				22,21	47,57
	V097	I	H	254,59	30,66	17,64	49,66		43,76	30,25	24,07	20,58	46,25
	V098	I	M	257,46	29,91	19,01	52,84		45,37	32,15	26,23	21,59	48,07
	V099	D	H	252,07	31,35	18,61	47,98		44,29	30,37	24,8		
	Vi 797	I	M	263,21	31,67	18,92	55,19		46,24	32,62	26,36	20,75	47,7
	Vi 798	D	M	251,96	31,18	20,68	52,24			34,44	25,95	21,46	46,7
	Vi 799	D	M						47,34	33,53			
	Vi 800	D	M						45,68	33,56			
	Vi 801	I	H				50,11				24,9		47,7
	Vi 802	I	H						39,24	27,9			
	Vi 803	I	M						45,79	33,21			
	Vi 804	D	H						40,8	28,31			
	Vi 806	D	*M								27,86		50,87
	Vi 807	D	M					54,7			26,78	21,45	50,11
	Vi 808	I	*M								24,75		48,24
1826M	I	*H					47,34						43,32
La Puebla de Valverde	LPV98'-37-3C		H		26,57	16,05							
	LPV98'-87-17DI	D	H		26,22	17,4			39,99	28,06			
	Pue 857	I	H								25,25		45,65

Tabla 4.28: Dimensiones (en mm) del radio de *Gazellospira torticornis*. En la columna sexo, (*M), indica que el sexo ha sido determinado mediante análisis discriminantes incluyendo las variables DAP lat prox y DT prox superficie articular obteniendo un porcentaje de clasificación de 100%, y para *H, el sexo ha sido determinado mediante un análisis discriminante con las variables DT prox y DTprox superficie articular con un porcentaje de clasificación del 100%.

ELEMENTO	YACIMIENTO	SIGLA	DAP	DT ant	DT post	H ant	H post
Magnotrapezoide	Villarroya	VYA120	26,77	23,6	26,46	12,05	16,38
	La Puebla de Valverde	LPV98'-87-17DI	22,97	21,02	19,83	10,99	
	Senèze	FSL 16899	23,07	21,17	21,8	10,96	13,71
Unciforme	Villarroya	VYA120	25,59	17,27	18,49	14,43	15,72
	La Puebla de Valverde	LPV98'-87-17DI	18,02			12,94	
	Senèze	FSL 16899	20,77	15,98	-16,13	13,52	14,79
Escafoides	Villarroya	VYA122	25,15	14,7		19,75	
	La Puebla de Valverde	LPV98'-87-17DI	24,91	-14		*19,28	
	Senèze	FSL 16899	26,29	14,99		19	
Semilunar	La Puebla de Valverde	LPV98'-87-17DI	23,26			18,37	

Tabla 4.29: Dimensiones (en mm) de los huesos carpales de *Gazellospira torticornis*.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L min	DT min dia	DAP min dia	DT prox tot	DAP prox tot	DT faceta magnotrapezoide	DT de la faceta unciforme	DTdis sup	DT dis	DAP dis	
Villarroya	909M		M									38,04	39,03	27,12	
	1824M	I	M			22,5	24,15	36,78	26,78	22,8	12,9				
	VYA96	D	M	247,88	246,56	24,23	23,12	38,52	27,74	24,56	14,45	37,55	36,82	27,04	
	VYA97	I	M	247,23	245,48	24,62	25,64	39,76	29,3	27,23	15,42	40,2	40,35	27,35	
	VYA98	D	M	234,61	231,35	23,3	24	39,49	28,8	24,16	15,24	37,02	38,11		
	VYA99	I	M	242,29	238,79	23,59	21,81	37,79	28,25	23,42	13,98	37,41	36,85	25,51	
	VYA100	I	M	254,84		26,12	24,75		30,23			38,53	39,96	29,05	
	VYA101	D	M			22,69	24,38	38,48	29,78						
	VYA102		M									36,4	37,52	25,9	
	VYA103	D	H	236,96	233,84	20,13	21,31	35,19	24,88	22,97	12,92	33,11	33,04	24,85	
	VYA104	I	H	235,98	233,35	21,44	22,06	35,14	25,2	24,41	11,39	34,17	34,97	23,74	
	VYA105	I	H	232,19	230,18	19,85	19,22	35,16	24,07	23,02	12,73	32,36	32,35	23,63	
	VYA106	I	H	230,05	228,46	20,14	19,61	35	25,15	22,84	13,35	31,11	31,99	23,77	
	Vi 859	I	H	239,45	236,96	20,92	21,04	33,89	25,5	22,14	12,71	32,22	33,45	25,37	
	Vi 857	I	H	237,38	235,38	21	19,15		24,28	23,02		32,52	33,97	*23,94	
	Vi 860	I	H	229,79	229,22	19,24	18,81	35,4	23,41	21,87	12,39			24,19	
	Vi 863	D	H	234,34	232,62	21,12	22,6	35,69	26,18	22,63	13,21				
	Vi 856	I	M	237,95	236,28	24,36	20,48	39,55	28,15	25,52	13,97				
	Vi 864	D	M	241,91				38,54	28,09	23,99	14,45				
	Vi 858	D	M			25,22	22,59	40,08	28,54	26,41	12,14				
	Vi 856	D	M	*247,32		24,22	23,57	41,97	28,61				39,73	*27,33	
	Vi 862	I	M	*231,23	*229,69			36,95	27,55	23,74	13,77	38,35	36,7	25,83	
	Vi 855	D	M	*241								37,92	37,4	26,05	
	Vi 861	D	M	247,6	245,52	23,93	21,8	41,9	29,49	27,07	14,86			27,28	
	Vi 867	D	H					33,98	24,61	21,72	12,07				
	Vi 871	D	M							23,38	15,34				
	Vi 869	I	H					32,84	23,5	25,1	8,53				
	Vi 870	I	H			19,39	19,01	34,28	24,69	23,69	12,23				
	Vi 868	I	M			21,73	21,59	37,35	26,72	24,22	14,19				
	Vi 866	D	M			24,55	22,16	37,9	27,06	27,48	11,8				
	Vi 872	D	M			23,09	22,43	40,61	28,86						
	Vi 873	M	M			24,56	23,19	38,23	27,76	25,69	13,08				
	Vi 875	M	M									38,16	36,85	26,46	
	Vi 876	M	M									38,3	38,99	27,18	
	V027	D	M	*246,7	*244,32	21,79	22,87	38,18	28,56	24,17	13,04			26,03	
	V059	I	M	247,21	244,48	24,17	22,65	40,05	28,31	27,23	16,07			27,4	
	V061	I	M	238,79	237,2	22,79	22,98	39,52	30,2	24,83	15,06	37,69	*37,88	26,18	
	V062	D	M	*245,85	*243,76			38,58	27,6	24,82	13,79	37,38	*37,28	26,51	
	V062	D	M	*252,39	*248,67			40,39	29,34	26,37	12,92				
	La Puebla de Valverde	LPV98'-24-3C		H									32,32	32,19	23,35
		LPV98'-75-3C		H	>210		*20,05	*19,26	33,73	22,17	19,65	12,19	31,91	32,12	22,85
		LPV98'-87-17DI	D	M	226,78	224,24	20,19	21,74	33,96	25,29			30,36	33,39	22,68
		Pue 537	I	M			22,91	22,51	36,73	27,67	23,24	13,21			
Pue 843g		I	M				41,08	*27,27	23,56	15,75					
Pue 859a		I	H	226,87	223,8	18,57	18,62		25,34	11,24	33,02	33,14	23,19		
Pue 859b		D	H	228,75	226,4			33,16	22,92					22,52	
Pue 859c		D	H	220,7	218,19	21,78	21,42	35,36	24,55	22,85	12,54	33,15	33,96	23,69	
Pue 859d		I	H	224,23	221,73	22,09	20,93	36,04				35,91			
Pue 859i		H									34,81	35,2			
Senèze	FSL 210827		H	230		20,26	20,23	33,3	25,69	21,78	12,23	35,01	34,19	23,1	

Tabla 4.30: Dimensiones (en mm) de los metacarpianos III-IV de *Gazellospira torticornis*.

YACIMIENTO	SIGLA	L total	L funcional	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis
Villarroya	Vi 758			28,7	24,63			40,67	32,6
	Vi 775							31,03	
	Vi 777							31,95	
	Vi 778							29,03	
	Vi 780							32,29	
	Vi 781							27,57	
	Vi 783							30,32	
	Vi 787							*40,31	
	Vi 788							30,75	
	Vi 791							30,18	
	Vi 792			28,92					
	Vi 794			37,2	34,4				
	VYA140			26,95	23,63	38,4		29,83	
	VYA141			24,41	21,32	38,07		28,42	
	VYA142					39,24		32,17	
V034					39,81		32,51		
					41,77		32,51		
La Puebla de Valverde	Pue 865a Pue 865b Pue 865e	344,3	329,4	26,57	21,61	69,07	76,49	39,22 *38,05 41,36	32,59 32,35 33,53

Tabla 4.31: Dimensiones (en mm) de la tibia de *Gazellospira torticornis*.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L sustentaculum	DT sustentaculum	DT tuber	DAP tuber	DT min cuerpo	DAP min cuerpo	DAP max
Villarroya	MNCN 47152		M?			26,96				22,18	34,7
	VYA112	I	M?	105,72	79,46	34,23	24,81	27,73	18,02	28,19	41,67
	VYA113	I	M?	104,65	76,66	32,04	25,31	28,17	16,25	27,97	40,38
	V042	I	M?	*103,45	71,69		24,46	27,11	15,04	27,4	
	V043	D	M?	*103,48	70,42	31,66	23,85	27,92	15,56	28,52	
	V044	D	M?	*103	70,75		25,11	27,91	16,49	26,87	
	V068	I	M?	101,67	72,18		25,42	25,64			39,99
	V069	D	M?	*105,1	72,66	31,29	25,97	28,38			
	Vi 750	I	M?	100,83	69,48			26,15			38,32
	La Puebla de Valverde	Pue 867a Pue 867b Pue 867c Pue 867d Pue 867f	I I D D D	M M M H H	98,56 97,93 *102,64 88,1	67,24 68,21 *71,98 60,43	29,64 29,95	23,32 24,06 23,96 21,36	27,05 27,89 29,4 24,47	15,1 14,3 14,77 12,21	26,61 25,58 14,77 23,91
		D	H		61,88		20,22	23,21	11,75	22,44	

Tabla 4.32: Dimensiones (en mm) del calcáneo de *Gazellospira torticornis*. El sexo ha sido estimado en base a los gráficos de dispersión del DT tuber frente al DAP del tuber y del DAP min del cuerpo frente al DT min cuerpo (ver Figura 15, gráficos A y B).

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	LT (lateral)	L medial	L min	DT articulación prox	DT prox	DAP max	DT min	DT dis
Villarroya	MNCN 47149	I				39,54			27,7		29,63
	1859M	D	M	47,08	45,08	38,35	29,87	31,7	28,4	24,49	28,28
	VYA114	D	M		44,57		29,6	31,82			
	VYA115	I	M	49,96	46,69	40,42	31,53	33,77	29,63	27,79	29,65
	VYA116	I	M	47,57	44,39	38,78	30,23	30,38	29,95	26,12	29,72
	VYA117	I	H	44,23	41,73	36,14	26,83	28,7	26,19	24,48	27,5
	V046	I	M	49,78	46,18	39,5	30,72	31,98	28,64	26,45	30,17
	V047	D	M		45,35	39,02			28,2		29,06
	V048	I	H		43,68				26,98	25,99	27,42
	V102	I	M	48,02	44,94	39,25	28,87	29,47	29,72	26,73	29,01
	V103	I	M	46,83	44,1	38,42	30,35	32		25,9	29,32
	V104	I	H	44,07	41,07	36,01	26,7	27,46	25,42	23,46	26,21
	V105	I	M	47,07	44,08	38,07	28,77	30,08	28,2	26,31	28,13
	V106	D	M	48,05	44,6	38,32	31,37		28,6	26,28	28,58
	Vi 756	I	H	43,36					24,52		25,82
	Vi 757	I	M	48,38	45,39	39,08	30,75		28,62		
	Vi 758	I	M	47,41	44,18	38,55	29,03				28,75
	Vi 759	I									30
	Vi 760	I	M	47,18	45,57	38,24	29,41	31,29	27,84	26,29	28,67
	Vi 761	I	M	47,73	44,11	39,03	29,68	30,2	27,52		28,82
	Vi 762	I	H		42,4	36,71			*25,83	24,4	26,04
	Vi 763	D	M	48,06	45,5	39,65			27,21	27	28,96
	La Puebla de Valverde	MNCN54688	I		46,7	43,47	37,51	29,5	30,49	25,88	24
Pue 866	I	M		41,82				27,56			
Pue 866a	I	M		42,26	36,41	30,21		26,79	24,58	27,2	
Pue 866b	I	H	40,85	37,8	32,51	25,68		23,39	21,77	25,52	
Pue 866c	D	M								26,27	
Senèze	FSL 210776			44,06	41,79	34,96	27,88	29,22	26	26,29	27,59

Tabla 4.33: Dimensiones (en mm) del astrágalo de *Gazellospira torticornis*.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	DAP	DT	H post cuboides	H post navicular	H ant cuboides
Villarroya	VYA114	D	2	33,79	38,51			
	VYA118	I	3	31,86	35,24	24,69	26,97	17,76
	VYA123	I	1	35,83	40,13	24,31	26,61	12,38
	VYA124	D	1	35,7	38,47	25,51	24,85	12,16
	VYA153	I	1	36,02	38,07	25,12	23,92	13,17
	V070	D	2	34,22	38,91	28,21	25,41	17,18
	V071	D	2	33,72	38,61	27,52	26,15	19,67
	V490	I	2	33,88	39,61	29,32	26,4	18,12
	v093	D	2	34,29	37,9	27,28		19,74
	V054	D	3	29,65	34,13			
	V056	I	3	29,63	33,35			
	Vi 752	D	1	38,75	41,87	27,71	27,83	19
	Vi 753	D	2	34,2	37,8	24,71	22,93	16,98
	Vi 755	D	1	35,94	36,52	25,67	26,23	17,99
	La Puebla de Valverde	MNCN 54690	I	2	33,79	37,99	24,2	22,65
MNCN 54693		D			36,76	23,64		
Pue868		I	3	32,02	35,95	24,45	23,47	16,68

Tabla 4.34: Dimensiones (en mm) del cubonavicular de *Gazellospira torticornis*. El sexo ha sido estimado en base al gráfico de dispersión del DT frente al DAP (ver Figura 15, gráfico C).

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L min	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis sup	DT dis	DAP dis
Villarroya	MNCN 47083		H			18,87	26,25	31,37	34,13			
	MNCN 47158		H	255,12		19,62	23,02	30,07	33,66	34,13	36,84	26,89
	MNCN 47159		M	273,43		21,14	30,98	36,42	33,66	30,2	34,74	24,33
	MNCN 47160		H			17,93	23,05	*35,31	*36,71	36,03	38,12	*25,03
	MNCN 47172		H			20,74	23,27	33,13	34,2			*23,96
	VYA86	I	H	258	252,87	20,74	23,27	33,13	34,2	33,82	34,64	24,44
	VYA87	I	M	256	250,57	20,72	25,96	36,41	37,22		37,67	26,58
	VYA88	I	M	281,36	275,77	21,69	28,74	36,28	37,06	34,41	37,78	27,06
	VYA89	D	M	259,22	23,34	26,21	35,92	34,82	35,38	35,38	37,22	26,51
	VYA90	D	M	264,25	259,45	21,03	24,1	34,65	35,8	32,38	36,54	26,41
	VYA91	D	M	268,68	263,73	21,13	29,25	35,66	*37,3		37,3	26,87
	VYA92	D	M					37,04	39,1			
	VYA93	D	H	-239		18,82	23,52	29,95	33,67			
	VYA94	I	H			18,21	23,07	29,99	34,11			
	VYA95	I	H			18,93	24,34	30,21	34,15			
	VYA152	I	H			18,98	25,85	31,4	34,03			
	V026	I	M	263,26		21,08	25,61	34,69	39,17			
	V028	I	H	251,5		19,23	22,71	31,42	33,68	34,56	34,78	24,32
	V090	I	M	269,94		23,41	27,22	37,46	39,76	38,05	39,33	27,74
	V091	I	*M	259,49		20,55	25,93	35,45	36,97	35,2	38,16	25,96
	V092	D	M	260,47		23,69	27,03	34,29	36,74	36,74	36,92	26,47
	V093	D	M	276,18				35,46	38,47	34,93	37,81	26,89
	V094	D	M	257,65		21,33	26,07	34,19	37,19	33,56	36,8	26,56
	V095	I	M	261,19				*37,01	37,29	37,29	37,63	25,75
	V096	I	M	273,14		21,29	27,65	34,19	37,09			
	V100	I	M					37,61	37,99			
	Vi 829	D	H					32,94	36,71			
	Vi 830	D	M			21,44	26,73	35,19	37,43			
	Vi 831	D	M			23,03	26,05	38,94	38,31	37,7	39,58	28,11
	Vi 832	I	H			17,81	21,23	30,24	31,06			
	Vi 835	I	H					32,91	35,92			
	Vi 836	I	H							36,26	36,41	26,38
	Vi 837	D	H					30,34	34,25			
	Vi 838	D	H							37,73	38,44	25,9
	Vi 840	I	H			20,02	23,84	32,06	34,3			
	Vi 841	I	M			20,26	26,03	34,54	38,03			
	Vi 842	I	*M			21,01	24,28	35,29	36,17			
	Vi 843	I	H					32,34	33,39			
	Vi 846	D	M			21,39	26,69	35,13	37,96			
	Vi 848	I	M	272,32		21,2	26,5	34,8	36,74	32,93	37,21	27,36
Vi 850	I	H	251,67		18,83	25,15	32,75	34,66				
Vi 851	I	M	278,04		21,83	25,26	34,85	37,36			24,03	
Vi 852	D	M	*252,27		21,65	25,39	32,61	35,6	33,13	35,37	24,86	
Vi 853	D	*H			19,02	22,72	32,25	33,92				
La Puebla de Valverde	LPV98'-199-18D	I	*M	242	239	20,72	25,76	33,59	36,15	>32,6		26,82
	LPV98'-259-19CS	D						*30,12	*31,06	*31,72		23,35
	MNCN 54702	I	M					37,51	36,02			
	Pue 869a	D	H	228,84		17,12	20,29	28,03	30,66	30,69	31,38	
	Pue 869b	I		243,4						30,73	34,4	24
	Pue 869c	D	H			19,65	25,06	30,51	33,05			
	Pue 869d	I	M					34,11	38,53			
	Pue 869e	I	H					31,21	33,1			
Pue 869f	I	*H					31,66	35,64				
Senèze	FSL 210827		H	247		18,86	22,7	30,47	34,48	30,5	33,48	24,27

Tabla 4.35: Dimensiones (en mm) de los metatarsianos III-IV de *Gazellospira torticornis*. * El sexo se ha determinado mediante análisis discriminantes incluyendo 1) las variables DT min dia, DAP min dia, DT prox y DAP prox obteniendo un porcentaje de clasificación correcta del 100% y del 96,4% mediante validación cruzada, 2) con las variables DT min dia y DAP min dia, un porcentaje de clasificación correcta del 94,7%, donde los ejemplares Vi852 y Vi829 han resultado incorrectamente clasificados, con lo que la asignación sexual de estos ejemplares no es tan clara 3) con las variables DT prox y DAP prox, un porcentaje de clasificación correcta del 100% y del 96,9% mediante validación cruzada.

YACIMIENTO	SIGLA	L max	DT prox	DAP prox	DT dia	DAP dia	DT dis	DAP dis
Villarroya	Vi 662	55,34	19,94	22,79	13,78	16,21	16,35	14,44
	Vi 661				13,73	17,02	16,88	15,52
	Vi 660	56,64			11,56	13,97	13,29	12,7
La Puebla de Valverde	Pue 860a	57,07	18,6	24,43	13,85	17,66	15,46	14,36
	Pue 860b	57,14	18,5	23,01	15,54	17,33	15,99	15,43
	Pue 860c	52,13	16,33	21,91	13,08	15,91	14,73	14,03
	Pue 860d		17,54	21,97	13,49	16,17	15,51	13,43
	Pue 860e				15,34	14,14		
	Pue 860f				12,95	14,81	14,72	14,44

Tabla 4.36: Dimensiones (en mm) de la primera falange de *Gazellospira torticornis*.

YACIMIENTO	SIGLA	L max	DT prox	DAP prox	DT dia	DAP dia	DT dis	DAP dis
Villarroya	V074	32,37	17,6	21,66	13,43	12,4	15,18	16,28
	V075	33,18	16,23	20,35	12,62	12,47	14,52	15,92
	V076	32,15	17,64	20,52	12,67	12,83	13,56	15,84
	V077	33,51	17,63	20,85	13,7	14,62	16,06	17,24
La Puebla de Valverde	LPV98'-57-17C	29,05	15,99	19,63	11,35	13,58	13,87	16,54
	LPV98'-89-17DI	29,18	15,07	19,05	11,25	13,93	14,39	16,39
	Pue 861a	31,08	16,07	20,42	12,38	12,74	12,86	15,94
	Pue 861b		16,44	20,27	12,39	13,97	13,8	16,61
	Pue 861c	31,22	17,53	19,08	11,62	12,88	12,88	15,68
	Pue 861d	29,49	15,97	19,9	12,37	13,74	14,92	16,48
	Pue 861e	29,52	15,28	18,46	11,39	11,64	11,84	15,13
	Pue 861f						13,53	16,91

Tabla 4.37: Dimensiones (en mm) de la segunda falange de *Gazellospira torticornis*.

YACIMIENTO	SIGLA	LT	L ant	DAP prox total	DT prox funcional	DAP prox funcional
Villarroya	Vi 669	39,48	32,13	26,46	13,34	17,47
	Vi 668	35,04	29,68	25,3	11,46	
	Vi 670	36,22	29,96		12,7	15,56
La Puebla de Valverde	MNCN 54699	*29,62			*11,62	
	LPV98'-55-17C	38,28	30,06	26,32	*13,11	17,77
	LPV98'-57-17C	37,33	29,2	26,24	*12,39	17,55

Tabla 4.38: Dimensiones (en mm) de la tercera falange de *Gazellospira torticornis*.

DESCRIPCIÓN:

Núcleos óseos y cráneo (lámina 8; tablas 4.20 y 4.22)

El material craneal procedente del yacimiento de Villarroya es algo más abundante que el de La Puebla de Valverde, pero sin embargo es muy escaso en comparación con el número de elementos dentales y postcraneales que han sido recuperados. En el IGME se conserva un fragmento de cráneo con núcleos óseos (1008M) y un fragmento de núcleo óseo derecho (1860M). En ambas piezas los núcleos óseos son divergentes estando inclinados hacia atrás. Estos apéndices craneales presentan una quilla bien marcada que comienza en la parte basal postero-externa del núcleo óseo trazando una torsión heterónima. Los ejemplares estudiados no presentan el núcleo óseo completo, pero en parte preservada, la quilla llega a dar una vuelta

completa. Toda la superficie se encuentra recorrida por estrías. La sección basal es subcircular y se comprime hacia el ápice, mostrando una sección ovalada. En el ejemplar que preserva parte del cráneo, se observa que existe una ligera elevación intercornual en la sutura interfrontal y una sutura frontoparietal con morfología de ω .

En el museo de Paris están depositados algunos fragmentos de cuernos. El ejemplar V088 es un fragmento de núcleo óseo izquierdo mucho más robusto que los del ejemplar 1921-9 de Senèze, con un DAP 45,54 mm y un DT aproximado de 39,15 mm. Se observan dos quillas, donde la secundaria que es más suave comienza a algunos centímetros de la base del núcleo óseo. V089 son dos fragmentos de núcleos óseos mal preservados, por lo que no se han dado sus dimensiones, sin embargo hemos observado que también son algo más robustos que el ejemplar de Senèze.

De La Puebla de Valverde, tan solo existe una pieza, con lo que no se conoce la variabilidad intraespecífica de los elementos craneales de *Gazellospira* en este yacimiento. Este ejemplar se trata de un fragmento posterior de cráneo con los núcleos óseos parcialmente completos, donde el izquierdo está casi integro mientras que del derecho solo se preserva 1/3 de la parte basal. Aparentemente, no se observa ninguna deformación. Los núcleos óseos se encuentran insertados justo encima de las órbitas y son bastante divergentes (con un ángulo de $97,7^\circ$ en su parte basal) y en vista anterior se incurvan fuertemente hacia el exterior. Estos también presentan dos quillas igual de prominentes y una sección basal que pasa de subcircular a ovalada. El ángulo que forman los núcleos óseos con los parietales es de aproximadamente $84,371^\circ$. El basioccipital es largo y estrecho con unas tuberosidades anteriores bien desarrolladas, mientras que las posteriores son muy poco prominentes. Entre las tuberosidades musculares existe un surco que se extiende hasta comunicar con el foramen magnum. El agujero oval es grande y ovalado y se ubica al mismo nivel que las tuberosidades musculares anteriores.

La región del oído se encuentra parcialmente preservada de manera que no se preservan las bullas timpánicas y sólo podemos estimar su morfología a partir del hueco que han dejado, suponiendo así que estarían bien desarrolladas y su disposición sería oblicua al eje sagital del cráneo. Sin embargo, en uno de los ejemplares de Fonelas P-1 (2007-3084) se ha preservado una de las bullas timpánicas que se observa que es menos esférica que la de *Antilope cervicapra*.

La sutura nasofrontal, solamente se observa en el cráneo 2001-149 de Fonelas P-1 y presenta una forma de W.

DENTICIÓN

Dentición superior decidua (Figs. 1-4, lámina 9; figs. 1-2, lámina 15; tabla 4.23)

Se han estudiado unos 6 ejemplares de Villarroya y 11 de la Puebla de Valverde. Cabe destacar, que el número de ejemplares de la dentición decidua de la Puebla es bastante mayor al número de ejemplares de la dentición superior definitiva.

El DP2 es un diente de morfología sencilla y de contorno subrectangular que presenta un ligero grado de molarización. Presenta un mayor desarrollo antero-posterior que el P2 definitivo. El relieve de la pared labial está mucho más acentuado que el del P2 definitivo con un estilo anterior fino y prominente, un paracono prominente y amplio que aumenta su anchura hacia base y un estilo posterior mucho más prominente que hacia la base desarrolla un cíngulo anterior que se extiende hasta el paracono. Este cíngulo puede variar su grado de desarrollo (en Vi694 y Pue 672i está casi sin desarrollar, mientras que en Vi 695 o en Pue 672h esta bien diferenciado). Los conos linguales generalmente están diferenciados por un surco medial, aunque en el ejemplar Vi694 la pared lingual es continua y no existe tal separación. Estos conos linguales, cuando están desarrollados muestran igual proyección hacia la región lingual, pero hacia la base suele estar más proyectado el cono lingual. Existe una foseta anterolingual que ocupa principalmente el primer "lóbulo" del DP2 y en algunos ejemplares puede diferenciarse otra pequeña foseta circular situada hacia la región posterior.

El DP3 es una pieza muy molarizada, con una estructura muy similar a la de un molar definitivo. El lóbulo anterior presenta un contorno cuadrangular mientras que el posterior es más ancho y estrecho configurando un contorno rectangular. La pared labial del lóbulo anterior no se encuentra al mismo nivel que la del lóbulo posterior, si no que está algo más desplazada hacia la región lingual. Sobre esta pared los conos están bien diferenciados, pero no son muy prominentes, al igual que ocurre con los estilos. El valle que separa el estilo anterolabial del paracono está muy incidido, más que en los premolares definitivos y este se cierra próximo a la base. Este estilo anterolabial está muy desarrollado, desdoblándose en dos columnas y prolongándose hacia la región lingual desarrollando así un pliegue anterior muy prominente. Los conos linguales están bien diferenciados y ambos se encuentran igualmente proyectados hacia la región lingual, presentando el cono posterior un contorno más apuntado. Las fosetas son similares a las de los molares y en ejemplares con poco desgaste como Vi 695 se diferencia una foseta anterior con un entrante de esmalte posterolingual. A medida que aumenta el desgaste, ambas fosetas se separan más y entre ellas puede llegar a existir una foseta circular pequeña como en Vi694. Los ejemplares de la Puebla muestran algunas variaciones, de manera que hay ejemplares donde el valle que separa el estilo anterior del paracono puede estar bien incidido, o este puede ser más suave ya que el estilido anterior no se bifurca como ocurre en Pue666. Además en este ejemplar el cono lingual posterior se

encuentra más proyectado hacia la región lingual que el cono anterior. En Pue666 bis se observa un mesostilo muy bien desarrollado e individualizado del metacono. Las fosetas pueden presentar la misma morfología y disposición que la de los ejemplares de Villarroya, o bien puede ser más complicada, con pliegues de esmalte y llegándose a producir la fusión entre las fosetas, como en Pue672h y Pue672i. En estos ejemplares además la pared lingual del lóbulo anterior desarrolla un surco, de manera que en el cono anterior se observa una especie de columna.

El DP4 es una pieza muy molarizada, muy similar al M1, pero de corona más baja y con los elementos de la muralla externa mucho más acentuados. La forma y disposición de estos lóbulos es diferente a la del DP3, de manera que el lóbulo anterior presenta un contorno triangular, mientras que el posterior es más cuadrangular y en este caso el lóbulo anterior se encuentra más proyectado hacia la región lingual. La pared labial muestra una disposición similar a la del DP3, con dos lóbulos a distinto nivel. Dicha pared muestra un relieve acentuado con un estilo anterior ancho y prominente que se une en la base al paracono, un metastilo estrecho y prominente y un metacono bien diferenciado (Vi696) o que no sobresale generando así una pared plana (Vi694, 695). Generalmente entre estos lóbulos aparece un ectostilo muy bien desarrollado (Pue 668, 670), aunque en algunos ejemplares no se observa. En algunos ejemplares puede observarse una pequeña foseta de esmalte entre los lóbulos.

Dentición superior definitiva (Figs. 1-2, lámina 10; figs. 3-5, lámina 15; tablas 4.21 y 4.24)

En los maxilares conservados se observa un foramen infraorbitario grande y profundo que se sitúa por encima del P3 o un poco más posteriormente sobre el contacto del P3-P4 a menos de 2 centímetros de este. Sobre el palatino, en algunos de los ejemplares se diferencian las suturas palatinas transversa y media. La sutura palatina transversa entra en contacto con la sutura palatina media a nivel del segundo lóbulo del M2 o un poco por delante de este. Los forámenes palatinos no son muy claros en ninguno de los ejemplares, puesto que muchos de ellos presentan algo de sedimento, pero se aprecia que estarían situados en la sutura palatina trasversa. La incisión postpalatal medial tiene una morfología en V, se sitúa por delante de la incisión pospalatal lateral y este alcanza el segundo lóbulo del M2. Los ejemplares de la Puebla de Valverde también presentan un foramen infraorbitario grande con igual morfología y ubicación. En el ejemplar Pue658 los forámenes palatinos parten de la sutura palatina trasversa y se sitúan a una distancia intermedia entre la sutura palatina media y la serie dentaria correspondiente. De estos forámenes parten unos surcos palatinos profundos que se prolongan hasta el lóbulo posterior del M1

En cuanto a los dientes, el P2 presenta un contorno subrectangular con un cono labial ancho, que constituye el elemento más prominente de la muralla labial y que está separado del estilo anterior por una ligera incisión. En un ejemplar (Vya206), que presenta una pared lingual

alta, se ha desarrollado una columna entre el estilo anterior y el cono labial, que surge desde la base de la corona y se presenta adosada a la pared labial. En el resto de los ejemplares la pared lingual suele ser más baja y no presentan esta estructura. Sobre la pared lingual se desarrolla un surco profundo hacia la parte media del diente proporcionándole un aspecto bilobulado, diferenciándose unos conos de similar desarrollo. Oclusalmente, en la región anterolingual se observa una foseta estrecha. La longitud del P2 representa un 29,42-32,82% de la longitud de la serie premolar (N=9) en la muestra de Villarroya y un 36,52-37,3% en la muestra de La Puebla de Valverde.

El P3 presenta un contorno más cuadrangular que el P2 con un paracono ancho y prominente y unos estilos bien marcados. El surco existente entre el estilo anterolabial y el cono labial puede presentar variaciones, desde ejemplares con un surco poco incidido con el estilo y cono labial poco prominentes (Vya173), ejemplares con surco profundo con los elementos anteriores prominentes (Vya170, 171, 174) y ejemplares con el surco muy profundo, con los elementos anteriores muy prominentes donde el cono ocupa una posición más central que los casos anteriores (Vi 764). Sobre la pared lingual, al igual que en el P2, puede existir un surco que separa bien el cono lingual del posterolingual, o puede que este no conste configurando así una pared lingual continua (1836M). El cono lingual en algunos ejemplares puede estar más desarrollado (tanto lingual como antero posteriormente) que el posterolingual (denominado Morfotipo E2 por Garrido, 2008a), o bien ambos conos pueden mostrar igual desarrollo (denominado Morfotipo E1 por Garrido, 2008a). El valle existente entre el cono labial y el estilo posterior puede ser anguloso o cóncavo variando también la orientación del estilo posterior (morfotipos F1 y F2 según Garrido, 2008a). En vista oclusal, se observa una foseta alargada, estrecha, de morfología semilunar, situada en la parte anterior y más centrada que la del P2.

En la mayoría de los ejemplares, el estilo posterolabial del P4 es poco prominente, aunque existen ejemplares en los que está bien desarrollado (V087) y otros en los que resulta ser el elemento más prominente (1836M). El cono labial es menos prominente que los estilos labiales, y este ocupa una posición algo más central que la del P3. Al igual que para el P3, el estilo posterolabial puede presentar diferentes orientaciones como se observa en los ejemplares Vi764 y 1836M (Morfotipos G1 y G2 según Garrido, 2008a). Los conos de la región lingual generalmente son diferenciables por un surco que se encuentra menos incidido que en los premolares precedentes. Sin embargo, el cono lingual ocupa gran parte del diente y se encuentra mucho más desarrollado que en los otros premolares, estando además más desarrollado hacia la región lingual que el cono posterolingual, en aquellos ejemplares en los que ambos conos son diferenciables. Cuando los conos linguales no son diferenciables, se observa una pared lingual convexa (1831M), mientras que cuando se diferencian, se observa un cono lingual convexo y un cono posterolingual anguloso (1836M). En vista oclusal, existe

una foseta de morfología similar a la de los premolares precedentes pero de mayor desarrollo. Esta presenta un entrante de esmalte en la región posterolingual.

Los molares presentan dos lóbulos de diferente morfología, uno anterior con un contorno triangular y más proyectado hacia la región lingual y otro posterior de contorno subcuadrangular y de mayor desarrollo antero-posterior. Estos lóbulos presentan una gran superficie de contacto entre sí, que en algunos ejemplares conforme se desgastan, se observa la fusión entre ambas paredes con el desarrollo de un islote central de esmalte (V084). En estos, la pared labial presenta los elementos anteriores más desarrollados que los posteriores, de manera que el parastilo, mesostilo y paracono son fuertes y metastilo y metacono apenas están diferenciados. Generalmente, el contorno de la pared lingual del primer lóbulo es apuntado, mientras que el posterior presenta una pared fuertemente convexa. El entostilo puede estar presente u ausente en los dos primeros molares, aunque su presencia es más frecuente en el M1 (morfortipos H1 y H2 según Garrido, 2008a). Las fosetas son estrechas y con una morfología de medialuna que en la región postero-lingual pueden presentar un pequeño entrante de esmalte. En el M3, la pared distal puede ser plana o cóncava (morfortipos I1 e I2 respectivamente, según Garrido, 2008a).

El índice premolar-molar está comprendido entre 34,62-36,01% (N=2), siendo similar al de la dentición inferior (33,55%, N=1) en la muestra de Villarroya; mientras que en la Puebla de Valverde este índice varía entre 36,52-37,3% (N=2), sobrepasando ligeramente al de la dentición inferior (33,6-34,9%, N=5).

Dentición inferior decidua (Figs. 3-4, lámina 10; fig 1, lámina 11; figs. 1,2 y 4, lámina 16; tabla 4.25)

El dp2 es un diente con una morfología muy similar a la del p2 pero un poco más bajo, más largo y menos ancho que este. Los elementos anteriores tampoco están diferenciados, pero el estilido anterior es muy agudo. El surco externo, al igual que ocurre en el p2 puede estar poco marcado (1843M) o más incidido (V081). En los ejemplares sin desgastar, se observan unos elementos posteriores bien diferenciados que se unen tempranamente.

El dp3 es un diente alargado con una pared labial menos convexa que la del p3. Los elementos anteriores están bien diferenciados, con un estilido anterior fino y un cónido mucho más ancho y cilíndrico. Entre los cónidos anterior y mesolingual se desarrolla un pequeño cingulo que en algunos ejemplares constituye una verdadera columnilla (Vi682). El cónido mesolingual, generalmente está dirigido posteriormente fusionándose con el cónido posterolingual (1843M), aunque pueden existir ejemplares (V081) donde no se produce la fusión del cónido mesolingual con los elementos posteriores, observándose en la cara lingual una incisión continua hasta la base de la corona. Los elementos posteriores

están muy desarrollados en dirección posterolingual según un eje oblicuo al eje longitudinal del diente. El cónido posterolabial suele ser anguloso y el surco externo, al igual que ocurre en el p3, puede estar muy poco incidido, o más y es más ancho que el del p3.

El dp4 es un diente formado por tres lóbulos, semejante al tercer molar, pero con un crecimiento inverso de los lóbulos. El estíldo anterior está muy desarrollado y se diferencia un pliegue caprino, similar al de los molares, pero de menor desarrollo. El desarrollo de las columnas interlobulares entre los diferentes lóbulos es variable. Generalmente, esta columna suele aparecer entre los lóbulos posteriores, pudiendo estar muy poco desarrollada (1844M, 1843M), bien desarrollada (Pue 690, Vi686) o puede que no exista. Menos frecuente es el desarrollo de esta estructura entre los primeros lóbulos, pero hay ejemplares donde se puede llegar a apreciar (Pue 690, Vi689, 682). Sobre la pared lingual se diferencian unos conos angulosos.

Dentición inferior definitiva (Figs. 2-4, lámina 11; figs. 3-4, lámina 16, figs. 1-3, lámina 17; tablas 4.21 y 4.26)

De los 30 fragmentos mandibulares de Villarroya, tres preservan la parte sinfisiaria (V108, Vi771, 1839M), pero ninguno preserva la rama ascendente y tan solo nueve muestran la serie dentaria completa. La parte anterior de la mandíbula es larga y estrecha, con una distancia de 42,29 mm entre el agujero mentoniano y el p2 para el ejemplar Vi771. El foramen mentoniano es muy grande y alargado, con una longitud aproximada de 1 cm. y se sitúa más próximo al borde dorsal que al ventral.

De la Puebla de Valverde se han estudiado 8 fragmentos mandibulares con un buen estado de preservación, de manera que cuatro de ellos muestran la parte de la sínfisis (Pue674, 675, 676, 677 bis), dos parte de la rama ascendente de la mandíbula (Pue674, 677) y cinco de ellos presentan la serie dentaria completa (Pue673, 674, 675, 676, 677 bis). En estos, el diastema está muy desarrollado de manera que distancia entre el p2 y el agujero mentoniano puede alcanzar valores comprendidos entre 41,31 mm y 36,58 mm. Sobre la cara externa, el agujero mentoniano es muy grande y ovalado, y por detrás de este, existe otro foramen de menor desarrollo, situado a la altura del contacto entre el p2 y p3. La incisión vascular de la rama horizontal es muy suave y la tuberosidad mandibular apenas está desarrollada.

Respecto a la dentición de los ejemplares de Villarroya, esta es hipsodonta y con una gran variabilidad morfológica, al igual que ocurre con la dentición superior.

El p2 es un diente de morfología alargada. Hay ejemplares donde puede estar más muy desarrollado labio-lingualmente (1839M) y otros con menor desarrollo (1840M). Los elementos anteriores no se encuentran diferenciados. Los cónidos mesolabial y mesolingual constituyen las cúspides más altas. El último, hacia la base de la corona desarrolla un cíngulo que se une con los elementos posteriores cerrando así el valle medial. En la cara lingual existen dos valles bien diferenciados; el valle anterior amplio y sin existencia de cierres basales y el valle medial que es más profundo y se encuentra cerrado. En los ejemplares en los que el estado de desgaste no es muy avanzado, se puede llegar a diferenciar un valle posterior entre el cónido y el estilido posterior. La cara lingual es lisa y convexa, existiendo ejemplares donde se diferencia un surco externo bien incido (1839M, Vi708, 769) y otros donde el surco externo apenas se distingue (1840M, Vya156, 161, Vi771). Este surco externo se presenta hacia la región posterior y delimita el cónido posterolabial. En los ejemplares de La Puebla los p2 son más robustos, ya que las achuras presentan valores similares a las de los ejemplares de Villarroja, pero la longitud es menor. Presentan la misma morfología, pero generalmente el surco externo no suele diferenciarse a excepción de Pue676 donde se diferencia levemente.

El p3 presenta el estilido y el cónido anterior bien desarrollados y dirigidos antero-lingualmente, generalmente ambos con igual desarrollo, aunque en algunos ejemplares el cónido anterior se encuentra más proyectado hacia la región lingual (Vi708, 769). La inflexión de los elementos anteriores lingualmente puede ser suave, en cuyo caso el estilido anterior adquiere una disposición oblicua según el eje longitudinal del diente (Morfotipo 1A, VYA156, Vi769, 770, 771, V080, 1841M, 1839M), o más brusca, de manera que el estilido se dispone perpendicular (Morfotipo 1B, VYA161, 164, 166, V108, Vi698, 708). Lingualmente existen 4 valles que morfológicamente varían de unos ejemplares a otros. De anterior a posterior se observa, primero un valle poco extendido hacia la base que separa los elementos anteriores, a continuación un valle más profundo y extendido hasta la base de la corona entre los elementos anteriores y el cónido mesolingual, después un valle medial entre cónido mesolingual y los elementos posteriores y por último un valle entre los elementos posteriores. En el valle anterior, puede estar presente un cíngulo anterior (como en MNCN47157, Vya156) o no (ocurre en la mayoría de los ejemplares). El valle medial puede cerrarse muy tempranamente como ocurre en la mayoría de los ejemplares o bien puede cerrarse más basalmente (V080, Vi708 entre otros). En este último caso, el cónido posterolingual se encuentra más proyectado lingualmente. El estilido posterior se encuentra bien desarrollado, de manera que alcanza la región lingual. El cónido mesolingual constituye una cúspide muy elevada que desarrolla una crístida dirigida hacia la región posterior. Esta crístida puede extenderse hasta la altura del surco externo y contactar con el cónido posterolabial (Vi708, 769, 771, Vya164, V080, 1840M) o puede estar extendida hasta la parte más posterior contactando con el estilido posterior, estando este último más desarrollado que el cónido posterolingual (1839M, Vya161, Vi770). Al igual que para el p2, el surco externo puede estar poco incidido (1840M) o algo más diferenciado (1839M). En los ejemplares de La Puebla de Valverde el p3 presenta una menor

variabilidad, de manera que los elementos anteriores siempre presentan una fuerte inflexión con una disposición del estíldo anterior perpendicular al eje longitudinal. El cónido mesolingual se dirige hacia la región posterior cerrando muy tempranamente el valle anterior (Pue677bis, Pue680), o bien, este cierre puede producirse más tardíamente (Pue674, 673, 675, 676). En un ejemplar (Pue680) es posible encontrar una columnilla vertical de esmalte que parte de la base del cónido posterolabial y que se encuentra fusionado a este.

El p4 presenta el cónido y el estíldo anterior bien diferenciados, entre los que existe siempre un valle algo más extendido hacia la base que en el p3, que puede ser más o menos profundo. La extensión de este valle es variable, de manera que hay ejemplares donde se extiende hasta la base (MNCN74155, V080, Vi698, 1840M) y otros donde no llega alcanzarla (1839M, Vi771, Vya156). El cónido anterior puede presentarse aislado, o bien, puede contactar y fusionarse con el cónido mesolingual. El cónido mesolabial es una cúspide alta y labialmente muy convexa. El cónido mesolingual puede presentar una crístida anterolingual muy desarrollada hacia la región anterior, cerrando el valle anterior y dejando una foseta de morfología alargada (denominado Morfotipo J1 por Garrido, 2008a), o bien, puede estar desarrollada hacia la región anterior pero sin llegar a contactar con el cónido anterior (denominado Morfotipo J2 por Garrido, 2008a). El primero de los casos suele ser el más frecuente (puede observarse en VYA160, 161), mientras que la otra morfología se ha encontrado solo en 4 ejemplares (VYA156, 157, 158 V108). Los elementos posteriores están bien desarrollados y entre ellos en estadios tempranos de desgaste se diferencia una foseta de morfología alargada, la cual conforme avanza el desgaste puede quedar dividida en dos pequeñas fosetas. Estos elementos posteriores, lingualmente quedan separados por un valle, cuya profundidad es variable, existiendo ejemplares donde este valle está muy separado del surco externo (Vya156, 157, 160) y otros donde llega casi a contactar con este (V080, Vi708, MNCN47155). El surco externo es muy profundo delimitando un cónido posterior ancho y redondeado en la parte basal y estrecho y anguloso en la parte más apical. En la cara labial, algunos ejemplares (MNCN47155, 1839M) presentan en la parte anterior una especie de columnilla. Nuevamente la variabilidad morfológica de este elemento, es menor en la muestra de la Puebla, de manera que sólo aparece representado el morfotipo J1.

Molares con un pliegue caprino muy desarrollado (sobre todo labialmente), que se desarrolla hasta la base de la corona y cuyo grado de desarrollo aumenta del primer al último molar. Esta estructura suele atenuarse conforme avanza el desgaste, si bien, en ejemplares muy desgastados sigue siendo perceptible en los dos últimos molares. Las fosetas son muy estrechas de morfología semilunar y sin existencia de pliegues de esmalte. La pared lingual suele presentar un relieve suave, donde paraestíldo y entostíldo están bien desarrollados. En el m3 el entostíldo puede engrosarse hacia la base de la corona mientras que en otros ejemplares este es más suave y se atenúa. El metaestíldo sólo se observa en ejemplares con muy poco desgaste (Vi704, 712, Vya160, MNCN 47155), de manera que solo es perceptible

para el m2 y m3, ya que, en el m1 el grado de desgaste siempre es mucho mayor. La presencia-ausencia del ectostílido y su grado de desarrollo, es variable en el m1 y m2. Así, en el m1 esta ausente en Vya160, presente y poco desarrollado en 1840M o muy bien desarrollado en 1839M. Del mismo modo en el m2 puede estar ausente (1840M), presente pero muy fino (V080), bien desarrollado y estrecho (1839M) o ancho (Vi704). En ninguno de los ejemplares se ha observado un m3 con una clara columna interlobular como la que presentan los dos primeros molares. En el m3, el hipoconúlido es pequeño, de contorno semicircular, con una cara labial convexa y una cara lingual plana y presenta un estilido posterolingual más o menos desarrollado que se extiende hasta la base de la corona. Este tercer lóbulo del m3 se encuentra más desplazado hacia la región labial, de manera que su pared lingual no está alineada con la de los lóbulos precedentes y su eje longitudinal puede disponerse alineado con el eje longitudinal del diente, o bien, puede ser oblicuo a este aproximándose así hacia el hipocónido

ESQUELETO POSTCRANEAL

Húmero (Fig. 1, lámina 12; figs. 1-4, lámina 18; tabla 4.27)

Todos los ejemplares a excepción del V063 corresponden a epífisis distales. V063 presenta parte de la epífisis proximal, pero solo se preserva la cabeza humeral.

Vista dorsal — Presenta una tróclea cónica con su parte medial más alta que la lateral. En esta, se diferencian dos surcos generalmente igual de prominentes, siendo el lateral asimétrico y el medial simétrico. Pueden existir variaciones respecto al grado de desarrollo de estos surcos entre unos ejemplares y otros. Así, el ejemplar Vi 662 presenta los surcos más amplios que el resto de los ejemplares. El borde lateral del *capitulum* no es muy prominente hacia la región distal.

Vista palmar — La fosa olecraneana es estrecha, larga y presenta una morfología de U, aunque hay ejemplares donde el contorno es menos redondeado (Vya130). El epicóndilo medial está más desarrollado que el lateral de modo que sobresale algo más de la tróclea. El epicóndilo lateral está poco desarrollado, de manera que por detrás de este se observa el *capitulum*.

Vista medial — El borde palmar del epicóndilo medial forma un ángulo recto y se encuentra separado de la tróclea por un surco muy suave. El borde de la tróclea generalmente se encuentra al mismo nivel que epicóndilo medial. En vista lateral, la cresta epicondilar es muy prominente.

Radio (Fig. 2, lámina 12; figs. 4-6, lámina 18; tabla 4.28)

Vista dorsal — En la epífisis proximal, el proceso lateral para la inserción del *capítulum* es redondeado y ancho. El proceso coronoide es apuntado y está al mismo nivel o ligeramente por debajo del proceso lateral. El borde medial es bastante prominente, aunque existen ejemplares donde apenas está desarrollado.

La protuberancia lateral para la inserción del músculo extensor lateral de las falanges, se encuentra por debajo del nivel de la faceta para la articulación del *capítulum* del húmero. Distalmente, las crestas que limitan el surco medio son paralelas, agudas, generalmente igual de desarrolladas y con un surco simétrico entre ellas. Estas crestas pueden ser bien prominentes y agudas como en Vi798, o más suaves como en V097.

Vista palmar — La ulna conecta con la diáfisis aproximadamente a $\frac{1}{4}$ de la epífisis proximal y la recorre en una posición bastante lateralizada.

Vista proximal — Presenta un contorno ovalado con el borde medial un poco más ancho que el lateral y los bordes dorsal y palmar irregulares. La parte central de la faceta es más estrecha que hacia los bordes. El borde dorsal, medialmente es rectilíneo y presenta sobre la cara dorsal una faceta semicircular muy desarrollada. La faceta para el capítulo es cóncava, alargada y más ancha palmarmente que dorsalmente. Su borde dorsal es redondeado y el palmar anguloso. Esta faceta se proyecta hacia la región dorsal tanto como el borde medial. La protuberancia lateral es muy prominente, con una morfología semicircular y se encuentra inclinada de la región proximal a la distal y de la región palmar hacia la dorsal.

Vista distal — Las aristas que limitan la superficie articular para el escafoides son romas, siendo la medial más estrecha y más desarrollada distalmente. Esta faceta se encuentra mucho más elevada que la faceta del semilunar.

La faceta para el piramidal es pequeña, plana y con una morfología rectangular. Su borde proximal dibuja un surco muy pronunciado. En su borde posterior se adosa la superficie articular para la ulna, que esta inclinada y muy bien desarrollada, con una morfología cuadrangular.

CARPO (Figs. 1-3; lámina 19; tabla 4.29)

Los elementos del carpo, junto con las falanges son los elementos menos representados, aun así se da una breve descripción de estos junto con sus dimensiones.

Escafoides

Vista lateral — Es un hueso compacto, con un contorno aproximadamente rectangular. Su borde palmar es rectilíneo o suavemente convexo y presenta un vértice proximal conspicuo. En la cara proximal se sitúa la faceta para la articulación con el radio, la cual es bastante

cóncava y se continúa hacia la región medial contactando con la faceta proximal de la articulación con el semilunar. El contacto entre estas facetas es continuo y no se diferencia una cresta que los separe. El borde distal es suavemente cóncavo-convexo de la región palmar a la dorsal.

Vista medial — La faceta para la articulación del semilunar, se encuentra dividida en dos bandas que no están en contacto en la región dorsal, una proximal que se extiende desde dorsal a palmar y otra distal más reducida.

Semilunar y piramidal

Solo se conocen los correspondientes al ejemplar LPV98'-88-17DI de la Puebla de Valverde, que se encuentra en conexión anatómica con el radio y el escafoides, de manera que, solo pueden examinarse algunas de sus caras. El semilunar, muestra sobre la cara distal, una cresta suave que separa las facetas para el magnotrapezoide y unciforme, que no es tan pronunciada como la de *G. borbonica*. Dichas facetas ocupan una superficie similar, lo que las diferencia claramente de *G. borbonica* y son también fuertemente convexo-cóncavas de dorsal a palmar. En vista medial el borde dorsal es recto y el palmar oblicuo a este. En el piramidal, se observa en vista palmar, una faceta de articulación para el pisiforme que está bien desarrollada, de morfología elipsoidal, ligeramente cóncava y en posición anatómica se encuentra con una disposición bastante vertical. En vista lateral, la faceta de articulación con el radio está poco desarrollada y apenas se extiende a lo largo de la cara lateral. Por el contrario, en *G. borbonica*, esta faceta está lateralmente mejor desarrollada.

Magnotrapezoide

Vista proximal — Es un hueso con una morfología algo cuadrangular, con un borde dorsal que se curva hacia la región medial. Las facetas de articulación para el escafoides y el semilunar están separadas por una arista bien marcada dorso-palmarmente. La faceta para el escafoides es grande, cóncava dorsalmente, convexa palmarmente y se prolonga hasta la mitad de la cara palmar (carácter que según Heintz, 1970 permite separar bóvidos de cérvidos, aunque este es bastante variable). La faceta para el semilunar, es una banda de articulación rectangular que se estrecha en su parte media donde es convexa. Dorsalmente es recta y está fuertemente inclinada hacia la región lateral, mientras que hacia la región palmar, es fuertemente convexa y presenta un borde oblicuo como el de *G. borbónica*. En vista palmar, se observa un borde lateral oblicuo.

Vista distal — La faceta para la articulación del metacarpo tiene una morfología subcuadrangular y es bastante similar a la de *G. borbónica*, con el extremo palmar-medial más proyectado que el lateral.

Vista lateral — La articulación del magnotrapezoide con el unciforme, está bien desarrollada en la parte dorsal desde proximal a distal y hacia la región palmar, constituye una fina banda arqueada.

Unciforme

Vista proximal — Se diferencian dos facetas de articulación separadas por una cresta, una rectangular que conserva su anchura de de dorsal a palmar y otra triangular que está más extendida hacia la región plantar hacia la cual se estrecha. Dichas facetas corresponden a las facetas del semilunar y piramidal respectivamente. La parte plantar distal de este hueso esta muy bien desarrollada desde la región lateral hacia la medial y no se encuentra proyectada hacia la región distal, como se observa en otros bóvidos actuales y fósiles.

Vista lateral — La faceta de articulación con el magnotrapezoide, dorsalmente es muy ancha y rectangular y se continúa hacia la región palmar como una banda estrecha y arqueada. Esta faceta es continua a diferencia de lo que se observa en *Gallogoral*.

Metacarpiano III-IV (Figs. 1-2, lámina 13; fig. 4; lámina 19; figs. 1-2, lámina 20; tabla 4.30)

Son largos y anchos, mucho más robustos que los de *G. borbonica*.

Vista dorsal — La tuberosidad dorso-medial donde se inserta el músculo extensor radial del carpo, es prominente, de forma rectangular y se sitúa en contacto con el borde de la epífisis proximal. Es una rugosidad que presenta una suave línea de división que coincide con la parte más prominente. El canal metacarpiano proximal está muy débilmente marcado y el surco medio dorsal no es visible. El canal metacarpiano distal está muy marcado y profundo. La diáfisis se ensancha bruscamente al llegar a la epífisis y la incisión intertroclear o interarticular presenta forma de V. El borde exterior de las poleas es oblicuo al borde interno, que se dispone paralelo al eje de la diáfisis.

Vista palmar — La cara palmar, presenta los bordes lateral y medial proyectados hacia la región palmar, con el medial ligeramente más proyectado que el lateral, reflejando así, un relieve bastante cóncavo que está mucho más marcado que el de *G. borbónica* pero nunca tan acentuado como el de los cérvidos. Hacia la parte distal este relieve desaparece y la cara se vuelve plana. El canal metacarpiano proximal está más marcado que el dorsal y el canal metacarpiano distal no se puede observar en ninguna de las especies debido al estado de preservación de los ejemplares. Las quillas de las poleas dorsalmente son romas y hacia la región palmar se vuelven algo más agudas y prominentes. Generalmente, presentan su borde palmar bastante aplanado. En la parte palmar se desarrollan unas fuertes foseas.

Vista proximal — La forma general de la superficie articular proximal es bastante diagnóstica en esta especie. Generalmente, presenta un contorno bastante triangular. La faceta de articulación del magnotrapezoide ocupa un poco más de la mitad de la superficie articular proximal, presenta una morfología subrectangular y es muy suavemente cóncava. Hacia la parte palmar-medial, esta faceta, presenta una pequeña elevación, pero no es tan prominente como la de *G. borbonica*. Su borde lateral, generalmente es cóncavo dorsalmente y convexo palmarmente. Su borde palmar se encuentra palmarmente más extendido que el de la faceta del unciforme. La faceta de articulación del unciforme presenta una morfología de cuarto de circunferencia, es plana y se curva un poco palmarmente. En vista palmar, se observa que estas dos facetas no se encuentran al mismo nivel, estando ligeramente sobreelevada la faceta del magnotrapezoide, que se inclina hacia la del unciforme. El desnivel existente entre estas facetas es más suave que en *Gallogoral*. Estas dos facetas están en contacto en su parte dorsal pero están separadas por una cresta muy marcada, que es continua desde el borde dorsal al palmar. Palmarmente, las facetas quedan separadas por la foseta sinovial, que se encuentra bordeada lateralmente por la cresta. Esta foseta es alargada y se extiende hasta el borde palmar, preservando la anchura en todo su recorrido. En la parte palmar de la cara lateral, existen dos protuberancias muy marcadas, entre las que existe un surco, estas protuberancias están mucho más acentuadas que en *G. borbonica*.

Fémur

No se conoce ningún fémur procedente del yacimiento de Villarroya. De La Puebla de Valverde solo existe el ejemplar MNCN 54696, que corresponde a un fragmento de la epífisis proximal, en el que se puede reconocer una cabeza femoral de tipo cilíndrico cuyo borde proximal se dispone horizontal y que corresponde al tipo B de Köhler (1993). En cuanto a las dimensiones del caput femoris, el DT es de 29,77 mm y el DAP de 24,14 mm. Según Kappelman, (1988), dicha morfología podría relacionarse con ambientes abiertos de sabana.

Tibia (Fig. 3, lámina 13; fig. 3, lámina 20; tabla 4.31)

Solo uno de los ejemplares registrado en el yacimiento de la Puebla de Valverde (Pue 856a) está completo mientras que el resto de ejemplares no presentan la parte proximal. La cresta tibial está bien desarrollada, extendiéndose casi hasta la mitad de la diáfisis. En vista dorsal, se observa como esta cresta se curva suavemente hacia la región lateral.

La epífisis distal para la superficie de articulación del astrágalo con la cóclea medial, es más estrecha y profunda que la lateral y presenta un mayor desarrollo dorso-plantar. Además, la cóclea lateral, a diferencia de la medial, no preserva su anchura, siendo más ancha en la región plantar que en la dorsal.

Calcáneo (fig. 2, lámina 14; fig. 2, lámina 21; tabla 4.32)

Vista dorsal — La faceta del maleolar está dividida en dos partes casi de iguales dimensiones y su borde distal es redondeado o recto.

Vista plantar — El surco plantar del *tuber calcanei* es ancho, profundo y con sus crestas convergentes distalmente. Este surco no ocupa una posición central, sino que, está en una posición más lateral, con un mayor desarrollo del borde medial. El borde proximal del *tuber calcanei*, suele presentar un perfil con el borde lateral más prominente que el medial y un surco más o menos marcado entre estos.

La faceta de articulación con el cubonavicular, es alargada, convexa y su parte proximal está ligeramente curvada hacia la región medial, manteniendo la anchura de proximal a distal.

Vista medial — El *tuber calcanei* está compuesto por dos lóbulos muy poco diferenciados. El lóbulo plantar, generalmente es apuntado y es más prominente que el dorsal. Existen algunos ejemplares donde este lóbulo está menos desarrollado proximalmente y es más redondeado (Pue 857a, V043). El lóbulo dorsal, presenta un borde proximal fuertemente inclinado hacia la región dorsal. El borde dorsal del cuerpo es bastante rectilíneo y con un perfil, de proximal a distal, suavemente cóncavo-convexo-cóncavo. El borde plantar pasa de proximal a distal de cóncavo a convexo. El *sustentaculum tali* es convexo, ancho y no se encuentra muy desarrollado hacia la región plantar, de manera que, se observa el borde plantar del cuerpo del calcáneo. En su borde proximal, presenta una protuberancia alargada u ovalada muy prominente. El borde dorsal de la faceta del astrágalo se dispone muy oblicuo al borde dorsal del cuerpo del calcáneo.

Astrágalo (Figs. 4-5, lámina 13; fig. 1, lámina 21; tabla 4.33)

Vista dorsal — El proceso dorsal-medial es muy prominente, tanto hacia la región lateral como hacia la dorsal.

Vista plantar — El cóndilo proximal medial es muy prominente y está bien desarrollado en dirección plantar-medial. Los bordes plantares, lateral y medial, están fuertemente curvados (el medial cóncavo y el lateral convexo), de modo que la tróclea palmar es estrecha. La cresta que delimita la faceta de articulación con el cubonavicular está muy poco marcada o en algunos ejemplares es inapreciable. La fosa distal plantar, es muy profunda y está delimitada por un borde proximal recto.

Vista lateral — El cóndilo medial se dispone apuntando hacia la región proximal. El surco existente entre este y la tróclea plantar es abierto. En la tróclea distal, existe una faceta para la articulación con el calcáneo de morfología semicircular.

Vista medial — La cresta que delimita la articulación con la tibia, puede ser más o menos prominente y generalmente se atenúa distalmente. Esta cresta, proximalmente no se

extiende hasta la parte plantar, sino que, termina en el borde dorsal. El cóndilo medial proximal es muy romo

Cubonavicular (Fig. 1, lámina 14; fig. 3, lámina 21; tabla 4.34)

Vista plantar — Se observa una tuberosidad medial-plantar con un borde proximal romo y prominente. Esta tuberosidad es una cresta continua y oblicua al plano próximo-distal. El proceso central plantar existente en el borde proximal, está poco desarrollado y generalmente es plano. Entre estas dos estructuras, existe un surco que generalmente presenta una curvatura suave, aunque en algunos ejemplares es más acentuada. La faceta para la articulación del calcáneo puede extenderse hacia la región plantar (Pue 866) o no (V054). La tuberosidad lateral distal es prominente y presenta un borde distal anguloso. Hay ejemplares como Vya118 donde esta protuberancia está mucho más desarrollada.

Vista proximal — Entre los procesos posteriores medial y central existe un surco que puede estar más o menos desarrollado.

Vista distal — Existen cuatro facetas bien diferenciadas. Las facetas de articulación del metacarpo son subtriangulares y se encuentran separadas por un surco. La plantar, bien desarrollada transversalmente, está fuertemente inclinada de la región plantar a la dorsal y de la lateral a la medial. Generalmente, esta faceta está separada de la faceta del entocuneiforme, aunque hay ejemplares donde dichas facetas pueden presentar un ligero contacto (como en V071).

La faceta del entocuneiforme es rectangular y cóncava, bien desarrollada dorsalmente, donde contacta por medio de una arista con una faceta subrectangular para la articulación del ectomesocuneiforme.

Vista lateral — El surco lateral que está delimitado dorsalmente por una arista, es profundo y se prolonga oblicuo desde la parte dorsal de la faceta del calcáneo hasta la cara plantar, donde separa las facetas de articulación del metacarpo.

El borde dorsal es recto, mientras que, el plantar es cóncavo-convexo de proximal a distal. El borde plantar de la faceta de articulación del calcáneo plantarmente está menos proyectado que el proceso lateral distal.

Metatatarsiano III-IV (Fig. 3, lámina 14; figs. 4-5, lámina 21; tabla 4.35)

Vista dorsal — Son largos, estrechos y presentan un canal metacarpiano profundo y continuo de proximal a distal. En la parte proximal, entre la tuberosidad dorsomedial y la tuberosidad lateral, existe otro surco pronunciado poco extendido distalmente. La diáfisis se ensancha hasta contactar con la epífisis distal, donde se observa una suave curvatura. Se pueden diferenciar dos grupos sexuales en función de esta curvatura: unos que presentan

diáfisis más estrechas, donde la curvatura es marcada, y otros donde las diáfisis son más robustas y la curvatura es más suave. Las quillas de las poleas están bien desarrolladas y son romas dorsalmente y agudas y más desarrolladas hacia la región plantar.

Vista plantar — La cara plantar, presenta un surco muy pronunciado que ocupa los 2/3 proximales y está delimitado por dos bordes anchos y bien prominentes, siendo el medial el más desarrollado.

Vista proximal — La forma general de la epífisis proximal, puede variar de una sección aproximadamente cuadrangular con similares diámetros, a una sección con el diámetro antero-posterior más desarrollado. La faceta dorsal del cubonavicular, estrecha dorsalmente y más ensanchada plantarmente, se encuentra sobreelevada respecto a las facetas de los cuneiformes. Esta faceta dorsal, puede presentarse más desarrollada hacia la región plantar como en VYA 87 o menos como en VYA 90. Esta faceta, dorsalmente contacta con la faceta del ectomesocuneiforme, que presenta una morfología arriñonada. Ambas facetas muestran un suave relieve cóncavo-convexo de dorsal a plantar. La faceta para el entocuneiforme, es triangular y se dispone fuertemente inclinada de plantar hacia la región dorsal. La faceta plantar del cuneiforme, tiene una forma de lágrima y está fuertemente inclinada de medial a lateral. Esta inclinación puede ser más o menos acusada de unos ejemplares a otros. Esta inclinación de las facetas plantares, hace que en vista plantar, el borde proximal del metatarso sea muy conspicuo. En la parte plantar, se observa una faceta bien desarrollada y curvada, para la inserción de un hueso sesamoideo. Existen dos claras tuberosidades, una dorsal y otra lateral, que suele estar muy desarrollada. Entre estas existe un surco que puede estar más o menos incidido.

Falanges (Figs 4-6; lámina 14; tablas 4.36-4.38)

El número de ejemplares correspondientes a estos elementos, es mucho más reducido que el correspondiente a los elementos craneales y dentales, así como a otros huesos del esqueleto postcraneal, de manera que, morfométricamente no se ha podido diferenciar entre las falanges anteriores y posteriores.

Las **primeras** falanges son largas y gráciles. Sobre la epífisis proximal, se diferencia un surco profundo y estrecho, donde articula la quilla distal del metápodo. La superficie dorsal, es de perfil plano o ligeramente convexo y se corresponde con el tipo A de Köhler. El borde externo es también plano. Las superficie articulares para la inserción de los sesamoides, están bien desarrolladas, con una morfología rectangular y una disposición oblicua hacia la cara plantar/palmar. En la región próximo-plantar/palmar, se desarrollan dos tuberosidades prominentes, separadas por un surco profundo. El borde palmar/plantar, dibuja una concavidad en el contacto con dichas tuberosidades y es ligeramente oblicuo al borde dorsal. La

tuberosidad dorso-interna no está desarrollada. La extremidad distal, está dividida por un surco en dos cóndilos, siendo el externo ligeramente mayor.

Las **segundas** falanges son más cortas que las primeras, pero también son bastante gráciles.

Las **terceras** falanges son alargadas, altas y con un contorno, en vista axial, próximo a un triángulo equilátero. Presentan un proceso extensor muy desarrollado e individualizado, que tiene un profundo foramen vascular a cada lado. El borde dorsal es recto o ligeramente convexo. La faceta de articulación con la segunda falange, presenta dos zonas de articulación desiguales, subdivididas por una cresta fuertemente curvada, que confecciona una faceta externa que se estrecha hacia la región palmar/plantar y una faceta interna que se ensancha. Sobre esta cara, se diferencia una pequeña faceta para la inserción de un sesamoide. Esta faceta, presenta un perfil fuertemente cóncavo y desarrolla una zona horizontal hacia la región palmar/plantar. Sobre la cara interna, se diferencia un borde interno redondeado y un tubérculo prominente, para la inserción del tendón flexor digital profundo, sobre el que se desarrolla un profundo foramen vascular. Sobre la cara externa, se desarrolla un profundo foramen, que se encuentra al mismo nivel que el foramen de la cara interna.

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DEL GÉNERO GAZELLOSPIRA

La fuerte heterogeneidad en talla que presenta este antílope, ha conducido a proponer dos hipótesis: 1) la existencia de más de una especie en el Plioceno de Europa (Spassov y Crégut-Bonnoure, 1999, Arribas *et al.*, 2004 y Kostopoulos, 1997) y 2) la existencia de un clino temporal con un único taxón que experimentó una disminución de la talla a lo largo del Villafranchense (Heintz, 1966) Las diferencias en talla observadas en los metápodos de este bóvido, han conllevado recientemente a plantear la existencia de un dimorfismo sexual (Garrido, 2008a, Athanassiou, 2005), sin embargo, no existen estudios estadísticos que demuestren esta cuestión. Para contrastar todas estas hipótesis, se han estudiado nuevas muestras, procedentes de los yacimientos de Villarroya y La Puebla de Valverde, junto con otras ya conocidas de Senèze, Saint-Vallier, Le Coupet y algunos ejemplares de Fonelas P-1 (ver tablas 4.20-4.38). Además se han introducido los datos ya publicados de las poblaciones de Fonelas P-1, Roccaneyra, Sesklo, Pardines, Varshets, Slivnitsa, Vaterá, Pyrgos y Valea Graunceanului (Pilgrim y Schaub, 1939; Athanassiou, 1996; Vos *et al.*, 2002; Spassov, 2005; Radulesco, 2005; Garrido, 2008a). Previamente, hemos explorado el dimorfismo sexual en una muestra de cuatro especies de bóvidos cautivos norte africanos, que comprende tres gacelas (*Nanger dama*, *Gazella dorcas* and *Gazella cuvieri*) y un caprino (*Ammotragus lervia*). Los resultados de este estudio previo, mostraron que todas estas especies actuales presentan dimorfismo sexual en talla y en morfología. Particularmente, las de mayor talla, *N. dama* y *A.*

lervia, mostraron diferencias sexuales en todos los elementos del esqueleto e incluso en la dentición (Andrés *et al.* 2008, 2009). Como *Gazellospira* presenta una talla incluso mayor, se espera encontrar un patrón similar de dimorfismo sexual.

RESULTADOS

1 NÚCLEOS ÓSEOS

Según Garrido, 2008a, las dimensiones de los núcleos óseos de las muestras de Fonelas P-1, Huélago y Seseze son de talla similar, así como los del yacimiento de Villarroya, a excepción del ejemplar MNCN47-166 que es más robusto. Sin embargo, los nuevos ejemplares estudiados marcan la existencia de dos tallas bien diferenciadas: una pequeña que corresponde a los elementos de Fonelas P-1 y otra grande que agrupa a Villarroya, La Puebla, Seneze y Le Coupet. Además, dentro de la talla mayor estaría representado el holotipo de la especie que corresponde al ejemplar de Coupet (figura 4.17).

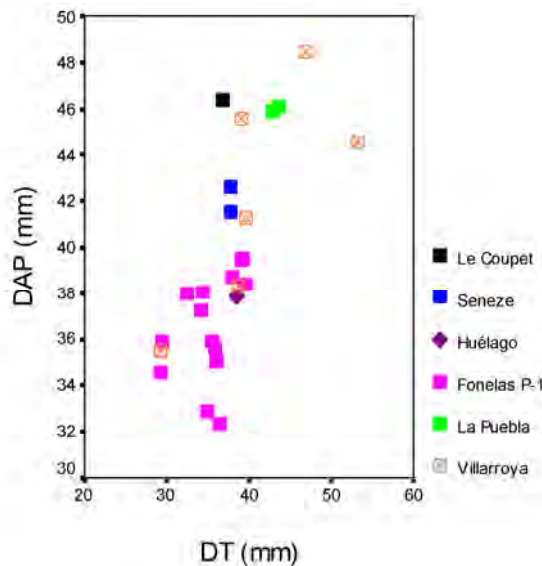


Figura 4.17: Gráfico de dispersión de los diámetros de los núcleos óseos de las diferentes poblaciones españolas y francesas de *Gazellospira*. Existen dos ejemplares de a población de Villarroya cuyas dimensiones entrarían dentro de las de la población de Fonelas P1. Sin embargo las medidas de estos ejemplares fueron tomadas por Garrido, 2008a sobre ejemplares que no se encontraban unidos al frontal y que por lo tanto podrían verse alteradas, por lo que estos ejemplares no son considerados para nuestra interpretación.

2 DENTICIÓN

Previo al estudio morfométrico de la dentición superior, se ha estudiado la influencia del desgaste dentario, sobre las medidas oclusales, para ver si los posibles grupos que se detectan, pueden estar influenciados por este factor. En las figuras 4.18 y 4.19 se representan los gráficos de dispersión bivariantes para la dentición superior y e inferior. En la dentición superior el desgaste no influiría en el P2 mientras que en el resto de piezas si se observa una separación en dos grupos controlada por este factor. En el P3 varía la anchura oclusal, mientras que en el P4 y en los molares varía tanto la anchura como la longitud. En la dentición inferior el desgaste también influye, de modo que todas las piezas se separan en dos grupos controlados por la anchura y la longitud, a excepción del m3 donde la separación está solo controlada por la anchura oclusal.

Teniendo en cuenta la influencia que tiene el desgaste dentario, se han observado variaciones en la talla de la dentición superior en inferior de las poblaciones estudiadas. En la dentición superior, los gráficos de dispersión bivariantes y los test de ANOVA, revelan diferencias significativas ($P < 0,05$), para la mayor parte de las variables de la longitud (P3, M1, M2, M3 y las series P2-M3 y M1-M3) y de la anchura (P3 y P4), mostrando mayores valores para los yacimientos de Villarroya y La Puebla de Valverde que para el de Fonelas P-1 (figuras 4.20 y 4.21). Estas diferencias de longitud, son más remarcables para el M3 que para el resto de las piezas dentales, de manera que el gráfico de dispersión ilustra una menor superposición entre las poblaciones (figura 4.20, gráfico F). Además, los análisis de componentes principales, muestran una separación clara entre las muestras de Villarroya y Fonelas P-1, existiendo una ligera superposición de las muestras en los premolares, mientras que los molares resultan estar en dos grupos claramente diferenciados (figura 4.24). Para la dentición inferior, se han encontrado diferencias significativas en la longitud del p2, m3 y m1-m3 y en la anchura del p2 y p4 mostrando nuevamente valores más altos en las poblaciones de Villarroya y La Puebla de Valverde (figuras 6 y 7). El m3 y p2 son los elementos inferiores que mejor muestran la separación de las poblaciones de *Gazellospira* (figuras 4.22 y 4.23). Los gráficos de los análisis de componentes principales reflejan también esta separación de las muestras de *Gazellospira*, estando en los premolares los tres grupos diferenciados, aunque con una cierta superposición (figura 4.25).

Además de las diferencias de talla, se ha detectado la posibilidad de una cierta separación sexual para la dentición. En los premolares superiores, la separación sexual se refleja en PC1 para *N. dama*, y podemos intuir una separación para la muestra de Fonelas P-1 en base a PC1 y PC2. En los molares superiores, se observa una cierta separación sexual para *N. dama* y *A. lervia*, que viene dada por las longitudes del M3 para *N. dama* y del M2 para *A. lervia*, con unos porcentajes de la varianza del 30,2 % y del 40% (figura 4.24, gráficos C, D y E). Siguiendo este esquema, para la muestra de *Gazellospira* de Fonelas P-1, con una distribución similar a la de las especies actuales, podríamos esperar la existencia de grupos sexuales (figura 4.24, gráfico F).

Los PCA de los molares inferiores, revelan la existencia de grupos sexuales separados por la longitud del m2 para *N. dama* y *A. lervia*, que son algo menos claros para esta última (figura 4.25, gráficos C, D y E). Para *G. torticornis*, la longitud del m3, establece la separación entre las poblaciones de Villarroya y Fonelas P-1 y probablemente entre los grupos sexuales de esta última (figura 4.25, gráfico F). Además, el gráfico bivariante longitud vs anchura del p4 (figura, gráfico falta ponerla) y el test de ANOVA para la anchura, muestran diferencias significativas entre los grupos sexuales de las especies de mayor talla (*A. lervia* $F = 5,926$ $P = 0,018$; *N. dama* $F = 33,618$, $P < 0,001$; *G. torticornis* $F = 115,57$, $P < 0,001$).

3 ELEMENTOS POSTCRANEALES

HÚMERO (figura 4.26)

Para el húmero, no hemos utilizado las medidas referentes a la longitud, puesto que sólo el ejemplar V063 de Villarroya se preserva prácticamente completo. La longitud funcional de este ejemplar es de 199,99 mm, que es idéntica a la del ejemplar de Senèze de Pilgrim y Schaub (1939). El resto de los ejemplares utilizados corresponden a las epífisis distales de este hueso. Los gráficos de dispersión permiten diferenciar dos grupos bien separados, que corresponderían a machos y hembras. La población de Villarroya es la más abundante, exhibiendo una mayor distribución que el resto de las poblaciones. Para Fonelas P-1, solo se registran húmeros muy gráciles, pero que estarían incluidos dentro de los valores mínimos de Villarroya. La Puebla, presenta valores intermedios, también englobados dentro de los valores de Villarroya. Por lo tanto, en el húmero las diferencias de robustez entre las distintas poblaciones, no son muy significativas, sin embargo los resultados de la Anova muestran diferencias significativas de medias del DT distal, de la L del cóndilo humeral y de la L del surco medio entre las poblaciones.

La componente primera (PC1) del análisis de componentes principales, realizado con las variables métricas de la epífisis distal, revela una separación sexual para la muestra de Villarroya similar a la de las especies actuales *N. dama* y *A. lervia*. PC1 recoge el 97,5 % de la varianza.

RADIO (figura 4.27)

Para la población de Villarroya solo se tienen datos de las longitudes de los individuos más robustos, por lo que no tenemos representado todo el rango de tallas de la población. De la población de La Puebla de Valverde, no se conoce la longitud de ninguno de los ejemplares, mientras que para Fonelas P-1 es conocida la longitud de los individuos robustos y de los más gráciles. A pesar de esto, el gráfico bivariante L-DT diáfisis revela la existencia de poblaciones con una talla que resulta significativamente diferente.

Los resultados de la ANOVA, muestran diferencias significativas de las medias entre las poblaciones para todas las variables a excepción del DAP de la diáfisis. Respecto a la robustez, se observa el mismo patrón que en el húmero (gráficos A y B).

Al igual que en el húmero, el PCA realizado con las variables de la epífisis proximal de la diáfisis, revela la separación de grupos sexuales en relación a PC1, que explica el 97,6 % de la varianza (tabla C y gráfico E).

METACARPO (figuras 4.28 y 4.29)

Para la muestra de La Puebla de Valverde, no existen datos de las longitudes de los ejemplares más robustos, con lo que se sospecha que el rango de talla de esta población podría alcanzar valores más altos de los aquí dados. A pesar de esto, los análisis y gráficos realizados nos revelan la existencia de tres tallas diferentes, para las poblaciones españolas. Además los resultados de la ANOVA, muestran diferencias significativas de las medias para todas las variables, a excepción del DT de la faceta del unciforme. El análisis discriminante, confirma que las tres muestras españolas están bien separadas, obteniendo un porcentaje de clasificación del 93,3% y del 80% mediante validación cruzada. El ejemplar de Senèze se trató como un caso no agrupado y se clasificó dentro del grupo de Fonelas P-1.

En relación a la robustez, los gráficos de dispersión de los diámetros de las epífisis del metacarpo (gráficos C y D), muestran la existencia de dos grupos perfectamente separados (a diferencia de lo que se observa para el húmero y el radio) que corresponden a las muestras de Villarroya y Fonelas P-1, con mayor segregación en la epífisis distal que en la proximal. La muestra de La Puebla de Valverde, presenta una robustez más próxima a la de Villarroya.

PC1, refleja por un lado las diferencias en talla entre las poblaciones de *Gazellospira*, y por otro, las diferencias sexuales dentro de la muestra de Villarroya, con un 87,7% de la varianza total explicada.

ASTRÁGALO (figura 4.30)

El gráfico de dispersión que representa los valores de las alturas mínimas respecto a los diámetros anteroposteriores, revela la existencia de tres tallas diferentes. Además, los resultados de la ANOVA, confirman que las medias de las variables métricas tomadas muestran diferencias significativas entre las distintas poblaciones (Sig<0,05).

El PCA revela una separación muy clara de los grupos de Villarroya y Fonelas P-1 en relación a PC1. En este caso, la separación sexual de la muestra fósil no es tan clara y solo dentro de la muestra de Villarroya se observan dos ejemplares que se alejan de la nube principal, que podrían corresponder a hembras.

CALCÁNEO (figura 4.31, gráficos A y B)

El número de ejemplares es mucho más reducido que el que se tiene para otros elementos, con lo que la muestra para la realización del PCA no es muy satisfactoria, pero si que hemos comparado los valores medios de las muestras de las diferentes poblaciones. La representación de simples gráficos de dispersión bivariantes (DT vs DAP del *tuber calcanei* y del cuerpo del calcáneo) nos permite reconocer dos grupos bien separados para la población de la Puebla de Valverde, que podrían corresponder a machos y hembras. Sin embargo, en la población de Villarroya, no ha sido posible diferenciar grupos sexuales y tal vez solo estén

representados los individuos del sexo masculino ya que los ejemplares de mayor talla de La Puebla de Valverde tienen unas dimensiones más próximas a los de Villarroya. Por otro lado, se ha comprobado estadísticamente que el conjunto de los ejemplares de la Puebla de Valverde, tienen una talla menor que los de Villarroya. Así, las ANOVAS realizadas confirman que las medias de las variables longitud total, longitud del sustentaculum, diámetro transversal del *tuber* y diámetro transversal del cuerpo, son significativamente diferentes ($\text{Sig} < 0,05$). Por otro lado, la talla del único ejemplar de Fonelas P-1 (LT 85,58 y A max 31,24, Garrido, 2008a) sería próxima a la de los ejemplares de menor talla de la muestra de La Puebla de Valverde.

CUBONAVICULAR (figura 4.31, gráfico C)

Los gráficos de dispersión de los diámetros tranversal y anteroposterior, muestran la existencia de dos grupos de talla que podrían indicarnos diferencias sexuales. El ejemplar Vi 752, presenta la mayor robustez de la muestra de Villarroya y podría hacernos pensar en que su asignación no fuese correcta, sin embargo, morfológicamente no hemos encontrado diferencias con el resto de los ejemplares, por lo que consideramos que puede tratarse de un ejemplar que es más robusto. Los dos ejemplares de Fonelas P-1, se caracterizan por presentar unos diámetros transversales menores que los de las muestras de Villarroya y La Puebla.

METATARSO (figuras 4.32 y 4.33)

Al igual que ocurre con el metacarpo, no se conocen las longitudes de los individuos más robustos de la muestra de La Puebla de Valverde. A pesar de esto, los gráficos de dispersión y los PCA nos revelan la existencia de tres grupos de talla diferenciados. Estos grupos son confirmados por las ANOVAS realizadas, donde las medias de todas las variables del metatarso resultaron ser significativamente diferentes entre las poblaciones españolas. Además, el análisis discriminante confirma una segregación de las muestras con un porcentaje de clasificación del 96,2 % y del 84,6% mediante validación cruzada (figura 4.33, gráfico F). La muestra de Senèze, fue tratada como un caso no agrupado y se clasificó dentro del grupo de La Puebla de Valverde. También se observan diferencias de talla en los yacimientos franceses, con una mayor talla en los ejemplares de Roccaneyra y Pardines que en los de Senèze. Sin embargo el número de ejemplares de estas muestras es muy escaso.

Respecto a la robustez nuevamente tenemos el mismo patrón observado en el metacarpo (figura 4.32, gráficos C y D).

PC1, nos revela diferencias en la talla de las muestras de *Gazellospira*, sin embargo las diferencias sexuales no son tan claras como para el metacarpo.

DISCUSIÓN DEL ESTUDIO MORFOMÉTRICO

El yacimiento de Villarroya constituye una de las muestras más abundantes y completas de *Gazellospira torticornis*, especie que presenta un importante polimorfismo. Además, los resultados basados en la dentición y los elementos postcraneales, muestran que dicha especie presentó un importante patrón de dimorfismo sexual, comparable al que presentan las especies de bóvidos actuales de similar talla, *Nanger dama* y *Amotragus lervia*, con las que se ha comparado.

La diferencia de robustez entre las poblaciones es más elevada en los huesos más distales del miembro anterior y posterior (metápodos y astrágalo) que en los proximales (radio y húmero), observándose en los gráficos de dispersión que las poblaciones de Villarroya y Fonelas P-1 forman dos grupos bien separados, mientras que la Puebla presenta valores intermedios.

Por otro lado, se ha observado una diferencia de talla considerable entre las distintas poblaciones españolas de *Gazellospira*, presentándose tallas grandes en la población de Villarroya, tallas pequeñas en la población de Fonelas P-1 y una población de talla intermedia en La Puebla de Valverde. Por lo tanto, se confirma la existencia de una tendencia de disminución de la talla corporal a lo largo del tiempo desde la MN16 a la MN17, apoyando así la hipótesis del clino temporal (Heintz, 1966). Un patrón similar de este clino temporal se ha observado en los radios y los metápodos de las localidades francesas. Aunque el material de otras localidades europeas es muy escaso, hemos detectado que en las poblaciones más antiguas de Valea Graunceanului y Sesklo, *Gazellospira torticornis*, también presenta una mayor talla que en las localidades más modernas de Vaterá y Pyrgos (Fig. 4.34).

La longitud de las series dentales parece haber permanecido más constante que la longitud de los miembros, ya que las diferencias entre las distintas poblaciones de *Gazellospira* es menos acusada.

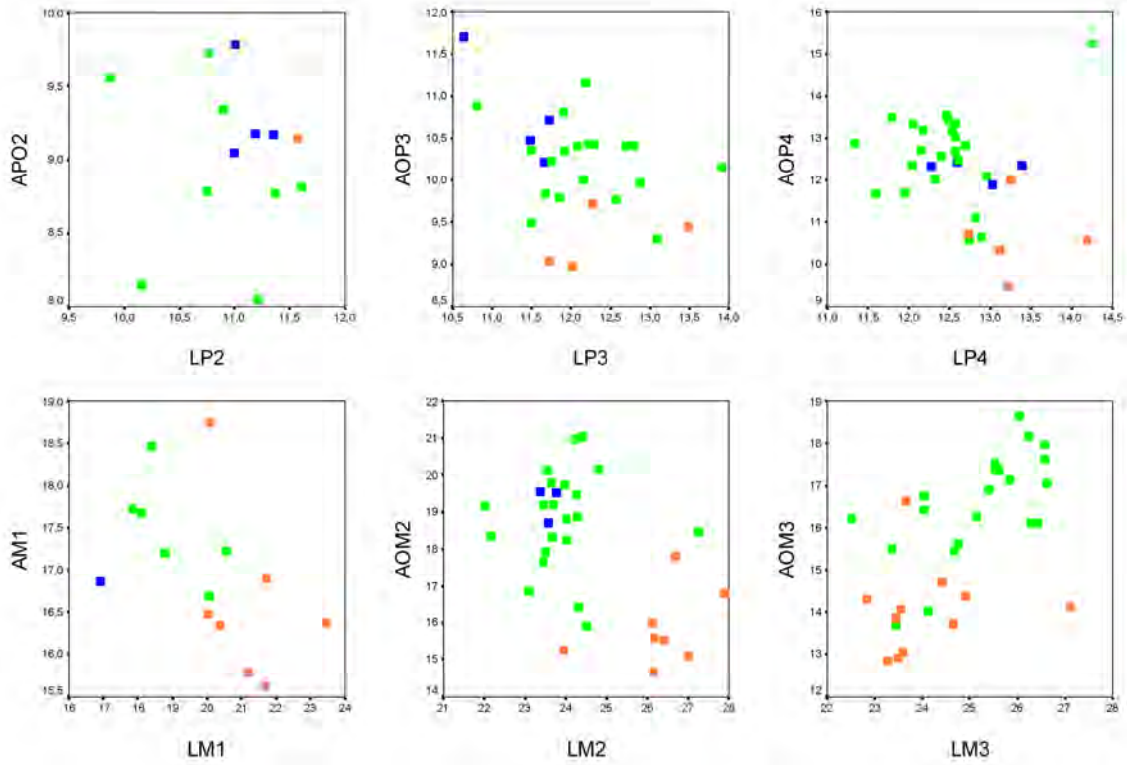


Figura 4.18: Gráficos de dispersión bivariantes de la dentición superior de las poblaciones de *Gazellospira* de La Puebla de Valverde y Villarroya. Se representa el desgaste dental, en naranja los dientes poco desgastados, en verde con un desgaste medio y en azul con un alto grado de desgaste.

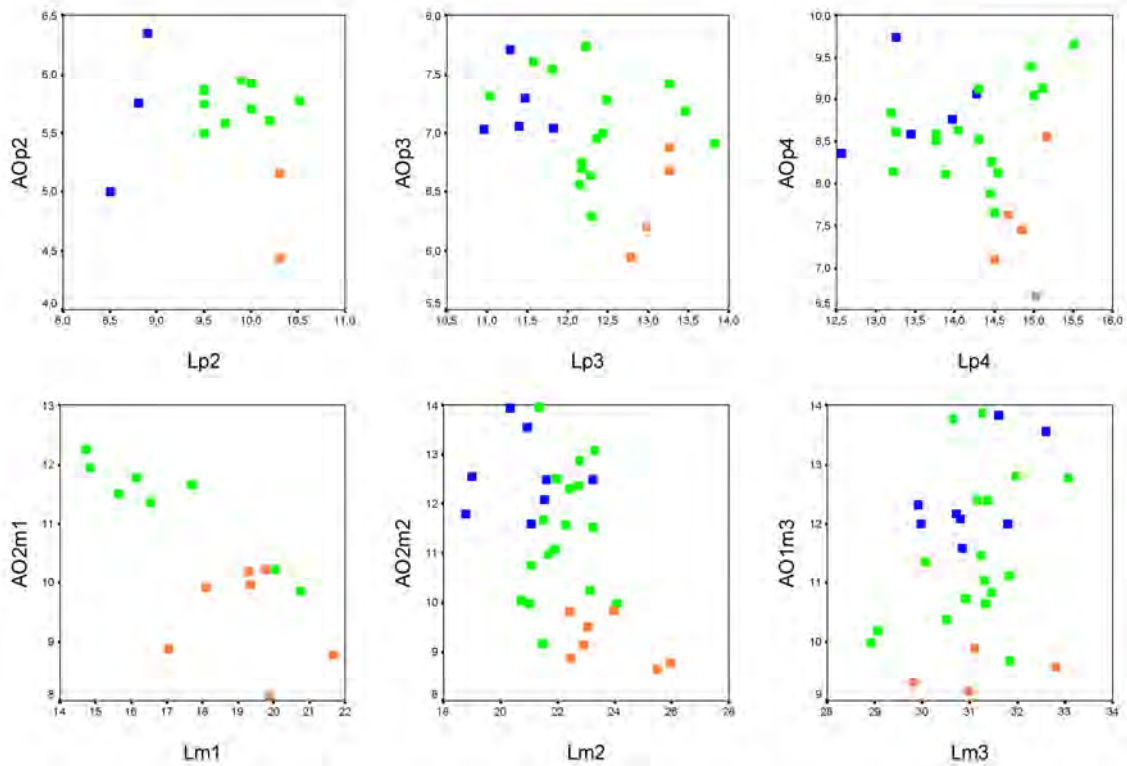


Figura 4.19: Gráficos de dispersión bivariantes de la dentición inferior de las poblaciones de *Gazellospira* de La Puebla de Valverde y Villarroya. Se representa el desgaste dental, en naranja los dientes poco desgastados, en verde con un desgaste medio y en azul con un alto grado de desgaste.

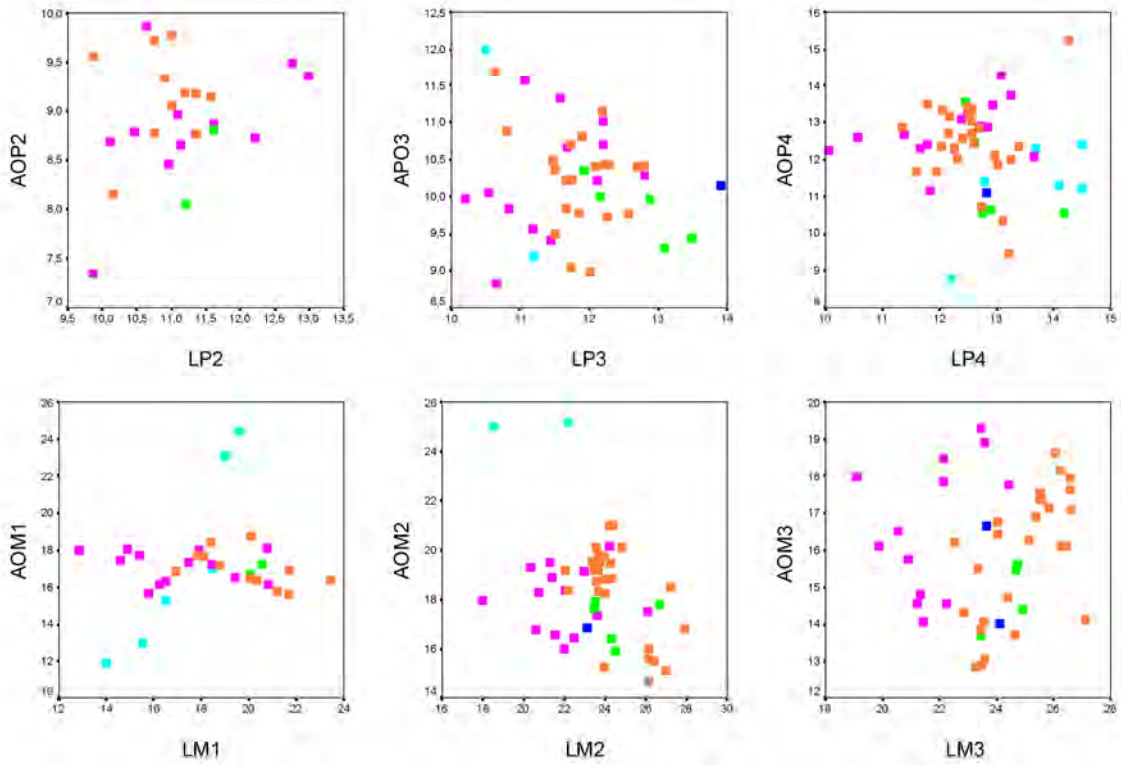


Figura 4.20: Gráficos de dispersión bivariantes de los premolares y molares superiores de las poblaciones de *Gazellospira*. Se representa: en rosa Fonelas P-1, en naranja Villarroya, en verde La Puebla de Valverde, en azul claro Sésklo y en azul oscuro Sèneze. Se observa separación de las poblaciones en los gráficos correspondientes a los molares, sobre todo en el del M3. En el gráfico del P4 además se observan dos grupos perfectamente segregados que podrían corresponder a machos y hembras.

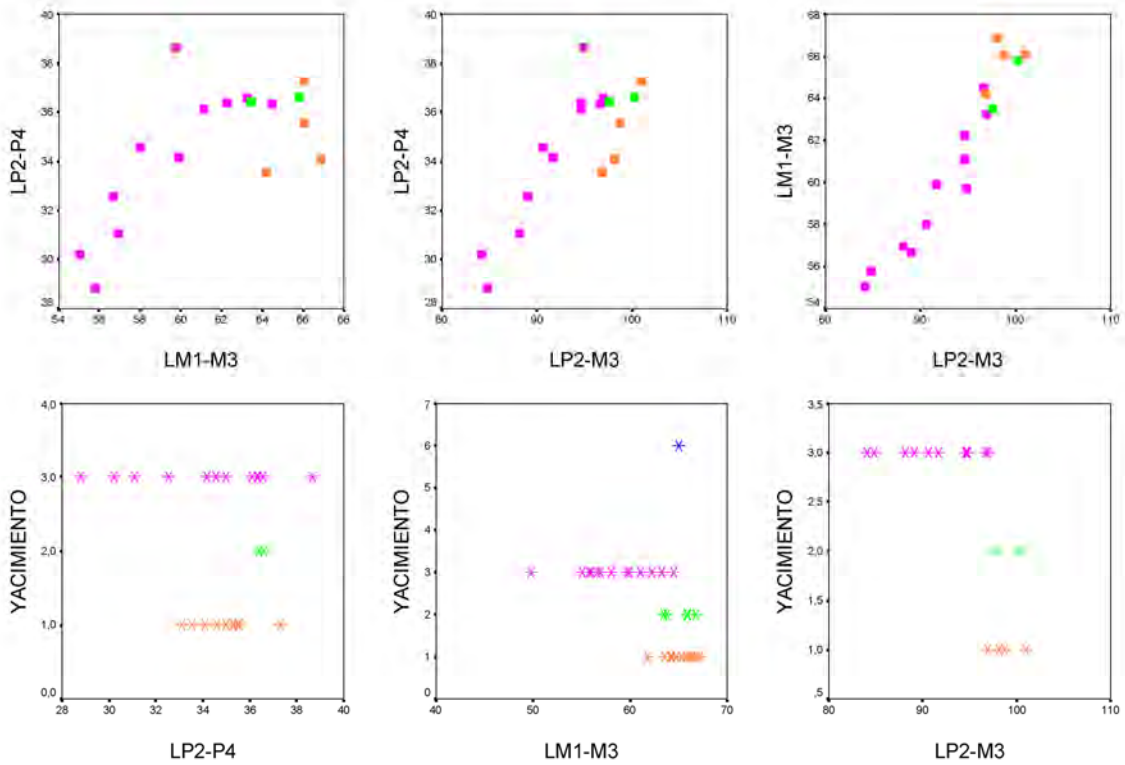


Figura 4.21: Gráficos de dispersión bivariantes de las series dentarias superiores de las poblaciones de *Gazellospira*. Se representa: en rosa Fonelas P-1, en naranja Villarroya, en verde La Puebla de Valverde y en azul oscuro Sèneze. Se observa separación de las poblaciones, presentando las poblaciones de Villarroya y La Puebla de Valverde las mayores series dentarias.

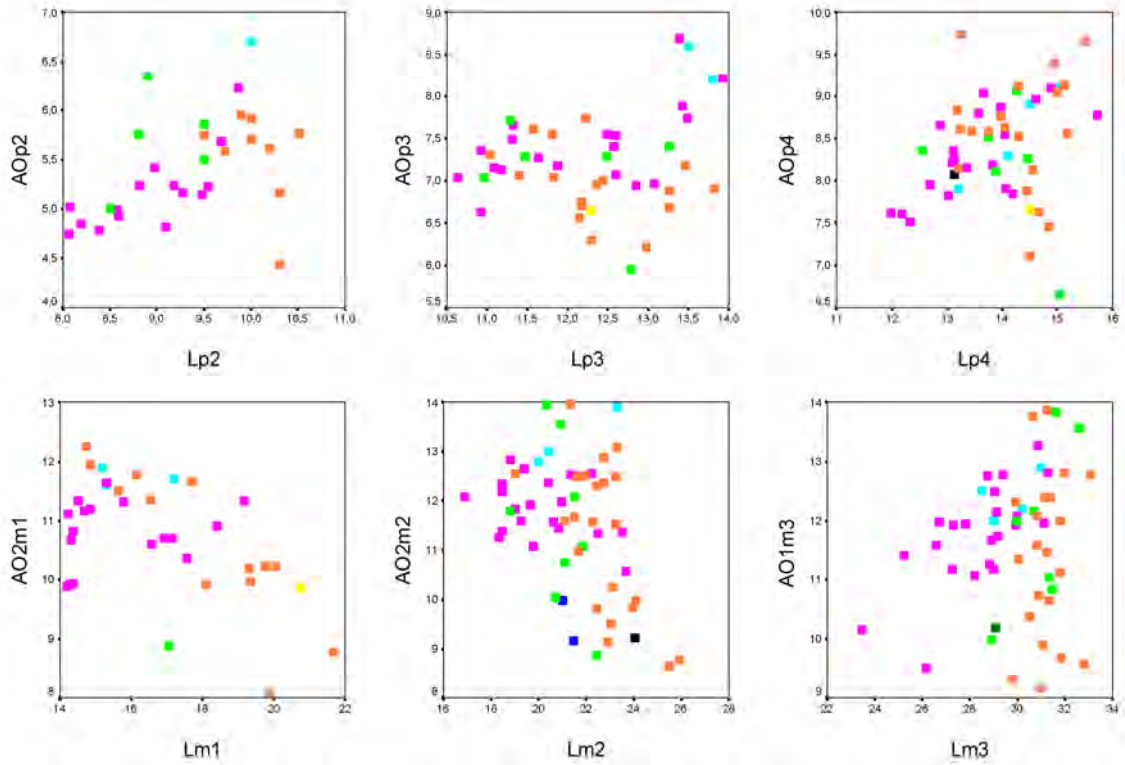


Figura 4.22: Gráficos de dispersión bivariantes de los premolares y molares inferiores de las poblaciones de *Gazellospira*. Se representa: en rosa Fonelas P-1, en naranja Villarroya, en verde claro La Puebla de Valverde, en verde oscuro Saint-Vallier, en azul claro Sésklo, en azul oscuro Sèneze, en negro Le Coupet y en amarillo Huélago. Se observa separación de las poblaciones en los gráficos correspondientes al p2, m1 y m3. En el gráfico del P4 además se observan dos grupos perfectamente segregados en base a la anchura que podrían corresponder a machos y hembras.

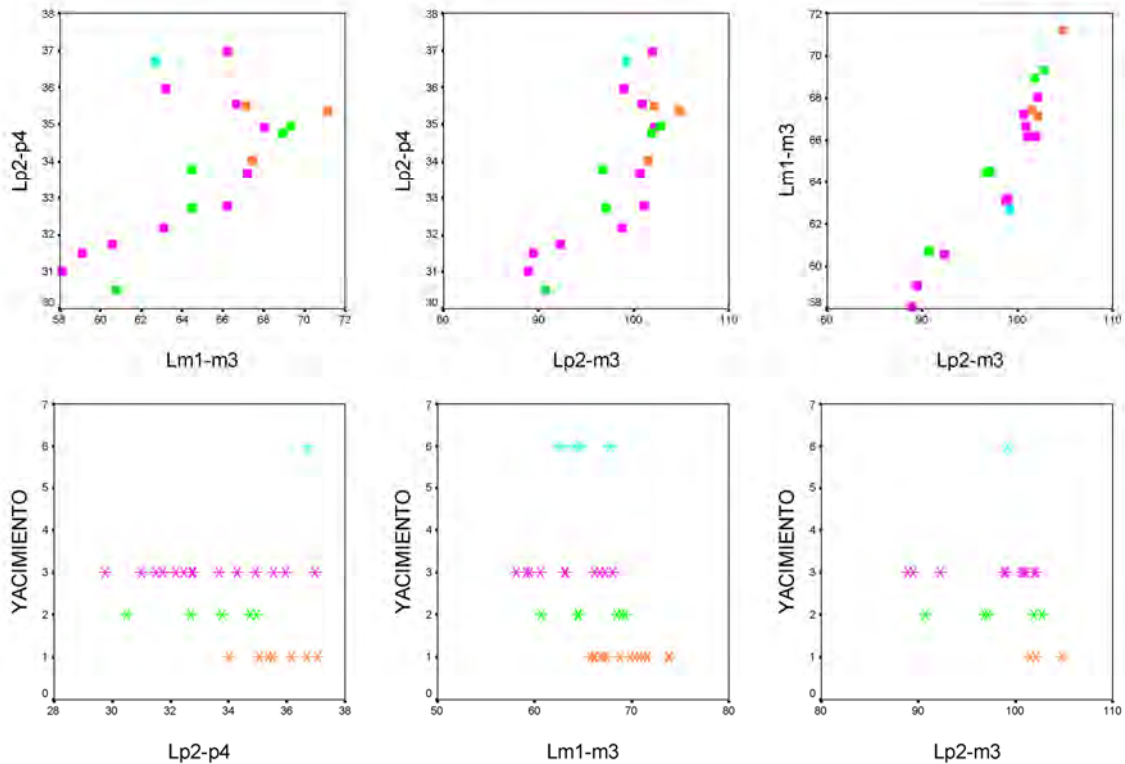


Figura 4.23: Gráficos de dispersión bivariantes de las series dentarias inferiores de las poblaciones de *Gazellospira*. Se representa: en rosa Fonelas P-1, en naranja Villarroya, en verde La Puebla de Valverde y en azul claro Sesklo.

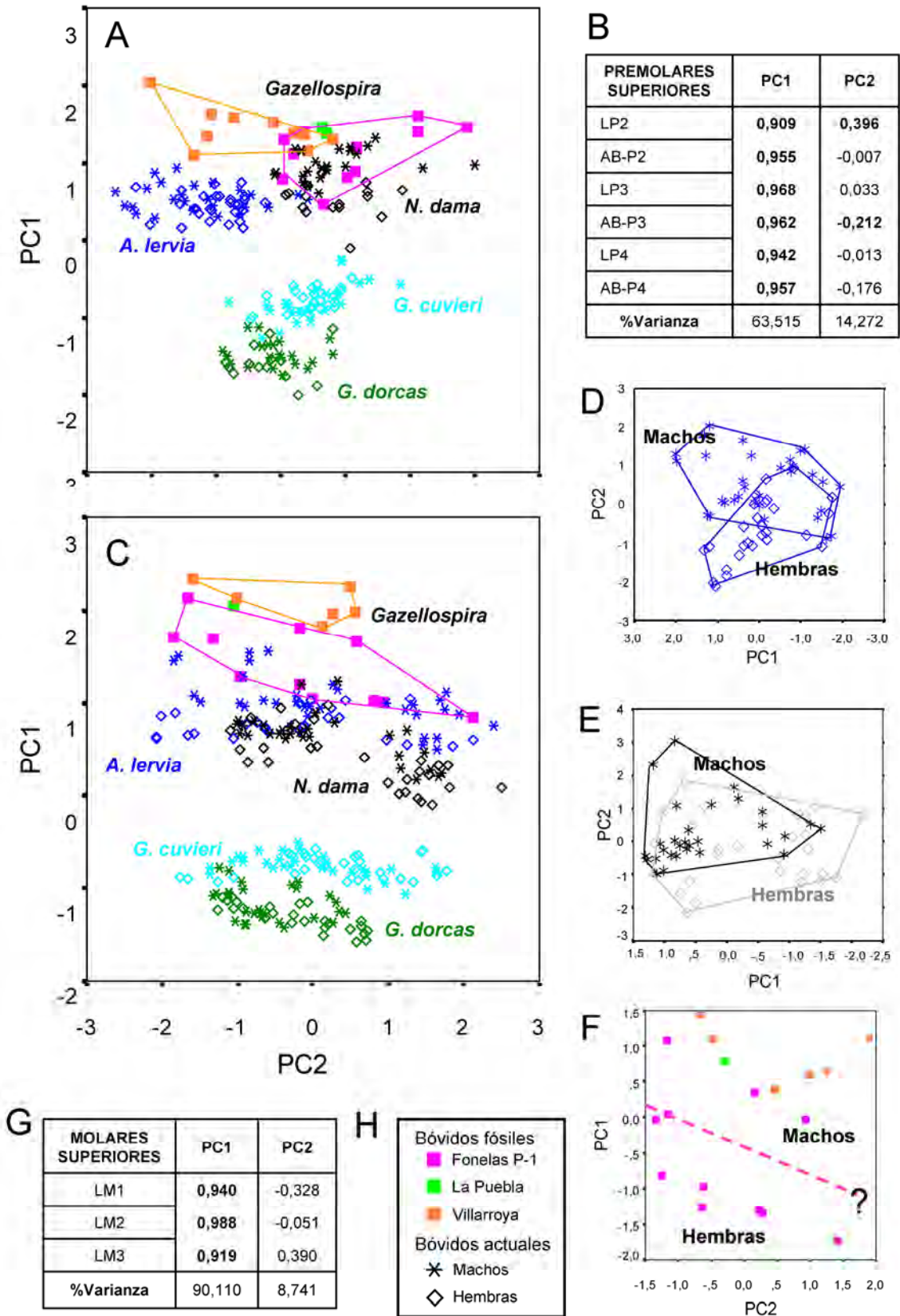


Figura 4.24: Resultados de los análisis de componentes principales de la dentición superior. **A** Gráfico de los premolares, se observan grupos separados para las poblaciones de *Gazellospira* de Villarroya y Fonelas P-1 en relación a PC2, **B** matriz de componentes principales de los premolares y % de la varianza total explicada por cada una de ellas, **C** gráfico de dispersión del PCA de los molares donde se observan los grupos de Villarroya y Fonelas P-1 separados por PC1, **D**, **E** y **F** gráficos de PCA de *A. lervia*, *N. dama* y *Gazellospira* con grupos sexuales separados, **G** matriz de componentes principales de los molares y % de la varianza total explicada por cada una de ellas, **H** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos.

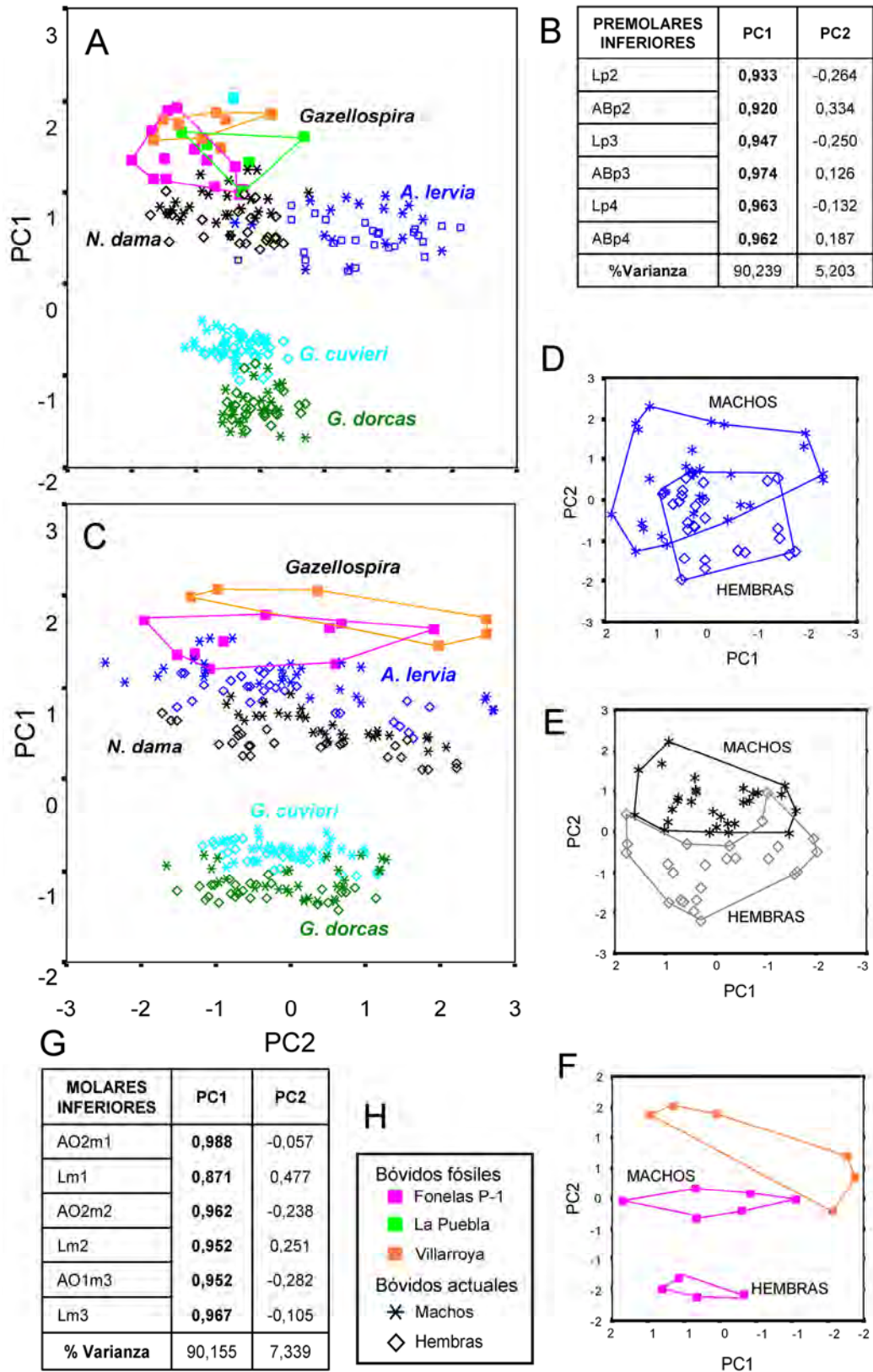


Figura 4.25: Resultados de los análisis de componentes principales de la dentición inferior. **A** Gráfico de los premolares, se observan grupos separados para las poblaciones de *Gazellospira* de Villarroya, La Puebla y Fonelas P-1, **B** matriz de componentes principales de los premolares y % de la varianza total explicada por cada una de ellas, **C** gráfico de dispersión del PCA de los molares donde se observan los grupos de Villarroya y Fonelas P-1 separados por PC1, y una cierta separación sexual de las muestras de *A. lervia* y *N. dama* **D**, **E** y **F** gráficos de PCA de *A. lervia*, *N. dama* y *Gazellospira* con grupos sexuales separados, **G** matriz de componentes principales de los molares y % de la varianza total explicada por cada una de ellas, **H** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos.

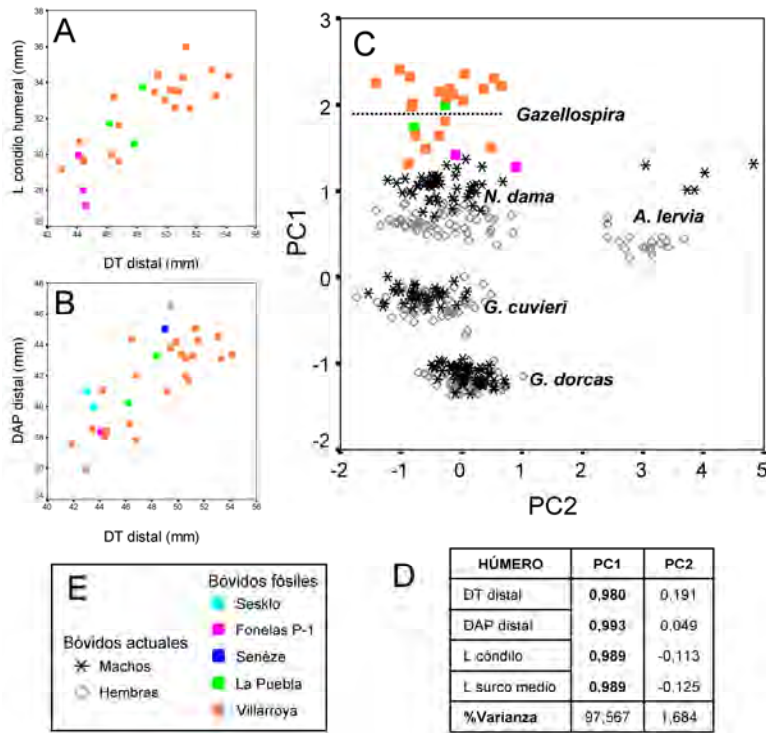
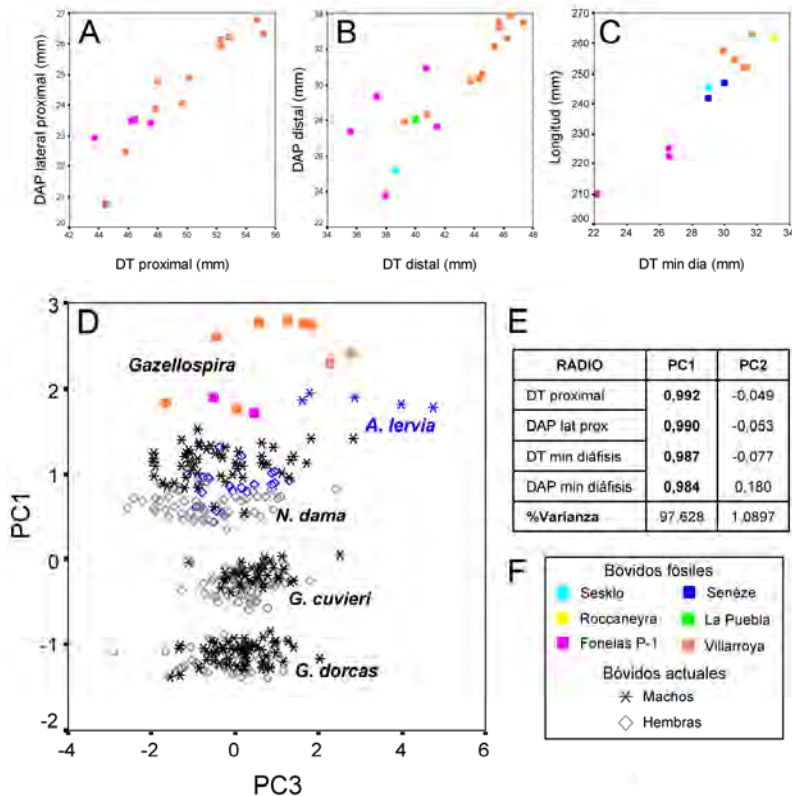


Figura 4.26: Resultados del análisis morfométrico del húmero. **A** y **B**, gráficos de dispersión de la epífisis distal, se observan dos grupos diferenciados para la muestra de Villarroya, mucho más claro en el gráfico **B**. Resultados del análisis de componentes principales, **C** gráfico de dispersión que enfrenta las dos primeras componentes, donde se observan dos grupos separados para la muestra de Villarroya que muestran el mismo patrón que los grupos sexuales de las especies actuales *G. dama* y *A. lervia*, **D** matriz de componentes principales y % de la varianza total explicada por cada una de ellas. **E** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos.

Figura 4.27: Resultados del análisis morfométrico del radio. Gráficos de dispersión, **A** epífisis proximal, **B** epífisis distal donde se observan dos grupos diferenciados para la muestra de Villarroya y **C** longitud vs diámetro transversal de la diáfisis, que muestra la diferencia de talla de las muestras. Resultados del análisis de componentes principales, **D** matriz de componentes principales y % de la varianza total explicada por cada una de ellas, **E** gráfico de dispersión que enfrenta las dos primeras componentes, donde se observan dos grupos separados para la muestra de Villarroya que muestran el mismo patrón que los grupos sexuales de las especies actuales *G. dama* y *A. lervia*, **F** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos.



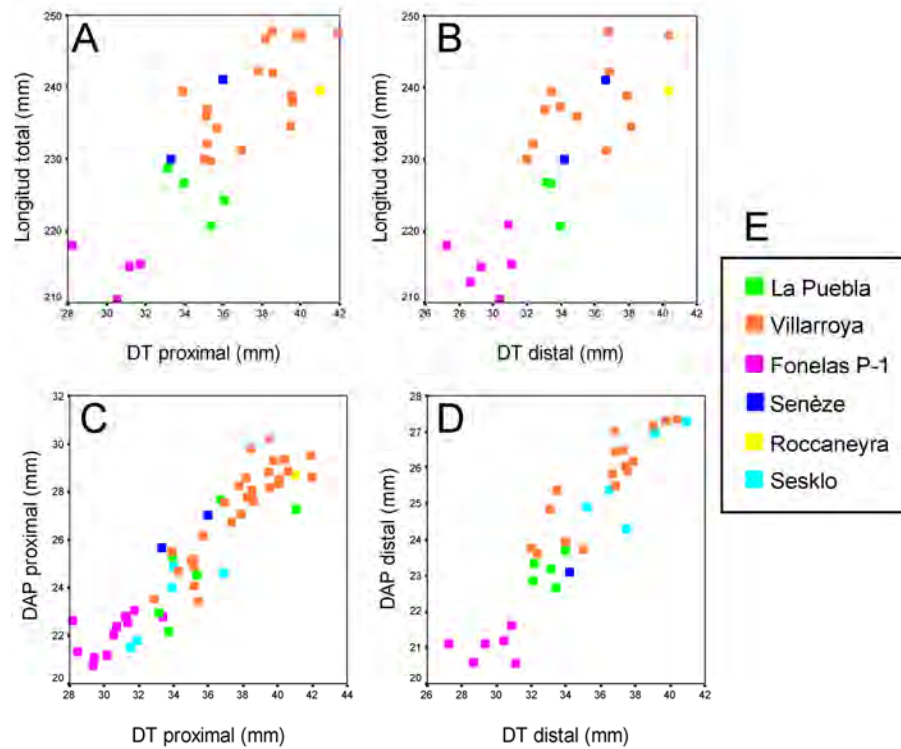


Figura 4.28: Resultados del análisis morfométrico de los metacarpianos III-IV. **A** y **B**, gráficos de dispersión de la longitud vs diámetros transversales, se observan las distintas tallas de las muestras y dos grupos diferenciados para la muestra de Villarroya, **C** y **D** gráfico de dispersión de las epífisis, donde se observan dos grupos separados para la muestra de Villarroya. **E** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos.

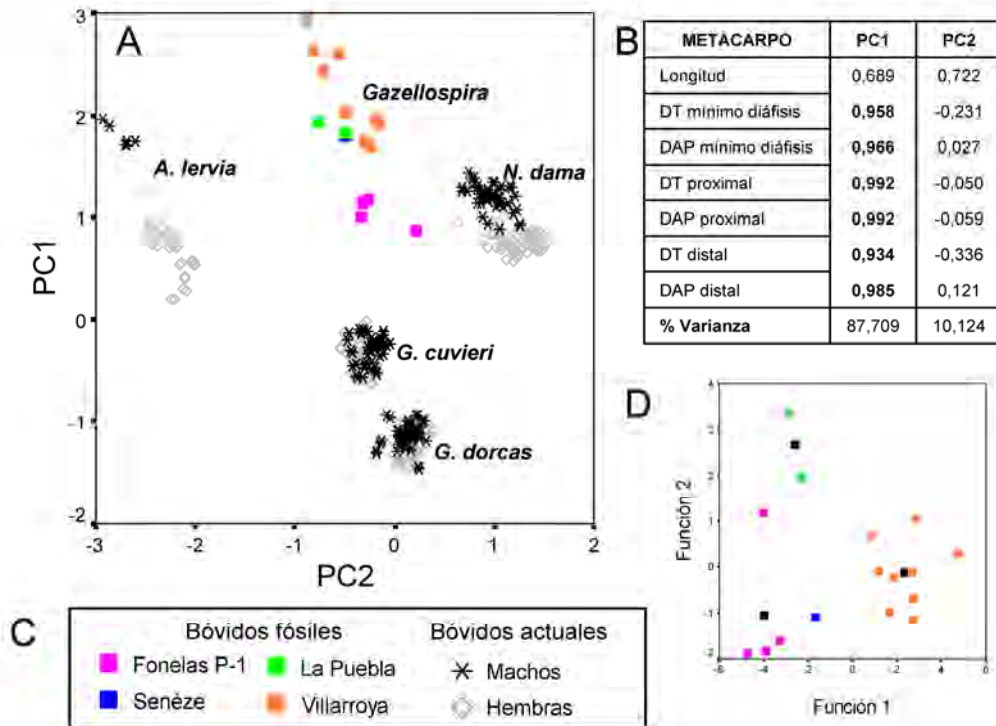


Figura 4.29: Resultados del análisis morfométrico de los metacarpianos III-IV. Resultados del análisis de componentes principales, **A** gráfico de dispersión que enfrenta las dos primeras componentes, donde se observan dos grupos separados para la muestra de Villarroya que muestran el mismo patrón que los grupos sexuales de las especies actuales representadas (*G. dama*, *G. dorcas*, *G. cuvieri* y *A. lervia*) y una diferencia de talla entre las muestras de *Gazellospira* y **B** matriz de componentes principales y % de la varianza total explicada por cada una de ellas, **C** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos. **D** Gráfico del análisis discriminante de la muestra de *Gazellospira*.

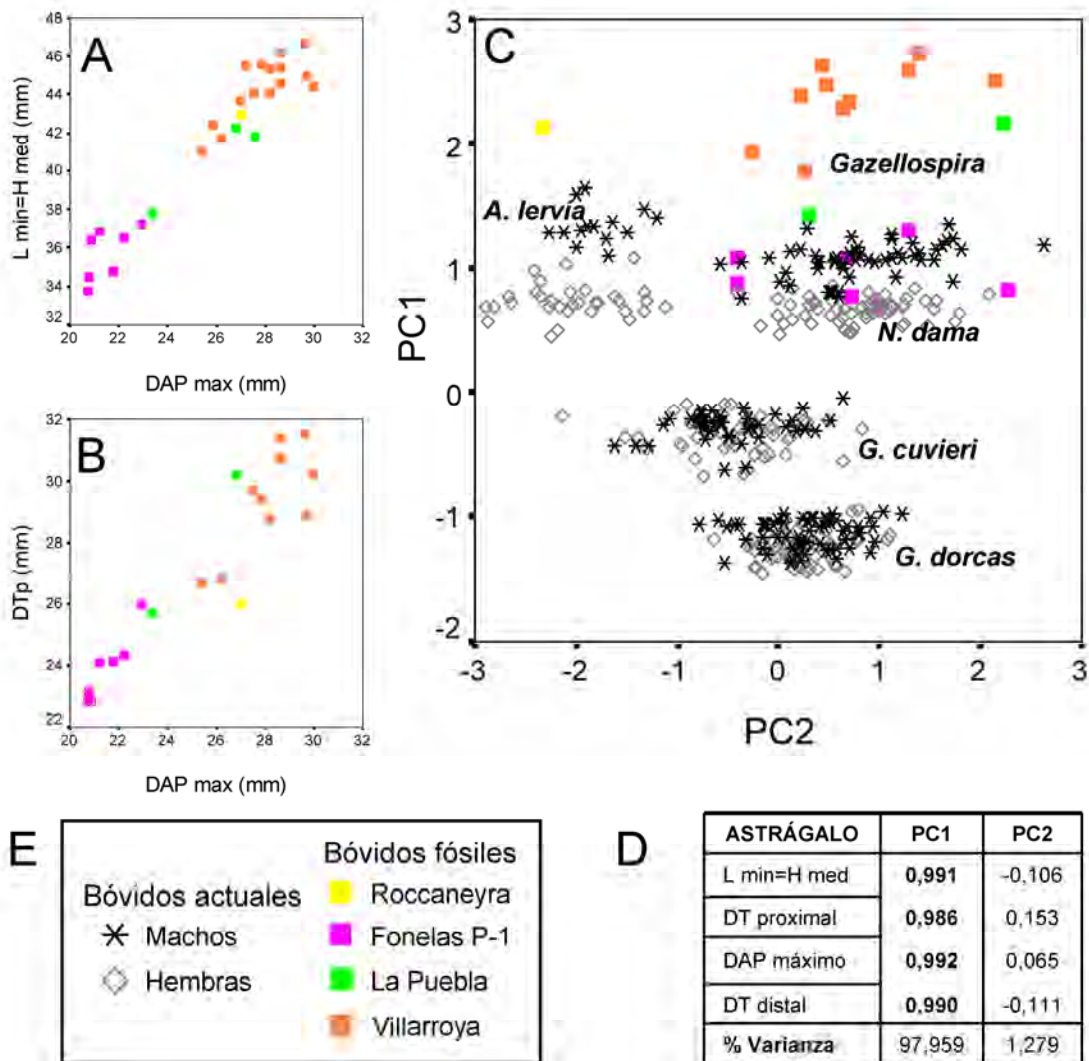


Figura 4.30: Resultados del análisis morfométrico del astrágalo. **A** y **B**, gráficos de dispersión se observan tres grupos diferenciados. Resultados del análisis de componentes principales, **C** gráfico de dispersión que enfrenta las dos primeras componentes, donde se observan dos grupos separados para la muestra de Villarroya que muestran el mismo patrón que los grupos sexuales de las especies actuales *G. dama* y *A.*, pero el grupo de las hembras solo presentaría dos elementos, también se observa una separación de talla entre las muestras de *Gazellospira*, **D** matriz de componentes principales y % de la varianza total explicada por cada una de ellas. **E** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos.

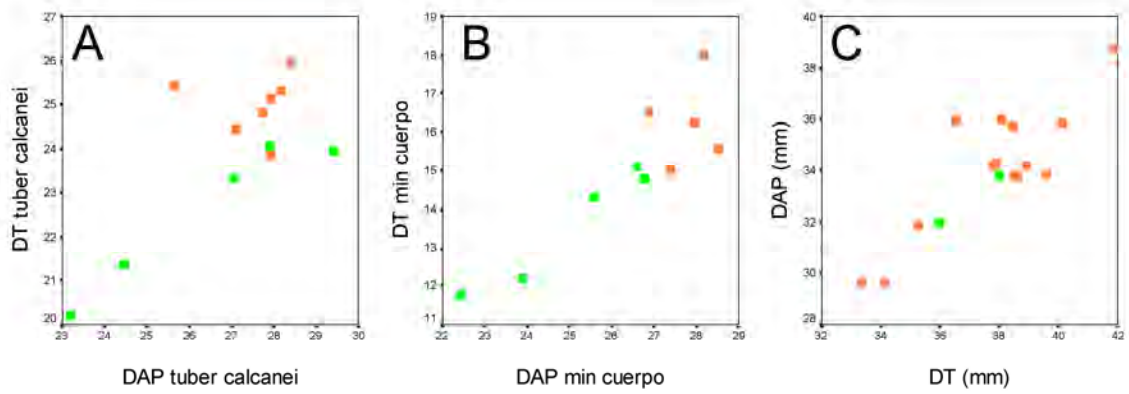


Figura 4.31: Resultados del análisis morfométrico del calcáneo y del cubonavicular. **A** y **B**, gráficos de dispersión del calcáneo **C** gráfico de dispersión del cubonavicular donde se observan dos grupos separados que podrían corresponder a macho y hembras. **D** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos.

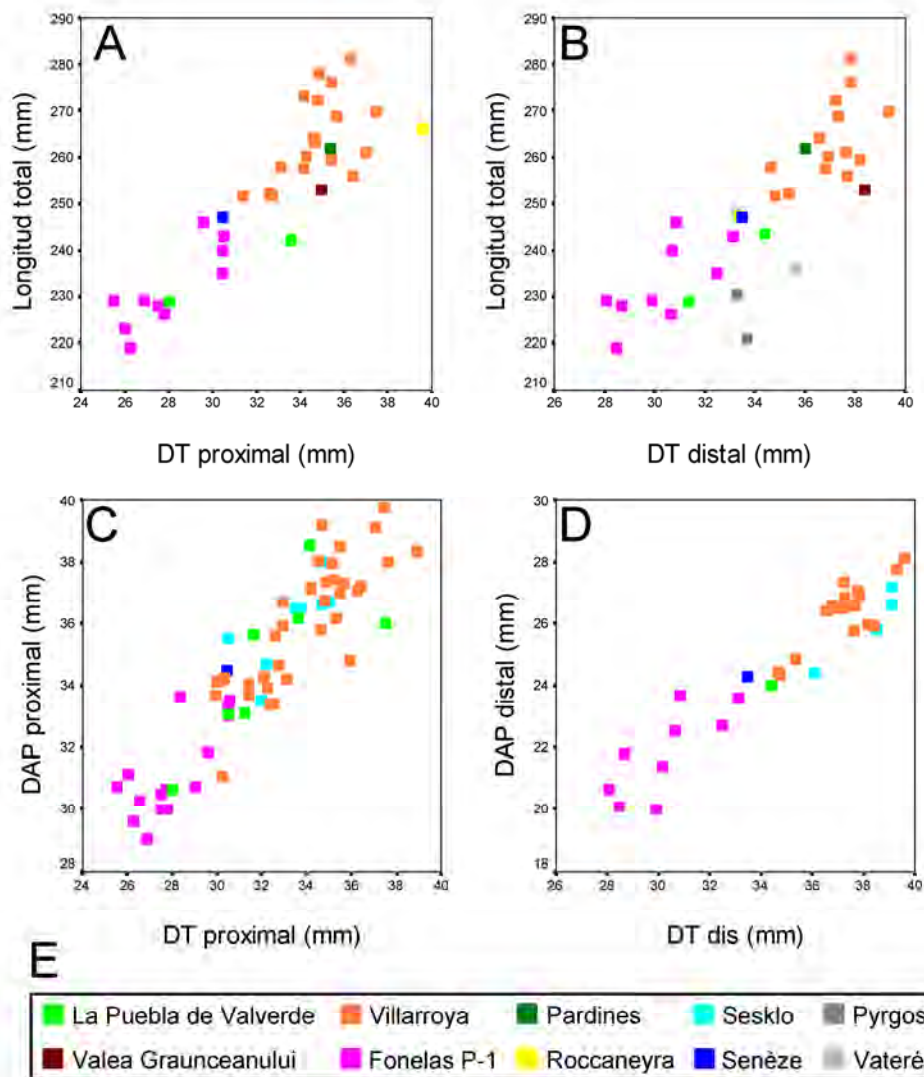


Figura 4.32: Resultados del análisis morfométrico de los metatarsianos III-IV. **A** y **B**, gráficos de dispersión de la longitud vs diámetros transversales, se observan las distintas tallas de las muestras y dos grupos diferenciados para la muestra de Villarroya, **C** y **D** gráfico de dispersión de las epífisis, donde se intuyen dos grupos separados para la muestra de Villarroya y Fonelas P-1, peor mucho menos claros que en el metacarpo. **E** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos.

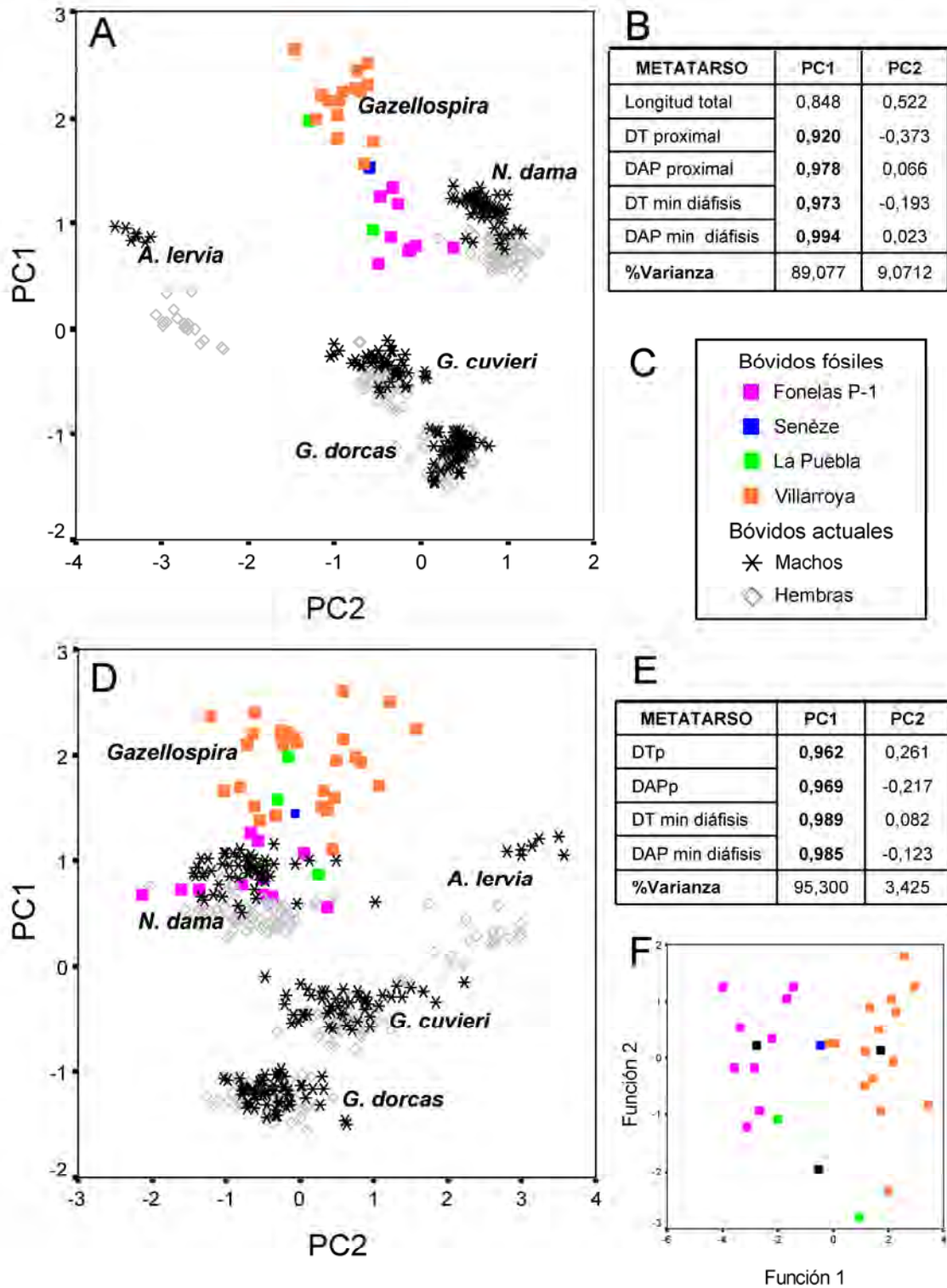


Figura 4.33: Resultados del análisis morfométrico de los metatarsianos III-IV. Resultados del análisis de componentes principales incluyendo la variable longitud, **A** gráfico de dispersión que enfrenta las dos primeras componentes, donde se observan los grupos de Villarroya y Fonelas P-1 claramente separados y el de La Puebla que tome valores ambos grupos, **B** matriz de componentes principales y % de la varianza total explicada por cada una de ellas. **C** leyenda de los símbolos utilizados en los gráficos. Resultados del análisis de componentes principales excluyendo la variable longitud, **D** gráfico de dispersión que enfrenta las dos primeras componentes, donde se observan los grupos sexuales para las muestras de Villarroya, La Puebla y Fonelas P-1, que muestran el mismo patrón que los grupos sexuales de las especies actuales *G. dama* y *A. lervia*. **E** matriz de componentes principales y % de la varianza total explicada por cada una de ellas. **F** gráfico del análisis discriminante donde el 96,2% de los casos originales se clasifican correctamente y el 84,6% mediante validación cruzada.

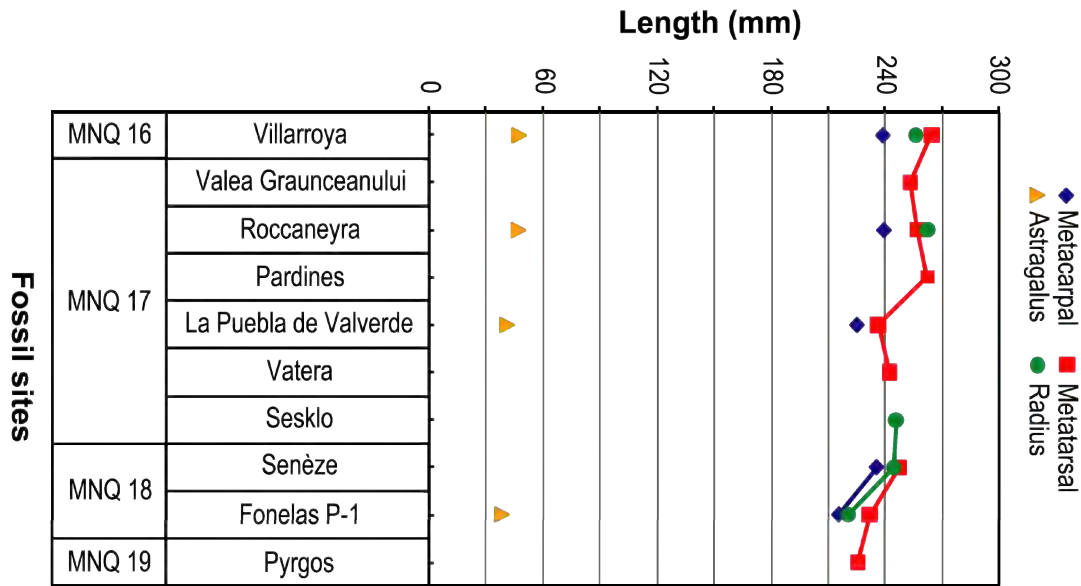


Figura 4.34: Disminución de la talla corporal a lo largo del tiempo, observado para la longitud total de los elementos postcraneales de las poblaciones europeas de *Gazellospira torticornis*.

COMPARACIONES:

Diferencias con otras poblaciones de *G. torticornis*

La morfología de los núcleos óseos del ejemplar de la Puebla de Valverde (MNCN-12270), presenta señaladas diferencias con otras poblaciones. Así, la divergencia de estos en la parte basal es de $97,738^\circ$, algo mayor que la de los ejemplares de Senèze ($63,4^\circ$ para el ejemplar 1921-9), Fonelas P-1 ($64-76^\circ$, Garrido, 2006, 2008a) y Huélago, y tan sólo el ejemplar de Pardines L.P166 (figurado por Pilgrim y Schaub, 1939), muestra una morfología similar (87°). Por otro lado el eje de torsión está fuertemente curvado hacia la región lateral en el ejemplar de La Puebla, mientras que en los ejemplares de Fonelas P-1 y Senèze la curvatura es más suave. Para observar este carácter es necesario que se preserve prácticamente el núcleo óseo por completo, hecho que no suele ser muy frecuente, lo que nos imposibilita el conocimiento de uno de los caracteres distintivos de la muestra de La Puebla. Así, el holotipo de *Gazellospira torticornis* y otros ejemplares como los de Villarroya, Huélago o Sesklo preservan solo la parte basal. Además, los núcleos óseos del ejemplar de La Puebla de Valverde se disponen casi verticales ($84,4^\circ$), formando con los parietales un ángulo menor que el de los ejemplares de Fonelas P-1 ($35^\circ- 65^\circ$) y que el de algunos de los ejemplares de Senèze (63° para el ejemplar 1921-9, 68° para Se1704).

Por otro lado, en La Puebla de Valverde el basioccipital es alargado y estrecho, mientras que en los ejemplares de Fonelas P-1 y Senèze es corto y ancho (ver tabla 4.20) Los ejemplares de Fonelas P-1, muestran unas tuberosidades musculares anteriores muy desarrolladas con un surco muy profundo y estrecho entre ellas, morfología que es muy

semejante en el ejemplar de Senèze. En el cráneo de La Puebla, estas tuberosidades se encuentran bien desarrolladas, aunque algo menos que en el ejemplar de Senèze y también desarrollan entre ellas, un surco con la misma morfología. Podríamos pensar que estas diferencias de las tuberosidades musculares, podrían estar asociadas a un dimorfismo sexual, con tuberosidades musculares muy desarrolladas asociadas a cuernos robustos correspondientes a individuos machos y poco desarrolladas relacionadas con cuernos de menor robustez o ausentes, correspondientes a hembras. En los actuales miembros de los Antilopini, machos y hembras presentan basioccipitales con diferente morfología. Estas diferencias morfológicas señaladas se observan por ejemplo en las gacelas actuales o en el *Antilope cervicapra*, donde los machos se caracterizan por presentar basioccipitales con unas tuberosidades musculares anteriores mucho más prominentes. Considerando esto, el cráneo de La Puebla de Valverde debería correspondería una hembra, sin embargo presenta unos cuernos muy robustos.

También podríamos pensar, que estas diferencias puedan estar simplemente relacionadas con una diferente robustez de los núcleos óseos en los diferentes individuos de un mismo sexo. Sin embargo, los ejemplares de Fonelas P-1 presentan basioccipitales con igual morfología en cráneos robustos con cuernos poderosos (2001-H3-94) y en cráneos más gráciles (2007-3084). Además, el ejemplar de la Puebla, que posee los cuernos más robustos, presenta unas tuberosidades musculares algo menos desarrolladas que las del ejemplar de Senèze y un basioccipital bastante más alargado. Con lo que, las hipótesis mencionadas anteriormente quedan descartadas y el cráneo de La Puebla de Valverde presenta una morfología diferente, tanto a la de Senèze como a la de Fonelas P-1, la cual por el momento no puede correlacionarse con un posible dimorfismo sexual ni tampoco con diferencias intraespecíficas.

En el paladar, la disposición del borde anterior de las coanas respecto a la scisure vasculo-nerviosa, y la ubicación de los forámenes palatinos, es similar a la de los actuales *A. cervicapra*, *Tragelaphus strepsiceros* y *T. scriptus*. Este último, *T. scriptus*, presenta unos premolares de mayores dimensiones (que sobrepasan las dimensiones de los lóbulos de los molares) con un contorno triangular y con P3 y P4 de morfología muy similar. Estos premolares muestran un gran desarrollo linguo-labial. En *A. cervicapra* el P4 es de mayores dimensiones, pero con una morfología similar a la de *Gazellospira*, los molares presentan estilos más prominentes, desarrollan un pliegue lingual en la pared distal y sus fosetas son un poco diferentes en la morfología.

En comparación con otros bóvidos Villafrankienses, los premolares presentan una talla mayor que la de *Procamptoceras brivatense* y menor que la de *Gallogoral*, *Pliotragus* y *Hesperidoceras*. Sin embargo la talla de los molares de estas especies es mucho más similar, dificultando la clasificación taxonómica.

En la muestra de Fonelas P-1 existen ejemplares donde el estilo anterior del P2 no se diferencia, sin embargo en las muestras de Villarroya y La Puebla de Valverde esta estructura está presente en todos los ejemplares. Por otro lado, en la muestra de Fonelas P-1, hay ejemplares donde el estilo posterior del P2 forma un ángulo labio-posterior según un eje ortogonal al plano antero-posterior del elemento (denominado morfotipo D2 por Garrido, 2008a) y ejemplares donde la pared lingual del cono posterolingual presenta una depresión vertical profunda (denominado morfotipo C2 por Garrido, 2008a). Estas morfologías se han encontrado también en la muestra de La Puebla, pero no en la de Villarroya. Los P2 de la muestra de Villarroya muestran unos conos linguales con igual desarrollo (morfotipo B1, según Garrido, 2008a), mientras que en la muestra de Fonelas P-1 se encuentran ejemplares con un cono posteolingual más desarrollado (morfotipo B2 según Garrido, 2008a) y ejemplares en los que el cono lingual es el de mayor desarrollo. En La Puebla de Valverde, se reconoce solo esta última morfología, donde el cono lingual está más desarrollado (Pue657, Pue658).

El P3, no muestra diferencias con los ejemplares de las otras muestras y en la muestra de La Puebla, también se diferencian ejemplares con un surco lingual bien marcado (Pue657) o no (Pue658). Según Garrido, 2008a, el P4 de la muestra de Fonelas P-1 presentaría unos estilos labiales igual de prominentes, pero se ha observado que existen ejemplares donde el estilo posterior es poco prominente (FP1-2002-1057, FP1-2002-1525, FP1-2002-317) como ocurre en Villarroya. En esta muestra además, los conos labiales suelen estar menos diferenciados que en los ejemplares de Villarroya, donde encontramos P4 cuyo cono posterolingual presenta una pared angulosa y poco proyectada hacia la región lingual. Los ejemplares de La Puebla, muestran un P4 con una pared labial con un relieve muy suave y con una pared lingual donde los conos están poco, o nada diferenciados.

En las diferentes muestras estudiadas, los molares presentan las mismas morfologías y solamente, en los M2 de Villarroya puede desarrollarse un entostilo que no se ha encontrado en las muestras de La Puebla de Valverde y Fonelas P-1. Esta estructura se ha observado en dos ejemplares en los que el diente aflora por completo, por lo que la ausencia de esta estructura en las otras muestras podría deberse a que los ejemplares están incluidos en el maxilar.

Se ha visto que todas las muestras presentan una variabilidad importante en la dentición superior definitiva, sin embargo, la variabilidad morfológica de la dentición superior decidua y no se han encontrado diferencias morfológicas entre las muestras estudiadas.

Respecto a la mandíbula de *Gazellospira*, esta es más fina y muestra un diastema más desarrollado que el del *Antilope cervicapra*. En cuanto a la dentición inferior definitiva, la

especie actual ha perdido el p2, presenta unos premolares con un surco externo profundo y mucho más ancho y unos molares con un pliegue caprino menos desarrollado.

La muestra de la Puebla de Valverde, presenta una variabilidad más reducida que la de Villarroya, al menos en lo que respecta a los premolares. Si bien, en este sentido hay que destacar que el número de ejemplares de la Puebla es más reducido. Otra diferencia entre las muestras de Villarroya y La Puebla de Valverde es la robustez de p2, mayor en la Puebla. En uno de los ejemplares de la Puebla de Valverde se desarrolla una pequeña columna vertical en el cónido posterolabial que no se observa en las muestras de Villarroya ni de Fonelas P-1. Si bien, esta misma estructura aparece en un p4 de uno de los ejemplares de Fonelas P-1. Por otro lado, se observan las mismas variaciones del ectostílido, para los ejemplares de La Puebla de Valverde, a excepción de que se han encontrado ejemplares en los que el ectostílido está presente en el m3 (este carácter también está patente en algunos de los ejemplares de Fonelas P-1). Algo similar a esta estructura se ha desarrollado en el ejemplar Vi 712, pero no llega a constituir una verdadera columna.

La variabilidad morfológica de los premolares de las muestras de Villarroya y Fonelas P-1, es igual de importante. A excepción de la existencia de la columnilla vertical que existe en la base del cónido posterolabial del p3 de uno de los ejemplares de Fonelas P-1, y la columnilla que existe en la parte antero-labial de dos ejemplares de Villarroya, se han observado los mismos morfotipos en ambas muestras.

El ejemplar de *Gazellospira* de Senèze figurado por Duvernois y Guerin, 1989, presenta una morfología algo diferente. En este ejemplar, el p3 presenta un cónido mesolingual que se dispone perpendicular al eje del diente, de manera que, no se encuentra orientado hacia la región posterior como ocurre en los ejemplares de Villarroya, Fonelas P-1 y La Puebla. En el p4 encontramos la misma disposición del cónido mesolingual, junto con un surco externo muy levemente incidido y unos elementos anteriores sin diferenciar, rasgos que lo diferencian de las morfologías encontradas en las otras muestras.

Al igual que en la dentición decidual superior, la inferior también presenta una menor variabilidad morfológica respecto a la dentición definitiva. Las muestras estudiadas no presentan grandes diferencias a excepción del dp3. En Fonelas P-1 y en la Puebla de Valverde, el cónido mesolingual del dp3 se encuentra siempre fusionado con los elementos posteriores, mientras que en Villarroya, además de esta morfología, es posible la existencia de una incisión que separe dichos elementos.

En cuanto al esqueleto postcraneal, se han encontrado algunas diferencias morfológicas entre las poblaciones. Los húmeros de La Puebla, parecen presentar el surco lateral de la tróclea del húmero algo menos pronunciado que los ejemplares de Villarroya. En vista medial, el cóndilo medial está mucho más desarrollado hacia la región distal en los

ejemplares de Fonelas P-1 que en los ejemplares de La Puebla y de Villarroya, siendo el ejemplar FP1/2001 H3 92 el de mayor desarrollo de este carácter.

En vista dorsal, los radios de Fonelas P-1, presentan una apófisis coronoide más apuntada que la de Villarroya, la cual siempre se encuentra bastante por debajo del proceso lateral. Por otro lado, el proceso lateral es algo más estrecho y más apuntado.

Para los carpales no se han encontrado diferencias morfológicas entre Villarroya, La Puebla de Valverde y Fonelas P-1. El escafoide de *Gazellospira*, presenta un borde palmar muy similar al de algunos bóvidos actuales (*Litocranius*, *Gazella*, *Rupicapra*, *Saiga*) y diferente de *Cervus elaphus* y *Eucladoceros senezensis*, que muestran un borde muy anguloso. Respecto al magnotrapezoide, un ejemplar de Senèze (FSL16899), muestra en vista palmar, un borde lateral más vertical y no oblicuo como el de Villarroya, La Puebla y Fonelas P-1. En el unciforme, la faceta para el semilunar conserva la anchura de dorsal a palmar, lo que lo diferencia de *G. borbonica*. Esta faceta, dorsalmente es cóncava, pero hacia la región lateral no pasa a ser convexa como ocurre en *G. borbonica*. En la cara medial, la articulación dorsal con el magnotrapezoide, es prácticamente vertical, mientras que en *G. borbonica* la faceta dorsal está inclinada lateralmente. En Fonelas P-1, se observa un ejemplar donde el borde postero-distal puede ser algo más prominente y estar ligeramente proyectado distalmente.

El metacarpo, que es uno de los elementos mejor representado, presenta una superficie proximal articular, cuya morfología puede ser triangular como en Pue537 o algo más semicircular como en Pue 895c. La cresta de la epífisis proximal puede ser casi rectilínea y ser perpendicular al eje transversal, o bien puede estar curvada como en el ejemplar Vi 858. La protuberancia dorsal lateral puede ser más (Vi862) o menos prominente. La foseta sinovial puede disponerse perpendicular al diámetro transversal o puede curvarse hacia la región medial. El ejemplar 1824M, presenta un borde medial que está muy desarrollado hacia la región palmar.

Respecto a los huesos tarsales no existen grandes variaciones. Los calcáneos registrados en Fonelas P-1, en vista medial, presentan todos un *tuber calcanei* con un lóbulo plantar poco desarrollado y con un surco, entre los lóbulos dorsal y plantar, bien diferenciado. En los ejemplares de Villarroya y La Puebla de Valverde, además se registran calcáneos donde el *tuber calcanei* es apuntado y muy desarrollado. Los astrágalos y los metatarsos no muestran diferencias entre las muestras, mientras que, para los cubonaviculares de Fonelas P-1 se han encontrado dos ejemplares (FP1 2002-1598 y FP1 2002-1670) donde la tuberosidad lateral distal, es mucho más prominente que la de las muestras de Villarroya y La Puebla.

A parte de las diferencias morfológicas señaladas, las diferencias de talla tanto de la dentición como del esqueleto postcraneal de las tres muestras españolas de *Gazellospira* es considerablemente distinta (ver apartado de morfometría).

Diferencias con *G. gromovae*:

Gazellospira gromovae Dmitrieva, 1975 es descrita por Dmitrieva (1977) para el Pleistoceno inferior de Kuruksai (Tayikistán). *G. gromovae* difiere, entre otros caracteres, de *Gazellospira torticornis* por presentar una menor separación basal de los núcleos óseos (Dmitrieva (1977)). La separación basal de los ejemplares de *G. torticornis* de Senèze y Pardines es de 60-70 mm (Pilgrim y Scahub, 1939), mientras que en Fonelas P-1 esta es algo menor (*44,09, 49,26- 62,81 mm) pero más similar a la de *G. gromovae* (33-42,1 mm según Dmitrieva, 1977). La distancia máxima entre los núcleos óseos de *G. gromovae*, entre 110-128, es similar a la de *G. torticornis*. Respecto a la longitud de los núcleos óseos, los ejemplares de Senèze superan ligeramente los 272 mm (tomado en el ejemplar 1921-9 cuyos ápices están rotos), los de Fonelas P-1 entre 295-297 mm (Garrido, 2006 y 2008a) y los de Kuruksai algo inferiores con 243-245 mm (Dmitrieva, 1977).

Otro de los caracteres diagnósticos de *G. gromovae*, se refiere a la morfología del basioccipital, que sería algo más alargado. Sin embargo se han observado diferencias entre los basioccipitales de las muestras de *Gazellospira* de Senèze, La Puebla de Valverde y Fonelas P-1. Para el yacimiento francés, las tuberosidades musculares anteriores están muy desarrolladas y el basioccipital muestra un aspecto más cuadrangular que el Fonelas P-1 y La Puebla de Valverde. En la Puebla de Valverde, el basioccipital es mucho más alargado que en las otras muestras, por lo que, este carácter tampoco nos permitiría asignar el material de Kuruksai a una nueva especie.

Respecto a las anchuras máximas del neurocráneo y de los mastoides, el ejemplar de Kuruksai presenta unos valores de 95 mm y 120 mm respectivamente, los cuales son similares a los de *G. torticornis* (tabla 4.20).

Entendiendo como protuberancias adicionales, a la presencia de ectostiloides, son un carácter inválido para definir a *G. gromovae*, ya que se ha observado que dichas estructuras pueden estar presentes u ausentes en *G. torticornis*.

En cuanto al paladar de *G. gromovae*, se observa que el límite del borde anterior de las coanas no alcanza el límite posterior del M3, mientras que en *G. torticornis* este se sitúa entre el borde anterior del primer y del segundo lóbulo. Respecto a la talla de la dentición superior, se observan unos valores de las series superiores mayores que los de Fonelas P-1 y de la

dentición inferior, similares a los de este yacimiento (tabla 4.21). Consideramos que las diferencias existentes entre *G. torticornis* y *G. gromovae* no son suficientes como para considerar que se tratan de especies diferentes, por lo que debería establecerse su sinonimia.

Diferencias con otros bóvidos de cuernos torsionados :

Los géneros *Gazellospira*, *Antilospira*, *Spiroceros* presentan unos núcleos óseos con una torsión sobre un eje recto, que puede ser perpendicular al techo craneal o con una inclinación variable (normalmente hacia atrás y lateralmente). Además los núcleos óseos de estos géneros son más bien retorcidos (twisted) y sus quillas están más o menos desarrolladas. *Antilope koufosi* (Kostopoulos y Koufos, 2006) se diferencia de estos géneros por presentar unos cuernos con una torsión claramente más suave y con una única traza de una quilla posterior débil y cuyo eje no es recto sino fuertemente curvado hacia la región posterior (Kostopoulos, 1998). El género *Parastrepsiceros* Vekua, 1968, en el que inicialmente se incluyó a *Antilope koufosi*, se caracteriza por presentar unos cuernos largos, masivos, fuertemente curvados hacia la región posterior que presentan una débil torsión (recorriendo una vuelta y media) y que presentan dos quillas; una posterolateral que es fuerte y otra anteromedial débil (Vekua, 1970). Otros caracteres son la ausencia de pedículo, gran divergencia de los cuernos, dentición hipsodonta, series premolares cortas en relación a las series molares, molares superiores sin entostilidos, M3 con metastilido fuertemente desarrollado y molares inferiores con pliegue caprino (Kostopoulos, 1998). Según Vekua (1970) este género se relacionaría con los Tragelaphini, pero otros autores ponen en duda esta relación y lo clasifican como bovidae incertae sedis (Kostopoulos 1998, Kostopoulos y Koufos, 2006). *Gazellospira* se diferencia principalmente de este género por presentar unos cuernos más gráciles que presentan una mayor separación basal.

DISCUSION GENERAL

El yacimiento de Villarroya comprende la muestra más completa de la especie *Gazellospira torticornis* conocida hasta ahora, con al menos un número mínimo de 26 individuos adultos examinados, reconocidos en base al número total de metatarsos izquierdos estudiados y un número mínimo de 8 individuos juveniles, estimados en base al número de elementos derechos de la dentición inferior. El estudio morfométrico de esta especie nos ha revelado la existencia de un marcado dimorfismo sexual, que se manifiesta sobre todo en los elementos postcraneales y que es menos evidente en la dentición (ver estudio morfométrico). El material craneal procedente de dicha localidad está representado en una proporción mucho más reducida que los elementos postcraneales y dentarios (7 elementos craneales respecto a 18 hemimandíbulas derechas y 26 metatarsos izquierdos, con lo que el material craneal representaría tan solo un 27 % respecto a la muestra total de los metatarsos). Por otro lado,

aunque no existe ninguna evidencia física de la ausencia de cuernos en las hembras, el hecho de que tanto los elementos dentales como los postcraneales sean mucho más abundantes, podría también explicarse por la ausencia de apéndices en las hembras. De hecho en algunos de los bóvidos actuales de cuernos torsionados (*Antilope cervicapra* y la mayor parte de las especies del género *Tragelaphus*) las hembras no presentan cuernos.

El yacimiento de la Puebla de Valverde corresponde a una muestra mucho más reducida que la de Villarroya, donde se han estudiado un número mínimo de 6 individuos adultos, estimado en base al número de metatarsos izquierdos y un número mínimo de 6 individuos juveniles en base al número de elementos derechos de la dentición decidua inferior.

Las diferencias morfológicas encontradas en los núcleos óseos, las cuales quizá se podrían asociar a diferencias intraespecíficas, junto con las diferencias morfológicas encontradas en el basioccipital del cráneo de la Puebla de Valverde, y las diferencias de talla nos hacen pensar que este ejemplar podría corresponder a una nueva subespecie diferente de la clásica *G. torticornis*.

Por último, se considera que *G. gromovae* debería ser un sinónimo de *G. torticornis*, que presentaría una talla similar a la de la cronosubespecie *G. torticornis hispánica* de Fonelas P-1.

CAPÍTULO 5

**SISTEMÁTICA DE LOS CAPRINAE
DEL VILLAGRANQUENSE**

Los Caprinae constituyen un importante componente de las faunas euroasiáticas de mamíferos desde finales del Plioceno. Las determinaciones sistemáticas de algunos de los taxa Plio-pleistocenos suele ser dificultosa en ocasiones, ya que, su esqueleto es parcialmente conocido y como consecuencia de esta escasez de material no se conoce la variabilidad morfológica intraespecífica. Un caso llamativo es el de la confusión entre *Megalovis* Schaub, 1923 y *Pliotragus* Kretzoi, 1941. Esto es debido a que Schaub, 1923, asignó erróneamente un cuerno con el cráneo tipo de *Megalovis latifrons* Schaub, 1923 de Senèze, al haberse encontrado asociados. Este cuerno (Se1483) pertenece en realidad a *Pliotragus* (Spassov y Cregut-Bonnoure, 1999, Cregut-Bonnoure, 2002). Es debido a esta atribución errónea por lo que *Pliotragus* y *Megalovis* han sido puestos en sinonimia (Schaub 1937, 1951; Gentry 1970, 1978, 1980, 2001; McKenna y Bell 1997). Actualmente, los cuernos de *Megalovis latifrons* continúan sin ser conocidos aunque Spassov, 2005 interpreta que deben estar curvados hacia el exterior y probablemente hacia abajo.

Por otro lado, hay géneros que presentan similitudes morfológicas, como son *Megalovis* Schaub, 1923 y *Sorgelia* Schaub, 1951, *Praeovivos* Staudinger, 1908 y *Ovibos* Blainville, 1816 o *Hemitragus* Hodson, 1841 y *Capra* Linné, 1758. Gentry (1970) considera que los géneros *Hesperidoceras*, *Pliotragus*, *Megalovis* y *Sorgelia* están estrechamente relacionados y que quizá pueden ser sinónimos. Otros autores mantienen los géneros *Megalovis* y *Sorgelia*, pero consideran que *Hesperidoceras* y *Pliotragus* son sinónimos (Duvernois y Guérin, 1989). Sin embargo, la anatomía comparada junto con los datos biométricos y los rasgos morfológicos taxonómicamente más significativos de los Caprinae (morfología de sus cuernos, del p3 y p4, del M3 y m3 y de los metápodos) permiten caracterizar a cada una de las especies (Crégut-Bonnoure, 2006).

Aun así, las relaciones filogenéticas de los caprinos del Plio-Pleistoceno son todavía dudosas. Los géneros *Procampoceras* Schaub, 1923, *Gallogoral* Guérin, 1965, *Pliotragus* y *Megalovis* fueron agrupados por Guérin, 1965 en la subfamilia Rupicapinae. Para otros autores (Duvernois y Guérin, 1989; Crégut-Bonnoure y Guérin, 1996), *Procampoceras* y *Pliotragus*, pertenecerían a la tribu Rupicaprini de la subfamilia Caprinae, mientras que la posición taxonómica de *Gallogoral* no es unánime (Rupicaprini o Nemorhedini). Según Guérin, (1965) *Gallogoral* se relaciona con los géneros actuales *Nemorhaedus* (Hamilton Smith, 1827) y *Capricornis* Ogiby, 1837. Alcover (1976) sugiere que *Gallogoral* sería el antecesor de *Myotragus* Bate, 1909.

En España, los caprinos villafranquienses son poco conocidos y no existe un registro muy amplio en cuanto a la distribución y a la representatividad de las muestras. *Gallogoral* ha sido citado en el yacimiento de la Puebla de Valverde, pero no existe ningún estudio sistemático de este taxón. Por otro lado en Villarroja fue descrito un cráneo como

Hesperidoceras merlae (Villalta y Crusafont, 1953). *Hesperidoceras* cf. *merlae*, es conocido en Huélago por algunos restos muy fragmentarios (Azanza y Morales, 1989). Por lo tanto, nos disponemos a realizar el estudio sistemático y descriptivo de los caprinos de estos yacimientos.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Tribu: ***Incertae sedis***

Género: *Hesperidoceras* Crusafont, 1965

Sinonimias:

1953 *Hesperoceras* Villalta y Crusafont, p. 1-6, fig 1-3. (*nomen nudum*)

1965 *Hesperidoceras* Crusafont, p. 223-224.

1994 *Gazellospira* Arribas y Bernard. p. 26

Especie tipo: *Hesperidoceras merlae* (Villalta y Crusafont, 1953), p. 5-6, fig. 1.

Diagnosis del género: Como es monoespecífico igual que la de la especie tipo.

Hesperidoceras merlae (Villalta y Crusafont, 1953).

(Láminas 22-27)

Sinonimias:

* 1953 *Hesperoceras merlae* Villalta y Crusafont, p. 1-6, fig 1-3.

* 1965 *Hesperidoceras merlae* Crusafont, p. 223-224.

* 1983 *Hesperoceras* De Giuli y Masini, p. 272-273, pl. 1, fig 1.

*? 1989 cf. *Hesperidoceras merlae* Azanza y Morales p. 296, lámina fig 2

* 1989 *Hesperidoceras merlae* Azanza y Morales p. 296.

*p 1994 *Gazellospira torticornis* Arribas y Bernard. p. 26, hemimandíbula izquierda con serie dp2-m1 (1841M).

Diagnosis original: Una descripción inicial es dada por Villalta y Crusafont (1953). Dicha descripción no es muy extensa y se ciñe exclusivamente a la descripción del cráneo tipo. Con el estudio del nuevo material se ha podido ampliar y completar esta diagnosis añadiendo la descripción de la dentición inferior y de algunos elementos del esqueleto postcraneal.

Diagnosis enmendada: Especie de talla media con núcleos óseos colocados muy cerca del borde orbitario, abiertos en forma de V, inclinados hacia la región posterior, fuertemente curvados hacia la región anterior, de sección basal subcircular y con una superficie fuertemente ornamentada a base de estrías longitudinales muy profundas hacia el ápice. Basioccipital de morfología trapezoidal con las tuberosidades musculares anteriores prominentes, un surco central profundo y estrecho y unas apófisis yugales muy próximas a las tuberosidades

musculares posteriores. Dentición superior con premolares de gran tamaño, caracterizada por un P4 muy grande en relación al resto de elementos dentarios. Mandíbula con una sínfisis poco desarrollada, con un agujero mentoniano ovalado grande y profundo situado por delante del nivel del p2, borde ventral de la rama horizontal ancho y rama ascendente bien desarrollada. Dentición inferior con premolares bien desarrollados, grandes y con una gran variabilidad intraespecífica. p3 con el cónido mesolingual dirigido hacia la región posterior cerrando el valle medial o no. p4 fuertemente molarizado con un lóbulo anterior grande, de morfología subrectangular y un lóbulo posterior pequeño con un cónido posteolabial más proyectado labialmente que el cónido mesolabial y los elementos posteriores oblicuos al eje. Molares de lóbulos angulosos con presencia o ausencia de columnillas interlobulares, sin islotes de esmalte, y de pared lingual con poco relieve o con cónidos y estílicos bien desarrollados. Esqueleto postcraneal robusto con metápodos que presentan la morfología típica de los Caprinae (cortos y robustos).

Holotipo: Cráneo sin numerar figurado por Villalta y Crusafont (1953), depositado actualmente en el Museum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Paratipos: El resto de ejemplares de la serie tipo.

Localidad tipo: Villarroya (España), Villafranquiense Inferior (MN16).

Otras localidades: Huélago (España).

Materiales:

VILLARROYA

Cráneo articulado con el atlas, sin sigla depositado en el MNHN de Paris; **maxilares con dentición definitiva** Vi611 (P2-M3 izquierda), Vi613 (P2-M1 izquierda y P2/P4 derecha), Vi617 (P2-P4); **P4**, Vi639; **dentición inferior decidua**, 1841M (dp2-m1 izquierda); **mandíbulas y fragmentos mandibulares con series completas o casi completas**, Vi603, V020, V019 (p2-m3 izquierdas), V154 (p2-m3 derecha), Vi627 (m1-m2); **p3**, Vi633; **p4**, Vi634 (fragmento); **húmeros**, Vi650, Vi649, Vi663 (epífisis distales); **radios**, Vi648 (completos), Vi665, Vi644 (epífisis proximales), Vi642, Vi643, (epífisis distales); **metacarpianos III-IV**, Vi656, Vi654 (completos), Vi655, Vi653 (epífisis proximales), Vi646, 47080 (epífisis distales); **astrágalo y cubonavicular**, Vi658; **metatarsianos III-IV**, Vi659, Vi652, Vi657 (completos, el último articulado con astrágalo y cubonavicular Vi658).

Un total de **31** elementos han sido estudiados.

Medidas: Tablas 5.1-5. 8.

NÚCLEOS ÓSEOS	<i>Hesperidoceras merlae</i> (Villarroya) Holotipo		<i>Pliotragus ardeus</i> (Senèze) MNHN1958-12	
	D	I	D	I
DAP	48,34	47,71	64,76	66,72
DT	57,78	55,75	58,08	60,10
DAP a 7 cm.		29,41	54,28	
DT a 7 cm.		32,14	36,69	

Tabla 5.1: Dimensiones en mm de los núcleos óseos.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	DESASTE	P2			P3			P4			M1			M2			M3			L			I												
				AB	AO	H	AB	AO	H	AB	AO	H	AO1	AO2	AOT	LO	H	AO1	AO2	AOT	LO	H	P2-P4	M1-M3		P2-M3											
La Puebla de Valverde <i>G. meneghini</i>	MNCN50436	D		11,8	12,9	13,4	12,6	15,1	15,3	14,2	11,2	18,4	18	15,4	10,2	16,6	17,1	18,3	17,9	18,5	11,1	19,3	16,8	27,4	15,5	64,8											
	MNCN 50436	I						16,8	13,3	16,8	25,8	17,3	14	15,8	26,9	16,8	15,2	18,8	22,4	20,9	16	15,4	17,4	25,1	30,6	70,9											
	Pue638	D	1	13,9	10,3	15,2	21,5	16,7	13,2	17,3	26,4	17,3	14,2	15,2	26,9	16,1	15,1	17,8	22,7	21,8	15,2	14,4	17,2	24,7	32	48,1	118	40,9									
	Pue639	D	2													16,8	18,6																				
	Pue642	I	2																																		
	Pue643	D	2																																		
	Pue644	I	2																																		
	Pue646	D	2																																		
	Pue649	D	2																																		
	Pue651	I	2					15,1	13	13	15,3	19,7	18,8	14,3	15,4	22																					
Pue652	D	2		13	11,5	12,3	18,7																														
Pue653	D	2		11,8	10,9	12,6	17,4																														
Pue654	D	2		13,1	11,6	12,9	19,9																														
Senèze <i>G. meneghini</i>	FSL16867	I	3					14,5	13,5	13,6	18,4	19,1	15,9	17,8	18,5	18,1	20,1	19,9	12,2	17,3	15,6	20,1	24,9	20,5	16,4	13,8	17,7	27,8	20,9	70,3							
	FSL5009	I	2	13,1	12,6	12,4	11,6					15,2	14,5	13,2	16,1	19,3	17,1	19,9	17,4	14,8	17,6	16,8	19,4	22,9	25,4	16,2	13,6	17,7	25,5	30,2							
	FSL5009	D	2																																		
	FSL16890	I	2																																		
	FSL5008	D	2	11,3	11,4	13	11,2	14,6	14	13,9	14,1	15,3	14,6	13,5	12,2	17,9	16,5	19,6	17,1	10,7	18,4	16,7	20,1	22	18,9	17,1	15	17,5	26,2	21,2	40,5	62,6	102	39,6			
	FSL16868	D	2	14,1	11,2	12,3	14,3	15,2	13,1	13,9	15,1	15,9	13,6	13,4	13,5	17,5	16,4	20,4	17,5	12,2	18,1	16,8	19,6	21,9	19,6	16	14,3	17,6	25,4	19,3	63,9	103	38,8				
FSL16868	D	2													16,5	16	19,1	17,7	9,53	17,5	16,3	20,4	23,7	24,3	15,3	13,3	17,5	25,5	28,8								
FSL16868	I	2																																			
Saint-Vallier <i>G. meneghini</i>	MNHL20163352	I	2																																		
	MNHN sin sigla	I	2	13	11,8	11,4	12,2	14,9	14,4	15,9	14,1	17,9	16,3	15,1	14,7	18,4	17																				
	MNHN sin sigla	D	2																																		
	V611	I	3	11,1	10,3	12,9	18,2	14,5	11,8	15,9	18,7	16,4	12,8	15,1	19,2	15,3	14,6	17,6	21,2	15,4	14	13,4	16,3	24,2	28,1	12,7	11,4	14,1	24,7	31,3	45,9	67,7	109	42,1			
V613	D	1	12,1	10,4	12,1	19,8	14,5	11,9	15,4	23	17,6	13,8	15,7	22,6																							
V617	I	1	11,9	10,3	12,7	20,7	14,2	12,2	15,2	21,5	16,5	13,5	15,9	23,1	15,3	15,4	17,5	21,9	18,7																		
V617	D	2	11,8	11,1	14,3	16,9	14,1	12,7	14,6	20,3	16,1	13	14,6	21,5	16,5	16,2	17,2	18,8	9,75	16,7	15,1	18,2	24	16,5	15,9	14,6	16,3	25,1	17,1	37,3	66,1	101	36,9				
Vyat155	D	2	9,59	9,34	10,9	13,6	13	10,4	12,3	13	17,5	15,2	14,3	12,3	16,5	16,2	17,2	18,8	9,75	16,7	15,1	18,2	24	16,5	15,9	14,6	16,3	25,1	17,1	37,3	66,1	101	36,9				
AFG140																																					
AFG156																																					
AFG160																																					
AFG166																																					
FSL16895																																					
FSL16887																																					
MNHN1922-3																																					
FSL2113152																																					
FSL210768																																					
FSL210768																																					
FSL16861																																					
FSL16888																																					
FSL16893																																					
FSL16893																																					
FSL16893																																					

Tabla 5.2: Dimensiones (en mm) de la dentición superior.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	dp2			dp3			dp4			m1				Ldp2 2- dp4
			AO	LO	H	AB	LO	H	AB	LO	H	AO1	AO2	LO	H	
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue656e	I	7,07	10,4	9,98	9,26	14,6	10,6	11,1	26,1	12,9					
	Pue656	I				7,88	14,1									
	Pue656e	D	6,85	10,7	8,43											
	Pue656e	D	6,96	10,5	10,9											
	Pue658f	I	6,73	11,2	10,5	10,5	14,8	9,13	10,5	25,7	16,1					
Villarroya <i>H. merlae</i>	1841M	I	6,64	10	8,05	8,52	15,3	9,25	10,5	25,5	13,5	10,3	9,14	22,2	14	48,3

Tabla 5.4: Dimensiones (en mm) de la dentición inferior decidual.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	DT min dia	DAP min dia	DAP prox	DT dis	DAP dis	L condilo humeral	L surco medio	L capitulum
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	LPV98-98a-17DII	D	26,87	38,95						
	MNCN 54879	I	27,38	34,66		56,32		40,82	29,97	32,95
	MNCN 54881	D	29,39	37,19		57,75	42,04	37,49	29,12	32,43
	Pue 840a	D	26,47	32,26		51,6	45,75	34,92	26,77	
	Pue 840b	D					46,19	34,78	26,46	
	Pue 840c	D				60,49	51,06	38,05	28,91	
	Pue 840d	I				55,84	47,24	33,91	26,69	26,18
	Pue 840e	D				56,87	47,42	34,8		
	Pue 840f	I				60,13	51,31		28,53	26,35
	Pue 840i	I				61,34	54,59	41,11	30,89	28,12
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008ay	I	28,77	34,8	76,96	54,24	45,81	33,45	26,11	23,19
Villarroya <i>H. merlae</i>	Vi 649	D				54,51	44,63	34,58	25,92	
	Vi 650	I				54,98		*32,92	26,44	24,69
	Vi 663	I				61,19	49	38,91	*27,12	
Pul-e Charkhi <i>K. ahmadi</i>	AFG195					-62,49				

Tabla 5.5: Dimensiones (en mm) de los húmeros.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	L total	L funcional	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis	DAP lat prox	DAP fac capitulo del humero	DTprox superficie articular
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	LPV98-347-26	I	236		31,21	17,33	47,87		43,54	31,41		19,59	
	MNCN 54878	D	239,7		33,62	20,62	57,82	28,93	50,66	34,63	28,1	20,58	
	Pue 841b	I	255		36,11	22,89	52,29		50,59	37,31	28,32		50,63
	Pue 841c	I	*247,4		30,2	19,88	51,86		47,66	33,67	*26,75		50,67
	Pue 841d	I					54,01				32,07		57,96
	Pue 841e	I							53,36	39			
	Pue 841	I						*50,39	36,57				
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008ax	I	238,4	262,3	32,56	19,93	52,24	27,67	48,2	36,02	27,62	21,21	50,77
	FSL5008av	D	243,4		32,27	18,84	52,48	28,3	48,73	34,08	28,33	21,03	51,18
	FSL16869	I	240,1		32,77	22,17	50,77	26,34	50,29	35,43	26,32	21,76	49,12
Senèze <i>P. ardeus</i>	FSL16889	I	276,9		36,03	21,6	60,59	32,36	55,47	38,13	32,11	23,53	57,8
Villarroya <i>H. merlae</i>	Vi 642	D			34,98	19,98			56,57	35,05			
	Vi 643	I							38,5				
	Vi 644	I			33,11	19,16	54,93				*29,76	*22,45	51,64
	Vi 648	D	245,1		30,43	16,93	50,51				26,09	21,58	48,68
	Vi 665	I					53,84				27,29	22,12	52,22
Pul-e Charkhi <i>K. ahmadi</i>	AFG173										35,48		
	AFG174											24,28	

Tabla 5.6: Dimensiones (en mm) de los radios.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	L total	L min	DT min dia	DAP min dia	DT prox tot	DAP prox tot	DT faceta magnotrapezoide	DT de ls faceta unciniforme	DTdis sup	DT dis	DAP dis
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue 843b	I	186,56	182,67	26,9	18,5	42,9	29,6	17,3	26,3	46,7	45,9	26,6
	Pue 843d	I	181,07	177,67	28,2	20,7					45,2	44,6	25,9
	Pue 843e	I	182,48	177,9	28,7	18,9	42	28	17,7	25,3	46,1	43,4	26,9
	Pue 843f	I			24,3	19,5	40	28	25,2	16,1			
	Pue 843h	?			25,6	18,3					45,6	43,3	26,3
	Pue 843i	?			30,3	20,2							49,3
	Pue 843j	?									47,3	45,8	*27,09
	SIN SIGLA	I			27,3	20,9	44,7	30,5	19,5	27,6	49,7		27,5
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008	D	174,9	171,98	27,1	18,6	42	25,7	16,4	25,7	45,7	42,6	26,9
	FSL5008	I	173,84	170,93	26,7	18,7	42,3	26,1	16,9	25,6	45,7	41,5	26,8
	FSL168878	I	170,96	167,51	27	19,2	42	25,7	16,9	25,3	45,7	45	26,2
	FSL16874	D	168,6	164,75	27,2	19,5	40,5	25,4	16,8	25,4	44,8	42,8	25,6
	FSL16873	D	170,62	167,39	28,5	18,7	41	25,8	17	24,7	44,8	45,2	26,2
Villarroya <i>H. merlae</i>	Vi 656	I	192,27	187,71			46,5	29,7	19,6	28,5	48,8	48,8	27,8
	Vi 654	D	191,9	187,62			37,6	26,4	13,8	24,4	42,8	43,5	26,7
	Vi 653	D					40,1	28,7	13,9	26,6			
	Vi 655	D					40	28,7	15,8	25,2			
	Vi 646	?									42,2	43,3	25,1
	MNCN47080	?											*24,05
Huélago <i>H. merlae</i>	MNCN45629	?								38,1	39,6	23,7	

Tabla 5.7: Dimensiones (en mm) de los metacarpianos III-IV.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L min	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis sup	DT dis	DAP dis
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	MNCN 54880	I		198,87	194,62	24,63	23,92			42,12		
	Pue 853a	I		187,57	180,87			35,56	33,87	35,86	41,5	24,76
	Pue 853b	I		191,43	187,29							26,39
	Pue 853c	D						*36,12	*33,54			
	Pue 853d	I						35,2	31,12			25,46
	Pue 853e	?								39,23	43,03	
	Pue 853f	?								36,3		*24,16
	Pue 853h	I				20,59	21,55	36,51	35,35			
	Pue 853i	D						35,38	33,76			
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008aq	D	M	171,7	169,34	21,72	20,86	35,77	30,74	37,06	41,74	24,72
	FSL5008ap	I	M	171,78	168,29	21,76	20,94	35,56		37,48	42,01	24,79
	FSL168875	I	M	171,97	168,7	22,67	20,54			40,44	42,14	25,01
	FSL16876	D				21,98	23,4			40,63	45,18	25,3
Villarroya <i>H. merlae</i>	Vi 659	D		*188,2	26,89	24,27	36,96	36,79	40,05	44,01	27,8	
Senèze <i>P. ardeus</i>	FSL16894	I		196,74	192,26	27,57	26,44	43,59		50,24	51,45	32,34

Tabla 5.8: Dimensiones (en mm) de los metatarsianos III-IV.

DESCRIPCIÓN:

Núcleos óseos y cráneo (lámina 22; tabla 5.1)

Se trata del cráneo de un individuo adulto que muestra un buen estado de preservación y que presenta además el atlas articulado. Se conservan las dos series dentarias definitivas, la izquierda completa y la derecha con tan sólo los molares. Dicha dentición presenta un grado de desgaste bastante avanzado, habiendo desaparecido por completo la foseta del P2. La parte anterior del cráneo es la peor conservada, faltando parte de la región facial.

Los núcleos óseos están presentes y sólo en el derecho falta la parte más apical. En vista anterior se insertan por encima de la órbita, son divergentes, sin presencia de curvatura, ni torsión, ni quillas y con una separación basal moderada (separación basal interna entorno a

35 mm y la externa 135,75 mm). En vista lateral, están fuertemente curvados hacia delante y el punto de inserción más anterior se encuentra a nivel del borde posterior de la órbita. Son de talla media, cónicos y presentan una sección basal subcircular sin apenas compresión lateral. La superficie de estos apéndices craneales se encuentra recorrida por una serie de estrías continuas y muy profundas hacia el ápice. El pedículo es muy corto. Las dimensiones de sus diámetros y la comparación con los núcleos óseos de *Pliotragus* de Senèze se presentan en la tabla 1. Aunque la sutura interfrontal está algo erosionada, aparentemente no se observa elevación intercornual, y tampoco existen fosas postcornuales.

La cara es corta, de manera que el borde anterior de la orbita se sitúa a la altura del borde anterior del M3. Los huesos faciales son parcialmente perceptibles en el lado izquierdo del cráneo, pero sus suturas no son claras. Debido al estado de preservación, no está claro si existe una fosa lacrimal, pero si se observa una ligera depresión que podría corresponder a esta. El foramen infraorbitario no se preserva en el cráneo tipo, pero si se observa en otros maxilares aislados donde se ubica por encima del contacto entre el P2 y P3.

El basioccipital presenta un contorno general trapezoidal, con las tuberosidades musculares anteriores y posteriores bien prominentes y sin ningún tipo de cresta que las una. El surco central, existente entre las tuberosidades, es profundo y estrecho. En el lado izquierdo, se distingue un foramen oval pequeño y estrecho con una morfología elipsoidal y que está ubicado por delante de las tuberosidades musculares anteriores. Detrás de este, existe otro foramen de mayor tamaño y ovalado que se sitúa muy próximo a las tuberosidades musculares anteriores. Las apófisis yugales están bien desarrolladas y su borde interno está muy próximo a las tuberosidades musculares posteriores, limitando la fosa condilar y haciéndola muy cerrada y estrecha. La conexión del atlas con el cráneo, no permite observar los forámenes condilar e hipoglosal que alberga la fosa condilar. Los caracteres morfológicos y métricos que lo diferencian de *Pliotragus* se presentan en la figura 1.

La sutura fronto-parietal está un poco erosionada, lo que impide reconocer su morfología. Sin embargo, podemos inferir que el parietal no es demasiado largo, ya que, su anchura anterior sería similar a su longitud. El occipital muestra una cresta nugal muy desarrollada, ancha y prominente. Se observan un par de engrosamientos muy pronunciados a ambos lados de la protuberancia occipital externa, la cual presenta también desarrollo importante. Los mastoides están muy bien desarrollados y no están en contacto con el parietal. La sutura occipito-parietal muestra un contorno curvo, con una convexidad anterior pronunciada. Las crestas temporales están bien marcadas, delimitando las fosas temporales en las que los parietales ocupan la mitad superior de estas.


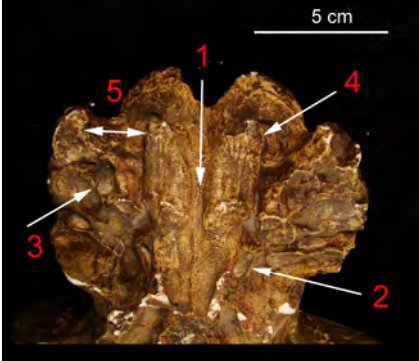
	<i>Hesperidoceras merlae</i> (Villarroya) Holotipo	<i>Pliotragus ardeus</i> (Senèze) MNHN1958-12
CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL BASIOCIPITAL		
0-Forma general	Trapezoidal	Cuadrangular
1-Surco central	Muy profundo y estrecho	Profundo y ancho
2-Foramen oval	Pequeño y estrecho Elipsoidal	Más grande y ancho Ovalado
3-Ubicación del foramen yugular	Muy próximo a las tuberosidades musculares anteriores	Separado de las tuberosidades musculares anteriores y situado más posteriormente
4-Tuberosidades musculares anteriores	Prominentes	Un poco más prominentes
5-Apófisis yugales	Próximas a las tuberosidades musculares posteriores	Muy separadas
CARACTERES MÉTRICOS DEL BASIOCIPITAL (mm.)		
Separación (anchura) entre las tuberosidades musculares posteriores	62,36	43,27
Longitud entre las tuberosidades musculares posteriores y las anteriores	32,14	31,28
Separación (anchura) entre las tuberosidades musculares anteriores	51,59	40,15

Figura 5.1: Comparación de los principales caracteres morfológicos y métricos del basioccipital.

DENTICIÓN

Dentición superior definitiva (Fig. 1-3, lámina 23; tabla 5.2)

El P2, en vista oclusal, presentan un contorno subcuadrangular. En la pared labial el elemento más prominente es el cono labial, el cual es fuerte y ancho. El estilo posterolabial puede estar más desarrollado, como ocurre en el ejemplar Vi617 o menos como en los ejemplares Vi611, Vi613 y en el P2 del cráneo holotipo. Entre el estilo posterolabial y el cono labial existe un valle fuertemente anguloso. No existen trazas de cíngulos. La longitud del P2 representa entre un 26,3-29,3% de la longitud de la serie premolar (N=2).

El P3 es un diente de contorno oclusal rectangular. En este diente el elemento más destacado sobre la pared labial es el estilo anterior, el cual es fuerte y ancho. El cono labial

está poco diferenciado y el estilo posterolabial es más estrecho que el anterior, pero sin embargo está mejor diferenciado que en el P2. Lingualmente, este diente está ligeramente bilobulado. Los estilos son divergentes y no existen trazas de cíngulos.

El P4 es un diente de gran tamaño en relación a las dimensiones de los otros elementos dentales. Presenta una morfología oclusal rectangular como la del P3. Sobre la pared labial, al igual que en el P3, el elemento más prominente es estilo anterior, el cual es muy fuerte y ancho. Sin tener en cuenta el estilo anterior, la pared labial es bastante plana. El cono labial está levemente diferenciado y este es más estrecho que el del P3. El estilo posterolabial es fino y menos prominente que el anterior, pero sin embargo este está más diferenciado que en el P3 y es más fuerte hacia la base del diente. En el ejemplar Vi617, este estilo es menos fuerte que en el resto de los ejemplares. Los estilos son ligeramente divergentes y no se observa la existencia de cíngulos.

El M1 presenta un mesostilo, prominente, muy oblicuo al eje longitudinal del diente y dirigido hacia la región anterior. Sobre la muralla, este es el elemento más destacado. El paracono es más fuerte que el metacono y el metastilo apenas está diferenciado. Los estilos son divergentes y los lóbulos angulosos.

M2 y M3. Estos dientes presentan una morfología muy similar a la del M1, con un mesostilo de igual morfología. Tan solo en el M3 el metastilo está algo marcado. El M2 presenta un mesostilo prominente y perpendicular, mientras que en el M3 está curvado. La morfología de los lóbulos es también angulosa y se caracterizan por presentar una foseta interlobular. Los lóbulos son bastante asimétricos, de manera que el anterior es más ancho que el posterior.

El índice L premolar-L molar está comprendido entre 36,93-42,3% (N=2), siendo similar al de la dentición inferior (38,1-39,1%, N=5).

Dentición inferior decidua (Fig. 5, lámina 23; tabla 5.4)

El dp2 es un diente con una morfología muy similar a la del p2 en el que los elementos anteriores tampoco están diferenciados, pero estos se encuentran más fuertemente girados posterolingualmente. Existe un fuerte engrosamiento en la parte basal de los elementos posteriores y no se diferencia el surco externo.

El dp3 presenta en la pared del cónido un cíngulo muy fuerte que contacta con la pared del cónido mesolingual. El cónido mesolingual está orientado hacia la región lingual sin fusionarse con los elementos posteriores, de manera que, en vista lingual se observa una incisión continua hasta la base. Este cónido constituye una columna que se estrecha de la base

de la corona al ápice. Los elementos posteriores están lingualmente más desarrollados que el cónido mesolabial, como ocurre en algunos p3 de los ejemplares adultos. El surco externo está bien incidido.

El dp4 presenta una morfología molariforme donde se diferencian tres lóbulos labialmente angulosos. El estílido anterior y el posterior están bien diferenciados. El tercer lóbulo está más dirigido hacia la región labial y existe un desnivel marcado con el segundo lóbulo. Existen unas columnas muy desarrolladas entre ambos lóbulos y además en la base de los cónidos mesolingual y posterolingual existen unos cíngulos.

Dentición inferior definitiva (Fig. 4, lámina 23; lámina 24; fig. 1, lámina 25; tabla 5.3)

Ninguna de las hemimandíbulas preserva la parte del ángulo mandibular y tan sólo dos de ellas presentan la rama ascendente completa. La hemimandíbula derecha V154, se caracteriza por presentar un agujero mentoniano grande, profundo, ovalado y que se sitúa a unos 2 cm por delante del p2. Delante de este, existe otro pequeño foramen más circular y pequeño que el agujero mentoniano. El tubérculo mandibular no se observa por completo, pero no parece que fuese demasiado prominente. Esta se encontraría ubicada por detrás del m3, en la parte central de la rama horizontal de la mandíbula. El borde ventral de la rama horizontal es ancho y se curva fuertemente desde la parte anterior hacia la posterior.

Respecto a los dientes, *Hesperidoceras* se caracteriza por presentar unos premolares de gran tamaño, de manera que la longitud de la serie premolar en relación con la de la serie molar es grande.

El p2 es largo y posteriormente ancho, con los elementos anteriores, estílido y cónido, no diferenciados. Representa el 26,51-30% de la longitud total de la serie premolar (N=4). La cara lingual muestra dos valles diferenciados y abiertos. El valle anterior, que separa los elementos anteriores del resto de las cúspides, es vertical, poco profundo y se extiende casi hasta la base de la corona. El valle medial, que se abre entre los cónidos mesolingual y posterolingual, está menos extendido que el anterior. Los elementos posteriores no están diferenciados y sobre la cara labial no existe surco externo. El p2 puede ser más complejo como se observa en los ejemplares V019, Vi603 y V020. Estos también presentan los elementos anteriores sin diferenciar, pero los elementos posteriores están bien individualizados y el surco externo muy poco marcado. El ejemplar V020 presenta una crístida postero-lingual más desarrollada.

El p3 presenta una morfología subrectangular con unos elementos anteriores que pueden estar poco diferenciados. El valle anterior que está abierto, es profundo y se extiende hasta la mitad de la altura de la corona. El cónido mesolingual está dirigido hacia la región

posterior. Los elementos posteriores están muy bien desarrollados, son perpendiculares al eje longitudinal del diente y se encuentran delimitados por un surco externo poco marcado. Existen dos morfotipos, el morfotipo A que se observa en los ejemplares V019 y Vi603 y el B presente en el ejemplar V020. El primero, presenta los elementos posteriores muy anchos, bien desarrollados lingualmente, con un surco externo bien marcado, y una crístida postero-lingual no desarrollada, de manera que el valle posterior está abierto. El morfotipo B, presenta los elementos anteriores bien desarrollados con el estílido y el cónido anterior bien individualizados, unos elementos posteriores más estrechos que lingualmente no están tan proyectados, un surco externo poco marcado y una crístida postero-lingual bien desarrollada, proyectada hacia la región posterior cerrando el valle posterior muy tempranamente.

El p4 tiene una morfología muy diferente a la de los premolares precedentes y está fuertemente molarizado. En vista oclusal, se observa una parte central muy extendida labio-lingualmente. Los elementos anteriores están muy poco desarrollados y no se encuentran diferenciados. El cónido mesolingual se encuentra muy desarrollado y está proyectado hacia la región anterior fusionándose con los elementos anteriores, cerrando así el valle anterior y quedando una foseta de morfología variable en la parte central. Los elementos posteriores están bien desarrollados e individualizados y se disponen oblicuos al eje longitudinal del diente. Estos están fusionados dejando entre ellos una pequeña foseta que desaparece con el desgaste. El cónido posterolabial, labialmente es fuertemente convexo. El surco externo es bastante profundo separando la corona dos lóbulos, uno anterior grande de contorno fuertemente convexo que incluye los elementos anteriores y el cónido mesolabial y otro posterior, aproximadamente la mitad que el anterior que incluye el cónido posterolabial. Existen dos morfotipos, el morfotipo A (V154, Vi603, V019), en el que el estílido anterior se dirige la región anterior y se separa de los elementos posteriores por un valle anterior amplio, y el morfotipo B (V020) con un estílido anterior que se curva y se dirige hacia la región posterior separándose de los elementos posteriores por un valle más cerrado y profundo.

Los molares presentan una pared lingual con poco relieve, donde los elementos más sobresalientes son los cónidos. Labialmente, los lóbulos son apuntados con un valle largo entre el protocónido y el hipocónido. Las fosetas tienen una morfología de media luna engrosada en sus bordes anterior y posterior y sin existencia de pliegues de esmalte. En V154, entre el protocónido y el hipocónido existe una columnilla interlobular con distinto grado de desarrollo.

En los m1 que están sin desgastar se observan dos lóbulos con una pared lingual que no se encuentra al mismo nivel, sino que, la pared lingual del lóbulo posterior se sitúa más labialmente. Se observa además un metastilo bien desarrollado y un entostilo algo menos prominente. El lóbulo posterior presenta una pared labial más angulosa que la observada en los molares más desgastados.

La columnilla interlobular, en el m1 está bien desarrollada y algo desplazada hacia el hipocónido. En el m2 no llega a desarrollarse columna pero si existe una unión basal entre el lóbulo anterior y el posterior. El m3 presenta una columnilla interlobular, pero menos desarrollada que la del m1 y de morfología apuntada. Este diente presenta un hipoconúlido de contorno subcircular con la cara labial algo más convexa que la lingual.

El ejemplar V020, presenta unos molares con una morfología diferente, donde el relieve de la pared lingual es más marcado con cónidos y estílicos más prominentes. Además puede observarse un ligero pliegue anterior y un hipocónido muy aplastado labio-lingualmente.

ESQUELETO POSTCRANEAL

En cuanto al esqueleto postcraneal de *Hesperidoceras merlae* solamente eran conocidas las dimensiones de un metacarpo figurado por De Giuli y Masini (1983). Con la revisión del material de Villarroya de las diferentes instituciones, se han identificado nuevos elementos, cuya característica más notable es la gran robustez de los huesos largos. En los apartados de la discusión y del estudio morfométricos, se detallan algunas características morfológicas y métricas de esta especie en relación con otros bóvidos del Villafranquiense.

Húmero (Fig. 2, lámina 25; tabla 5.5)

Vista dorsal — Los surcos medial y lateral son profundos y asimétricos. El borde palmar del cóndilo interno está poco o nada inclinado lateralmente. El labio externo es redondeado y bien prominente. La fosa coronoide está bien desarrollada.

Vista palmar — Presenta una fosa olecraneana con una morfología característica de un bóvido, con unos diámetros proximal-distal y lateral-medial de tamaño similar. La morfología de esta fosa es de U con sus bordes lateral y medial prácticamente subparalelos. El epicóndilo lateral está menos desarrollado que el medial y tras este suele observarse un poco el *capitulum* del húmero.

Vista distal — Como es típico en bóvidos (Heintz, 1970), los húmeros estudiados presentan cóndilo interno que apenas sobrepasa el nivel del labio externo y un labio externo redondeado. Sin embargo, el surco medio se encuentre por encima del nivel del cóndilo externo, morfología más típica de Cervidae según Heintz. El epicóndilo medial es ancho y con un borde palmar redondeado y está mucho más desarrollado hacia la región palmar que el epicóndilo lateral, el cual es ancho y con un borde palmar romo. El borde lateral del *capitulum* solo se preserva en el ejemplar Vi650 y este está fuertemente curvado en dirección latero-palmar.

Vista medial — El borde distal es prácticamente recto o con una ligera curvatura central.

Radio (Fig. 3-4, lámina 25; fig. 1, lámina 26; tabla 5.6)

Vista dorsal — La protuberancia lateral para la inserción del músculo extensor de las falanges, es muy prominente y se encuentra inclinada de proximal a distal y un poco de palmar a dorsal. La protuberancia lateral, donde se inserta el *capítulum*, es apuntada y se encuentra al mismo nivel o netamente por encima de la apófisis coronoide. Continuando en dirección medial existe una pequeña protuberancia roma. El borde medial de la epífisis proximal contacta de manera continua con la diáfisis, sin existencia de ningún reborde. Hacia la región distal se observa una protuberancia para la inserción de la ulna, la cual, está muy desarrollada lateralmente. Las crestas que se desarrollan en la epífisis distal son romas, siendo la medial corta y la lateral forma una pequeña elevación. En vista distal el surco existente entre ambas es suave y simétrico.

Vista proximal — La morfología general de la epífisis proximal es de contorno ovalado, con mayor desarrollo dorso-palmar hacia la región medial. La faceta donde articula la tróclea del húmero es larga y ancha. La faceta para la inserción del *capítulum* del húmero presenta una morfología rectangular. Su borde dorsal se dispone un poco por detrás del borde dorsal de la faceta para la articulación troclear, mientras que el palmar está ligeramente por delante del borde palmar de dicha faceta. El borde medial es de contorno ligeramente apuntado.

Vista distal — La faceta para el piramidal es alargada y está más desarrollada dorsalmente. Esta se dispone oblicua y ligeramente inclinada hacia la región palmar.

Metacarpiano III-IV (Fig. 2-3, lámina 26; tabla 5.7)

Vista dorsal — Son robustos y cortos, presentan una tuberosidad dorso-medial muy prominente, de morfología rectangular y recorrida lateromedialmente por un surco central. El canal metacarpiano proximal está bien marcado y hacia la región distal tiende a desaparecer. La diáfisis se va ensanchando paulatinamente hasta contactar con la epífisis distal. El borde exterior de las poleas es casi paralelo al borde interior de estas, el cual discurre paralelo al eje longitudinal de la diáfisis. Las quillas de las poleas anteriormente son romas

Vista palmar — Presenta una cara palmar muy plana, en la que los bordes lateral y medial a penas sobresalen y las quillas de las poleas son más agudas que dorsalmente.

Vista proximal — Presenta una forma general semicircular en la que se diferencian unas facetas muy planas, separadas por una cresta que se dispone oblicua al borde palmar.

Esta cresta en su mitad dorsal está más elevada. La foseta sinovial separa palmarmente a las facetas. Esta es alargada y se extiende desde el borde palmar hasta la mitad del diámetro dorso-palmar del metacarpo, y mantiene la anchura en todo su recorrido.

Astrágalo (Fig. 2, lámina 27)

Sólo existe un ejemplar (Vi658) mal preservado, que además se encuentra articulado con el cubonavicular, por lo que algunos de los caracteres de este hueso no se observan.

Vista dorsal — El cóndilo medial es algo más estrecho que el lateral y su borde medial es bastante rectilíneo. La cresta que delimita la faceta tibial es bien prominente

Vista plantar — El cóndilo proximal medial es poco prominente, ancho y redondeado, y el borde lateral es bastante convexo.

Vista lateral — El surco existente entre el cóndilo lateral proximal y la tróclea plantar es más cerrado.

Cubonavicular (Fig. 2, lámina 27)

El mal estado de conservación del único ejemplar existente, Vi658, sólo permite diferenciar un tubérculo medial plantar poco desarrollado en dirección proximal.

Metatarsiano III-IV (Fig. 1-2, lámina 27; tabla 5.8)

Vista dorsal — Son robustos, cortos y muestran un canal metacarpiano continuo desde la región proximal a la distal, distinguible a lo largo de toda su longitud. Este surco es profundo, ancho en su tercio distal, con crestas a ambos lados del *sulcus* y ampliamente abierto en la epífisis distal. Este último carácter es típico de bóvidos y no de ciervos (Heintz, 1963; Heintz, 1970; Leinders, 1979; Köhler, 1993). En la mitad proximal, el borde lateral de este canal está muy desarrollado, es ancho y prominente. La diáfisis se va ensanchando hasta contactar con la epífisis distal, donde se observa una curvatura poco marcada. Las quillas de las poleas están bien desarrolladas, son romas dorsalmente, agudas y más desarrolladas hacia la región plantar (como se observa en el ejemplar Vi659).

Vista plantar — La cara plantar es bastante plana y no se observan trazas del surco, salvo en la epífisis proximal.

Vista proximal — Solamente existen dos ejemplares que presentan la epífisis proximal, pero en ambos esta se encuentra muy mal preservada y sólo se puede diferenciar su parte

dorsal con las facetas del ectomesocuneiforme y del cubonavicular. Estas dos facetas contactan en su parte dorsal, plantarmente están bien separadas porque los bordes internos de ambas facetas son cóncavos. El borde de la faceta del ectomesocuneiforme está formado por tres aristas presentando dos vértices angulosos, morfología que también se observa en *Gallogoral* de Senèze.

COMPARACIÓN Y DISCUSIÓN:

Villalta y Crusafont (1953), describen un cráneo del yacimiento de Villarroya y lo asignan a la especie *Hesperidoceras merlae*. Posteriormente, Duvernois y Guérin (1989) ponen en sinonimia *Hesperidoceras merlae* con *Pliotragus ardeus*, pero tras el estudio exhaustivo de las diferentes piezas del esqueleto depositadas en las colecciones estudiadas se confirma que el material del yacimiento de Senèze, clasificado como *Pliotragus ardeus* y el de Villarroya, no puede pertenecer a la misma especie, ya que existen multitud de caracteres que los diferencian.

El holotipo de *Pliotragus* corresponde a una serie dentaria superior figura da por Depéret (1884, pl.8, fig. 3), procedente de la colección Croizet, MNHN (ver fig. 5.2). La pieza original está perdida, de modo que, no ha sido posible su estudio y comparación con el material español. Así que, el material de *Hesperidoceras* se ha comparado con el material de Senèze (asignado a *Pliotragus* y *Megalovis*), existente en las distintas colecciones (MNHN de Paris, MC de Lyon y en FSL de Lyon).

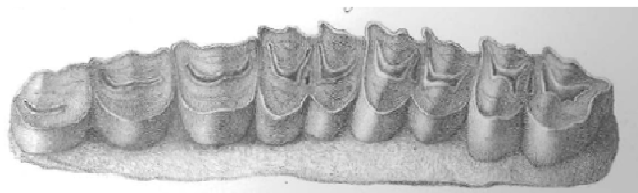


Figura 5.2: Holotipo de *Pliotragus ardeus* del yacimiento de Perrier-Les Etouaires, tomado de Depéret 1884.

En cuanto a la morfología de los cuernos de *Hesperidoceras*, Villalta y Crusafont (1953) marcan la presencia de unos núcleos óseos colocados muy cerca del borde orbitario, abiertos en forma de V como en *Deperetia*, pero con la particularidad de estar dirigidos hacia delante a mitad de altura. Duvernois y Guérin (1989), también señalan esta diferencia en la curvatura, pero la atribuyen al dimorfismo sexual, o bien, a variaciones geográficas o temporales. Para mí, la diferencia de la curvatura en los núcleos óseos es significativa, siendo hacia la región anterior en el material español y hacia la región medial o interior en el material francés. Además, en la sección basal de los núcleos óseos también se observan diferencias morfológicas significativas. Así, *Hesperidoceras* presenta una sección basal subcircular, mientras que en *Pliotragus* la sección es algo más semicircular y la cara medial o interna de los

núcleos óseos es plana, carácter que no se observa en *Hesperidoceras*. Por otro lado, los núcleos óseos de *Hesperidoceras* presentan una ornamentación con estrías muy profundas hacia el ápice, que no se observa en el material francés. Para concluir, la talla de los núcleos óseos es también diferente, así *Hesperidoceras* se caracteriza por presentar unos cuernos menos poderosos y con una menor separación basal (separación basal interna de 35 mm en *Hesperidoceras* y 46,39mm en *Pliotragus* y separación basal externa de 135,75 mm en *Hesperidoceras* y 144,37 mm en *Pliotragus*). Esta diferencia existente en la talla y en la separación basal de los núcleos óseos, si que podría marcarnos una diferencia sexual, hecho que se observa en otros bóvidos actuales como en las gacelas, en las cuales los machos presentan cuernos más poderosos y con una menor separación basal que las hembras. Y por lo tanto podría indicarnos que el ejemplar de Senèze correspondiera a un macho. Sin embargo, se mantiene la afirmación de que ambos ejemplares no pueden corresponder al mismo taxón puesto que existen otras variaciones en el cráneo que lo reafirman. Métricamente, también se observan grandes diferencias respecto a los diámetros de los cuernos (ver Tabla 5.1), de manera que, en *H. merlae* el diámetro mayor es el transversal mientras que en *P. ardeus* es el anteroposterior. Con lo que, mientras en *H. merlae* la compresión de los núcleos óseos sería en dirección anteroposterior, en *P. ardeus* el patrón sería diferente, exhibiendo una compresión lateromedial

Villalta y Crusafont en 1953, señalan como caracteres semejantes a los de *Pliotragus*: un ángulo de 134 grados entre el plano frontal y la región parieto-occipital, un ángulo de 120 grados entre el plano occipital y el plano parietal, gran desarrollo de la región facial que contrasta con la reducción de la caja craneana, y una anchura de la zona occipital que representa aproximadamente el doble de la distancia entre el borde superior de *foramen magnum* y el *tuber occipital*. También, Duvernois y Guérin (1989), señalan un ángulo frontal-superficie parietal de 130 grados y un ángulo parieto-occipital de 120 grados para *Pliotragus ardeus*.

Sin embargo, aparte de las diferencias ya señaladas en los apéndices craneales, las diferencias más acusadas entre estas dos especies, se encuentran en el basioccipital, donde la morfología y las dimensiones son bien diferentes (ver figura 5.1).

El ejemplar Se1636, presenta un basioccipital algo roto, pero cuya morfología responde en líneas generales a la observada en el ejemplar MNHN1958-12.

También se ha comparado el cráneo de *H. merlae* con el holotipo de *Megalovis latifrons* (Se556), encontrándose algunas diferencias. Así, *Megalovis latifrons* presenta una separación mayor entre los núcleos óseos insertados un poco más posteriormente y con un frontal muy plano, un foramen infraorbitario profundo grande situado en el contacto del P3-P4, un tubérculo facial muy pronunciado, unas orbitas un poco más retrasadas (el borde anterior se situaría a la

altura del segundo lóbulo del M3) y una fosa lacrimal profunda y pequeña. Respecto a la dentición inferior, el ejemplar Se401 de *M. latifrons* muestra un p4 con lóbulos más separados por unos valles lingual y bucal muy profundos, y un cónido postero lingual más proyectado lingualmente.

Heintz y Thomas (1981) describen *Kabulicornis ahmadi* en el yacimiento plioceno de Pul-e Charkhi (Afganistán). Estos autores señalan que sus cuernos podrían evocar a formas fósiles como *Hesperidoceras*, *Pliotragus* o *Procamptoceras*, entre otros, aunque cuya disposición es bien diferente. Observamos que *Kabulicornis ahmadi* presenta unos núcleos óseos más divergentes y con mayor separación en su base que los de *Hesperidoceras*. Su basioccipital es más largo, de morfología triangular, con las protuberancias anteriores menos prominentes, pero que presenta un surco sagital deprimido y estrecho como el de *Hesperidoceras*.

Moyá-Solá, 1987 establece algunas diferencias con la especie *Sorgelia minor* Moyá-Solá, 1987 del yacimiento pleistoceno de Venta Micena-2 (Orce, Granada, España). Este autor señala que posee unos núcleos óseos mucho más divergentes y separados en la base, con una eventual quilla antero-interna y con una ligera torsión sinistral. Estos también presentan una fuerte curvatura hacia adelante, superior que en *Hesperidoceras*. Existen *sinus* más desarrollados y en toda la extensión de los frontales. El basioccipital es cuadrangular con una menor anchura pero de similar longitud entre las tuberosidades anteriores y posteriores.

Respecto a la dentición superior, Villalta y Crusafont (1953) también marcan la existencia de algunas diferencias entre *Pliotragus* y *Hesperidoceras*. Así los premolares muestran una mayor compresión lateral en *Pliotragus* y además la región premolar en relación con la molar es menos reducida en *Hesperidoceras* que en *Pliotragus*. Se ha comparado la dentición superior de *Hesperidoceras* con el ejemplar FSL16895 de *Pliotragus* figurado por Duvernois y Guérin (1989), encontrándose algunas diferencias. Así el P3 de *Pliotragus*, presenta los estilos más finos que los de *Hesperidoceras*. El P4 de *Hesperidoceras* es más ancho y se caracteriza por presentar una foseta simple, mientras que en el ejemplar FSL16895 la forma es más rectangular y la foseta presenta un pequeño entrante en lado lingual posterior. En *Pliotragus* la pared labial del P4 es más plana, de manera que, el cono labial está menos desarrollado y el estilo anterior es algo más estrecho que en *Hesperidoceras*. En los molares, el M2 y M3 de *Hesperidoceras*, presentan un lóbulo anterior más estrecho y apuntado que el observado en el ejemplar FSL16895 de *Pliotragus*. Métricamente, la dentición superior presenta diferencias de talla sólo en los premolares. Así, *Hesperidoceras* se caracteriza por presentar un P4 muy grande en relación al resto de los dientes, mientras que en *Pliotragus* todos los premolares son de gran tamaño en relación a los molares. La talla de los molares superiores es muy similar a la de otros bóvidos pliocenos como *Gazellospira* y *Gallogoral*, por lo que los dientes aislados son muy difíciles de clasificar.

Las hemimandíbulas de *Hesperidoceras* se han comparado con la hemimandíbula derecha Se562 de *Pliotragus ardeus*, figurada por Schaub (1923). Aparentemente, la única diferencia se refiere a la anchura de la rama ascendente, que en *Hesperidoceras* es proporcionalmente más estrecha. *Gazellospira torticornis* presenta una mandíbula larga fina con un diastema muy largo que se diferencia claramente de la de *Hesperidoceras*. El agujero mentoniano presenta algunas diferencias y similitudes con otros bóvidos pliocenos. Así, en *Gazellospira torticornis* es más pequeño y en *Gallogoral meneghini* es también grande, profundo y ovalado. El borde ventral de la rama horizontal de *Gallogoral meneghini* posteriormente presenta una curvatura más suave que la observada en *Hesperidoceras*.

En cuanto a lo que respecta a la dentición inferior, ningún autor ha señalado diferencias entre el material francés y el español. Sin embargo el estudio del nuevo material de Villarroya nos revela diferencias en la morfología del p4. Tanto *Hesperidoceras* como *Pliotragus* presentan un p4 de morfología molariforme, pero estos lóbulos son morfológicamente algo diferentes. *Hesperidoceras* presenta un lóbulo anterior de morfología más subrectangular y un segundo lóbulo más proyectado hacia la región labial que en *Pliotragus*. En *Pliotragus* el lóbulo anterior presenta dimensiones similares de anchura y longitud y el surco externo está menos incidido. Según Duvernois y Guérin (1989) los molares de *Pliotragus* están desprovistos de pliegue caprino y existe columna interlobular en el m1 de algunos ejemplares. En el material de Villarroya se ha encontrado un ejemplar en el que el m3 presenta una pequeña columna interlobular, y unos molares con un pequeño pliegue anterior. Métricamente, la dentición inferior de *Hesperidoceras* y *Pliotragus* es muy similar, y tan solo dos p3 de *Hesperidoceras* han revelado tener una talla más grande. Sólo los premolares pueden diferenciarse métricamente de otras especies pliocenas como *Gallogoral* y *Gazellospira*. Así *Hesperidoceras* se caracteriza por presentar unos premolares de talla superior a la de las otras especies (ver apartado morfometría). Por otro lado, se ha observado que *Hesperidoceras* muestra una gran variabilidad intraespecífica en lo que respecta a la dentición inferior, ya que en una muestra pequeña se han encontrado muchas diferencias morfológicas en todos los elementos dentarios.

Respecto al esqueleto postcraneal, no se conocen todos sus elementos y solo han sido identificados algunos huesos de los miembros anterior y posterior, entre los que se encuentran el húmero, radio, metacarpo y metatarso. También están representados algunos huesos del tarso en conexión con un metatarso.

Los húmeros, en vista dorsal, presentan unos surcos profundos y un labio externo prominente. En cambio, *Gazellospira torticornis* y *Gallogoral meneghini* presentan surcos algo menos profundos y un labio externo un poco menos prominente. *Gazellospira* además presenta el borde ventral del cóndilo interno más desarrollado y fuertemente inclinado hacia la región

lateral. *Gallogoral* se diferencia de *Hesperidoceras* por presentar una tróclea proporcionalmente menos alta y un *capítulum* más desarrollado lateralmente. En vista distal, tanto *Hesperidoceras* como *Gallogoral* presentan un epicóndilo lateral poco desarrollado, mientras que *Gazellospira* muestra un mayor desarrollo de este, presentando además un borde palmar de morfología más apuntada. El borde lateral del *capítulum* está fuertemente curvado en dirección latero-palmar, mientras que en *Gazellospira* y en el ejemplar paratipo de *Gallogoral* la curvatura es más suave o inexistente.

En relación a los radios, la protuberancia lateral para la inserción del músculo extensor de las falanges es más prominente en *Hesperidoceras* que en *Gallogoral* y, en vista dorsal, conecta de manera continua con la faceta del *capítulum*, mientras que en *Gallogoral* existe un resalte. La protuberancia para la inserción del *capítulum*, en *Hesperidoceras* es apuntada, mientras que, en *Gallogoral* y *Pliotragus* es roma y más ancha. El borde medial de la epífisis proximal contacta de manera continua con la diáfisis, sin existencia de ningún reborde, como el que se observa en *Gallogoral* y *Pliotragus*. La faceta proximal presenta una morfología muy similar a la de *Gallogoral* pero muy diferente a la de *Pliotragus*. De este modo, en *Pliotragus* la faceta para el *capítulum* del húmero se sitúa más dorsalmente, de manera que, el borde dorsal de esta faceta está por delante del borde dorsal de la faceta troclear y el borde palmar también se sitúa en una posición muy adelantada con respecto al borde palmar de dicha faceta. Además, la faceta donde articula la tróclea del húmero en *Pliotragus* presenta similar longitud y anchura. Por otro lado, al igual que en *Pliotragus*, la protuberancia para la inserción de la ulna está muy desarrollada lateralmente, pero sin embargo no se desarrolla tanto hacia la región proximal como en *Pliotragus*. Métricamente, todos los valores tomados para los radios de *Hesperidoceras* se encuentran por debajo de los valores del radio de *Pliotragus*. La longitud revela grandes diferencias de talla entre estas dos especies, así en el único ejemplar completo preservado de *Hesperidoceras* esta es de 245,06 mm respecto a unos 276,86 mm en *Pliotragus*.

Respecto a los metacarpianos III-IV, la protuberancia dorso-medial es prominente, pero no está tan desarrollada como la de *Gallogoral* de La Puebla de Valverde. Los ejemplares Vi655, Vi653 y Vi654 de *Hesperidoceras* presentan una epífisis proximal con una morfología menos semicircular que la de *Gallogoral* de La Puebla de Valverde, ya que el borde anterior de la faceta del magnotrapezoide está más proyectado dorsalmente. Los bordes laterales de las de las poleas son oblicuos al eje longitudinal, pero un poco menos que en *Gallogoral* de La Puebla de Valverde. Por otro lado, los ejemplares Vi655, Vi653 y Vi654 presentan una diáfisis más adelgazada que la del ejemplar Vi656. Los bordes de la diáfisis son subparalelos en sus dos primeros tercios proximales y divergen distalmente. La extremidad distal muestra un DT mayor que el de la extremidad proximal.

Los metatarsianos III-IV están muy mal preservados y sólo se ha podido medir uno de los ejemplares. Aun así, la morfología de estos elementos ha podido ser estudiada en detalle, a excepción de la parte plantar de la epífisis proximal que no se encuentra preservada en ninguno de los ejemplares.

En el contacto de la diáfisis con las epífisis la curvatura no es tan marcada como la observada en *Gallogoral*, pero la morfología de las quillas y las poleas de la epífisis distal es similar

Tribu: ***Incertae sedis***

Género: ***Gallogoral*** Guérin, 1965

Sinonimias:

1878 *Palaeoryx* Rüttimeyer, p. 86-87, pl. 7 fig 13-14.

1922 *Nemorhoedus* Schaub, p. 558-563, fig. 1-2.

1928 *Nemorhoedus*, Schaub, p. 262-265, fig. 1-4.

1943 *Nemorhoedus*, Schaub, p. 278-279.

1961 *Nemorhaedus*, Viret, fig. 156 p. 1065.

Especie tipo: *Paleoryx meneghinii* Rüttimeyer, 1878

Otras especies: *Gallogoral meneghinii meneghinii*, *Gallogoral meneghinii sickenbergii* kostopoulos, 1997.

Diagnosis del género: ver Guérin, 1965.

Gallogoral meneghinii (Rüttimeyer, 1878)

Sinonimias:

1878 *Palaeoryx meneghinii*, Rüttimeyer, p. 86-87, pl. 7 fig 13-14.

1922 *Nemorhoedus philisi*, Schaub, p. 558-563, fig. 1-2.

1928 *Nemorhoedus meneghinii*, Schaub, p. 262-265, fig. 1-4.

1943 *Nemorhoedus meneghinii*, Schaub, p. 278-279.

1961 *Nemorhaedus philisi*, Viret, fig. 156 p. 1065.

p*1965 *Gallogoral meneghinii*, Guérin, p. 1-353.

*1964 *Nemorhoedus meneghinii* Heintz, p. 373-374.

p*1989 *Gallogoral meneghinii*, Duvernois y Guérin, p. 346-350, fig 2, 3, tablas 2, 5 y 6

Diagnosis: Las características morfológicas de esta especie son dadas por Guérin, 1965 (p. 297-315). Una diagnosis diferencial, es dada por Duvernois y Guérin, 1989.

Holotipo: Fragmento de cráneo muy deformado figurado por Rüttimeyer (1878, pl. 7 fig. 13-14) y Schaub (1928, fig. 3-4). Se encuentra depositado Instituto geológico de Pisa y existe un molde en el Museo de Basilea (ver figura 5.3).

Paratipos: Una serie dentaria superior y un metatarsiano III-IV procedentes de Olivola, fueron asignados a la misma especie por Schaub (1928, p. 262-265 fig. 3-4). Ambos, se encuentran depositados en el Instituto geológico de Florencia y del metatarsiano III-IV existe un molde en el Museo de Basilea (ver figura 5.2).

Guérin en 1965, designó los siguientes paratipos: el esqueleto 5008 del yacimiento de Senèze que está depositado en FSL, el esqueleto Se 550 del yacimiento de Senèze, depositado en MB y un fragmento de un cráneo PP133 del yacimiento de Chillac, depositado en MB. Los dos últimos no han sido estudiados. Según el código de nomenclatura zoológica, estos no serían paratipos, ya que solo materiales procedentes de la misma localidad tipo pueden ser designados como paratipos.

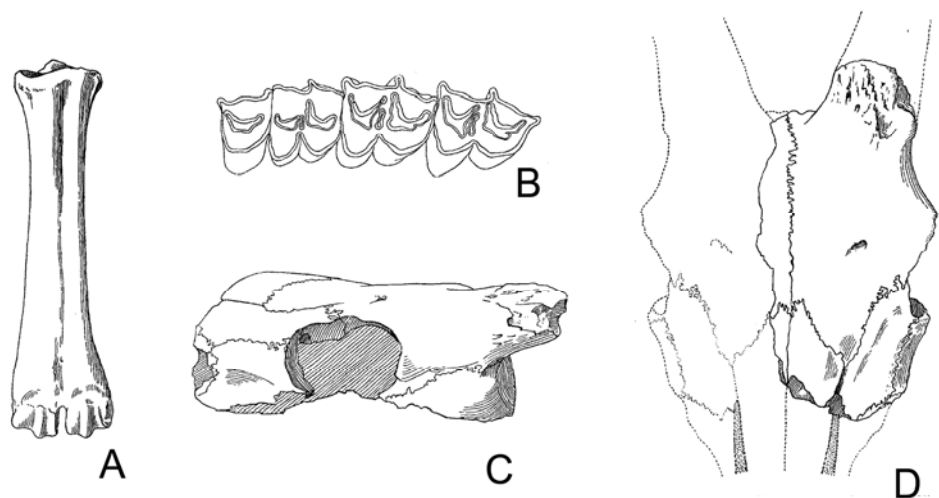


Figura 5.2 A, B Paratipos C, D Holotipo de *Gallogoral meneghinii*, tomado de Schaub, 1928.

Localidad tipo: Olivola (Italia), en la parte alta de la zona MN17, Unidad faunística de Olivola (Palombo *et al.*, 2000-2002).

Otras localidades:

Es una especie poco frecuente del Villafranquiense, a excepción de Senèze, estando además poco representada en los yacimientos en los que se registra. Aparece registrada en:

España: en La Puebla de Valverde (Crusafont, M. *et al.*, 1964)

Francia: en Chilhac 2, Senèze y Saint-Vallier (Heintz, 1964, Palombo y Valli, 2003-2004)

Italia: Además de la localidad tipo en Costa San Giacomo, Valdarno superior 1 "Argille di figline beds" y en la unidad de Olivola, transición MNQ 17- MNQ 18? (Palombo *et al.*, 2000-2002).

Bulgaria: Slivnitsa (Spasov, 2005).

Grecia: en Volakas es descrito *Gallogoral meneghinii sickenbergii* (Sickenberg, 1968; Kostopoulos y Koufos, 1994; Kostopoulos 1996, 1997), en Dafnero *Gallogoral cf. meneghinii* (Koufos, 2001) y en Sésklo *Gallogoral cf. meneghinii* (Athanassiou, 2005).

***Gallogoral meneghinii heintzi* nov. ssp.**

(Láminas 28-33)

Diagnosis: Subespecie de *Gallogoral meneghinii* con dimensiones del paladar y de longitud de la serie dental superior como las de *G. m. sickenbergii* de Volakas y metápodos de longitud y una robustez intermedia entre la de las especies *G. m. sickenbergii* y *G. m. meneghinii*.

Holotipo: Pue853a, metatarsiano III-IV izquierdo.

Paratipos: El resto de ejemplares de la serie tipo.

Derivatio nominis: En Honor al Dr Emile Heintz

Materiales:

LA PUEBLA DE VALVERDE

Núcleos óseos, 2 fragmentos sin sigla depositados en el MNHN de Paris; **dentición superior decidual** Pue640 (DP4-M2), Pue641 (DP3-M2), Pue655 (DP4), Pue655bis (DP2), **maxilares con dentición definitiva** MNCN50436 (P2-M3 derecho y M1-M3 izquierdo); Pue638 (P2-M3 y P3-M3), Pue639 (M1-M3 derecho); **P2**, Pue652, Pue653, Pue654; **P3**, Pue650, Pue651; **P4**, Pue649; **M1**, Pue646; **M2**, Pue644; **M3**, Pue642, Pue643; **dentición inferior decidual** Pue656e (tres dp2), Pue656 (dp3), Pue656e (dp2-dp3), Pue658f (dp3-dp4); **mandíbulas y fragmentos mandibulares con series completas o casi completas** Pue656b (p2-m3), Pue656d (p3-m3), LPV98'-235a-18C (m2-m3); **húmeros**, MNCN54879, MNCN54881, Pue840a, Pue840b, Pue840c, Pue840d, Pue840e, Pue840f, Pue840i (epífisis distales), LPV98'-98a-17DII (diáfisis); **radios**, LPV98'-347-26, MNCN54878, Pue841b, Pue841c (completos), Pue841d, Pue841e, Pue841 (epífisis distales); **metacarpianos III-IV**, Pue843b, Pue843d, Pue843e (completos), Pue843f (epífisis proximales), Pue843h, Pue843i, Pue843j, un ejemplar sin sigla (epífisis distales); **tibias** Pue849 (epífisis proximal), Pue849a, Pue849b, Pue849c, Pue849d (epífisis distales); **fémures** Pue848 (2 epífisis distales), Pue864 (epífisis proximal); **astrágalos** Pue850a, Pue850b, Pue850c, Pue850d, Pue850e; **calcáneos** Pue851a; **cubonaviculares** Pue852 izquierdo, Pue852

derecho; **metatarsianos III-IV**, MNCN54880, Pue853a, Pue853b, Pue853c, Pue853d (completos), Pue853e, Pue853f (epífisis distales), Pue853h, Pue853i, Pue853j, Pue853l (epífisis proximales); **primeras falanges** Pue844a, Pue844b, Pue844c, Pue844d, Pue844e, Pue844f, Pue844g, Pue844h, Pue844h, Pue844h; **segundas falanges** Pue845a, Pue845b, Pue845c, Pue845d, Pue845e, Pue845f, Pue845g, Pue845h; **terceras falanges** Pue846a, Pue846b, Pue846c, Pue846d.

En total un número aproximado de **102** ejemplares han sido estudiados.

Medidas:

Tablas 5.2-5.16.

Sólo para el ejemplar Pue638 ha sido posible tomar las medidas de las anchuras del palatal, dando los siguientes valores: 60,06 mm de anchura interna a nivel del M3 (variable 44), 44,41 mm de anchura interna a nivel del P2 (variable 45) y 97,84 mm de anchura externa (variable 39).

SIGLA	LADO	DESGASTE	DP2				DP3			DP4			M1					M2				
			AB	AO	LO	H	AO	LO	H	AO	LO	H	AO1	AO2	AO	LO	H	AO1	AO2	AO	LO	H
Pue640	D	2					11,84	18,08	10,58	16,85	17,84	8,25	13,37	12,46	15,25	22	26,5	12,74	12,36	14,44	25,42	36,83
Pue641	I	2								15,12	19,89	12,42	13,56	12,39	15,39	23,45	28,62	12,64	13,83	15,99	26,51	31,8
Pue642	I	2																				
Pue655 bis	I	2	10,46	8,94	13,28	13,82																
Pue655	I	2								13,4	19,55	15,03										

Tabla 5.9: Dimensiones (en mm) de la dentición superior decidual de *Gallogoral meneginii heintzi* nov. ssp. del yacimiento de La Puebla de Valverde.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	L total	L funcional	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue 849	D					*75,1	*80,1		
	Pue 849a	D							43,62	35,34
	Pue 849b	D								*34,18
	Pue 849c	I							*46,37	34,79
Pue 849d	D								36,87	
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008bc	I	302,8	289,8	30,37	31,21	71,1	64,24		
	FSL5008bb	D	303	295,2	31,26	32	69,49	64,67	44,16	32,02

Tabla 5.10: Dimensiones (en mm) de las tibias.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	L total	L sustentaculum	DT sustentaculum	DT tuber	DAP tuber	DT min cuerpo	DAP min cuerpo	DAP max
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue 851a	I		63,74		23,3	25,07	13,4	23,87	
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008at	D	92,7	61,29			*25,68	13,27	26,33	37,42
	FSL16900	I	92,08	60,49		23,75	24,09	12,88	24,04	36,44
	FSL16900	D	90,42	60,57	34,39	24,6	24,23	12,74	23,91	36,09
Pul-e Charkhim <i>K. ahmadi</i>	AFG									47,81

Tabla 5.11: Dimensiones (en mm) de los calcáneos.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	LT (lateral)	L medial	L min	DT articulac prox	DT prox	DAP max	DT min	DT dis
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue 850a	I	50,09	46,25	40,67	32,4	34,22	29,52	28,35	33,2
	Pue 850b	I		43,84	39,1	33,91	34,99	26,59	29,89	33,07
	Pue 850c	I		46,63	39,36	29,93	33,64	29,02		32,13
	Pue 850d	I		46,99	40,87	30,74	33,18	30,12		33,67
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008au	D	48,05	43,53	36,66	29,56	31,74	26,07	28,2	30,69
	FSL16900	D	49,17	46,52	39,38	29,94	31,17	27,27	29,46	31,84
	FSL16900	D	45,88	41,98	36,04	28,35	32,97	27,12		30,22
Pul-e Charkhi <i>K. ahmadi</i>	AFG179	D		52,67				31,28		~33,19
	AFG190	I	57,67	53,41	46,08		34,76	33,19		38,59

Tabla 5.12: Dimensiones (en mm) de los astrágalos.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	DAP	DT	H post cuboides	H post navicular	H ant cuboides
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue852	D		35,96	40,36	29,06	22,89	15,26
	Pue852	I		*33,08	40,69			15,72
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL50085ac	I		30,88	38,55	26,37	24,17	15,01
	FSL16900	I		31,18	38,98	23,55	23,93	16,87
	FSL16900	D		30,56	38,68	23,55	21,82	16,21
Pul-e Charkhi <i>K. ahmadi</i>	AFG204	D		37,9	43,77	30,34	27,46	21

Tabla 5.13: Dimensiones (en mm) de los cubonaviculares.

YACIMIENTO	SIGLA	L max	DT prox	DAP prox	DT dia	DAP dia	DT dis	DAP dis
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue843h	52,59	21,41	23,17	17,26	16,63	19,41	15,32
	Pue843h	51,66	21,57	22,6	17,69	17,55	18,65	15,2
	Pue844a	50,48	21,52	22,5	17,6	15,69	20,12	15,02
	Pue844b				17,16	16,38	18,68	15,6
	Pue844c	55,97	22,65	24,17	19,01	16,7	20,65	17,3
	Pue844d	55,72	22,42		19,26	18,91	21,4	16,66
	Pue844e		22,79				21,68	18,8
	Pue844f	56,23	22,53		20,48	18,23	21,12	17,6
	Pue844g	53,67				17,89	18,62	16,15
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008bq	54,28	22,29	24,48	18,79	17,2	20,67	17,89
	FSL5008bq	54,23	22,8	24,56	17,97	17,75	20,83	18,42
	FSL5008	53,43	22,66	24,3	18,52	18,43	20,8	19,03
	FSL5008	53,88	23,67	24,13	19,36	19,37	20,22	18,58
	FSL5008	54,11	23,42	23,75	18,99	18,61	21,27	18,18
	FSL5008	51,61	21,85	23,19	16,99	17,01	18,69	15,75
	FSL5008	50,49	20,64	23,37	15,92	16,86	18,34	15,42
	FSL5008	51,13	20,12	23,44	15,19	17,4	17,97	15,57
	FSL5008	50,4	20,01	23,05	15,29	16,1	18,37	15,72
	FSL16864	51,58	20,63	24,25	16,84	16,6	17,79	15,4
	FSL16864	51,38	21,42	23,38	17,58	18,35	18,35	15,77
	FSL16864	51,5	20,37	22,99	17,36	16,72	17,86	15,37
	FSL16863	53,05	23,19	22,64	18,95	17,76	21,13	18,71
FSL16863	54,1	23,44	24,54	19,04	18,42	21,45	18,86	
Pul-e Charkhi <i>K. ahmadi</i>	AFG193	66,54	24,63	29,64	18,81	22,49	21,52	19,22

Tabla 5.14: Dimensiones (en mm) de las primeras falanges.

YACIMIENTO	SIGLA	L max	DT prox	DAP prox	DT dia	DAP dia	DT dis	DAP dis
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue845a	36,36	23,58	21,28	17,88	16,51	17,26	21,52
	Pue845b	36,15	23,01	22,54	17,13	17,55	17,55	21,87
	Pue845c	34,62	20,17	20,51	15,91	14,85	15,83	17,47
	Pue845d	34,31	20,62	20,6	16,28	16,2	15,76	17,9
	Pue845e		19,65	22,12	15,29	17,93		20,59
	Pue845f	31,68	19,82	21,35	15,08	18,23	15,13	19,24
	Pue845g	31,91	20,31	22,06	14,14	17,47	16,1	20,3
	Pue845h	32,06	20,86	21,28	14,42	16,94		
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008br	37,48	22,33	22,46	16,56	17,53	18,75	21,54
	FSL5008br	33,03	22,83	22,43	16,2	17,67	18,58	21,55
	FSL5008	38,33	23,06	22,67	18,91	17,5	17,61	21,91
	FSL5008	34,81	23,13	23,6	17,97	18,64	17,61	22,67
	FSL5008	32,94	22,57	22,63	17,97	18,47	18,58	21,65
	FSL5008	33,87	19,42	20,78	14,69	14,67	15,96	16,76
	FSL5008	36,15	19,43	20,85	15,33	16,23		17,94
	FSL5008						17,49	15,74
	FSL16864	34,87	19,64	20,71	14,78	15,92	14,63	16,42
	FSL16864	34,24	19,59	21,04	16,25	16,28	15,4	16,68
	FSL16864	34,96	19,21	21,45	15,9	15,97	15,23	17
	FSL16863	37,83	23,47	22,25	18,48	18,98	17,85	22,08
	FSL16863	36,75	22,18	22,71	19,49	18,5	17,36	22,39

Tabla 5.15: Dimensiones (en mm) de las segundas falanges.

YACIMIENTO	SIGLA	L total	L ant	DAP prox total	DT prox funcional	DAP prox funcional
La Puebla de Valverde <i>G. m. heintzi</i> nov. ssp.	Pue846a	44,48	37,65	31,97	17,66	22,42
	Pue846b	38,57	32,48	25,01	12,82	16,84
	Pue846c			27,69		18,44
	Pue846d	40,48				
Senèze <i>G. m. meneghini</i>	FSL5008bs	42,71	34,52	31,42	17,49	23,43
	FSL5008bs	42,81	35,36	30,74	17,97	21,28
	FSL5008	37,92	31,78	27,28	14,6	19,37
	FSL5008	40,33	33,8	26,76	13,46	16,67
	FSL5008			27,09	14,82	17,21
	FSL5008			27,1	13,61	17,3
	FSL5008	40,65	33,85	27,28	14,48	16,57
	FSL16863	44	35,13	30,21	15,47	21,02
	FSL16863	43,78	34,79	31,58	15,62	21,28
	FSL16863	44,51	36,01	31,58	14,69	21,11

Tabla 5.16: Dimensiones (en mm) de las terceras falanges.

DESCRIPCIÓN:

Núcleos óseos (Fig. 1, lámina 28)

No se ha recuperado ningún cráneo en el yacimiento de La Puebla de Valverde. El único elemento craneal corresponde a la parte apical de un núcleo óseo. Este cuerno es bastante cónico, su sección es casi circular y muestra una ligera curvatura. Su superficie se encuentra recorrida por estrías discontinuas y algún surco.

DENTICIÓN

Dentición superior decidua (tabla 5.9)

El DP3 es una pieza muy molarizada. El cono posterolingual es ligeramente anguloso y está mucho más proyectado que el cono anterolingual. Los conos y los estilos están bien desarrollados pero el cono y el estilo anterolabial del lóbulo anterior están más desarrollados que en el DP4 y entre ellos existe un valle mucho más incidido.

El DP4 es una pieza muy similar al M1 pero caracterizado por presentar una columna interlobular bien desarrollada y unos estilos más divergentes.

Dentición superior definitiva (Fig. 2-12, lámina 28; tabla 5.2)

El P2 de morfología oclusal subrectangular o subcuadrangular. El pilar del cono labial se ubica muy anteriormente es ancho y prominente y está separado por una leve incisión del estilo anterior. El estilo posterior está poco diferenciado, pero es el elemento que se encuentra más labialmente proyectado. En el ejemplar Pue653, el valle existente entre el cono labial y el estilo posterior es más suave que el observado en otros ejemplares. Así, en el ejemplar MNCN50436 es un surco profundo. En vista labial, sus bordes anterior y posterior son verticales. Posteriormente es más ancho que anteriormente.

El P3 de morfología oclusal semicircular. El estilo anterior y el cono labial son anchos y prominentes y entre ellos existe un profundo valle que se extiende hasta la base de la corona. El estilo posterior está poco definido y forma con el cono labial un valle anguloso.

El P4 es rectangular con estilos muy prominentes, anchos y divergentes entre sí como en el P3. El estilo anterior es más ancho que es posterior, ensanchándose progresivamente hacia la base de la corona. El cono labial es ancho y algo menos prominente que el del P3, pero su relieve se acentúa hacia la base de la corona donde los valles anterior y posterior están muy incididos. Este diente, es ligeramente bilobulado y en el ejemplar Pue638 se observa una clara incisión a lo largo de la cara lingual que llega hasta la superficie oclusal, en donde se observa que las crístidas están separadas.

Los molares se caracterizan por presentar los estilos muy fuertes y gruesos sobre la muralla externa y por no presentar columnas interlobulares. En el M1 y el M2 el mesostilo es el elemento más prominente, mientras que el metastilo está muy poco diferenciado. En el M1 los conos son muy suaves sobre la muralla externa, mientras que en el M2 son prominentes, siendo el metacónulo el más destacado. Los estilos de estos molares son divergentes. El M3 se caracteriza por presentar un parastilo mucho más fuerte y un mesostilo más suave que en

los molares precedentes. El metastilo es suave y se engrosa hacia la base. Existen islotes centrales de esmalte, al menos en el M1 y M2. El protocono de los molares es estrecho, lingualmente angular y fuertemente proyectado. El metacónulo es más ancho que el protocono, de morfología sub-cuadrangular y está menos proyectado.

Dentición inferior decidua (Fig. 13, lámina 28; fig. 1, 2, 3b, lámina 29; tabla 5.4)

El dp2 es muy ancho. Los elementos anteriores no están muy separados, pero el estíldo anterior está muy desarrollado. La cúspide más alta corresponde al cónido mesolabial. El estíldo posterior está muy desarrollado proyectándose hasta llegar a la cara lingual del diente. El surco externo está muy poco marcado.

El dp3 presenta una morfología muy parecida a la del p3 pero con corona más baja y con un surco externo que se sitúa más anteriormente. El ala anterior está desdoblada con un estíldo y un cónido anterior bien diferenciados. El elemento más alto es el cónido mesolabial. La crístida oblicua se dirige hacia la región posterior contactando con el cónido mesolingual y cerrando el valle medial pero no llega a contactar con el estíldo posterior. Los elementos posteriores están bien diferenciados y el estíldo posterior se encuentra mucho más proyectado hacia la región labial que el cónido posterolingual.

El dp4 presenta una pared lingual con un relieve mucho más acentuado que el de *Gazellospira*. Los estíldos anterior y posterior son fuertes y muy gruesos. Los conos labiales están bien marcados y el metastíldo es muy prominente y continuo hasta la raíz.

Dentición inferior definitiva (Fig. 3 y 4, lámina 29; tabla 5.3)

Los ejemplares **LPV98'235-18C** (m2 y m3 izquierdos), **Pue656d** (fragmento de hemimandíbula derecha con serie p3-m3) y **LPV656 b** (hemimandíbula izquierda en la que se acaba de producir el reemplazamiento dentario aflorando ya la dentición definitiva, pero además se conserva el dp4) presentan los siguientes rasgos:

Son dientes de esmalte grueso y rugoso.

El p2 del ejemplar LPV656 b puede que todavía no haya sido remplazado y que en realidad se trate del dp2, ya que se observa que este está desgastado. En esta pieza el cónido anterior no se encuentra diferenciado y no existe surco externo que delimite los elementos posteriores.

El p3 de morfología oclusal subrectangular con los elementos anteriores diferenciados. El cónido mesolingual se dirige hacia la región posterior cerrando el valle medial y el surco externo apenas está diferenciado.

El p4 es un diente muy molarizado donde los elementos posteriores están bien desarrollados. El valle medial se encuentra cerrado y el surco externo está muy incidido.

Los molares presentan lóbulos muy angulosos y las fosetas tienen una morfología de medialuna. En el contacto interlobular, las paredes lingual y labial se encuentran bastante próximas. No existe pliegue caprino ni cíngulos y la pared labial presenta un relieve muy suave con estílicos muy poco prominentes.

El m1 se encuentra muy mal preservado, pero se puede apreciar la existencia de una columnilla interlobular. La pared lingual sin apenas relieve ni pliegue caprino.

El m2 de pared lingual muy plana y sin estílicos diferenciados y con los pliegues de los cónidos muy suaves. El lóbulo anterior de similar longitud y anchura mientras que el posterior está más desarrollado labiolingualmente. El ejemplar Pue656d presenta unos lóbulos con un relieve labial más redondeado. Existe una columna interlobular desarrollada en la parte basal y que contacta con ambos lóbulos.

El m3 presenta un primer lóbulo de morfología cuadrangular, mientras que el segundo lóbulo es algo más triangular. El tercer lóbulo es de gran tamaño, su morfología es semicircular u ovalada y puede desarrollar un pequeño estílido (LPV98'235-18C). La pared lingual es como la del m2 y se diferencia un suave parastilido. El desarrollo y presencia de las columnas interlobulares es variable, así el ejemplar Pue656d presenta columnas interlobulares entre todos los lóbulos que se encuentran bien desarrolladas en altura. Por contra el ejemplar LPV98'235-18C, solo presenta columnilla entre los dos primeros lóbulos y está poco desarrollada.

ESQUELETO POSTCRANEAL

Húmero (Fig. 1, lámina 30; tabla 5.5)

No se ha recuperado ningún húmero completo, ni tampoco la parte proximal.

Vista dorsal — El perfil distal presenta dos surcos que generalmente son simétricos, aunque el ejemplar Pue840i presenta el surco lateral asimétrico. El borde palmar del cóndilo interno generalmente está inclinado hacia la región lateral, excepto en el ejemplar Pue840i. El labio externo es redondeado y bien prominente y se dispone oblicuo hacia la región lateral. La fosa coronoide es muy profunda.

Vista palmar — Presenta una fosa olecraneana de diámetros proximal-distal y lateral-medial de tamaño similar. El grado de apertura de esta fosa es variable y puede estar abierta como en el ejemplar Pue840i o más cerrada como en Pue840f. En todos los casos, la morfología de esta fosa es intermedia entre U y V con sus bordes distales ligeramente curvados hacia el interior. La cresta del labio externo es muy prominente y aguda. El epicóndilo medial está bien desarrollado mientras que el lateral muy poco.

Vista distal — El cóndilo interno, que apenas sobrepasa el nivel del labio externo y la inflexión del surco medio, generalmente se encuentre al nivel del cóndilo externo, a excepción del ejemplar Pue840i donde el cóndilo externo está por debajo. El epicóndilo medial es ancho y con un borde palmar redondeado, mientras que, el epicóndilo lateral es más estrecho, de borde palmar agudo y está mucho menos proyectado hacia la región palmar. El borde lateral del *capitulum* está fuertemente curvado en dirección palmar-lateral.

Vista medial — El borde distal es prácticamente recto o con una ligera curvatura central.

Vista lateral — El *capitulum* presenta su borde palmar muy desarrollado hacia la región distal.

Radio (Fig. 2, lámina 30; tabla 5.6)

Vista dorsal — En la parte proximal, la protuberancia lateral para la inserción del músculo extensor de las falanges, presenta igual desarrollo de la parte dorsal a la palmar. Es una banda alargada y prominente, que se desarrolla aproximadamente 1 cm por debajo de la faceta para la inserción del *capitulum*. Tanto la curvatura del borde lateral proximal como la protuberancia lateral, pueden presentar ligeras variaciones entre unos individuos y otros. Para la inserción del *capitulum* se desarrolla una protuberancia lateral ancha roma, que se puede encontrar al mismo nivel o netamente por encima de la apófisis coronoide. Entre la apófisis coronoide y la protuberancia lateral para la inserción del *capitulum* se desarrolla un surco abierto, roma y bien incidido. Continuando en dirección medial existe una protuberancia ligeramente apuntada. El borde medial es prominente e igual de manifiesto de de la parte dorsal a la palmar, aunque existen algunas variaciones morfológicas. Así, el ejemplar Pue841b es prominente y ancho hacia la región palmar mientras que dorsalmente se estrecha y no es tan sobresaliente. Por el contrario en el ejemplar Pue841d la anchura no varía siendo prominente en todo su recorrido. Hacia la región distal se desarrollan dos crestas de diferente longitud. La cresta medial es larga, la lateral muy corta y ambas son romas. Entre ellas queda un surco que observado en vista distal es simétrico y muy plano.

Vista medial — El borde dorsal puede estar más o menos curvado, de este modo el ejemplar Pue841d presenta un borde ligeramente curvado mientras que en Pue841b es más rectilíneo.

Vista proximal — La faceta para la inserción del *capitulum* del húmero presenta una morfología rectangular con sus bordes dorsal y palmar curvados. La morfología del borde medial es variable, pudiendo observarse ejemplares con un borde medial anguloso (Pue841b, Pue841d) o redondeado (Pue841c).

Vista distal — En esta vista se distinguen las facetas para la articulación con los carpales y para la ulna. La faceta para el piramidal es una pequeña banda estrecha que presenta la morfología típica de un bóvido según los criterios establecidos por Heintz (1970). En los ejemplares estudiados, esta presenta algunas variaciones. Así, el ejemplar Pue841b presenta una faceta alargada de similar anchura de la zona dorsal a la palmar y es oblicua según un eje latero-medial y horizontal según un eje proximal-distal. En los ejemplares Pue841, Pue841c, Pue841e, la faceta del piramidal no mantiene su anchura de manera que dorsalmente está más desarrollada. La faceta para la articulación de la ulna es de morfología subrectangular y está muy desarrollada ocupando gran parte de esta cara. Esta se dispone inclinada en dirección palmar-medial.

Metacarpiano III-IV (Fig. 3-4, lámina 30; fig. 1, lámina 31; tabla 5.7)

Son muy cortos y anchos.

Vista dorsal — Existe un escalón muy marcado entre las facetas proximales y que se atenúa hasta desaparecer hacia la región palmar. La tuberosidad dorso-medial es muy prominente y en vista proximal sobresale por delante de la faceta del magnotrapezoide. Esta tuberosidad en el único ejemplar adulto (Pue843b) que se ha preservado es rectangular y sin ningún surco central (Longitud próximo-distal de 16,60 mm y longitud transversal de 14,43 mm en). Sin embargo, en el ejemplar juvenil se observa una ligera incisión transversal. El canal metacarpiano está muy suavemente marcado. La diáfisis se ensancha ligeramente al llegar a la epífisis distal, aunque en algunos ejemplares la curvatura es más marcada (Pue843b, Pue843h, Pue843i, Pue843e) que en otros (Pue843e). La incisión intertroclear o interarticular presenta forma de V. Las quillas de las poleas dorsalmente son romas y hacia la región palmar se vuelven más agudas. Los bordes externos de las poleas son muy oblicuos al eje longitudinal. En vista distal los epicóndilos de las poleas están muy desarrollados y su borde externo es cóncavo dorsalmente y con una pequeña convexidad hacia la región palmar. Sobre los epicóndilos existen unas fosetas grandes y profundas, mucho más desarrolladas que las fosetas internas.

Vista palmar — La cara palmar del metacarpo es bastante plana ya que los bordes lateral y medial no están apenas sobreelevados, solamente está ligeramente deprimida en la parte proximal. Tanto el canal metacarpiano dorsal como el palmar están igual de marcados. El borde interno de las poleas es oblicuo al eje de la diáfisis. Al igual que en la cara dorsal, en la epífisis distal existen unas fosetas, siendo las externas más grandes y profundas que las internas.

Vista proximal — La forma general de la superficie articular proximal es semicircular. El borde lateral hacia la región palmar puede ser continuo (Pue843a), o, puede presentar una pequeña concavidad (Pue843f) (ver figura 5.3) La protuberancia lateral está bien desarrollada, pero no tanto como en *Gazellospira*. Se diferencian dos facetas con un relieve muy suave. La faceta para el magnotrapezoide puede ser plana, o bien, puede presentar una ligera concavidad hacia su parte central (Pue853f). La cresta que separa a estas facetas es ligeramente oblicua al borde plantar y está bien diferenciada desde la parte dorsal a la palmar. La foseta sinovial se extiende aproximadamente hasta la mitad del diámetro anteroposterior. Esta presenta una morfología ovalada y se estrecha mucho hacia la región palmar, de manera que, casi se cierra en algunos ejemplares (figura 5.3).

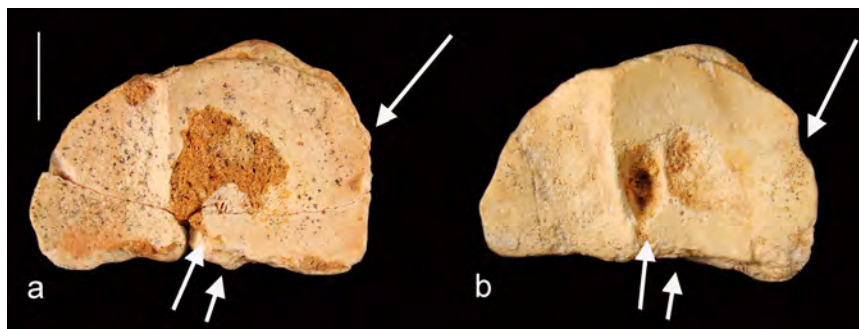


Figura 5.3 Diferencias morfológicas en la epífisis proximal de *Gallogoral*. **a.** Pue843e, presenta un borde lateral continuo y una foseta sinovial muy estrecha en el borde palmar. **b.** Pue843f (izquierda) presenta un borde lateral con una concavidad y una foseta sinovial plantarmente muy estrecha, de manera que las facetas casi entran en contacto.

Tibia (Fig. 5, lámina 31; fig1, lámina 32; tabla 5.10)

Solamente el ejemplar Pue849 podría corresponder a la parte proximal de una tibia, el resto de ejemplares asignados a *Gallogoral* son elementos distales. Sobre este ejemplar (a pesar de que esta muy fracturado), se observa una cresta tibial que en vista dorsal se dispone bastante paralela al eje longitudinal y apenas presenta una curvatura hacia la región lateral. En vista medial, se observa que esta cresta ocupa 1/3 de la longitud de la tibia y que el DAP de la cresta disminuye paulatinamente hacia la región distal.

La epífisis distal presenta una morfología rectangular donde las cócleas lateral y medial son bastante simétricas y muestran un desarrollo transversal similar. La cóclea lateral se desarrolla hacia la región plantar casi hasta la misma altura que la medial. La cresta existente entre estas, está poco desarrollada y es poco prominente. Entre el maleolo medial y el borde plantar de la cóclea medial existe un surco pronunciado limitado por dos crestas bien prominentes.

Calcáneo (Fig. 5, lámina 32; tabla 5.11)

Vista dorsal — Presenta una faceta para la articulación del hueso maleolar dividida en dos facetas desiguales, siendo la proximal fuertemente convexa y de mayor tamaño que la distal.

Vista plantar — El surco del *tuber calcanei* es ancho y está delimitado por dos crestas poco prominentes que se disponen convergentes distalmente. El borde proximal es oblicuo de la zona medial a la lateral. La faceta de articulación del cubonavicular, está suavemente curvada hacia la región medial y en esta vista solo se observa su parte más distal.

Vista medial — El *tuber calcanei* está conformado por dos lóbulos mal individualizados donde el plantar es un poco más prominente. El borde dorsal es cóncavo-convexo-cóncavo de proximal a distal y el borde plantar es rectilíneo. El *sustentaculum tali* está muy desarrollado, tanto en sentido próximo-distal como dorso-plantar, extendiéndose hasta el borde plantar del cuerpo. Sin embargo, medialmente, el *sustentaculum* está poco desarrollado. La faceta para la articulación del astrágalo presenta un borde dorsal casi paralelo al borde anterior del cuerpo del calcáneo.

Astrágalo (Fig. 2-3, lámina 32; tabla 5.12)

Vista dorsal — El cóndilo proximal-medial es estrecho, mientras que el lateral es algo más ancho. El borde medial, en su parte proximal, se dispone oblicuo y contacta con un proceso dorsomedial bastante prominente. La cresta de la articulación tibial es muy poco prominente. Los cóndilos de la tróclea distal son asimétricos y generalmente el lateral se proyecta distalmente más que el medial.

Vista plantar — El cóndilo proximal medial es poco prominente, ancho y redondeado. El borde plantar lateral, proximalmente, es fuertemente convexo y desemboca en una fosa muy profunda. La faceta de articulación con el cubonavicular está muy poco marcada.

Vista lateral — El cóndilo medial se dispone apuntando hacia la región proximal. El surco existente, entre este y la tróclea plantar, es abierto. La faceta para la articulación del calcáneo es semicircular.

Vista medial — El cóndilo medial proximal es romo y puede señalar hacia la región plantar como en Pue850a, Pue850b, Pue850c o hacia la región proximal como en Pue850d.

Cubonavicular (Fig. 4, lámina 32; tabla 5.13)

Vista plantar — El proceso medial plantar es romo y ancho, está poco desarrollado proximalmente y se encuentra al mismo nivel que el proceso central plantar. Esta tuberosidad medial, presenta un relieve definido por dos tuberosidades separadas por un surco y un borde medial convexo. La protuberancia central del borde proximal, es apuntada y bien desarrollada. El surco existente entre esta y el proceso medial, es bastante profundo. La faceta para la articulación del calcáneo se proyecta plantarmente.

Esta, se encuentra al mismo nivel del borde posterior de la faceta de articulación del cóndilo lateral del astrágalo. La tuberosidad lateral distal es ancha y apuntada. Se diferencia un foramen plantar situado en una posición central.

Vista lateral — En la cara lateral existe un surco lateral poco profundo. Este, no conecta con la parte dorsal de la faceta del calcáneo y se continúa oblicuo hacia la región plantar extendiéndose por la cara distal donde separa las facetas dorsal y plantar que articulan con el metacarpo. El borde dorsal es recto, mientras que, el plantar es ligeramente cóncavo-convexo de proximal a distal. El borde plantar de la faceta de articulación del calcáneo se proyecta plantarmente al mismo nivel que el proceso lateral distal.

Vista proximal — El surco entre el proceso posterior central y el posterior medial es suave y no se proyecta hacia la región posterior.

Vista distal — La faceta dorsal metatarsiana es de morfología subtriangular, posteriormente cóncava y anteriormente convexa. La faceta plantar metatarsiana tiene la forma de un triángulo equilátero, es plana y está fuertemente inclinada de la región plantar hacia la región dorsal y de la región lateral a la medial. Esta faceta no se encuentra en contacto con la faceta del entocuneiforme, sino que, está separada de esta por una tuberosidad. La faceta de articulación para el ectomesocuneiforme es subrectangular, convexa y se desarrolla lateralmente para articular con la cara lateral de este hueso. Esta faceta, está en contacto con la faceta para el entocuneiforme, pero separada por una cresta. La faceta del entocuneiforme es subtriangular y está inclinada de la región dorsal a la plantar.

Metatarsiano III-IV (Fig. 1-3, lámina 33; tabla 5.8)

Vista dorsal — Son robustos y cortos. Presentan un canal metacarpiano bien marcado. El borde lateral del canal tiene un desarrollo variable, pero generalmente es muy ancho, prominente y desaparece hacia la región distal. El grado de desarrollo del canal, varía de mayor a menor de Pue853i, Pue853b, Pue853d, Pue853h a Pue853a. La diáfisis se va ensanchando hasta contactar con la epífisis distal, donde se observa una curvatura marcada. Las quillas de las poleas están bien desarrolladas, son romas y agudas dorsalmente y están más desarrolladas hacia la región plantar.

Vista plantar — La cara plantar es bastante plana y en el ejemplar Pue853h el borde medial está más desarrollado.

Vista proximal — Se distinguen dos morfologías, la morfología A en la que se incluyen los ejemplares Pue853a, Pue853i y la morfología B, presente en los especímenes Pue853d y Pue853h (Figura 5.4). El contorno de la superficie proximal del morfotipo B es más hexagonal que la del morfotipo A. La faceta dorsal del cubonavicular es fuertemente cóncava de dorsal a plantar y dorsalmente puede estar más desarrollada como en el morfotipo A. La faceta plantar para el cubonavicular es de morfología alargada y su anchura es variable. Esta, se encuentra fuertemente inclinada hacia la región medial y puede ser recta como en el ejemplar Pue853h, o ligeramente curvada como en Pue853d. Entre estas dos facetas de articulación existe un surco de profundidad también variable. En el lado lateral se desarrollan las facetas para la articulación con el ectomesocuneiforme y el entocuneiforme. La faceta para el cuneiforme de mayor tamaño, es cóncavo-convexa y presenta variaciones en su morfología. La faceta para el entocuneiforme presenta una morfología subcuadrangular, está fuertemente inclinada hacia la región dorsal (en Pue853a y Pue853h). En los ejemplares Pue853d y Pue853i, además está ligeramente inclinada hacia la región lateral.



Figura 5.4: Variaciones morfológicas en los metatarsianos III-IV. El ejemplar Pue853a presenta el morfotipo A, mientras que el Pue853d presenta el morfotipo B.

COMPARACIÓN:

Algunos de los premolares superiores de la muestra de La Puebla de Valverde son de una talla superior a los de la muestra de Senèze. La morfología del P2 y P3 es similar a la de *Hesperidoceras* de Villarroya, aunque en *Hesperidoceras* el P2 presenta entre el cono labial y el estilo posterior un valle angulososo que no aparece en *Gallogoral*. El P4 también es diferente, con unos estilos más prominentes, así como el M1 y el M2, que presentan un metastilo más prominente. En general, los estilos de los dientes *Gallogoral* de La Puebla, son algo más prominentes que los de Senèze. Por otro lado, el paratipo Se5008, se caracteriza por presentar unos molares con un metacono más desarrollado. Según Duvernois y Guérin, 1989 las fosetas de los molares de *Gallogoral* presentan en su borde posterior un entrante, carácter que sólo se ha observado en algunos ejemplares de La Puebla de Valverde. Posiblemente, el hecho de que se observe o no este carácter esté relacionado con el grado de desgaste. La longitud de la serie superior dental del ejemplar Pue638 es mayor que la de los ejemplares de Senèze, pero similar a la de los ejemplares de Volakas (entre 110-117 mm en los ejemplares de Volakas según Kostopoulos, 1997, en el ejemplar Pue638 es de 117,7 mm). El índice de (LP2-P4x100/LM1-M3) es de 40,91, mientras que los ejemplares de Volakas presentan un índice de 59,1-63,2 (Kostopoulos, 1997). Morfológicamente no se observan diferencias entre la dentición superior de La Puebla de Valverde y la de Volakas.

Respecto a la dentición inferior, los ejemplares LPV656d y LPV98'235-18C, presentan algunas diferencias con el material de Senèze. De manera que, el p4 presenta un surco externo mucho más marcado y los molares no presentan las paredes linguales tan próximas, estando así los lóbulos más abiertos. En ninguno de los ejemplares de Senèze se ha observado la existencia de columnillas en el m3. Morfológicamente, LPV656d, es más parecido al ejemplar 163351 de Saint-Vallier figurado por Heintz (1964). El ejemplar LPV656b, presenta una morfología algo distinta que la del ejemplar LPV656d. Así, el p3 se diferencia del ejemplar LPV656d por presentar un surco externo mucho más marcado y unos elementos anteriores que se fusionan más tempranamente. El p4 presenta un surco externo y un valle medial mucho más incididos que los que se observan en LPV656d y que recuerdan a los de *Megalovis latifrons* de Senèze. Se diferencia de este por los elementos posteriores un poco menos desarrollados. Los molares desarrollan un pequeño pliegue caprino y una pared lingual con los elementos más acentuados, caracteres que no se observan en el ejemplar LPV656d. Los molares de *Megalovis*, por el contrario, presentan un relieve lingual algo más acentuado que los de LPV656b pero si desarrollan un pequeño pliegue. Los ejemplares de Volakas se diferencian de los de La Puebla de Valverde en que presentan un p3 y un p4 de morfología similar y un m3 con un fuerte parastilido.

En la dentición decidual, el dp2 no es tan estilizado como el de *Gazellospira* y el surco externo está menos marcado. En *Gazellospira*, el cónido anterior del dp3 se sitúa a una altura

mayor que el estilido anterior, en *Gallogoral* también ocurre pero la diferencia de altura entre estos elementos es menos acusada. *Gallogoral*, presenta una parte posterior mucho más ancha y los elementos posteriores están mucho más desarrollados labialmente que en *Gazellospira*. Además, la disposición de estos elementos es distinta.

Los húmeros de *Gallogoral* de La Puebla de Valverde, presentan en vista dorsal, una fosa coronoide muy profunda y un labio externo muy prominente. Estos caracteres son los que morfológicamente mejor le diferencian de los de *Gazellospira torticornis*. Además, en vista lateral presenta una cresta epicondilar menos marcada que la de *Gazellospira*. Los surcos lateral y medial de la epífisis distal son más profundos y el *capítulum* está más proyectado lateralmente que en ejemplar 5008 de *Gallogoral* de Senèze. En vista distal, el borde lateral del *capítulum* está fuertemente curvado en dirección postero-lateral, carácter observado en *Hesperidoceras* de Villarroja pero no en *Gallogoral* de Senèze. La talla de los húmeros de *Gallogoral* de La Puebla de Valverde, es mayor que la de los ejemplares registrados en Senèze. Tan sólo el ejemplar MNCN54881 presenta un DAP distal que entra dentro de los máximos y mínimos de la muestra de Senèze. El resto de los ejemplares presentan diámetros mayores, cuyas dimensiones son como las de *Hesperidoceras* de Villarroja (tabla 5.5).

La morfología de los radios de La Puebla de Valverde es similar a la del paratipo de Senèze, pero las dimensiones son algo diferentes. Así, Pue841d presenta unos diámetros proximales mayores que los valores máximos y mínimos de *Gallogoral* de Senèze dados por Guérin, 1965 (tabla 5.6). Pue841b presenta diámetros proximales como los de la población de Senèze, pero los diámetros distales y la longitud están por encima de los valores máximos. El valor máximo de longitud de *Gallogoral* de Senèze dado por Guérin (1965) es de 248 mm y en La Puebla se registra un ejemplar que sobrepasa este valor (Pue841b con 255 mm). Por lo tanto la muestra de *Gallogoral* de La Puebla de Valverde, presenta ejemplares con dimensiones similares a las de la población de Senèze, pero también existen ejemplares de mayor talla.

En los metacarpianos III-IV se observan algunas pequeñas diferencias morfológicas y métricas con *Gallogoral* de Senèze (tabla 5.7). Así, la tuberosidad antero-medial en la población de Senèze es rectangular, ancha (10,62 mm), prominente y cóncava a lo largo de toda su parte central. En el paratipo es más ancha hacia la región lateral que hacia la región medial. Métricamente todos los ejemplares superan los valores máximos del DAP proximal y algunos ejemplares también los DT y las longitudes de la población de Senèze. Sin embargo los diámetros distales entran dentro de los valores de Senèze. *Gallogoral*, difiere claramente de *Gazellospira*, que presenta unos metápodos más largos y gráciles con grandes diferencias morfológicas.

La tibia se diferencia de la de *Gazellospira* en que las cócleas son más simétricas y la cresta existente entre ellas es menos prominente. Los diámetros proximales superan a los de *Gallogoral* de Senèze, pero no se observan diferencias morfológicas.

El calcáneo de *Gallogoral* es de talla similar al de *Gazellospira*, pero difiere de este en la morfología y talla del *sustentaculum tali*. En *Gallogoral* este se encuentra menos desarrollado hacia la región medial, pero más desarrollado en dirección próximo-distal y dorso-palmar. Además en el borde proximal del *sustentaculum tali* no se observa ninguna protuberancia. Se diferencia del paratipo de *Gallogoral meneghinii* en el tamaño y la morfología del *sustentaculum tali*. Así, el ejemplar de Senèze presenta un *sustentaculum tali* menos desarrollado proximodistalmente y con un borde dorsal más curvado.

Los astrágalos presentan una talla similar a los de *Gazellospira torticornis* pero son algo más robustos. Se diferencian por presentar un cóndilo medial dorsalmente más estrecho y menos desarrollado medialmente, una tróclea que generalmente es muy asimétrica, una fosa plantar algo más profunda y unas fosas laterales más incididas. La talla es diferente a la de *Gallogoral* de Senèze con DT y DAP mayores y además presentan un proceso dorsal medial más prominente, un borde dorsomedial oblicuo al eje próximo distal y una faceta tibial con una cresta menos prominente

El cubonavicular de Senèze presenta una tuberosidad medial plantar continua que sobresale un poco más del proceso central plantar que es poco prominente, ligeramente oblicua y carece de tuberosidad entre las facetas de articulación anteriores de la epífisis distal. Las facetas plantares de la epífisis distal se encuentran en contacto, siendo la medial redondeada y la lateral más alargada y estrecha. Según Guérin (1965) el cubonavicular de *Gazellospira* se diferencia de *Gallogoral meneghinii* por su tuberosidad plantar central más plana y por una faceta articular para el calcáneo más ancha, muy individualizada que se prolonga hacia la región medial. Otras diferencias observadas es que la tuberosidad medial plantar está más desarrollada proximalmente y es una cresta continua de la región proximal a distal con un borde medial recto y oblicuo al eje proximal-distal. El surco lateral suele ser más profundo y la tuberosidad lateral plantar más prominente. La faceta del entocuneiforme está más desarrollada dorso-plantarmente y la faceta posterior del metacarpo es más estrecha dorso-plantarmente pero más desarrollada transversalmente. Ambas facetas están más próximas entre si, llegando a conectar en algunos casos.

Los metatarsianos III-IV no muestran diferencias morfológicas con los de *Gallogoral* de Senèze, pero métricamente al menos dos ejemplares de la Puebla superan la longitud máxima de 187 mm estimada por Guérin (1965) para la muestra de Senèze. Se ha visto que al menos los ejemplares de Senèze del FSL presentan el morfotipo B.

Los metápodos son cortos y robustos, con un índice de robustez ($DT_{diáfisis} \times 100 / L_{total}$) de 14,4-15,7 para el metacarpiano III-IV y de 12,38 para el metatarsiano III-IV, valores que son similares a los que presentan los ejemplares de Volakas (15,5 y 13 respectivamente)

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DE LOS CAPRINAE DEL VILLAFRANQUIENSE

En el estudio morfométrico de la dentición de *Gallogoral* y *Hesperidoceras*, se han incluido los datos de la dentición de *Kabulicornis*, *Pliotragus*, *Gazellospira*, *Procampoceras* y *Megalovis latifrons* que han sido tomados directamente de las muestras junto con los datos publicados de otros caprinae (algunas especies de *Soergelia* y de *Megalovis*). Los resultados de la dentición superior, revelan que los premolares de *Gallogoral* y *Hesperidoceras* presentan una mayor talla que los de *Gazellospira* y *Procampoceras*, observándose grupos perfectamente separados (ver fig 5.5). *Gallogoral* y *Hesperidoceras* presentan una talla similar y no se pueden diferenciar métricamente. Para los premolares inferiores también se observa que *Hesperidoceras* y *Gallogoral* tienen una mayor talla que *Gazellospira*, pero además existen diferencias morfométricas entre *Hesperidoceras-Pliotragus* y *Gallogoral*. Así la primera componente de todos los PCA revela que la talla general de los premolares de *Hesperidoceras-Pliotragus* es mayor que la de *Gallogoral*, mientras que la segunda componente señala las diferencias morfológicas para los análisis del p2 y del conjunto de los premolares (gráficos A, D fig 5.6). La talla de los molares superiores e inferiores es más similar y no se diferencian grupos claramente separados, por lo que no se incluyen los gráficos ni los análisis de componentes principales que han sido realizados.

Para el esqueleto de los Caprinae, se han realizado análisis de componentes principales de los huesos más representativos (húmero, radio, metápodos y falanges). En estos, se ha incluido también la especie actual *Ammotragus lervia*. Además, para los metápodos se han realizado diagramas de caja (fig. 5.10) y diagramas de Simpson (fig. 5.9). Los análisis de componentes principales realizados para el húmero, radio y metacarpo, revelan dos grupos de talla separados, mostrando un patrón similar a los grupos sexuales de la especie actual *Ammotragus lervia* (gráficos A-D fig 5.7). Estos grupos son mucho más claros para el metatarso, mientras que para el húmero y el radio son algo más subjetivos. Guèrin, (1965) señala la existencia de un posible dimorfismo sexual para *Gallogoral meneghinii*. Dicho autor señala algunas diferencias entre machos y hembras, tan solo referidas a los cuernos y a los metápodos. En los cuernos señala que las diferencias sexuales se encuentran en la longitud y robustez, y asigna el esqueleto de Senèze (5008) a un macho. Para los metacarpus, indica que aquellos que sobrepasan los 170 mm de longitud son más robustos y podrían pertenecer a machos y en los metatarsos son aquellos que sobrepasan a 175 mm.

Además, se ha realizado un PCA para las primeras y segundas falanges de *Gallogoral* (figura 5.8). Dicho análisis nos permite diferenciar las falanges anteriores de las posteriores y también permite discernir los grupos sexuales.

Por lo tanto, nuestros resultados confirman las ideas de Guèrin, sustentando la idea de un marcado dimorfismo sexual en *Gallogoral* y también en *Hesperidoceras*. A parte de las diferencias sexuales, en el metacarpo y el metatarso se observan diferencias morfométricas entre *Gallogoral* de Senèze y *Gallogoral* de La Puebla de Valverde. Además, los metacarpos de *Gallogoral* de La Puebla de Valverde son morfométricamente similares a los de *Hesperidoceras*, mientras que los metatarsos son diferentes.

A partir de las medidas presentadas en las tablas (5.5, 5.6, 5.10, 5.13, 5.14 y 5.15), de los diagramas de caja y de Simpson para los metápodos (fig. 5.7 y 5.8), se manifiesta que *Gallogoral* de La Puebla de Valverde presenta un esqueleto postcraneal de mayor robustez, evidente en los diámetros de las epífisis distales del húmero y del radio, en los DT y DAP del astrágalo, en el DAP del cubonavicular y en los DAP proximales de los metápodos. Por otro lado las longitudes del radio y de los metápodos de *Gallogoral* de la Puebla, superan los valores máximos aportados por Guèrin (1965) para *Gallogoral* de Senèze, presentando por lo tanto una mayor talla equiparable a la de *Hesperidoceras* de Villarroya.

Los diagramas de caja del metacarpiano III-IV (fig. 5.10), revelan las diferencias de talla existentes entre los dos ejemplares de *Hesperidoceras* que además presentan diferente morfología. Estas diferencias de talla entran dentro de la variabilidad sexual de la especie actual *Ammotragus* y por lo tanto podrían responder a dos individuos de distinto sexo.

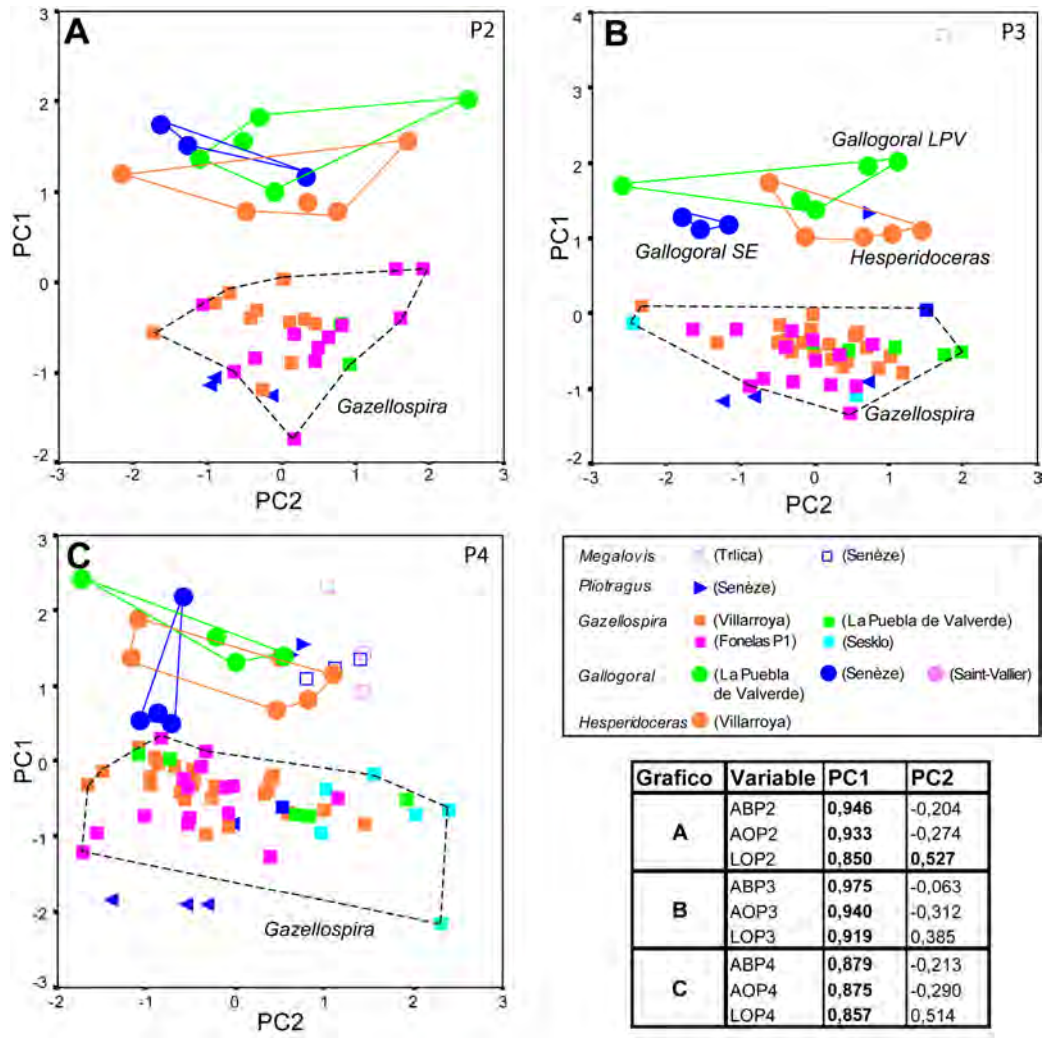


Figura 5.5: Resultados de los análisis de componentes principales de la dentición superior. Los datos de *M. wimani* (Trlica) proceden de Crégut-Bonnoure y Dimitrijević, 2006 y *Gazellospira* (Sesko) de Athanassiou, 2005

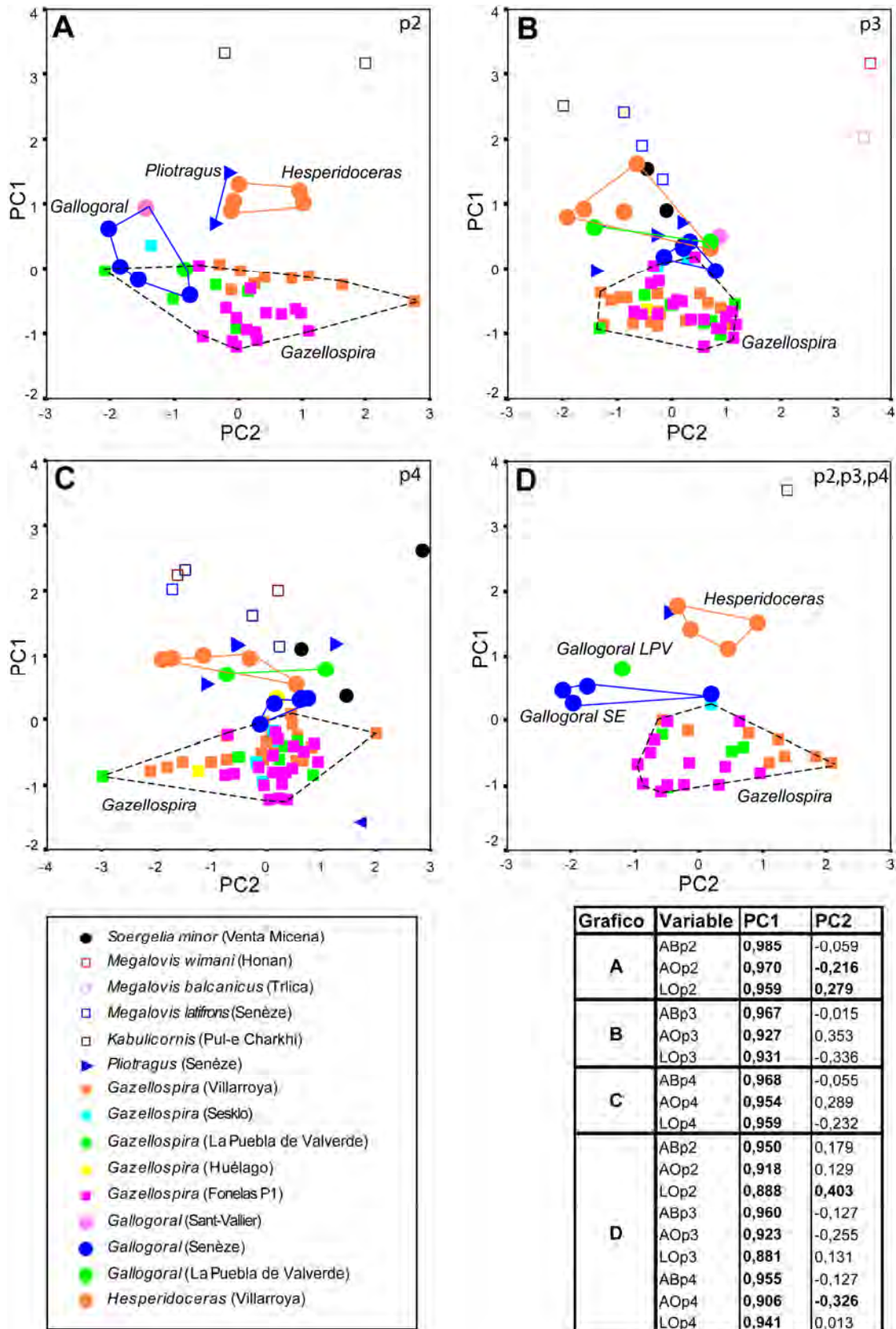


Figura 5.6: Resultados de los análisis de componentes principales de la dentición inferior. **A** Gráfico del p2, los grupos de *Hesperidoceras* y *Gallogoral* están separados respecto a PC1 y PC2. **B** Gráfico del p3, grupos no tan claramente separados. **C** Gráfico del p4, *Gallogoral* de La Puebla se separa de *Gallogoral* de Senèze. **D** Gráfico de todos los premolares, con los grupos bien separados. Abajo se observa la leyenda de símbolos y la matriz de componentes principales de los gráficos A, B, C, y D. Los datos de *S. minor* proceden de Moya-Solá, 1987, *M. wimani* y *M. balcanicus* de Crégut-Bonnoure y Dimitrijević, 2006 y *Gazellospira* (Sesklo) de Athanassiou, 2005.

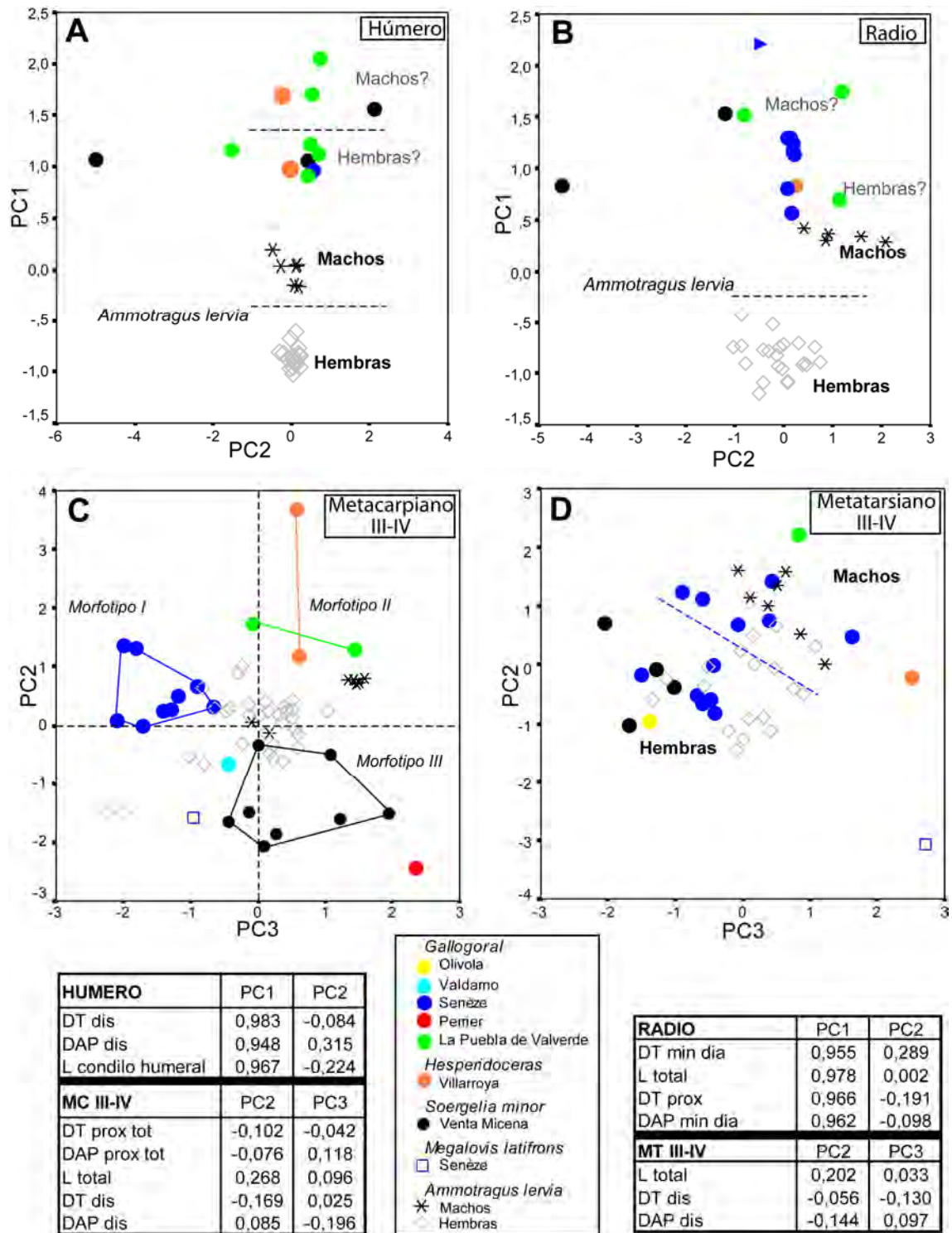


Figura 5.7: Resultados de los análisis de componentes principales del postcraneal. **A** Gráfico del húmero. **B** Gráfico del radio. **C** Gráfico del metacarpiano III-IV. **D** Gráfico del metatarsiano III-IV. Abajo se observa la leyenda de símbolos y las respectivas matrices de componentes principales de cada uno de los gráficos A, B, C, y D. Los datos de *Galgogoral* de Valdarno, Olivola y Perrier proceden de Guérin, 1965, *S. minor* de Moya-Solá, 1987.

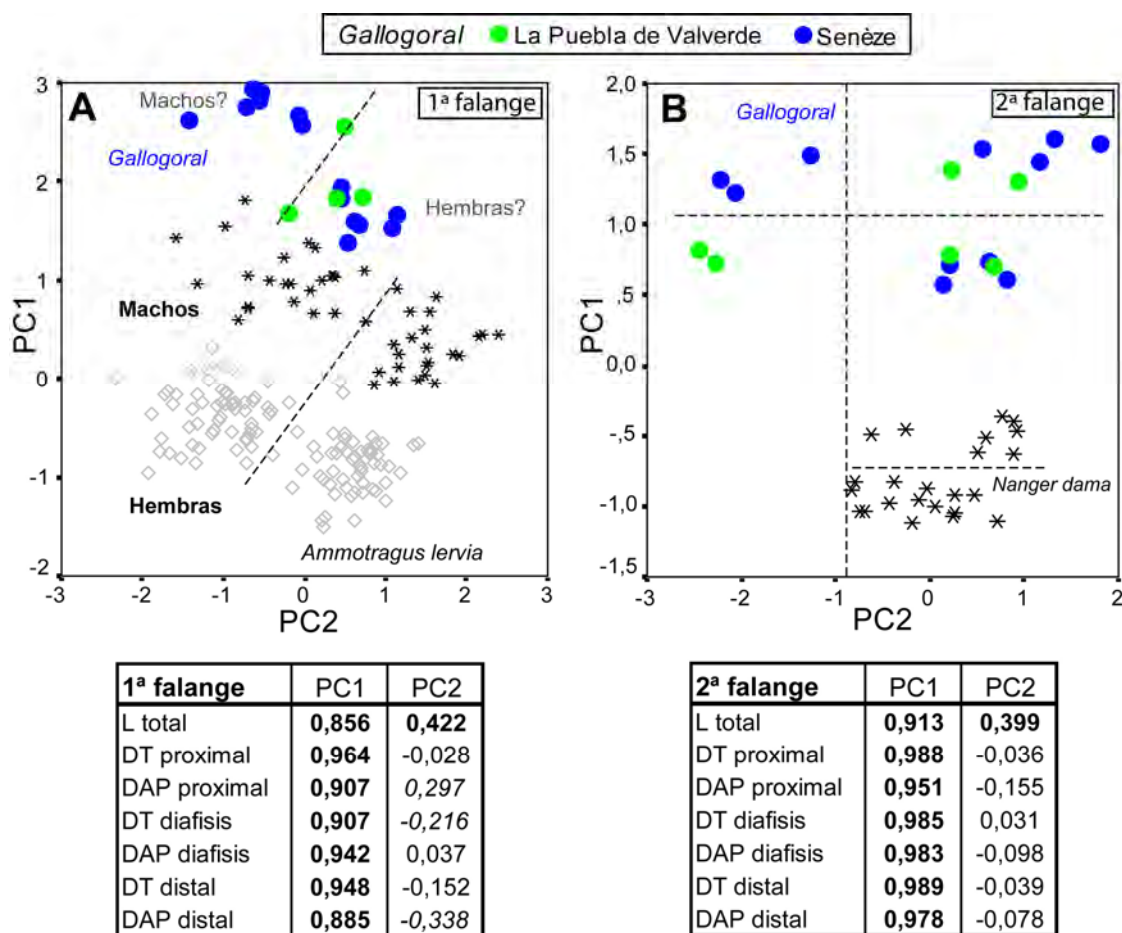


Figura 5.8: Resultados de los análisis de componentes principales de las falanges. **A** Gráfico de la 1ª falange, diferenciándose cuatro grupos para la especie actual *A. lervia*. PC1 discrimina los grupos en relación al sexo (recoge el 83,9 % de la varianza total), mientras que PC2 permite separar las falanges delanteras de las traseras (6,5 % de la varianza total). Para *Gallogoral* se intuyen dos morfotipos, que bien podrían corresponder con machos y hembras. **B** Gráfico de la segunda falange, se han utilizado los datos de los machos de la especie actual de *N. dama* porque no se disponen de otros datos. Para *Gallogoral* se observan cuatro morfotipos que teniendo en cuenta con los resultados obtenidos para la primera falange, interpretamos que PC1 en este caso no separa grupos en relación a las falanges anteriores o posteriores y PC2 podría indicarnos las diferencias sexuales (recogen el 94% y 2,89% de la varianza total).

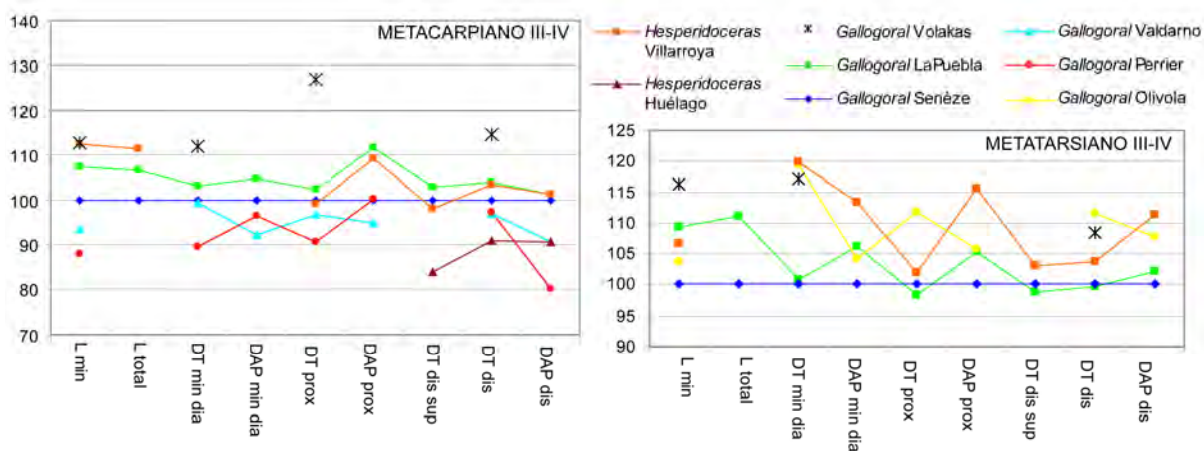


Figura 5.9: Diagrama de relaciones de los valores medios de las variables de los metacarpianos y metatarsianos III-IV. Los valores se han estandarizado en relación a la población de *Gallogoral* de Senèze y no se han utilizado logaritmos. Los datos de *Gallogoral* de Volakas proceden de Kostopoulos, 1997, *Gallogoral* de Olivola, Valdarno, Perrier y Senèze de Guérin, 1965.

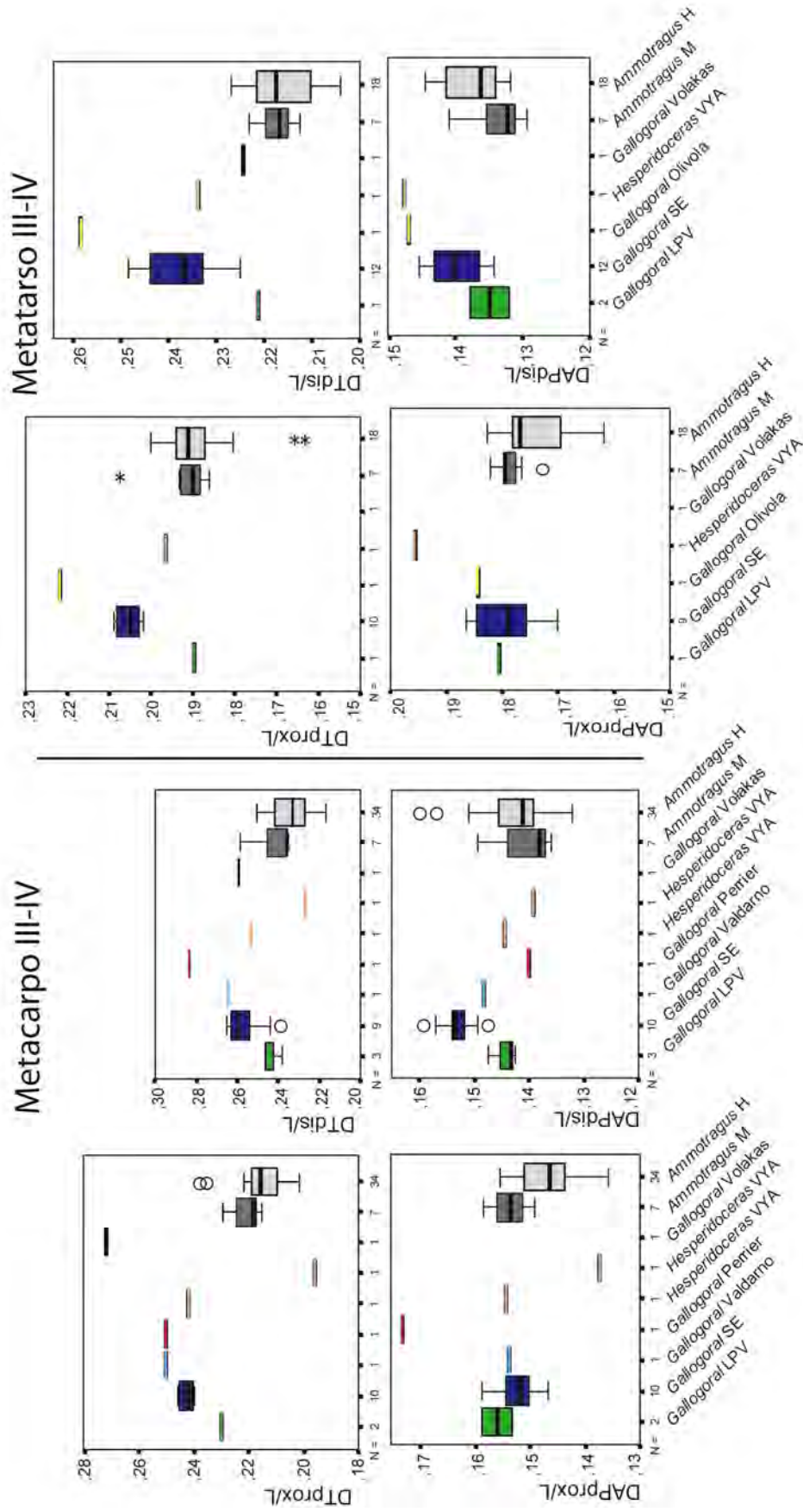


Figura 5.10: Diagramas de caja de los metápodos, donde N= al numero de ejemplares, o=casos atípicos (valores alejados más de 1,5 longitudes de la caja del percentil 25). y *=casos extremos (valores alejados más de 3 longitudes de la caja del percentil 25).

DISCUSIÓN GENERAL

Tras describir los resultados de este estudio morfométrico podemos concluir que a partir de los premolares inferiores y de los métapodos, se pueden establecer las diferencias morfométricas de los caprinos estudiados.

Duvernois y Guérin (1989) consideran que *Hesperidoceras merlae* es un sinónimo de *Pliotragus ardeus*. Sin embargo, nuestros resultados ponen de manifiesto que las diferencias morfológicas y métricas existentes entre el material de *Hesperidoceras* de Villarroya y el de *Pliotragus*, son suficientemente importantes como para considerar que *Hesperidoceras* y *Pliotragus* son dos géneros diferentes por lo que la sinonimia previamente establecida por los autores mencionados carece de validez.

Rütimeyer en 1978, designó un fragmento de cráneo procedente del yacimiento de Olivola como *Paleoryx meneghinii*. Dicho cráneo, figurado por el autor en la misma publicación, se encuentra depositado en el Instituto geológico de Pisa (además existe un molde en el Naturhistorisches Museum Basel que porta la sigla Ol-10). Schaub (1922) describió el material procedente del yacimiento de Senèze proponiendo una nueva especie que denominó *Nemorhaedus philisi*. Posteriormente, este autor (1928), examinó más material de la localidad tipo de Olivola asignando un metatarsiano III-IV y un maxilar con la serie P4-M3, como topotipos. Dichos ejemplares se encuentran depositados en el Instituto geológico de Pisa. Según Schaub, el cráneo holotipo de *P. meneghinii* y el cráneo Se550 holotipo de *N. philisi* muestran similitudes en la línea del perfil del cráneo, en el ángulo frontal-parietal, el tamaño y forma del frontal, la ubicación de los agujeros supraorbitarios, la ubicación y posición del los núcleos óseos y la forma del lacrimal y de la parte posterior del nasal. En relación al maxilar de Olivola, el autor señala que se corresponde en tamaño y morfología con el del individuo Se550, mostrando los caracteres típicos como: una fuerte proyección del parastilo y mesostilo, presencia de islotes centrales de esmalte y pliegues de esmalte en el margen posterior de las fosetas. Para el metatarsiano III-IV proporciona una longitud máxima de 185 mm y un DT distal de 46 mm y señala que este individuo sería más robusto que el de Senèze. Es la comparación de estos materiales, lo que le llevó a establecer la sinonimia entre ambas especies y a proponer la consideración del esqueleto Se550 como neotipo. Propuesta que, al no haberse extraviado o destruido el holotipo, carece de validez de acuerdo con las normas del código de Nomenclatura Zoológica.

Guérin (1965) realizó un estudio exhaustivo del material de Senèze y estableció un nuevo género que denominó *Gallogoral*. Las medidas del cráneo de Olivola proporcionadas por Guérin (1965), no difieren de las aportadas por el mismo autor para los ejemplares de Senèze. Las medidas para el metatarsiano III-IV de Olivola, difieren un poco de las de Schaub (1928). Así la longitud es de 183 mm y el DT distal de 47,3 mm (Guérin, 1965). Estos son los datos que se han utilizado en el análisis morfométrico. Sin embargo, sobre el maxilar de Olivola, no se

proporciona ninguna dimensión y tan solo existe la figuración y la descripción proporcionadas por Schaub, 1928.

El estudio morfométrico, revela que existen grandes diferencias entre los metatarsianos III-IV procedentes de la localidad tipo y los de Senèze (ver figuras 5.9 y 5.10). Estas diferencias métricas, se manifiestan sobre todo en los diámetros transversales, de manera que el individuo de Olivola no entra dentro de la variabilidad de la población de Senèze. La población de Senèze (N=12) es bastante homogénea. Así, la asignación del metatarsiano II-IV de Olivola a esta especie es dudosa, por lo que, una revisión de este material sería necesaria para poder esclarecerlo. Por el momento, y hasta que no se realice una revisión completa de los ejemplares de Olivola, se considera válida esta asignación. Igualmente, se pone en duda la asignación específica del metacarpiano III-IV de Perrier (datos de Guèrin, 1965), ya que el estudio morfométrico revela que las dimensiones no se corresponden en absoluto con las de la población de Senèze (ver figuras 9 y 10).

Kostopoulos, 1997 diferencia dos subespecies pertenecientes al género *Gallogoral*: *Gallogoral meneghinii meneghinii* y *Gallogoral meneghinii sickenbergii* que fue descrita en la localidad griega de Volakas. Según dicho autor, *G. m. sickenbergii* de Volakas se diferencia de *G. m. meneghini* en que presenta un cráneo más ancho, un paladar estrecho, unos núcleos óseos más robustos, una mayor longitud de la serie dental superior y unos metápodos más largos y anchos. Los ejemplares de *Gallogoral* de la Puebla de Valverde presentan un paladar y una longitud de la serie dental superior con unas dimensiones equiparables a *Gallogoral* de Volakas, pero los metápodos presentan una longitud y una robustez intermedia entre la de las especies *G. m. sickenbergii* y *G. m. meneghini*. Estas diferencias son significativas para diferenciar una nueva subespecie, por lo que proponemos la denominación de la subespecie de la Puebla como *Gallogoral meneghini heintzi* nov. ssp.

Por último, el dimorfismo sexual que había sido señalado por Guèrin en 1965 para *Gallogoral meneghinii* queda confirmado con los análisis morfométricos realizados, de manera que podemos concluir que tanto *Gallogoral* como *Hesperidoceras* son especies que presentan un dimorfismo sexual similar al de otros caprinos actuales.

CAPÍTULO 6

**SISTEMÁTICA DE LOS
BOVINAE DEL
VILAFRANQUIENSE**

La tribu Bovini que está representada en la actualidad por los bisontes, los búfalos y los yacs incluye algunos de los bóvidos más pesados, con un rango de tallas que varía desde los 90 kg que presenta *Bubalus depressicornis* (anoa) hasta los 1200 kg de *Bubalus bubalis* (búfalo de agua). Los representantes actuales de esta tribu, ocupan hábitats boscosos y praderas, su dieta es pacedora y se desplazan al galope en grandes manadas, ya que su comportamiento es migratorio. Actualmente estos bóvidos muestran una amplia distribución geográfica (Norte América, África y Eurasia). En el Villafranquiense de Europa Occidental estuvo restringida al género *Leptobos* Rüttimeyer 1877-1878.

Los Bovini se caracterizan por presentar una dentición superior hipsodonta y con cemento, cuyos premolares presentan unos elementos labiales fuertes (los estilos anterior y posterior y el cono labial) y cuyos molares presentan los pilares del paracono y metacono fuertemente ondulados y estilos prominentes y agudos, fosetas con líneas de esmalte con diverso grado de complicación y entostilo alto y fuerte (Moyá-Sola, 1987).

La taxonomía y las relaciones filogenéticas del género *Leptobos* son discutidas (Masini, 1989; Duvernois y Guèrin, 1989; Duvernois, 1990; Duvernois, 1992; Geraads, 1992; Garrido, 2008b). Según Duvernois (1990, 1992) y Masini (1989), dentro de *Leptobos* se distinguen dos subgrupos con rango de subgénero que han sido denominados *Leptobos (Leptobos)* Duvernois, 1990 y *Leptobos (Smertiobos)* Duvernois, 1990. En Europa occidental ambos subgéneros están bien representados (ver fig. 6.1), mientras que Dong, 2008 atribuye las especies descritas en China sólo al subgénero *Leptobos (Smertiobos)* (): *L. (Smertiobos) brevicornis* (Chi, 1975; Hu y Qi, 1978; Zheng *et al.*, 1985; Qiu *et al.*, 2004) y *L. (Smertiobos) crasus* (Jia y Wang, 1978; Zheng *et al.*, 1985)

LOS LEPTOBOS DEL VILAFRANQUIENSE DE EUROPA OCCIDENTAL

En Europa, ambos linajes se registran desde el inicio del Villafanquiense/ Plioceno Superior (en las localidades de Triversa, Gaville-Santa Barbara, Vialette o Villarroya) al Pleistoceno Inferior (entre otras, en las localidades de Imola, Pirro Nord, La Sartanette o Peyrolles). Según Duvernois (1990), por un lado se agruparían las especies *L. (Leptobos) elatus* (= *L. stenometopon* = *L. merlai*) y *L. (Leptobos) furtivus*, y por otro las especies, *L. (Smertiobos) bravardi* y *L. (Smertiobos) etruscus* (= *L. vallisarni*).

L. (Leptobos) elatus Croizet (Pomel, 1853) descrita en base a unos materiales del yacimiento de Perrier-Les Etouaires. Duvernois, 1990 ha reconocido la existencia de dos subespecies: *Leptobos elatus elatus* Croizet (Pomel, 1853) y *Leptobos elatus merlai* De Giuli, 1986.

Leptobos stenometopon (Sismonda, Rüttimeyer, 1865), fue descrito en base a unos materiales de Dusino. Se registra en las localidades italianas de Triversa y Montopoli (Valdarno inferior), e incluso algunos restos postcraneales procedentes de las colecciones históricas señalan su presencia en el Valdarno superior (Rüttimeyer, 1865, 1866-1867, 1877-1878; Merla, 1949; De Giuli y Heintz, 1974a, 1974b; Masini, 1989; Gentili y Masini, 2005). Viret (1954) atribuye a esta especie los restos procedentes del yacimiento de Saint-Vallier cuya atribución específica es puesta en duda por Azzaroli (1977) y finalmente adscrita a una nueva especie, *Leptobos merlai* (De Giuli, 1986). Sin embargo, Duvernois (1989, 1990) compara los materiales de Dusino y de Perrier-Etouaires señalando que la similitud de los caracteres dentarios son suficientes para considerar que ambos materiales pertenecen a la misma especie, de manera que *L. stenometopon* es considerado por dicho autor un sinónimo de *L. elatus* (fig. 6.2.).

L. (Leptobos) furtivus Duvernois, 1989 especie descrita por dicha autora en base a un fragmento de maxilar y una hemimandíbula procedentes de un mismo individuo registrado en el yacimiento de Senèze. Esta especie presentaría una talla inferior y una mayor gracilidad que *L. etruscus*, especie registrada también en el mismo yacimiento. Sin embargo recientemente, nuevos materiales registrados en el yacimiento español de Fonelas P-1 ponen de manifiesto que los caracteres diferenciales existentes entre *L. etruscus* y *L. furtivus* señalados por Duvernois (1990) no son válidos y que dichas especies no difieren ni anatómica ni métricamente de manera sustancial, por lo que se han considerado especies sinónimas (Arribas y Garrido, 2003; Garrido, 2006, 2008b).

L. (Smertiobos) bravardi Duvernois, 1989 describió esta especie en base a unos especímenes del yacimiento de Perrier-Les Etouaires, que inicialmente fueron atribuidos a *L. elatus*. Una parte posterior de un cráneo (que preserva el pedículo del núcleo óseo izquierdo) y una hemimandíbula, fueron elegidos respectivamente como holotipo y paratipo de esta especie. Sin embargo, no se conoce la dentición superior ni ningún otro resto craneal o dentición inferior han sido encontrados en otros yacimientos. Duvernois (1990) señala la coexistencia de esta especie con *L. elatus* en los yacimientos de Perrier-Les Etouaires y de Villarroya. Aparte de las diferencias de talla, morfológicamente *L. bravardi* difiere de *L. elatus* en la presencia de unas crestas temporales y mastoideas más gruesas, una cresta nugal ancha, unos núcleos óseos más robustos dirigidos en su base hacia arriba y hacia el exterior, y ligeras variaciones en la dentición inferior.

L. (Smertiobos) etruscus (Falconer, 1868) descrita en base a los cráneos de un macho y de una hembra procedentes del Valdarno superior. Es una de las especies mejor registrada y documentada en los yacimientos italianos de las unidades faunísticas de Olivola y de Tasso (Gentili y Masini, 2005), siendo también abundante en los yacimientos de Senèze en Francia y Fonelas P-1 en España (Garrido, 2008b). Se trata de la especie típica del Villafranquiense Superior que se caracteriza por presentar una mayor robustez que *L. elatus*

siendo además una forma más parecida al género *Bison* (Kurtén, 1968). Dicha especie presenta un claro dimorfismo sexual, marcado por la ausencia de núcleos óseos en las hembras.

EL DIMORFISMO SEXUAL

El dimorfismo sexual en los actuales Bovini es muy acusado. El peso de los machos llega a duplicar al de las hembras en la mayor parte de las especies y, si bien ambos sexos poseen cuernos, la morfología es distinta y son más pequeños en las hembras. El dimorfismo sexual en *Leptobos* es igualmente importante, aunque Depéret sugiere ya en 1884, la presencia de un dimorfismo sexual acusado para explicar la gran diferencia de talla existente en el material de *Leptobos elatus* Perrier- Les Etouaires. En un principio fue ignorado y condujo a la definición de numerosas especies. La ausencia de núcleos óseos en las hembras de *Leptobos etruscus* fue señalada por Stehlin (1923) al encontrar asociados en el yacimiento de Senèze cráneos con y sin cuernos. Inicialmente los cráneos inermes que se habían recuperado en otros yacimientos se atribuyeron a la especie *L. strozzii* Rüttimeyer, 1877-1878. Otro problema añadido es la escasez de ejemplares en las muestras de algunos yacimientos, de manera que no representan la totalidad de la población, pudiendo registrar por azar sólo uno de los sexos o un menor rango de las tallas. Al ser comparadas entre sí, las diferencias de talla han conducido a la definición de especies o subespecies distintas.

El dimorfismo sexual en los elementos postcraneales está menos documentado. Algunos autores han señalado que en los bóvidos de gran talla el dimorfismo sexual es importante, siendo evidente en los metápodos, que son más robustos en los machos que en las hembras (Allen, 1876; Schertz, 1936; Mourer-Chauviré, 1972; Chaix, 1976; Moyá-Sola, 1987). Esta característica es también señalada por Merla (1949) en los metápodos de *L. (Smertiobos) etruscus* de las poblaciones italianas de Montopoli y Olivola. Según este autor, el metatarsiano estaría mucho más desarrollado en la región anterior, llegando a desarrollar una cresta presente en los machos y ausente en las hembras. Sin embargo, esta cresta no la hemos observado en el material estudiado de Senèze. Moyá-Sola (1987), también ha señalado el dimorfismo sexual en la talla del metacarpo de *L. (Smertiobos) etruscus* de Senèze, siendo éste equiparable al de *Bison* sp. de Venta Micena.

A pesar de esto, para Duvernois y Guèrin, (1989) y Duvernois (1990), estas diferencias no podrían ser atribuidas a variaciones entre sexos, lo que les lleva a pensar que en los yacimientos de Perrier- Les Etouaires y Villarroya existieron dos especies, la pequeña y esbelta *L. (Leptobos) elatus* y la grande y robusta *L. (Smertiobos) bravardi*, mientras que en Senèze coexistieron *L. (Leptobos) furtivus* y *L. (Smertiobos) etruscus*. Sin embargo Garrido (2008b) reconoce la existencia de dimorfismo sexual entre el material de Fonelas P-1 y establece la sinonimia entre *L. (Leptobos) furtivus*, que corresponde al grupo de las hembras, y *L.*

(*Smertiobos*) *etruscus* que corresponde al grupo de los individuos machos, prevaleciendo por antigüedad esta última denominación. Además, dicha autora sugiere la posibilidad de que con *L. (Leptobos) elatus* y *L. (Smertiobos) bravardi* ocurra un caso similar.

LOS LEPTOBOS DEL VILLAFRANQUIENSE DE ESPAÑA

En España el género *Leptobos* está representado fundamentalmente por dos especies. *Leptobos elatus*, que fue citado en los yacimientos de Villarroya (Villalta, 1952) y Huélagoc (*Leptobos* cf. *elatus* Azanza y Morales, 1989) y *Leptobos etruscus* que es conocido con seguridad en el yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18). Otros autores citan la presencia de esta última especie en Banyoles (Julià, 1977), Campo de Calatrava (Molina *et al.*, 1972) y Láchar (Aguirre, 1961) pero cuyos materiales no han sido descritos ni figurados y precisarían de una revisión taxonómica. Materiales procedentes del yacimiento de Incarcal han sido reclasificados como *Bison* (Galobart *et al.*, 2003), pero fueron inicialmente asignados a *L. etruscus* (Villalta y Vicente, 1972; Julià y Villalta, 1984).

Los trabajos taxonómicos y sistemáticos de este género sobre los materiales españoles son escasos y se restringen principalmente a los de Azanza y Morales (1989) y Garrido (2006, 2008b). El problema taxonómico de *Leptobos* del Villafranquiense Superior fue resuelto por Garrido (2008b), pero la sistemática de los *Leptobos* del Villafranquiense Inferior es todavía dudosa.

El material de Villarroya únicamente fue estudiado con más detalle por Duvernois (1990), sin embargo esta autora estudia conjuntamente los especímenes de los yacimientos de Perrier-Etouaires, Villarroya y Dusino, proporcionando los datos biométricos del conjunto de manera que sólo aporta los valores máximos, mínimos y medios. En este estudio es incluido sólo parte del material de Villarroya, del que no aporta descripciones o figuraciones, a excepción de un astrágalo y una tibia (ver fig. 5 en pl. 12 y figs. 3-6 en pl.14 en Duvernois, 1990).

Por lo tanto nos proponemos realizar la descripción y figuración del material procedente del yacimiento de Villarroya, su comparación morfológica y morfométrica con los materiales de Perrier-Etouaires y Senèze y la exploración de las diferencias sexuales de talla y morfología de los huesos de *Leptobos* procedentes de las localidades de Villarroya, Perrier-Etouaires, Senèze y Saint-Vallier.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Subfamilia: **Bovinae** Gill, 1872

Tribu: **Bovini** Gray, 1821

Género: *Leptobos* Rüttimeyer 1877-1878

Sinonimias:

- 1877-1878 *Leptobos* Rüttimeyer, p. 157-168.
1930 *Leptobos* Teilhard y Piveteau, p. 80-86.
1933 *Leptobos* Dubois y Stehlin, p. 132.
1939 *Leptobos* Pilgrim, p.301-305.
1942 *Leptobos* Dietrich, p.119.
1945 *Leptobos* Simpson, p.158.
1963 *Leptobos* Kurten, p.3-4.
1967 *Leptobos* Gentry.
1970 *Leptobos* Heintz.
1970 *Leptobos* Tobien, p. 78, 81, 83, 86.
1971 *Leptobos* Flerov, p. 59.
1972 *Leptobos* Thenius, p.144, 145, 253, 255.
1973 *Leptobos* Bout, tabl. 3 p. 192.
1976 *Leptobos* Flerov, p. 203.
1978 *Leptobos* Gentry, p. 549.
1978 *Leptobos* Gentry y Gentry, p.308, 311, 322.
1981 *Leptobos* Groves, p. 276.
1983 *Leptobos* Brugal, p. 58-59.
1984 *Leptobos* Dubrovo y Burchak-Abramovich, p. 183-185.
1986 *Leptobos* Dubrovo y Burchak-Abramovich.
1986 *Leptobos* Moya-Sola y Menéndez, p. 291, 293, 294.
1987 *Leptobos* De Giuli *et al.*, p. 58.
1987 *Leptobos* Moya-Sola, p. 191-192.
1987 *Leptobos* Sala, p. 124, 126, 128.
1989 *Leptobos* Duvernois y Guérin, p. 356.
1989 *Leptobos* Duvernois.

Especie tipo: *Leptobos falconeri* Rüttimeyer, 1877-1878, p. 157-165, pl. 1, figs. 7-8: pl. 4, figs. 3-6, pl. 6, fig. 9.

Otras especies: A parte de la especie tipo se reconocen varias especies como son: *L. elatus* Croizet (Pomel, 1853), *L. etruscus* (Falconer, 1868), *Leptobos vallisarni*, Merla, 1949, *L. crassus* Jia et Wang, 1978, *L. brevicornis* Chi, 1975 y *L. syrticus*, Petrocchi, 1956. Si bien, la

asignación genérica de esta última ha sido puesta en duda por algunos autores que lo relacionan con género africano *Syncerus* (Duvernois, 1990; Geraads, 1992).

Diagnosis del género: Las primeras descripciones del género son dadas por Rüttimeyer 1877-1878, que crea el género para la especie que denomina como *L. falconeri*, cuyo material proviene de la formación de Siwaliks (India). Una verdadera diagnosis de este género es dada por Pilgrim (1937, p. 815): «*Bovine with low, relatively narrow skull and long, slender limbs; females hornless; face but little bent down on cranial axis; parietals reduced, but taking a considerable part in the roof of the brain-case; temporal crests very prominent and overhanging the temporal fossa; hinder ends of temporal fossae approximating to one another, curving inward, narrowed and opening on the supraoccipital only; supraoccipital more or less deflected out of the plane of the parietal towards that of the occipital; horn-cores long and slender, subcylindrical, widely spaced, not far behind the orbite, situated far below the occipital plane, considerably tilted backward, divergence variable; large ethmoidal vacuity; molar teeth rather elongate*».

Posteriormente otros autores han propuesto otras diagnosis más completas y detalladas (ver Pilgrim, 1939; Merla, 1949; Viret, 1961; Duvernois y Guérin, 1989).

***Leptobos elatus elatus* Croizet (Pomel, 1853)**

(Láminas X-X)

Sinonimias:

- *1853 *Bos elatus* Croizet, Pomel p. 114
- 1883 *Bos elatus* Depéret p. 4.
- *1884 *Bos elatus* Pomel ex Croizet, Depéret p. 274-278.
- 1866-1867 *Bos etruscus* Falconer, Rüttimeyer lámina 1, fig 3-5.
- 1877-1878 *Bos (Bibos) etruscus* Falconer, Rüttimeyer p. 154-156, lámina 7, fig. 3.
- *1928 *Paleoryx boodon* (Gervais), Carvajal p. 1023 figs 8-10.
- 1939 *Leptobos stenometopon* Rüttimeyer (ex-Sismonda), Pilgrim p. 307-308.
- *1947 *Leptobos etruscus* (Falconer), Villalta y Crusafont p. 258.
- 1949 *Leptobos stenometopon* Rüttimeyer (ex-Sismonda), Merla p.106-108, lámina 7 fig.1.
- 1949 *Leptobos elatus* Croizet (Pomel), Merla p. 65.
- *1952 *Leptobos elatus* Croizet (Pomel), Villalta p. 178.
- *1954 *Leptobos stenometopon* Rüttimeyer (ex-Sismonda), Viret p. 127-133, láminas 19-20.
- 1989 *Leptobos stenometopon merlai*, Duvernois en Duvernois y Guérin p 366.
- *1989 *Leptobos bravardi* Duvernois p. 772-773, lámina 1 fig 2-3.
- *1989 *Leptobos elatus elatus* Croizet (Pomel), Duvernois p. 772, lámina 1 fig. 1.
- *1990 *Leptobos bravardi* Duvernois p.29, lámina 3, lámina 8 fig. 1-2, lámina 9 fig. 2, lámina 10 fig. 3-4, lámina 12 fig 4, lámina 13 fig. 3-4.

*1990 *Leptobos elatus* Croizet (Pomel), Duvernois p. 26-27, lámina 4, lámina 5, lámina 7 fig. 1-4, lámina 8 fig. 3-7, lámina 9 fig. 3-4, lámina 10 fig. 5-8, lámina 11 fig. 3-6, lámina 12 fig. 5-6, lámina 13 fig. 5-8, lámina 14 fig. 6-8, 13, 14, lámina 15 fig. 3-6.

*1994 *Leptobos elatus* Croizet (Pomel), Arribas y Bernard. p. 20, lámina 1.

Diagnosis original:

Una diagnosis muy breve es dada por Pomel (1853), que posteriormente es precisada por Depéret (1884). Las diagnosis más detalladas son posteriormente dadas por Duvernois (1989, 1990).

Holotipo: FSL211220 y FSL211219, que corresponden respectivamente a una hemimandíbula izquierda con m1-m2 y una hemimandíbula derecha con m1-m3, ambas figuradas por Devèze y Bouillet (1827, pl. 5, fig. 7 y pl. 26, fig. 8) y por Duvernois (1989, pl. 1, fig. 1 y 1990 pl. 8 fig. 3). Actualmente los ejemplares se encuentran depositados en la Facultad de Ciencias de la Université Claude Bernard-Lyon 1. Según Duvernois, (1989) ambas hemimandíbulas pertenecerían sin duda al mismo individuo. Tras su revisión, consideramos que esto es imposible, ya que, presentan distinto estado de desgaste.

Paratipo: fue designado por Duvernois (1989) y corresponde a dos hemimandíbulas pertenecientes a un individuo adulto depositadas en la misma institución que el holotipo (FSL211560 y FSL211561).

Localidad tipo: yacimiento de Perrier-Les Etouaires (Boulade), zona MN16 (Villafranquiense inferior).

Otras localidades:

Esta especie no presenta una distribución muy amplia quedando esta restringida a algunas localidades de España, Francia e Italia.

Francia: Roccaneyra (Depéret, 1923; Heintz, 1970; Heintz *et al.*, 1974; Duvernois, 1990), Saint-Vallier (Viret, 1954; Heintz, 1970; Heintz *et al.*, 1974) y Saint-Vallier LD2 y LD3 (Valli, 2001; Crégut-Bonnoure y Valli, 2004).

España: este taxón es abundante en el yacimiento de Villarroya (Villalta, 1952) y se conocen algunos restos en el yacimiento de Huélagos-c-(Azanza y Morales, 1989)

Italia: en Dusino (Rütimeyer, 1865, 1866-1867, 1877-1878; Merla, 1949; Duvernois, 1990), en Montopoli del Valdarno inferior (Merla, 1949; De Giuli y Heintz, 1974 a y b) y en Castel Viscardo (Rütimeyer, 1875; Merla, 1949; Duvernois, 1990).

Antecedentes taxonómicos:

Carvajal (1926) señala la presencia de un bóvido de gran talla en el yacimiento de Villarroya y lo atribuye a *Parabos boodon*. Posteriormente, Villalta y Crusafont (1947) asignan

este material a la especie *Leptobos etruscus* (Falconer, 1868). Villalta en 1952 publica en su tesis doctoral un listado de artiodáctilos donde incluye a la especie *Leptobos elatus* (Croizet, Pomel, 1853).

Materiales:

VILLARROYA

Cráneo, 1846M; **maxilares con dentición**, Vi887, 308M, 920M, 1845M, MNCN47181; **mandíbulas y fragmentos mandibulares**, Vi891, Vi886, 1847M, 1848M, MNCN47157, IPS29103, IPS29104, IPS29105; **P2**, IPS29107; **P4**, VI612; **M1?**, IPS29107; **M2?**, IPS29107i, IPS29107d; **molares superiores**; Vi888, Vi890; **m3**, Vi892, IPS29108; **húmeros**, VYA211, VI894, VI895, MNCN47208; **radios**, VYA223, VYA224, VYA225, VI896, MNCN47207, MNCN47209; **ulna**, VI896, 920, MNCN47209; **metacarpales III-IV**, VYA83, VYA84, VYA85, V022, V023, V025, VI897, VI903, 1852M; **cubonavicular**, VYA219, V038, VI879; **astrágalos**, VYA213, VYA214, VYA215, VI879, VI881, VI882, VI883, VI884, VI885, V040, V037, 1851, MNCN47151; **calcáneos**, VYA216, VYA217, VYA218, VI887, V039; **tibias**, VYA220 (en conexión con cubonavicular, astrágalo, calcáneo, maleolar y cuneiformes), VYA221, VYA222, VI893; **fémur**; MNCN47206; **metatarsales III-IV**, Vya212, VI898, VI900, VI901, VI902, VI904, VI905, V024, MNCN47161, MNCN47162.

En total **81** especímenes han sido estudiados.

Medidas:

Tablas 6.1-6.8.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	P2				P3				P4			
			AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H
Villarroya <i>L. elatus</i>	920M (10006 1.1)	I 1	13,74	12,05	18,73	28,29	17,31	13,04	21,57	29,13	20,3	13,23	18,67	29,97
	308M (1006 1.2)	D 2									21,13	19,6	16,45	12,58
	1845M	I 1									21,75	20,13	16,41	13,45
	1846M	D 2					17,6		16,72	15,6				
	1846M	I 2	14,56	12,35	18,6	28,67								
	IPS29107	D 2												
	IPS29107	I 3												
	IPS29107	D 2									21,39	16,76	18,72	25,26
	IPS29107	D 2									20,42	14,62	18,46	25,64
V/612	D 2													
V/887	D 2													
Senèze <i>L. elatus</i>	FSL210825 holotipo	I 2					17,29	15,09	17,5	18,59	16,88	16,05	15,65	

SIGLA	M1				M2				M3				L		I		
	AO1	AO2	AOT	H	AO1	AO2	AOT	H	AO1	AO2	AOT	H	P2- P4	M1- M3			
920M (10006 1.1)	22,31	21,8	24,21	14,12	19,65	19,13	20,89	31,93	26,55	18,03	17,79	19,74	32,14	32,93	85,86		
308M (1006 1.2)	20,74	19,57	22,17	21,18	20,03	19,43	21,73	32,14	28,68	18,36	20,13	19,44	31,81	33,02			
1845M				18,18	18,18	18,21	19,41	30,78	23,01	15,81	15,73	18,83	31,57	20,03	56,34	87,02	141,1
1846M				10,09	23,92	21,99	24,21	26,88	12,76	21,08	19,55	22,19	29,5	19,85	53,35	76,85	126
IPS29107					26,37	26,29		27,8	8,88						52,47	77,01	126,1
IPS29107	17,58	16,35		22,47	17,01	14,91		28,22	31,95								
IPS29107				20,17	18,05	18,11	20,01	31,81	32,41	15,97	14,82	18,81	31,46	39,03			
V/612	20,09	19,06	22,22	28,06	20,17	18,82	17,92	24,53	20,22	17,24	15,42	17,92	26,08	22,31			
V/887				21,88	18,82	17,92	19,69	24,53	20,22	17,24	15,42	17,92	26,08	22,31			
FSL210825 holotipo	18,79	18,08	18,82	14,65	18,82	17,92	19,69	24,53	20,22	17,24	15,42	17,92	26,08	22,31			

Tabla 6.1: Dimensiones (en mm) de la dentición superior definitiva.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	dp3			dp4			m1			
			AB	LO	H	AB	LO	H	AO1	AO2	LO	H
Villarroya	1847M	I	10,63	20,61	10,39	14,04	31,69	15,03	10,84	10,91	29,69	19,3
	IPS29103	D	11,07	20,67	10,96	14,17		15,8	10,55	9,73	26,19	34,93
	IPS29105	I				14,07	31,63	14,41	10,91	11,03	30,04	

Tabla 6.2: Dimensiones (en mm) de la dentición inferior decidual de *Leptobos elatus* de Villarroya.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	DESGASTE	p2				p3				p4				
				AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	AB	AO	LO	H	
Villarroya <i>Leptobos elatus</i>	1848M	D	2	9,38	9,07	13,74	11,4	11,11	10,07	20,86	12,04					
	IPS29104	D	1													
	IPS29108	I	2													
Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	FSL496190	D	3					10,21	9,74	17,87	10,96	12,04	11,19	20,23	8,6	
	MNHN	I	2					11,35	9,61	19,17	16,9	13,15	10,76	20,24	19,68	
	FSL211561	I	2					11,16	10,01	18,95	12,23	13	10,97	20,01	13,35	
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL211566	D	2					10,84	9,86	19,11	12,32	12,44	10,78	20,77	12,67	
	FSL211220	I	1													
	FSL211219	D	1													
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	FSL21056	D	2					9,77	8,34	18,21	11,76	11,53	10,86	19,08	12,79	
	FSL210615	I	2					9,74	8,38	18,08	13,33	11,73	10,7	19,76	13,12	
	FSL210823	D	2					10,38	9,14	19,08	17,31	10,92	9,85	19,55	18,6	
FSL210611	I	2									10,77	9,81	22,19	21,5		

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	DESGASTE	m1			m2			m3			L						
				AO1	AO2	LO	H	AO1	AO2	LO	H	AO1	AO2	AO3	LO	H	m1-m3	H-p2	H-m3
Villarroya <i>Leptobos elatus</i>	1848M	D	2	13,41	13,22	24,28	19,77	13,36	13,02	28,84	26,54	12,57	11,76	5,6	38,96	23,74		31,37	66,31
	IPS29104	D	1	11,83	11,93	26,89	27,79	12	10,81	32,79	33,58	14,74	12,13		40,74	45,7			
	IPS29108	I	2									15,12	14,05		24,71	24,71			
Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	FSL496190	D	3	13,18	14,63	19,42	9,38	15,27	14,45	25,28	12,18	15,44	14,14	7,81	35,18	13,89		35,48	57,48
	MNHN	I	2	14,34	14,46	23,29	20,14	13,91	13,69	27,15	28,45	12,91	14,2	6,23	38,67	28,81			
	FSL211561	I	2	13,55	14,5	22,44	12,88	14,71	14,65	26,16	18,77	14,59	14,06	7,33	37,8	22,57		36,26	65,76
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL211566	D	2	13,62	14,61	22,61	13,63	14,62	14,97	26,83	19,63	14,25	14,07	7,4	37,7	23,99		35,99	63,57
	FSL211220	I	1	10,13	10,39	26,8	31,8			29,81	36,7								
	FSL211219	D	1	12,05	12,28	25,01	24,59	12,22	11,92	30,89	34,99	12,02	10,35	5,92	37,83	39,3			
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	FSL21056	D	2	12,96	12,91	22,15	18,17	12,9	12,35	25,95	23,32	12,44	11,7	6,35	35,56	25,09		38,36	55,36
	FSL210615	I	2	12,63	13,07	21,57	16,33	13,16	12,91	24,63	22,78	13,12	11,69	6,19	34,37	24,12		37,88	56,41
	FSL210823	D	2	13,41	13,11	20,08	16,28	12,9	12,1	25,17	25,83	12,9	12,72	6,26	36,72	26,17			
FSL210611	I	2	12,12	12,51	22,89	21,75	12,08	11,93	28,11	24,05	11,6	11,85	6,25	35,7	26,15				

Tabla 6.3: Dimensiones (en mm) de la dentición inferior definitiva. El ejemplar de Perrier-Les Etouaires con sigla MNHN correspondería al supuesto holotipo de *Leptobos (Smertiobos) bravardi* designado por Duvernois (1989, 1990) mientras que el resto de los ejemplares habrían sido asignados por el mismo autor a *Leptobos (Leptobos) elatus*. Los ejemplares de Senèze FSL 21056 y FSL210615 fueron asignados a *Leptobos (Leptobos) furtivus* mientras que FSL210823 y FSL210611 a *Leptobos (Smertiobos) etruscus* (Duvernois 1989, 1990).

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L funcional	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis	L condilo humeral	L surco medio	L capitulum
Villarroya <i>Leptobos elatus</i>	Vya 211	I	H			37,42	43,02			72,6		45,02	34,87	*32,14
	Vi 894	I	H			41,66	49,38			71,04		43,71	35,44	32,21
	Vi 895	D	M			45,06	55,62			76,59	74,31	48,68	37,07	36,27
	MNCN47208	D	M		303,4				120,4		83,8	52,17	40,3	
Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	FSL496914	D	?			44,65	49,76	112	*117,98	88,95	79,6	50,91	40,32	37,72
	MHNL20162187	I	?							79,31	77,11	50,23	36,7	38,28
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL211361	D	M							80,72	78,78	48,28	38,22	34,58
	FSL211362	D	H							66,7		41,34	34,5	30,84
	FSL211678	D	H							67,62	68,26	41,81	34,32	29,6
	PET 052	D	M		*297	45,69	51,86	108,2	124	85,36	78,67	50,63	39,3	38,71
	PET 054	D	H			32,87	41,47			65,04	67,7	41,96	34,44	28,5
	PET 055	I	M			45,94	54,18			84,26	85,32	49,72	40,18	35,72
	PET 056	I	H							68,86	68,87	42,45	33,39	
	PET 057	D	H			36,03	42,12			68,12	69,31	41,48	34,66	30,48
PET 058	D	M							86,6	78,88	49,2	39,96	36,84	
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	1736	D	?											35,52
	1478	D	H							68,83	62,27	49,44		35,09
	766	D	?											35,9
	211	D	?											35,7
	FSL210781	I	M			49,02	52,76	117,6	127,1	94,23	82,04	51,61	41,17	38,23
	FSL210782	D	H	273,7	248,9	39,56	40,71	83,97	98,27	69,3	66,43	40,59	33,43	30,32
	FSL213109	D	M			51,34	57,99	114		89	82,07	50,97	40,04	39,95
	FSL213110	I	H			36,84	39,54		95,97		66,21	39,92	33,21	
1922-3	D	M			43,35	45,51	107,6	112,3	82,92	80,57	49,25	36,41	36,09	
1922-3	I	M			44,68	49,33	106,7		80,35	83,08	48,58	36,91	35,53	

Tabla 6.4: Dimensiones (en mm) de los húmeros.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L funcional	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis	DAP lat prox	DAP fac capitulo del húmero	DT prox superficie articular
Villarroya <i>Leptobos elatus</i>	Vya 223	D	M			51,54				75,92	56,86			
	Vya 224	I	M							70,06	46,33			
	Vya 225	I	M					83,06	47,69					77,35
	Vi 896	D	M	306	337	44,75	26,88	76,12	40,35	67,97	48,17	40,35	33,84	73,42
	MNCN47207	I	*M	317,9		51,93	30,77			77,07	49,41	45,05	35,44	
	MNCN47209	I	*M	*322,6	*364,4			81,02		79,75	51,45	44,02	36,53	78,09
Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	MHNL20162188	I	M					77,17	44,52					73,69
	MHNL20162201	D	M			48,66		79,74	43,22				29,64	74,36
	MHNL20162211	D	M			49,45	30,25			73,82	47,97			
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL211270	D	H	287,4		39,62	24,21	70,05	41,26	60,97	42,15	38,17	29,97	65,66
	FSL211281	D	M	314,4		49,24	29	81,08	44,59	78,47	52,47		35,32	77,52
	FSL211677	D	M			44,85	28,24	81,16	45,28				36,33	77,67
	PET060	D	M			49,55	28,57	81,72		75,62	51,59	43,67	34,52	75,87
	PET061	I	M			47,46	27,31			73,58	48,16			
	PET062	D	H			40,31	24,11	68,61					27,99	63,89
	PET063	I	H	*309		39,18	24,17	68,51		73,73	40,33	34,32	27,69	64,48
	PET065	D	M			45,6	26,76	77,91	42,62	68,24	48,01	42,62		72,29
	PET066	I	M	323	355	46,93	26,26	84,79		72,35	49,09			76,72
PET067	D	H	*288											
PET068	I	M	*326		48,22	29,55	74,2		70,61	52,46		35,93	73,29	
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	1736	I	H			44,11	24,86							
	1748	I	H			40,5	24,71			64,61	38,75			
	FSL210790	D	H	260,2		41,99	24,53			62,14	39,75	38,91		
	FSL210800	D	H			42,25	24,44						25,95	
	FSL213112	I	M	313,6		53,4		89,74	44,12	77,83	56,83		34,17	80,69
	1922-3	I	M	304,5		47,96	29,92	83,9		74,7	49,73	41,6	32,48	76,02
1922-3	D	M			48,78	30,09	83,35		74,68	51,83	42,99			

Tabla 6.5: Dimensiones (en mm) de los radios.*M, el sexo ha sido estimado mediante 1) análisis discriminante incluyendo las variables del DT y en DAP de la diáfisis y los DT y DAP distales, obteniéndose unos resultados de clasificación correcta del 100% y del 100% mediante validación cruzada, 2) un análisis discriminante incluyendo solo las variables del DT y DAP distales, obteniéndose unos resultados de clasificación correcta del 100% y del 97% mediante validación cruzada.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L min	DT min dia	DAP min dia	DT prox tot	DAP prox tot	DT faceta magnotrape zoides	DT de la faceta unciniforme	DTdis sup	DT dis	DAP dis
Villarroya <i>Leptobos elatus</i>	Vya 82	D	H			34,9	26,9	57,5	38,2	23,1	36,6	53,9	54,3	33,4
	Vya 83	I	H			32,8	26	57,1	36,9	25,9	32,5	55,6	53,7	33,4
	Vya 84	D	H			34,2	26,3					56,4	55,6	34,5
	Vya 111	D	H					56,6	35,7	26,1	34,8			
	V022	D	H	246,27	241,81	31,9	26	54,3	36,8	20,7	33	53,6		33,7
	V023	I	M	263,31	259,19	37,2	29,6	64,7	41	30	36,8	63,5		36,6
	V025	D	H	251,58	248,39	34,2	25,6	57,4	39,8	22,5	33,5	56,7		35,2
	Vi 897	D	M	261								58,1	58,9	36,6
	Vi 903	D	M	253		38,1	32,4	63,2		25,1	36,8	62,4	63,6	36,1
	1852M	I	M	260,82	251,81	39,4	30,3	60,7	40,8	20,7	36,2	59,3	59,7	36,9
	Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	FSL495558	D	M	252,19	248,87	38,7	31,2	61,6	46,4	28,1	34,8	63,3	61,4
MHNL20162202		D	M			40	30,7		42,7		39,8	62,2	62,9	34,7
MHNL20162203		I	M			38,7	30,5	60,1	41,1	25,5	36	59,4	59	35,1
MHNL20162204		D	M			39,3	29,3	60,3	37,6	22,9	40,2	59,1	59,7	33,5
MHNL20162205		D	H			33,2	25,7	54,9	36	22,7	34,3	55,4	54,5	31,5
MHNL20162206		I	H			34,9	26,9	57,4	38,1	27,2	32,3	56,8	55,9	35,3
MHNL20162210		I	H			32,2	24	51,1	34,6	25,4	29	51,9	51,9	30,3
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL21574	D	M			36,4	29,3	63,1	41,9	23,5	40,7			
	PET1	-	H			31,2	24,3	54,3	33,6	31,8	23,4			32,8
	PET1	-	H			30,2	25,5	55,4	36,5	31,9	21,8	50,5	51	31,8
	PET131	-	M			35,7	29,9					58,3	57,7	36,3
	PET132	-	H		244	31,5	26,1	54,1	35,5			51,7	49,8	33
	PET133	D	M	258,5	255,5	35,6	29,9	58,9	38,4	33,7	23,8	57,7	57,5	35,2
	PET134	-	M	255	152	36,1	28,5	57,3	40,6	35	25,2	57,5	56,6	34,9
	PET135	-	H			29,8	22,2	51,9	31,6	31,2	21,3			
	PET136	-	M			39,2	29,9	64,1	43,2	36,2	26,9			
	PET138	-	M					57,2						
	PET139	-	M					59,1						
	PET139	-	H	250,5	246,5	32,8	25,2	53,1	37,2	32,1	23,3	51,4	52,5	32,6
	PET140	-	H					52,4	33,1	32,6	22,2	49,1	48,5	32,9
	PET180	D	H	241	238	30,2	26,2	53,5	35,5	31,1	20,1	51	51,3	31,7
	FSL211280	I	M?	245,7	241,46	35,6	27	57,3	38,9	27	33,2	54,7	54,7	33,8
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	1736	D	H			30	25,9	54,9						
	1736	I	H	244,61		30,9	24,2	50,4	35,8			53,5		32,7
	1746	D	H			29,9	23,1	54,1						32,3
	1747	I	?							37				32,3
	1476	D	M			36	26,1	62,5	41,1					
	1476	I	M	244,97		36,5		40,6				62,5		
	1478	I	M			38,3	26,4	58,4	40,9					
	FSL210779	D	H	216,46	213,79	31	24,9	50	33	21,9	29,4	51,5	50,6	30,5
	FSL210780	I	H	221,99	209,18	30,7	25,6	49,9	34,7	21,6	28,6	51,3	50,9	30,5
	FSL210780	D	H			29,8	24,6					50,4	48,7	28,9
	FSL210783	I	H	218,09	215,33	29,7	24,2	48,9	31,9	20,2	29,7	50,5	49,1	28,6
	FSL213113	D	M	251,39	246,83	38,9	31,7	63,2	41,9	26	38,3	63,6	60,1	36,7
	1921-9	I	H?	247,11	242,41	32,9	25,3	54,5	37,7	24,2	32,4	55,3	52,7	33,4
	1921-9	D	H?					55,6	38,5	22	33,7	56,3	53,5	33,5
1922-3	I	M			37,2	27,2	59,7	38,6	27,7	36,9	61,9	58,7	35,4	
1922-3	D	M					59,5	39,9	23,5	37,5	*60,62	59,2	35	

Tabla 6.6: Dimensiones (en mm) de los metacarpianos III-IV.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	DT min dia	DAP min dia	DT prox	DAP prox	DT dis	DAP dis
Villarroya <i>Leptobos elatus</i>	Vya220	I	M					68,51	54,12
	Vya221	D	H					60,94	51,49
	Vya222	D	?					64,94	53,03
Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	MHNL20162189	D	H	41,26	33,85			*60,85	48,16
	MHNL20162198	D	M					73,97	55,42
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL211293	D	?	42,41	31,08			61,05	49,27
	PET143	-	?	44,2	35,62			64,81	56,66
	PET146	-	?	37,77	29,82			58,77	47,88
	PET149	-	?					56,74	47,91
	PET151	-	?					61,85	52,76
	PET155	-	?	37,7	33,6			58,31	49,88
	PET158	I	?	43,85	34,07			64,8	56,47
	PET160	-	?					55,72	48,77
	PET161	-	?					59,55	
	PET164	-	?					63,92	
	PET165	-	?					63,41	54,82
	PET166	-	?	42,74	32,94			63,95	55,9
	PET168	D						61,83	51,98
	Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	FSL210630	D	H					57,98
FSL210797		D	H			*88,76	90,24	56,54	44,69
FSL210798		I	H			*90,95	91,63	56,17	46,54
FSL213117		I	M	51,05	41,01		112,3	71,64	56,2
FSL213118		I	M	50,49	40,78	*118	112,4	70,69	58,36
1922-3	D	H					*61,11	*49,27	

Tabla 6.7: Dimensiones (en mm) de las tibias.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L sustentaculum	DT sustentaculum	DT tuber	DAP tuber	DT min cuerpo	DAP min cuerpo	DAP max
Villaroya <i>Leptobos elatus</i>	VYA216	I	*M	148	98,91	43,26	36,54		22,36	40,36	56,83
	VYA217	D	*M			43,79			20,63	39,45	60,94
	VYA218	I	*M								61,23
	VYA220	I	*M								61,23
	V039	I	M	153,3	113,6	46,7	38,39	44,68	22,82	42,71	58,78
	Vi887	I	*M			46,49	*38,35	45,35	23,31	42,31	59,94
Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	FSL496387	D	M	158,5	106,8	45,79	39,19	43,84	24,79	41,12	63,5
	MHNL20162179	I	M	149,2	99,68	42,8	38,53	45,01	25,76	41,67	57,62
	MHNL20162191	D	*M			47,56					61,15
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	PET031	-	H	141,1	103,7		32,62	41,04	20,09	36,06	54,41
	PET044	-	M		107,5	44,9		45,59	22,57	39,32	
	PET045	-	?		110,5	43,23	37,07	45,85	22,54	42,3	
	PET047	-	M	150,2	108,7	44,26		45,85	25,7		62,34
	PET048	-	H?	144	106	42,24	34,79	43,21	24,55	39,67	56,46
	PET048	-	H?	143,9	106,1	43,76		43,84	24,22	39,28	55,63
	PET049	-	H?	*147,59	*109,19	41,93			22,97	39,56	
	PET050	-	H		99,7	39,98		40,74	19,84	34,85	
	PET051	-	H			37,18			22,33	35,73	53,24
	FSL211564	D		150,6	108,8	46,26	37,56	46,37	22,86	43,93	60,46
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	FSL210791	I	H	129,6	86,31	38,45	33,13	38,51	20,72	35,56	51,47
	FSL210808	D	H	131,5	94,73	37,72	32,56	40,01	19,63	36,09	50,26
	FSL211451	D	H					43,7	22,25	37,11	
	FSL211565	D	H			41,92			19,38	38,28	54,73
	FSL211680	I	M	155,5	113,7	46,36	35,04	44,14	23,15	45,63	65,45
	FSL213119	D	M	150,3	102,2	50,46	41,94	46,45	30,22	44,16	61,87
	FSL213120	D	M	150,4	101,6	48,94	42,15	45,46	32,21	43,18	60,71
	FSL213142	I	H	130,1	89,41		34,67	39,52	21,06	37,81	52,78
	FSL213142	D	H	130,7	88,79		34,01	39,85	22,92	36,71	52,33

Tabla 6.8: Dimensiones (en mm) de los calcáneos.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	DAP	DT	H post cuboides	H post navicular	H ant cuboides
Villaroya <i>Leptobos elatus</i>	Vya219	I	M	*57,79	63,61	40,5	36,7	24,02
	Vya220	I	M	62,88	63,26	39,85	36,79	
	V038	D	M	*56,64	65,68	42,2	37,59	26,57
	Vi879	I	M	62,23	64,89	38,6	36,43	25,92
Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	MHNL20162193	D	M	61,58	66,46	35,99	48,28	24,01
	MHNL20164498	I	M	58,53	60,09	34,87	44,32	23,14
	MHNL20164499	I	M	61,17	65,25	38,64	44,39	23,03
	MHNL20164500	I	M	63,28	62,38			22,52
	MHNL20164501	I	M	59,03	63,55	40,04	41,05	22,32
	MHNL20164502	I	M	59,84	61,26	36,77	41,6	21
	MHNL20164503	I	M	59,18	62,85	32,06	43,1	20,89
	MHNL20164504	D	M?	55,82	58,24	32,23	39,06	21,16
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL211682	D	?	60,91			41,74	25,99
	FSL211683	I	M?	57,03	58,79	42,32	38,53	
	PET014	-	M	60,88	64,12	36,42	38,89	
	PET016	-	M?	59,59	60,95	37,04	33,38	22,69
	PET017	-	H	52,59	53,98	34,76	34	21,14
	PET018	-	M		63,52	39,02	39,35	
	PET019	I	M	58,82	59,98	34,13	36,15	20,78
	PET020	I	H	51,15	52,78	34,08	33,96	19,81
	PET025	-	M	60,8	64,11	41,45	41,74	24,04
	PET027	-	M	60,28	61,81			23,15
PET040	-	H?	57,16	56,22	35,51	38,94	20,17	
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	1736	D	?					25,97
	1740	I	?		62,25			
	1738	I	?	58,34				24,52
	1741	I	?					19,22
	1456	I	?	56,78				
	1717	D	M	50,1	52,45			19,94
	FSL210793	I	H	50,23	53,3			18,63
	FSL210809	D	H	50,51	54,49	32,22	35,58	19,84
	FSL210809	I	H	49,88	53,35	30,1	35,64	18,81
	FSL210811	I	M	60,24	62,67	39,33	43,2	24,65
	FSL210813 b	I	H	48,84	53,86	31,75	34,51	19,97
	FSL213123	D	M	61,23	62,69	36,3	44,83	23,77
FSL213124	I	M	60,71	63,3	36,83	44,2	23,35	

Tabla 6.9: Dimensiones (en mm) del cubonavicular de *Leptobos elatus* (de Villarroya, Saint-Vallier y Perrier- Les Etouaires) y de *Leptobos etruscus* (de Senèze).

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L T (lateral)	L medial	L min	DT articulac prox	DT prox	DAP max	DT min	DT dis
Villarroya <i>Leptobos elatus</i>	VYA213	D	H	70,47	63,11	54,51	44,13	48,09	39,83	39,61	47,95
	VYA214	I	M	77,28	69,89	59,58	49,02	51,56	45,2		54,02
	VYA215	D	M	76,48	70,08	60,91	48,4	50,81	44,87	45,5	52,89
	Vi881	D	?	*74,62	69,32	59,3	46,74	49,42			48,42
	Vi882	I	?		73,5	63,14	48,36	48,9	45,79	45,76	
	Vi883	D	M	76,26	68,33	58,98	47,25	48	43,02		50,59
	Vi884	I	H	70,48	64,03	56,25	40,34	43,67	40,33	42,89	48,5
	Vi885	D	M	77,05	70,63	60,51	46,71	48,48	42,11		52,15
	V037	I	M	76,87	71,28	60,65	49,86	51,91	43,64	45,74	53,42
	V040	D	?		70,08	58,91		48,45	42,37	42,36	49,85
	1851M	D	M	76,5	70,18	59,07	50,23		41,23	43,21	51,19
	MNCN47151	-	?						37,71	39,55	46,51
	Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	FSL497718i	I	H	68,77	64,62	55,1	43,41	45,32	38,22	38,56
FSL496798i		I	M	72,32	66,81	57,46	45,51		39,62	41,15	50,22
FSL496857d		D	M	71,34	67,84	56,58	48,23		40,81		49,26
MHNL20161192		D	H	76,27	68,6	58,83	50,79	52,82	45,05		51,27
MHNL20161212		D	M	75,67	69,86	59,54	48,03	50,54	41,81	41,21	48,86
MHNL20164505		D	?	70,31	63,84	54,5	45,47	48,25	38,11	37,59	43,79
MHNL20164506		D	H	74,11	67,57	57,55	45,68	50,43	42,3		38,66
MHNL20164507		D	M	74,43		58,73	47,22	50,88			38,95
MHNL20164508		I	?	68,03	63,12	53,76	39,68	43,36	39,17	34,52	44,02
MHNL20164509		D	M	75,05	69,19	57,69	45,27	46,97	39,93	41,04	48,02
MHNL20164510		I	M	72,31		56,48	45,21	49,94	40,64		38,19
MHNL20164511		D	?	72,23	64,42	54,98	47,4	51,32	41,87		40,69
MHNL20164512		D	M	74,71	67,12	57,84	47,18	50,02	42,4	39,99	48,83
MHNL20164513		D	?	71,82							37,9
MHNL20164514		I	M	73,37	66,33	57,15	46,91	50,35	42,69	40,5	48,37
MHNL20164515	D	M		60,93	50,61			36,44	33,65	41,79	
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL211487i	I	?	72,66	65,88	55,93	47,64	50,5			49,51
	PET 029	-	M	76,35	68,18	58,23	45,4	47,15	40,63	39,38	49,73
	PET 030	-	H	66,75	60,35	52,71	36,41	39,92	35,62	35,57	41,16
	PET 032	-	?	69,34	63,19	54,11	37,06	41,9	37,31	38,36	44,98
	PET 033	-	?	73,21	66,01	58,15					
	PET 034	-	?	69,38	63,23	52,98	37,75	42,14	37,46	38,38	45,66
	PET 035	-	?	72,18	63,5	54,32	37,46	41,95	36,08	37,04	45,79
	PET 036	-	H	70,28	64,48	53,63	38,57	41,42	36,72	36,98	
	PET 037	-	H	72,5	67,36	57,15		46,73	39,95	39,47	48,05
	PET 038	-	H	71,3	65,51	56,83	40,73	45,23			39,81
	PET 039	-	H	69,51	63,89	54,91	44,79	46,55	39,2	39,72	47,75
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	1736	D	M	66,93	62,19	52,3	44,42		36,88		42,37
	1736	I	?		61,66	51,76	43,35				
	1717	D	H	61,48	55,51	47,61	38,27		32,54		40,21
	1476	D	M	73,66	66,49	58,07	43,63		40,73		48,4
	1476	I	?			58,04			40,29		47,34
	1358	I	?	71,59	65,18	55,02			39,51		
	3	D	?	60,54		48,32	37,34		33,98		
	FSL210809i	I	H	64,35	59,14	50,9	38,86	43,89	35,24	32,97	40,54
	FSL210813ad	D	H	64,16	59,58	51,15	39,73	42,09	35,56	33,13	39,97
	FSL213108i	I	H	67,3	60,38	52,38	41,3		36,04	32,7	41,71
FSL213121d	D	M	75,91	69,46	59,97	47,86	51,75	41,15	43,71	50,48	
FSL213122i	I	M	74,78	68,03	59,11	47,84	51,3	41,57	44,66	52,54	

Tabla 6.10: Dimensiones (en mm) de los astrágalos.

YACIMIENTO	SIGLA	LADO	SEXO	L total	L min	DT min día	DAP min día	DT prox	DAP prox	DT dis sup	DT dis	DAP dis
Villarroya <i>Leptobos elatus</i>	MNCN47161	D	?			31,93	37,23					
	MNCN47162	?	?			31,4	32,4					
	Vya81	D	H			32,07	35,99	50,12	45,82	54,35	51,97	33,32
	Vya212	I	H?			33,93	34,52	49,85	49,74	56,76	54,39	34,05
	V024	D	M	297,02		39,32	35,24	56,77	52,27	60,71	*60,15	36,04
	Vi899	I	M					52,28	50,04			
	Vi900	I	M					54,26	51,13			
	Vi901	?	M			35,9	38,08			61,63	60,93	36,42
	Vi902	I	M	280,8		35,48	35,73	55	53,69	55,52	58,87	36,66
	Vi904	?	?							57,65	56,09	35,58
Vi905	D	H					45,43	45,64				
Saint-Vallier <i>Leptobos elatus</i>	MHNL20162190	I	M			34,1	42,29	54,92	54,97	58,07	57,31	34,89
	MHNL20162197	D	M			35,4	37,19	57,59	55,44	59,21	58,9	37,13
	MHNL20162199	I	M?			33,51	32,87	53,24	51,31	54,5	55,54	33,89
	MHNL20162207	D	H			30,66	33,68	48,65	46,36	50,78	49,58	32,31
	MHNL20162208	I	H			30,77	31,24	47,87	50,89	53,8	52,47	32,44
	MHNL20162209	I	M			37,76	35,58	56,09	54,4	59,4	60,34	37,55
Perrier-Les Etouaires <i>Leptobos elatus</i>	FSL211277	I	?	289,95	283,2	32,68	34,98	51,13	50,39	53,89	54,12	33,56
	FSL211572	D	H			28,26	37,53	48,49	46,95			
	FSL211573	I	M	285,13		33,41	36,59	53,22	51,47	55,74	54,59	35
	PET171	-	H					*46,74	*46,91			
	PET172	-	M							59,91	63,34	37,91
	PET173	I	H	279		30,71	28,96	46,58	48,03	51,76	50,24	32
	PET174	-	H	276		30,66	28,71	47,37	45,67	49,02	48,08	32,44
	PET175	-	M					56,1	54,29			
	PET176	-	M					51,69	52,26			
	PET177	-	H	286		30,76	29,7					
	PET178	-	?	278		33,07	30,91	47,44		51,27	50,21	33,54
	PET179	-	H	273		30,57	28,7	45,5	46,65			
	PET181	D	M	285,5		35,78	31,94	51,8		54,7	54,92	*34,47
	PET182	-	H					46,01	44,99			
	PET185	-	H					46,87	46,38			
	PET186	-	M					*50,16	*52,4			
SIN SIGLA	-	H	273		34,9	30,19	48,3	51,1	54,08	53,13	33,6	
Senèze <i>Leptobos etruscus</i>	1737	D	H	261,9		29,95	32,17	46,86	46,86		48,25	33,33
	1476	D	M	264,67		32,6	34,18	51,97	51,58		53,16	36,89
	1476	I	M	266,26		32,44	33,04	51,05	51,81		53,04	36,62
	1717	D	H	235,18		29,36	28,88	46,27	43,9		47,62	29,72
	1736	D	H			30,69	33,01	49,09			52,71	33,18
	1736	I	H	255,97				48,91	49,86		52,52	32,92
	FSL210803	D	H	245,89		27,56	31,06	45,5	44,28	49	48,3	29,79
	FSL210804	I	H	244,46		27,75	31,33	45,75	44,32	49,5	49,13	29,77
	FSL213125d	D	M	281,81		35,3	38,1	52,93	53,68	58,09	58,33	36,78
	1921-9	D	H	270,6		32,83	30,79	47,96	48,65	51,32	51,98	34,07
	1921-9	I	H	273,28		30,67	32,96	46,63	49,42	52,36	52,77	34,25
	1922-3	D	M	272,87	264,24	35,16	37,49	51,79	51,14	55,47	55,78	34,92

Tabla 6.11: Dimensiones (en mm) de los metatarsianos III-IV.

DESCRIPCIÓN:

Núcleos óseos y cráneo (Fig. 1; lámina 1)

El espécimen 1846M, es un cráneo de una hembra adulta que preserva ambas series dentales con un avanzado estadio de desgaste. El cráneo sufre un débil aplastamiento diagenético y ha perdido casi por completo la región occipital y basioccipital, así como los huesos nasal y premaxilar. No presenta cuernos ni tampoco existe una fosa postcornual. El frontal es muy plano con una longitud de 158,03 mm y una anchura posterior al nivel del borde posterior de las órbitas de 189,07 mm. La sutura que forma con el parietal presenta una forma de ω. Las órbitas son moderadamente prominentes aunque menos prominentes que en *Bison* y algo más que en *Bos*. El borde anterior de estas se localiza a nivel del M3. La parte más posterior del arco zigomático esta más desarrollada que en *Bos* y *Bison*. Los forámenes supraorbitarios están bien desarrollados y se encuentran muy retrasados en relación al borde posterior de la órbita. La anchura entre ellos es de 96,02 mm. Existe una gran ventana etmoidal

que no se prolonga mucho hacia la región posterior, de manera que el nasal y el lacrimal no están en contacto. Esta ventana etmoidal es pequeña en *Bos* y ausente en *Bison*. No existe una fosa lacrimal al igual que en *Bos* y *Bison*. La tuberosidad maxilar no es muy prominente y está delimitada por una suave cresta como en *Bos* y *Bison*. La anchura facial medida entre las tuberosidades maxilares es de 144,92 mm (medida 36). El límite posterior de las coanas se encuentra bastante por detrás del M3 y su morfología tiene forma de U. Al igual que en *Bison*, un gran foramen palatino se encuentra situado en la sutura maxilo-palatal a nivel del M2, mientras que en *Bos* dicho foramen se encuentra en el palatino a nivel del borde anterior del M3.

DENTICIÓN

Dentición superior definitiva (Figs. 1-2; lámina 2; tabla 6.1)

El P2 presenta un contorno oclusal subrectangular. El estilo anterior puede ser más o menos prominente. El surco entre el cono y el estilo anterior puede ser una ligera incisión (1845M) o un surco más profundo (1846M). El cono labial ocupa una posición bastante anterior, es prominente y más ancho en la base de la corona. Este, está separado del estilo posterior por un surco suave. En los ejemplares poco desgastados se observa en la cara lingual una incisión profunda que ocupa una posición bastante anterior. Esta incisión puede extenderse hasta la base de la corona. La foseta es grande, larga y estrecha y recorre el diente desde la parte anterior a la posterior.

El P3 puede presentar una morfología oclusal subrectangular (1845M y Vi887) o más cuadrangular (1846M). El estilo anterior y el cono labial son muy prominentes y entre ellos existe un surco muy profundo que se ensancha desde la base al ápice. Este surco es un poco más estrecho en el ejemplar 1846M que en el 1845M. El cono labial se encuentra en una posición un poco más posterior que la del P2. El estilo posterior es también prominente y ancho. El valle que separa este estilo del cono labial es amplio y anguloso. En vista labial el estilo anterolingual se dispone vertical, mientras que el cono y el estilo posterior se inclinan hacia la región posterior. La pared lingual es suavemente convexa y en ejemplares poco desgastados se puede observar una incisión en la parte más oclusal, la cual se sitúa en una posición más centralizada que en el P2. Al igual que en el P2 la foseta es amplia y alargada y en estadios avanzados de desgaste presenta una morfología de medialuna.

El P4 de morfología oclusal más cuadrangular que la de los premolares precedentes con unos estilos más prominentes que el cono labial. Este último, presenta una posición más medial que la del P2 y P3. El estilo posterior se dispone perpendicularmente al eje anteroposterior en la parte basal y no oblicuamente como en los premolares precedentes. En ejemplares poco desgastados se observa una dirección oblicua en la parte oclusal del diente.

Sobre la cara lingual no se observa ninguna escotadura que separe el cono anterolingual del cono posterolingual (si aparece en *Leptobos etruscus* de Fonelas). En las primeras etapas de desgaste se diferencian dos fosetas, una anterior alargada que se extiende desde anterior hasta más allá del cono labial y una pequeña justo por detrás de esta. En ejemplares muy desgastados solo se observa una foseta de morfología semilunar.

Los molares presentan estilos y conos muy prominentes y anchos con similar desarrollo del paracono y del metacono. El protocono está más proyectado lingualmente que el metacónulo, sin embargo en el ejemplar 1846M presenta un M1 con un metacónulo que lingualmente se extiende más que el protocono. Todos los molares generalmente presentan una gruesa columna interlobular, pero en el M3 del ejemplar 1845M está ausente. En algunos ejemplares se observa la existencia de islotes de esmalte en el M1 y en el M2. Las fosetas tienen una morfología de U presentando un pliegue del metacónulo en la región lingual-posterior

Dentición inferior decidua (Figs. 1; lámina 3; tabla 6.2)

El dp3 morfológicamente es similar al p3, de manera que también presenta los elementos anteriores diferenciados. El cónido mesolabial es la cúspide mayor y el surco externo está muy incidido. No existen cíngulos.

El dp4 es un diente muy molarizado que presenta tres lóbulos. El lóbulo posterior es el mayor de los tres y su cono labial es angulado, mientras que los otros lóbulos presentan conos semicirculares. En la pared labial se diferencian unas columnas interlobulares muy desarrolladas, tanto entre los dos primeros lóbulos como entre el segundo y el tercero. En la pared lingual, los estilidos no son muy prominentes y existen unos cíngulos basales entre los conos.

Dentición inferior definitiva (Figs. 3; lámina 2, Figs. 2; lámina 3; tabla 6.3)

El p2 no se diferencia el estilido anterior del cónido anterior. Existe un surco externo que no llega a la base de la corona. Sobre la cara lingual existen tres valles, el anterior abierto y amplio, el medial profundo y más estrecho que se cierra justo en la base de la corona y el posterior que se cierra muy tempranamente.

El p3 es alargado y estrecho con los elementos anteriores bien diferenciados, donde el estilido anterior está mucho más desarrollado hacia la región labial que el cónido labial. Entre ellos existe un valle amplio, poco profundo, que llega hasta la base de la corona. El cónido mesolingual se dirige hacia la región posterior pero se mantiene individualizado, sin mostrar fusión con los elementos posteriores y estando menos proyectado hacia la región labial que los

elementos anteriores o los posteriores. El valle anterior es profundo y abierto. El surco externo es poco profundo y se sitúa muy posteriormente de manera que los elementos posteriores están muy poco desarrollados y se fusionan muy tempranamente. El valle medial es muy profundo, estrecho y se cierra justo en la base de la corona.

Los molares presentan los conos más desarrollados que los estílicos y un ectostílico muy desarrollado. En la pared lingual, el m1 y m2, además presentan una columna accesoria. El m3 no aflora por completo, por lo que esta estructura no se puede observar. Sin embargo, en el ejemplar Vi892 que es un m3 aislado, se observa la existencia de una columnilla incipiente. Las fosetas de los molares son sencillas, de forma semilunar y carecen de repliegues.

El m3 presenta un paraestílico muy desarrollado que se orienta posteriormente. El entostílico es muy prominente y el hipoconúlido es pequeño, de morfología semicircular y presenta una pared lingual plana con una posición labial.

ESQUELETO POSTCRANEAL

Húmero (Figs. 3; lámina 3; tabla 6.4)

Vista dorsal — En el ejemplar MNCN47208 la cresta del tubérculo mayor donde se inserta el músculo infraespinoso, es prominente y de morfología semicircular. La cresta deltoidea está bien desarrollada de la región proximal a la distal, siendo bien prominente en la parte más proximal.

Presenta una tróclea cónica con su parte medial, más alta que la lateral. En esta, se diferencian dos surcos generalmente igual de prominentes, siendo el lateral asimétrico y el medial simétrico. Pueden existir variaciones respecto al grado de desarrollo de estos surcos, así, Vi895 presenta los surcos más amplios que el resto de los ejemplares. El borde lateral del *capítulum* no es muy prominente hacia la región distal.

Vista palmar — La fosa olecraneana es estrecha y larga y presenta una morfología de U, aunque hay ejemplares donde el contorno es menos redondeado (Vi895). El epicóndilo medial está más desarrollado que el lateral, de modo que sobresale algo más de la tróclea. El epicóndilo lateral está poco desarrollado, de manera que por detrás de este se observa el *capítulum*.

Vista medial — En la región proximal se observa una tuberosidad para la inserción del *teres major* poco prominente. Hacia la región distal, el borde posterior del epicóndilo medial forma un ángulo recto y se encuentra separado de la tróclea por un surco muy suave. El borde de la tróclea generalmente se encuentra al mismo nivel que epicóndilo medial. En vista lateral se observa una cresta epicondilar muy prominente.

Radio (Figs. 4; lámina 3; tabla 6.5)

Presenta una cara dorsal convexa, bastante aplanada en su parte más proximal y una cara palmar cóncava.

Vista dorsal — En la epífisis proximal, el proceso lateral para la inserción del *capitulum* es apuntado y ancho. El proceso coronoide es redondeado y está ligeramente por debajo del proceso lateral. El borde medial más desarrollado en la región palmar que en la dorsal y este es más prominente en los ejemplares VYA225, Vi896 y MNCN47207 que en MNCN47209. La tuberosidad proximal medial es subcircular y grande pero poco prominente. La cresta dorsolateral se encuentra bien diferenciada en su mitad proximal pero menos que en *L. etruscus*. La protuberancia lateral para la inserción del músculo extensor lateral de las falanges, se encuentra por debajo del nivel de la faceta para la articulación del *capitulum* del húmero y en esta vista muestra su borde oblicuo.

Hacia la región distal se diferencian dos crestas, una medial larga y generalmente poco prominente y una lateral muy corta y bien prominente. Estas crestas pueden ser agudas y bien prominentes (VYA223, MNCN47209), o pueden ser más suaves y romas (VYA224 y Vi896). El proceso estiloide radial puede estar muy desarrollado distalmente (Vi869, VYA224, MNCN47209) o poco (VYA223). El borde dorsal de la faceta del escafoides, puede ser muy plano u horizontal (Vi869 y MNCN47209), suavemente cóncavo (VYA223, MNCN47207) o con una concavidad muy marcada (VYA224).

Vista proximal — El contorno de la superficie proximal es ovalado y preserva su diámetro anteroposterior de lateral a medial. En ella existe una fosea sinovial bien desarrollada. La faceta para el capítulo del húmero es cóncava, alargada, con un borde palmar recto y dorsalmente apuntada. La protuberancia lateral es muy prominente con una morfología semicircular.

Vista distal — Las aristas que limitan la superficie articular para el escafoides pueden ser romas o un poco más agudas y delimitan un surco que puede ser ancho o estrecho. Esta faceta se encuentra mucho más elevada que la faceta del semilunar y muestra un fuerte perfil cóncavo-convexo de dorsal a palmar. La faceta del semilunar puede estar más o menos desarrollada hacia la región plantar. La faceta para el piramidal es rectangular, grande, plana pero que se curva un poco hacia la región palmar y con disposición ligeramente oblicua al eje latero-medial. Su borde proximal dibuja un surco muy pronunciado. Entre las crestas dorsales existe un surco asimétrico más (VYA223) o menos (VYA224 y Vi896) profundo.

Metacarpiano III-IV (Figs. 1-2; lámina 4; tabla 6.6)

Vista dorsal — La tuberosidad dorso-medial donde se inserta el músculo extensor radial del carpo, es prominente, de forma rectangular y se sitúa ligeramente por debajo de la superficie articular proximal. En dirección medial existe otra tuberosidad que se encuentra separada de la anterior. Esta tuberosidad medial, puede estar muy desarrollada como en V022 o apenas diferenciada. Se diferencia un surco dorsal a lo largo de todo el metacarpo muy profundo en la parte distal, donde se diferencia un canal metacarpiano muy profundo.

El borde exterior de las poleas es oblicuo al borde interno que se dispone paralelo al eje de la diáfisis. Estas poleas son anchas.

Vista palmar — En la región latero-proximal se observa una pequeña faceta, bien desarrollada, de contorno subtriangular para la articulación de un metacarpiano rudimentario. Esta faceta esta en contacto con la faceta lateral, de la que se separa por una cresta. En la parte proximal central existe una depresión muy marcada donde comienza un surco medial palmar que desaparece hacia la diáfisis. En la parte distal se observa un canal metacarpiano grande y profundo. Las quillas de las poleas son más prominentes en la región palmar que en la dorsal y están muy desarrolladas en relación al borde proximal de los cóndilos de las poleas.

Vista proximal — La forma general de la superficie articular proximal es aproximadamente semicircular, con un mayor desarrollo dorso-palmar hacia la región medial. La faceta lateral para la articulación del unciforme presenta un contorno triangular con un borde que puede presentar una pequeña concavidad. La superficie de esta faceta dorsalmente presenta una concavidad y hacia la región palmar se vuelve suavemente convexa. En contacto con esta faceta se encuentra una faceta de contorno subcuadrangular para la articulación con el magnotrapezoide. La superficie de esta faceta es suavemente cóncava de la parte dorso-lateral a la postero-medial. El borde palmar-medial está poco desarrollado pero en esta posición se desarrolla una fuerte tuberosidad cuyo grado de desarrollo es variable entre los diferentes ejemplares. Ambas facetas de articulación se encuentran separadas por una cresta que crea un fuerte desnivel entre ellas. Esta, puede ser recta a lo largo de todo su recorrido o bien curvarse un poco hacia la región palmar. Esta cresta bordea a una foseta sinovial alargada, que nace de la región palmar. Esta foseta puede estar muy poco desarrollada y ser perpendicular al eje transversal de la faceta, o puede desarrollarse hasta más de la mitad de la faceta del magnotrapezoide y estar ligeramente curvada hacia la región medial.

Tibia (Figs. 3; lámina 4, tabla 6.7)

No se han preservado las epífisis proximales en la muestra de Villarroya. Los ejemplares estudiados muestran los mismos rasgos morfológicos. En vista distal, la superficie articular de la cóclea tibial está dividida en dos facetas o valles siendo el lateral más corto y ligeramente más ancho que el medial. El maleolo medial es más alto que el proceso central, el cual a su vez es relativamente más ancho al igual que su continuación a lo largo de la cóclea tibial. La

protuberancia media es bien prominente. La incisión fibular es relativamente ancha, subdividiendo el maleolar en dos facetas de diferente talla siendo la plantar triangular y de mayor tamaño que la lateral.

Calcáneo (Figs. 3; lámina 5; tabla 6.8)

Vista dorsal — La faceta del maleolar es alargada y está dividida en dos partes casi de iguales dimensiones con la proximal fuertemente convexa y la distal cóncava que termina con un borde distal anguloso.

Vista plantar — El surco plantar del *tuber calcanei* es estrecho, poco profundo y asimétrico con una cresta medial mucho más desarrollada. El borde proximal del *tuber calcanei* medialmente está más elevado y se dispone con una fuerte inclinación hacia la región lateral. La faceta articulación con el cubonavicular es alargada, convexa y su parte proximal está ligeramente curvada hacia la región medial, manteniendo la anchura de proximal a distal.

Vista medial — El *tuber calcanei* esta compuesto por dos lóbulos fuertemente diferenciados. El lóbulo plantar generalmente es apuntado, más prominente y más ancho que el dorsal. Estos dos lóbulos están bien separados. En vista proximal se observa que el lóbulo dorsal está formado por una tuberosidad de forma ovalada. El borde plantar pasa de proximal a distal de cóncavo a convexo, pero la convexidad distal no es muy marcada. El *sustentaculum tali* está muy desarrollado hacia plantar, sobrepasando el borde plantar del cuerpo y presenta una morfología subrectangular con un borde proximal curvado. La parte proximal es más prominente y esta limitada por un borde distal oblicuo. El borde dorsal de la faceta del astrágalo es ligeramente oblicuo al borde dorsal del cuerpo del calcáneo.

Astrágalo (Figs. 2; lámina 5; tabla 6.10)

Vista dorsal — La fosa para el proceso medial de la tibia es circular u ovalada, grande o más pequeña y muy profunda. El proceso dorsomedial es muy prominente tanto hacia la región lateral como hacia la dorsal. El borde proximal de la tróclea tibial tiene una morfología de V muy asimétrica. El cóndilo medial es estrecho, mientras que el lateral es ancho y existe una diferencia de altura marcada entre ambos, de modo que el lateral esta mucho más desarrollado. El surco medio proximal que existe entre los dos labios, puede ser ancho como en Vi885, V040, V037, o estrecho como en V037. El proceso dorso-medial puede variar de agudo y prominente como en Vya213, Vya214, Vya215 a más suave y redondeado como en Vi883, V040. El borde distal de la tróclea del astrágalo presenta dos labios que pueden estar casi a la misma altura (Vi881, V040) ligeramente desnivelados con el labio lateral más proyectado (Vya216, Vi883, Vi885) o fuertemente desnivelados con el labio lateral más fuertemente proyectado (Vi884).

Vista plantar — La cresta que delimita la faceta de articulación con el proceso plantar-medial del cubonavicular generalmente está bien marcada. En el lado medial de la tróclea distal existe una fosa profunda delimitada por un borde proximal recto.

Cubonavicular (Figs. 1; lámina 5; tabla 6.9)

Vista plantar — El proceso plantar-medial es ancho, con un borde proximal redondeado, fuertemente oblicuo según el eje próximo-distal y hacia la región distal desarrolla una fuerte tuberosidad que varía entre los diferentes ejemplares. Así, puede ser ancha y poco prominente como en VYA219 y V038 (a pesar de que este último presente esta región un poco erosionada) o un poco más estrecha y muy prominente como en el ejemplar Vi879. En vista medial este proceso es muy ancho con un borde plantar proximalmente vertical y que hacia la región distal desarrolla un abombamiento que responde a la tuberosidad descrita. Este proceso medial está bien desarrollado proximalmente y se encuentra por encima del proceso plantar-central donde articula el astrágalo. El proceso plantar-medial está muy desarrollado en sentido lateromedial y constituye un saliente con un borde proximal horizontal. En la parte medial proximal existe otra tuberosidad bien prominente, pero menos que la medial y que suele ser alargada disponiendo su eje mayor paralelo a la protuberancia lateral. En el lado lateral de esta tuberosidad existe una zona más deprimida donde puede observarse un foramen nutricio. La tuberosidad lateral distal es ancha, prominente y presenta un borde distal anguloso. La faceta de articulación con el calcáneo se curva ligeramente hacia la región plantar.

Vista proximal — La faceta para la articulación del astrágalo presenta dos depresiones desiguales, con la lateral más desarrollada transversalmente. Existe un surco profundo y continuo que se extiende desde la parte plantar-medial de la faceta de articulación del astrágalo. La faceta para la articulación del calcáneo presenta una gran superficie de separación con el proceso plantar-medial.

Vista distal — La parte medial dorso-plantarmente está mucho más desarrollada que la lateral. La faceta dorsal del metacarpo plantarmente es más ancha y presenta una superficie suavemente convexa. La faceta plantar del metacarpo es triangular, muy bien desarrollada transversalmente y su superficie está fuertemente inclinada de la región plantar hacia la región dorsal y curvada de la región lateral a la medial. Las facetas mediales para la articulación con los cuneiformes están separadas por una fuerte arista. La faceta del ectomesocuneiforme es cóncavo-convexa de la zona dorsal a la plantar y presenta un fuerte desarrollo hacia la región dorsal. La faceta del entocuneiforme es rectangular, está inclinada de la región medial hacia la lateral y de la región dorsal hacia la plantar.

Generalmente esta faceta está separada de la faceta del entocuneiforme, aunque hay ejemplares donde dichas facetas pueden presentar un ligero contacto (como en V071).

La faceta del entocuneiforme es rectangular y cóncava, bien desarrollada dorsalmente donde contacta por medio de una arista con una faceta subrectangular para la articulación del ectomesocuneiforme.

Vista lateral — El surco lateral que está delimitado dorsalmente por una arista es profundo y se prolonga oblicuo desde la parte dorsal de la faceta del calcáneo hasta la cara plantar donde separa las facetas de articulación del metacarpo. Por delante de este, se desarrolla una pequeña tuberosidad poco prominente. El borde dorsal es recto mientras que el plantar es cóncavo-convexo de la zona proximal a la distal.

Metatarsiano III-IV (Figs. 4; lámina 5; tabla 6.11)

Vista dorsal — La tuberosidad dorso-medial esta bien desarrollada, pero es algo menos prominente que la tuberosidad lateral. Sobre la cara dorsal existe un surco que se extiende a lo largo de toda la epífisis. Este surco es muy profundo y en la parte proximal es más ancho mientras que hacia la región distal se estrecha mediante el desarrollo de unas pequeñas protuberancias o procesos que no llegan nunca a estar en contacto. El borde medial que limita este surco, es más prominente que el lateral, sobre todo en la parte proximal.

Vista plantar — Sobre la cara plantar se observa también un surco amplio y menos profundo, pero que desaparece hacia la parte distal.

Vista proximal — Sobre la epífisis proximal se diferencian cuatro facetas de articulación con morfologías y dimensiones variables. La faceta dorso-lateral, para la inserción del cubonavicular presenta una superficie ligeramente cóncava, con una morfología alargada y que puede extenderse en mayor o menor grado hacia la región plantar. El borde plantar de esta faceta puede ser rectilíneo (V024) o estar ligeramente curvado (Vi899). Esta faceta se encuentra separada de la faceta plantar para la articulación posterior del cubonavicular, por un surco que puede estar más o menos desarrollado. En el borde lateral de esta faceta existe una tuberosidad, fuertemente desarrollada. Por delante de esta tuberosidad existe un surco para el tendón extensor lateral, que se extiende a lo largo del primer cuarto de la diáfisis. La faceta plantar externa, presenta un gran desarrollo latero-medial, con una morfología alargada y una superficie fuertemente cóncava. La faceta para la articulación del ectomesocuneiforme, de morfología arqueada, es la mayor de todas y tiene un relieve cóncavo-convexo de la región dorsal a la plantar. En la región plantar-medial se encuentra la faceta para el entocuneiforme con una morfología subtriangular. Esta faceta puede llegar a contactar con el borde medial, o bien puede quedar más hacia el interior de este.

COMPARACIONES Y DISCUSIÓN

Los restos de bovini recuperados en Villarroya han sido atribuidos a la especie *L. elatus elatus*. Estos han sido comparados con *L. elatus elatus* de Perrier-Les Etouaires *L. elatus merlai* de Saint-Vallier y *L. etruscus* de Senèze.

De acuerdo con Duvernois (1989), *L. (Smertiobos) bravardi* difiere de *L. (Leptobos) elatus* en algunos caracteres del cráneo y de la dentición inferior, además de una mayor talla y robustez de los huesos del esqueleto postcraneal. Entre otros caracteres, según dicha autora, *L. (Smertiobos) bravardi* se caracterizaría por presentar unos cuernos insertados en el cráneo dirigidos hacia arriba y hacia atrás. Sin embargo esta región anatómica se encuentra escasamente preservada en el único cráneo existente (ver pl.1, fig 2 en Duvernois, 1989), por lo que esta morfología es muy interpretativa.

En la **dentición superior**, los ejemplares de Villarroya presentan muchos de los caracteres típicos de *L. (Leptobos) elatus* señalados por Duvernois (1990) y que permiten diferenciarle de *L. etruscus*. Así, el P3 presenta un surco ancho entre el estilo anterior y el cono labial, un pilar del cono labial inclinado, un estilo posterior algo menos oblicuo que el pilar del cono labial y una foseta centrada. Además, en los molares el metacono es algo menos convexo que el paracono (sobre todo en el M2) y las fosetas presentan pocos y pequeños pliegues de esmalte. Sin embargo, los otros caracteres diagnósticos señalados por dicha autora no parecen válidos para diferenciar a *L. (Leptobos) elatus* de *L. etruscus*, porque no son evidentes y en realidad podrían reflejar variaciones intraespecíficas.

La **dentición inferior** de Villarroya presenta la misma morfología que la que se observa en los holotipos y paratipos de *L. (Leptobos) elatus* de Perrier-Les Etouaires. Es cierto que la hemimandíbula asignada a *L. (Smertiobos) bravardi* por Duvernois (ver pl.1, fig 3 en Duvernois, 1989, o fig. 1y 2 en Duvernois, 1990), presenta algunas diferencias morfológicas con los ejemplares de *L. (Leptobos) elatus* de Perrier-Les Etouaires. Estas diferencias conciernen a algunas de las estructuras del p3 y p4 y a los estílicos de los molares. Sin embargo p3 y p4 presentan grandes variaciones morfológicas intraespecíficas, hecho que se ha constatado en otros bóvidos villafranquienses como *Gazellospira torticornis*. Por lo tanto, p3 y p4 puede presentar: un surco labial más o menos profundo, un cónido mesolingual cónico o cilíndrico dirigido hacia la región lingual o la posterolingual, y un estílido anterior que puede estar o no más desarrollado que el cónido.

Los **húmeros** registrados en Villarroya presentan una fosa olecraneana más cerrada que la de *Leptobos* de Perrier-Les Etouaires, y solo en el ejemplar VYA211 esta es un poco más abierta. De acuerdo con Duvernois (1990), el borde medial del *capitulum* está más proyectado en *L. (Smertiobos) bravardi* que en *L. (Leptobos) elatus*. Sin embargo, observamos

que es un carácter bastante variable, de manera que hay ejemplares grandes (clasificados como *L. (Smertiobos) bravardi* por Duvernois) en los que este borde es muy poco prominente (como en PET058). Además, la mayor parte de los ejemplares de menor talla, (atribuidos por Duvernois a *L. (Leptobos) elatus*), presentan este borde algo roto, con lo que no es posible observar dicho carácter. Además, el espécimen VYA211 del yacimiento de Villarroya, muestra en la epífisis distal un surco medio y una cresta muy pronunciada, caracteres típicos de *L. (Smertiobos) bravardi*, pero por su talla corresponde a *L. (Leptobos) elatus* (fig 6.3).

Según Duvernois (1990), la epífisis proximal del **radio** de *L. (Smertiobos) bravardi* se caracteriza por presentar: un borde medial que en vista dorsal es bien prominente, una cresta media que se encuentra casi a la misma altura que el proceso coronoide, un surco lateral ancho entre las facetas de la tróclea y del *capítulum*, una faceta para la inserción del *capítulum* apuntada hacia la región dorsal, una escotadura estrecha para la superficie articular de la ulna (en el borde palmar) y un borde medial-dorsal (para la superficie articular de la tróclea del húmero) rectilíneo. En algunos radios (como en MNCN47209 y Vi856 de Villarroya), se ha observado que la epífisis proximal exhibe estos caracteres, mientras que la epífisis distal muestra caracteres propios de *L. (Leptobos) elatus*: un surco para el radial extensor del carpo poco profundo y limitado por unas crestas dorsales romas, una faceta articular para el escafoides con una fosa dorsal profunda y un canal posterior estrecho y de crestas agudas (Ver Fig. 6.4A). Por otro lado, se ha observado que algunos de estos caracteres son también variables en otras especies. Así, en *Gazellospira torticornis* la cresta medial de la epífisis proximal puede estar más o menos desarrollada y las crestas dorsales para el extensor radial del carpo pueden ser agudas o algo más romas. Además, en los ejemplares más robustos y de mayor talla la inserción para el músculo supinator suele estar muy desarrollada, a excepción del ejemplar PET065 (que es un poco menos robusto y en el que esta tuberosidad es un poco más suave). Algunos de los caracteres señalados podrían referirse a diferencias sexuales (ver tabla 6.12).

Morfológicamente, *L. (Leptobos) elatus* de Saint-Vallier se diferencia de *L. (Leptobos) elatus* de Villarroya y Perrier-Les Etouaires, en que presenta una protuberancia lateral para la inserción del músculo extensor lateral de las falanges mucho más inclinada. *L. etruscus*, se diferencia de *L. (Leptobos) elatus* en que próximamente presenta la región lateral más deprimida y una cresta dorsolateral más prominente que es continua de la zona proximal a distal. Además en *L. etruscus* las crestas dorsales son prominentes distalmente, pero la lateral apenas está desarrollada próximo-distalmente y estas crestas no se disponen paralelas sino que tienden a converger.

RADIO		MACHOS	HEMBRAS
1	Talla	Robustos	Gráciles
2	Surco entre la cresta media y apófisis coronoide	Abierto	Cerrado
3	Borde medial	Muy prominente	Poco prominente
4	Curvatura en vista dorsal de la faceta para la inserción del escafoides	Abierta, poco profunda	Cerrada, muy profunda
5	Inserción para el músculo supinator	Generalmente muy prominente	Poco prominente
6	Crestas dorsales distales	Generalmente muy prominentes	Más suaves

Tabla 6.12: Caracteres sexuales en los radios de *Leptobos elatus*, los caracteres 1-4 se cumplen siempre, mientras que el 5 y 6 existen excepciones.

Al igual que en el radio, para el **metacarpiano III-IV** también existen especímenes que presentan caracteres de las dos especies. Precisamente, en el ejemplar V023 se observa una epífisis proximal con un borde externo convexo en la faceta lateral y un borde anterior convexo en la faceta medial, caracteres propios de *L. (Leptobos) elatus*, así como una cresta media rectilínea, característica de *L. (Smertiobos) bravardi*. También se observa una combinación de caracteres, en el espécimen de pequeña talla PET180 de Perrier-Les Etouaires. Este presenta una faceta para el magnotrapezoide abombada, como la de *L. (Leptobos) elatus*, pero la cresta existente entre las facetas es rectilínea, como la de *L. (Smertiobos) bravardi*.

En las muestras de ambos yacimientos, los especímenes de menor talla y robustez muestran diáfisis más delgadas que los especímenes de mayor talla y robustez. Además en los especímenes esbeltos, se observa en vista dorsal que la divergencia de los bordes de la diáfisis es más pronunciada en las proximidades de la epífisis distal. Este carácter, utilizado por Duvernois (1990) para señalar diferencias interespecíficas en los metápodos, es realmente un carácter sexual que ha sido también observado en otros bóvidos, como en *Gazellospira torticornis*.

Las principales diferencias con metacarpianos III-IV de *L. etruscus*, son la talla (que es un poco superior) y el borde medial de la faceta del magnotrapezoide (que hacia la región plantar es más prominente).

En las **tibias**, no se han observado las diferencias morfológicas interespecíficas señaladas por Duvernois (1990) para diferenciar las dos especies registradas en las poblaciones de Perrier-Les Etouaires y Villarroja, con lo que se considera que todo el material pertenecería a la misma especie y que las diferencias observadas en la talla marcarían un dimorfismo sexual.

El **cubonaviclar** presenta una corta superficie articular proximal para el calcáneo que en *L. (Leptobos) elatus*, está menos extendida hacia la zona plantar que en *L. (Smertiobos) bravardi* o en *L. etruscus* y el borde dorsal de la faceta articular del ectomesocuneiforme es

más convexo en *L. (Smertiobos) bravardi* que en *L. (Leptobos) elatus* (Duvernois, 1990). Sin embargo, no se han observado diferencias en la faceta del calcáneo entre los diferentes especímenes y normalmente todos los ejemplares muestran un borde dorsal bien desarrollado. Pero se han observado las siguientes diferencias morfológicas, que mostrarían las variaciones intraespecíficas. En el borde dorsal de la faceta para el ectomesocuneiforme existe una pequeña protuberancia de desarrollo variable. La cresta que separa las facetas de los cuneiformes puede disponerse casi paralela al eje latero-medial o ligeramente oblicua a este. La anchura del surco que separa las facetas para la articulación con el metatarso puede ser variable. La faceta posterior para el metatarso es variable en cuanto a su extensión. Puede estar muy desarrollada lateromedialmente y ser convexa, o bien puede estar menos desarrollada hacia la región lateral y presentarse oblicua. La faceta de articulación con el calcáneo, se curva más o menos fuerte hacia la región plantar, de manera que en algunos ejemplares se puede observar esta faceta en una vista plantar.

Los criterios propuestos por Duvernois en 1990, no son demasiado diagnósticos a la hora de diferenciar los **astrágalos** *L. (Leptobos) elatus* de *L. (Smertiobos) bravardi* (tabla 6.13). No se encuentran diferencias significativas en el valle medial de la tróclea tibial y todos los ejemplares revelan una morfología asimétrica. Tampoco se observa que el labio lateral sea alto en los ejemplares de *L. (Smertiobos) bravardi* y no muy alto en los ejemplares de *L. (Leptobos) elatus*, sino que observamos indistintamente ejemplares de ambas tallas con el labio alto o bajo. Por otro lado, la anchura del labio medial es similar en todos los ejemplares. La tróclea para el cubonavicular debería presentar una convexidad medial/lateral más débil en los ejemplares de *L. (Smertiobos) bravardi* y más fuerte en los de *L. (Leptobos) elatus*, sin embargo, hemos observado que existen ejemplares de gran talla que presentan ambas morfologías (VYA214 y VYA215 en figura 6.7B).

Se ha observado que los ejemplares de Saint-Vallier presentan una tróclea para el cubonavicular más simétrica con dos labios redondeados, que los diferencia de los ejemplares de Villarroya.

	<i>L. (Smertiobos) bravardi</i>	<i>L. (Leptobos) elatus</i>
Tróclea tibial		
Labio lateral	alto	no muy alto
Labio medial	un poco ancho	estrecho
Surco medio	asimétrico	V poco asimétrica
Tróclea cubonavicular		
convexidad medial/lateral	más débil	más fuerte
Faceta posterior para el calcáneo		
depresión media	centrada y marcada	larga y desfasada hacia el borde medial
bordes	no abombados	bode lateral poco abombado

Tabla 6.13: Diferencias morfológicas señaladas por Duvernois (1990), en los astrágalos de *L. (Smertiobos) bravardi* y *L. (Leptobos) elatus*.

Los **calcáneos** V039 y VYA220 de Villarroya presentan caracteres morfológicos de las dos especies. En vista medial, el *tuber calcanei* muestra dos tubérculos bien distintivos y, en vista proximal, el surco plantar es ligeramente cóncavo limitado por suaves crestas. Ambos caracteres típicos de *L. (Smertiobos) bravardi* se combinan con una convexidad distal poco marcada en el borde posterior, que es característica de *L. (Leptobos) elatus*.

Según Duvernois (1990), en la epífisis proximal del **metatarsiano III-IV**, la faceta dorsal-lateral para la articulación con el ectomesocuneiforme está bien desarrollada en dirección dorsal-plantar mostrando un borde plantar rectilíneo en *L. (Smertiobos) bravardi*. Mientras que en *L. (Leptobos) elatus* esta faceta es más reducida y su borde plantar es convexo. Sin embargo, se han observado especímenes con una faceta dorso-lateral desarrollada con su borde plantar convexo (Vi899) y ejemplares con la faceta pequeña y con su borde plantar recto (V024).

También se ha observado que la morfología de las facetas de la superficie proximal es muy variable entre las especies de *Leptobos* de los yacimientos de Villarroya, Les Etouaires y Senèze. Así, la faceta plantar para la articulación con el cubonavicular, que generalmente está muy desarrollada, varía entre los diferentes ejemplares y no existe una morfología exclusiva para cada especie. Esta faceta puede ser una banda alargada muy extendida latero-medialmente (como en FSL210803 y FSL210804 de Senèze), o puede tener una morfología fusiforme bien extendida (como en PET173, V024, VYA212, Vi899 y FSL2131125) o bien puede tener una morfología fusiforme pero estar poco prolongada (FSL211277 y FSL210779). Lo más habitual es que esta faceta sea fuertemente cóncava aunque se han observado ejemplares de *L. etruscus* donde esta faceta es plana, pero fuertemente inclinada hacia la región lateral. También, el borde dorsal de la faceta medial, puede variar de redondeado a anguloso y las facetas mediales pueden contactar o no.

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO: ANÁLISIS DEL DIMORFISMO SEXUAL

La muestra de *Leptobos* estudiada comprende alrededor de 300 especímenes procedentes de las localidades de Villarroya (MN16), Perrier-Les Etouaires (MN16, France), Saint-Vallier (MN17, France) y Senèze (MNQ18, France). Un total de 80 variables se tomaron sobre nueve elementos postcraneales (ver tablas 6.4-6.11).

La existencia de un fuerte dimorfismo sexual en *Leptobos*, se exploró y comparó con el dimorfismo sexual de otros bóvidos actuales, por medio de los análisis bivariantes y de componentes principales (PCA) que fueron ejecutados para cada hueso (fig 6.3-6.7), a excepción del fémur del que hay escasos elementos. Los datos de los bóvidos actuales comprenden tanto los datos de los especímenes medidos de *Ammotragus lervia* en el EEZA,

así como, los datos ya publicados de *Bos primigenius* y *Bos taurus* (Degerbøl y Fredskild, 1970).

ESPECIES	Peso corporal (Kg)	
	Machos	Hembras
<i>Bison bison</i>	865	450
<i>Bison bonasus</i>	865	450
<i>Bos frontalis</i>	848,4	701,9
<i>Bos grunniens</i>	590,5	306
<i>Bos javanicus</i>	750	450
<i>Bos gaurus</i>	1000	510
<i>Bos indicus</i>	750	450
<i>Bubalus bubalis</i>	1200	800
<i>Bubalus depressicornis</i>	156	145
<i>Bubalus mindorensis</i>	274	260
<i>Syncerus caffer</i>	642,9	467,5

Tabla 6.14: Talla corporal de los Bovini actuales. Datos procedentes de Janis (1990) y Bro-Jørgensen (2007).

YACIMIENTO	MACHOS		HEMBRAS	
	n	Peso (Kg.)	n	Peso (Kg.)
Senèze	4	478,68	6	311,89
Saint-Vallier	3	472,04	3	356,77
Perrier-Les Etouaires	7	452,29	7	339,51
Villarroya	3	519,35	5	392,80

Tabla 6.15: Valores medios del peso estimado para los machos y las hembras considerados para cada yacimiento.

Tanto los gráficos de dispersión bivariantes como los análisis de componentes principales revelan la existencia de dos grupos de individuos bien separados en todos los elementos postcraneales, de manera similar a la separación existente entre los grupos sexuales de las especies actuales altamente dimórficas (fig. 6.3, 6.4, 6.5, 6.6 y 6.7). Estos resultados soportan la idea de que *Leptobos* tiene un patrón de dimorfismo sexual comparable al de las especie actuales.

El dimorfismo sexual en talla (*sexual size dimorphism SSD*) de *Leptobos* se ha comparado con el de los actuales Bovini, mediante el análisis de regresión lineal del peso corporal de los machos respecto al de las hembras, previamente transformados a logaritmos (fig. 6.8). Los datos de los pesos de los bóvidos actuales están recogidos en la tabla 6.14 (datos de Janis, 1990 y Bro-Jørgensen, 2007).

El peso corporal de *Leptobos* es estimó a partir de las ecuaciones de Scott's, que se basan en relaciones alométricas (Scott, 1990). En este sentido, se utilizó el diámetro transversal proximal del metacarpo (que corresponde a la medida MC2 de Scott, 1990). Se seleccionó esta variable por ser una de las mejores medidas predictoras de la talla corporal y porque se pudieron medir un número suficiente de huesos de cada yacimiento. Para la estimación del peso corporal se tuvo en cuenta el número de individuos y no el número de especímenes. Es decir, cuando se poseían datos de dos metacarpos procedentes del mismo individuo, la masa corporal para ese individuo se consideró el valor medio de los valores del peso obtenidos con cada elemento. El peso final de cada población se consideró como el valor medio de los pesos obtenidos para cada individuo (Tabla 6.15).

Polák and Frynta (2010), demostraron que el dimorfismo sexual en los Bovinae sigue la regla de Rensch's (es decir, especies de mayor tamaño tienden a mostrar un mayor ratio de la talla corporal de los machos respecto a la de las hembras, que las especies más pequeñas). Previamente estos autores, informaron acerca de la aplicabilidad de esta regla en cabras y ovejas (Polak y Frynta, 2009). Nuestros resultados, basados en las especies actuales y fósiles de los Bovinae, también apoyan estas ideas (Andrés *et al.*, 2010).

En los Bovini la regresión lineal de la masa corporal de los machos respecto a la de las hembras revela una relación alométrica positiva (con una pendiente de la línea de regresión de 1,1931, $r^2 = 0,867$ $p < 0,01$). La relación alométrica obtenida se considera que presenta una desviación significativa de la relación isométrica, ya que, la pendiente isométrica (igual a 1) se desvía del intervalo de confianza del 95% de la pendiente obtenida (Fig. 6.8). Todas las poblaciones de *Leptobos* están incluidas en el intervalo de confianza del 95% y revelan un SSD comparable al de los actuales Bovini (Fig. 6.8). Dado que los datos estimados para *Leptobos* (asumiendo que el grupo de individuos de mayor tamaño corresponde a los machos) no se desvían de esta relación alométrica podemos concluir que las diferencias de talla entre machos y hembras son las esperables para la talla que presenta *Leptobos*.

CONCLUSIONES

Según Duvernois (1990) en los yacimientos de Villarroja y Perrier-Les Etouaires habrían coexistido dos especies, *L. (Leptobos) elatus* y *L. (Smertiobos) bravardi*, dada la gran diferencia de talla entre los diferentes individuos de *Leptobos*. Sin embargo nuestros resultados muestran que estas diferencias en talla estarían explicadas por un marcado dimorfismo sexual, comparable al de otros grandes bóvidos actuales. Por lo tanto consideramos que ambas especies deberían ser sinónimas, prevaleciendo por antigüedad el nombre de *L. (Leptobos) elatus*. De este modo, los ejemplares con un esqueleto postcraneal de mayor tamaño y robustez atribuidos por Duvernois (1990) a *L. (Smertiobos) bravardi*, corresponderían en realidad a los individuos machos de *L. (Leptobos) elatus*.

Por otro lado, aparte de las diferencias sexuales en talla, se ha observado que sobre un mismo elemento anatómico se asocian caracteres morfológicos que Duvernois (1990) señaló como diagnósticos de distintas especies. Así, algunos radios, metápodos y calcáneos presentan una combinación de caracteres morfológicos diagnósticos de ambas especies (ver discusión, así como el radio figurado en la fig. 6.4 o el metacarpiano III-IV de la fig. 6.5A). Las diferencias morfológicas sexuales, son bastante claras para el radio, por lo que se señalan en la tabla 1.

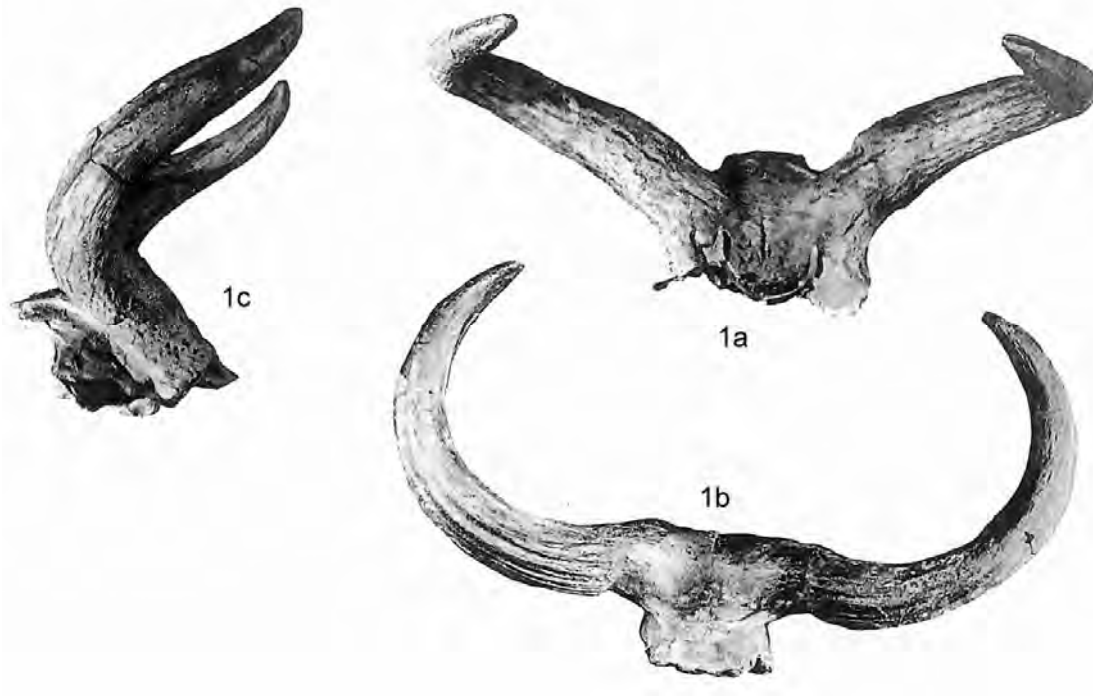


Figura 6.2: Lectotipo (IFG3295) de *L. stenometopon* de Dusino según Merla (1949) que fue figurado inicialmente por Rüttimeyer (1868,1878) como *Bos (Amphibos) etruscus*. y adscrito a *L. elatus* por Duvernois (1989, 1990). Tomado de Merla (1949).

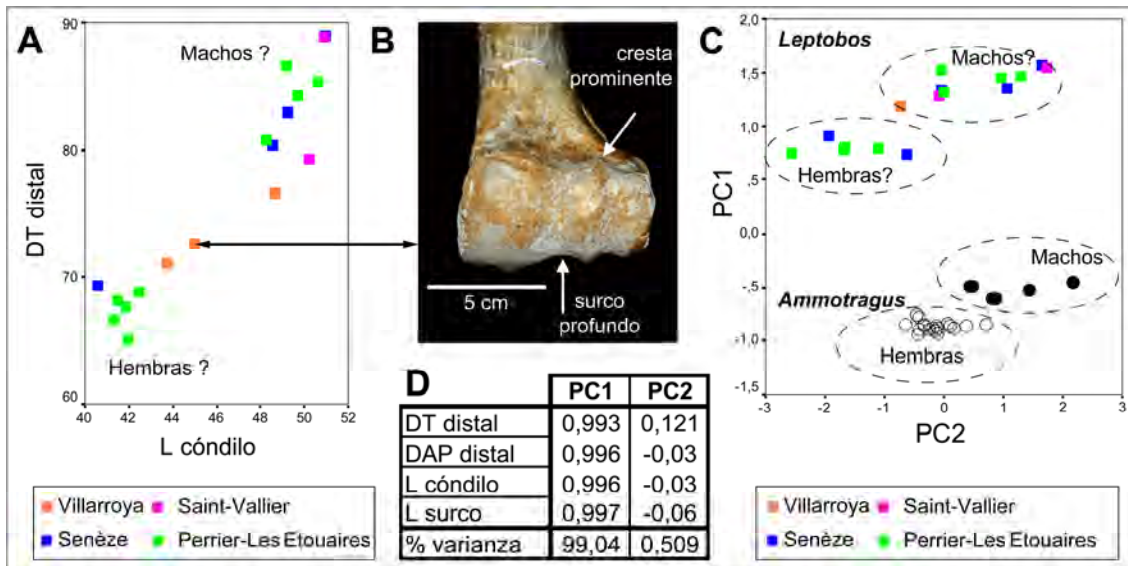


Figura 6.3: Dimorfismo sexual en el húmero. **A** Gráfico de dispersión bivalente donde se enfrenta el diámetro transversal distal del húmero y la longitud del cóndilo humeral, observándose dos grupos claramente separados. **B** Detalle de la epífisis distal del húmero VYA211 del yacimiento de Villarroya, mostrando caracteres morfológicos propios de *L. (Smertiobos) bravardi* y dimensiones correspondientes a la especie de menor talla, *L. (Leptobos) elatus*. **C** y **D** Resultados del análisis de componentes principales. **C**. Gráfico de dispersión PC1-PC2 donde se observan grupos sexuales separados en relación a PC1 y PC2 para la especie actual *Ammotragus lervia*, los grupos de talla de *Leptobos* muestran un patrón similar. **D** Cargas de las variables originales y varianza total, capturadas por PC1 y PC2.

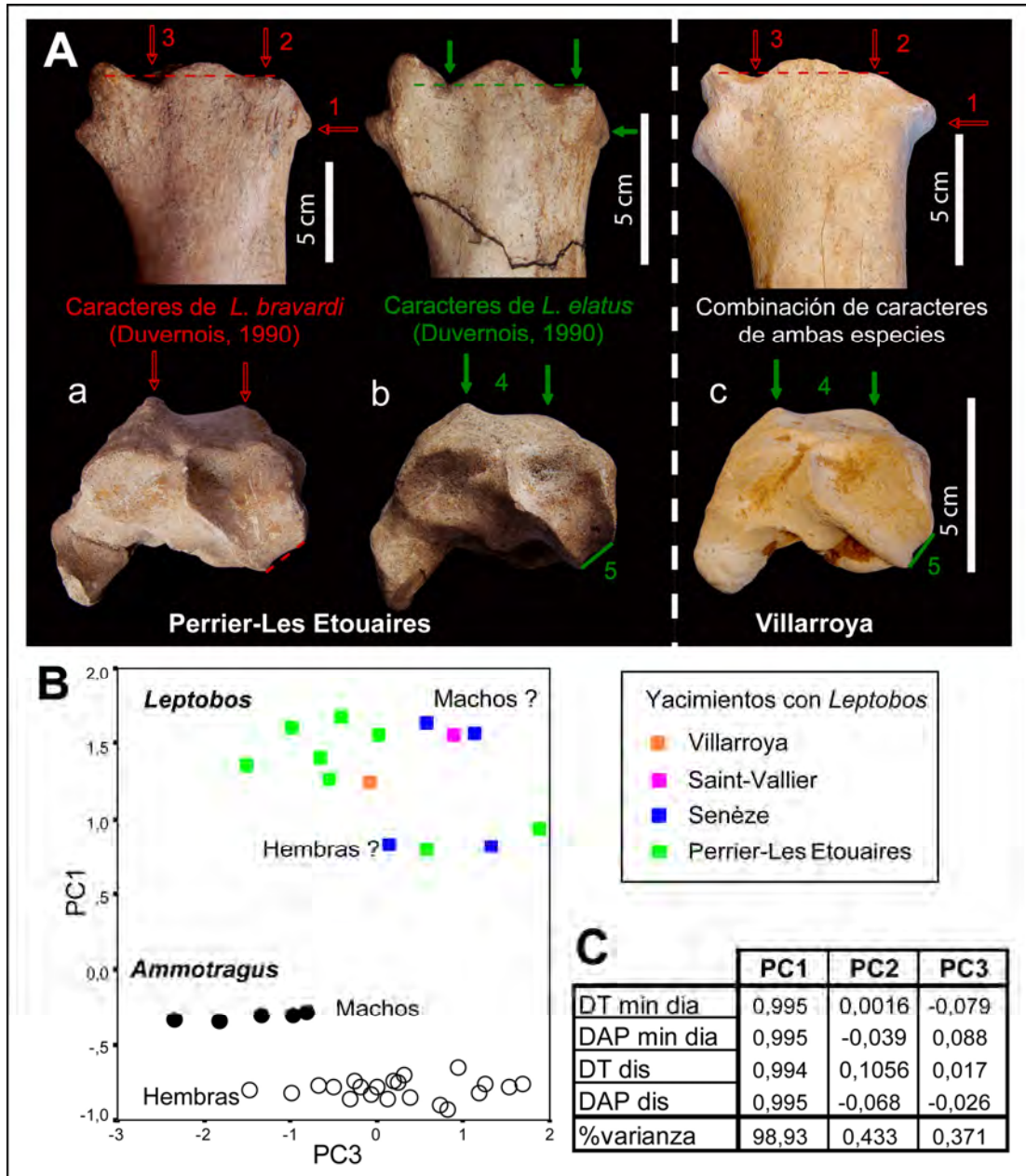


Figura 6.4: Resultados para el radio. **A** Detalle de la epífisis proximal en vista dorsal (arriba) y detalle de la epífisis distal donde se señalan los caracteres morfológicos diagnósticos. **a** ejemplar FSL211281 y **b** FSL211270 de Perrier-Les Etouaires (ambos figurados por Duvernois (1990), lámina 10, figuras 3,4,5,6). **c** ejemplar Vi856 de Villarroya, cuya epífisis proximal exhibe caracteres de *L. (Smertiobos) bravardi* (1, borde medial prominente; 2, cresta media desarrollada aproximadamente al mismo nivel que las otras crestas; 3, surco amplio entre la apófisis coronoide y la cresta media), mientras que la epífisis distal muestra caracteres de *L. (Leptobos) elatus* (4, surco dorsal para el músculo extensor radial del carpo poco profundo y con márgenes romos y 5, superficie articular para el escafoides profunda en la región dorsal y con un surco plantar estrecho y de bordes prominentes). **B** y **C**, resultados del análisis de componentes principales. **B** Gráfico de dispersión PC1/PC3, donde los grupos sexuales del actual *Ammotragus lervia* aparecen claramente separados por PC1 y los grupos de talla de *Leptobos* muestran un patrón similar. **C** Cargas de las variables originales y varianza total, capturadas por PC1, PC2 y PC3.

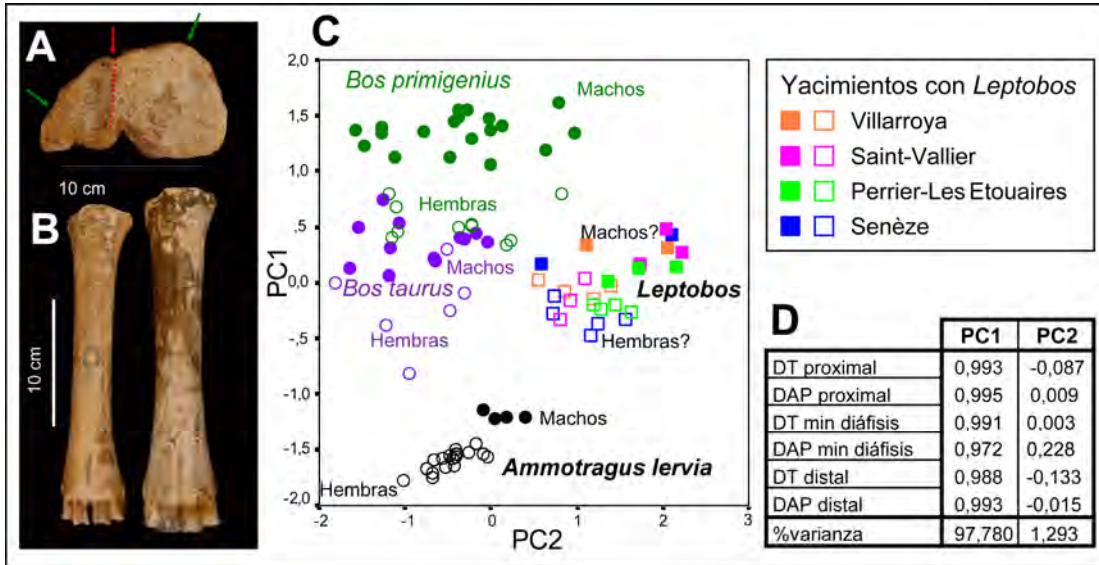


Figura 6.5: Resultados para el metacarpiano III-IV. **A** Ejemplar V023 de Villarroya que en vista proximal muestra una combinación de caracteres diagnósticos de *L. (Smertiobos) bravardi* y *L. (Leptobos) elatus*. **B**, Vista dorsal de un ejemplar de pequeña talla (supuesta hembra, PET180) y de otro de gran talla (supuesto macho PET133) de *Leptobos* de Perrier-Les Etouaires. **C** y **D**, resultados del análisis de componentes principales. **C** Gráfico de dispersión PC1/PC2. Los grupos sexuales para las especies actuales aparecen separados por PC1 y los de talla de *Leptobos* muestran un patrón similar. **D**, Cargas de las variables originales y varianza total, capturadas por PC1 y PC2. Datos métricos de *Bos primigenius* y *Bos taurus* tomados de Degerbøl y Fredskild, 1970.

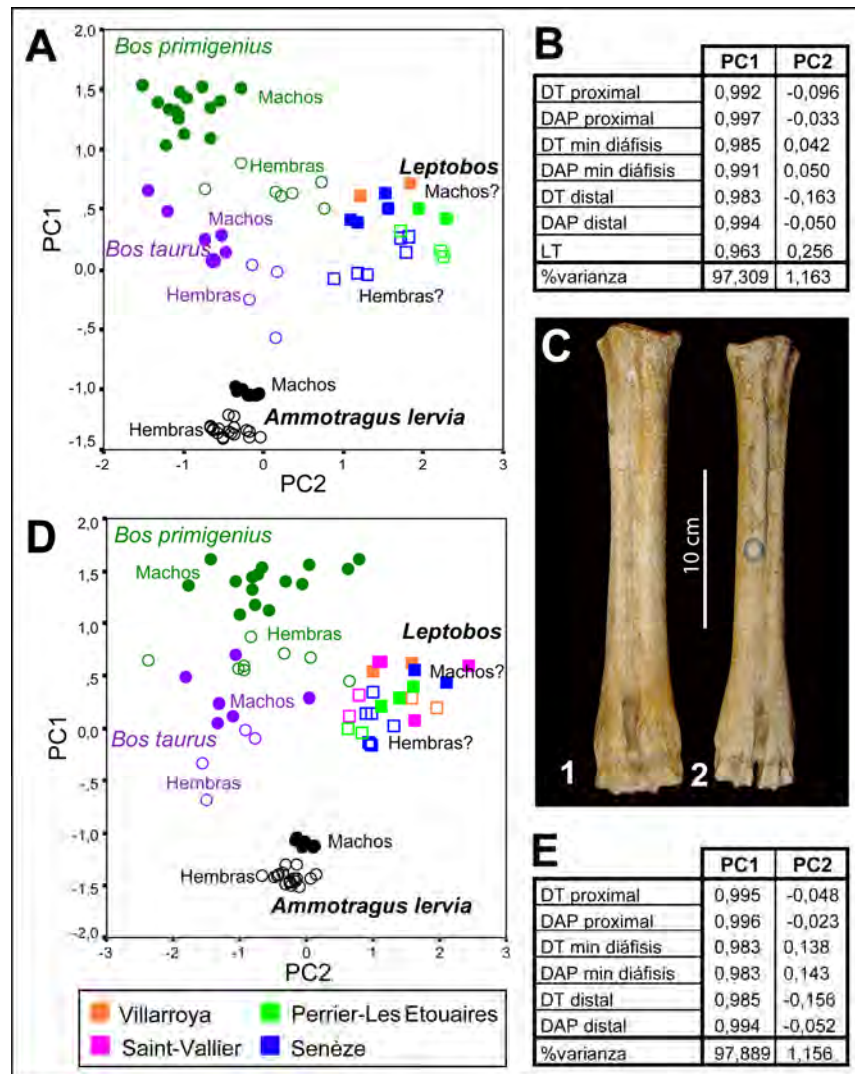


Figura 6.6: Resultados para el metatarsiano III-IV. **A**, **B**, **D** y **E** resultados de los PCA. **A** y **D**, gráficos de dispersión PC1/PC2. **B** y **E**, Cargas de las variables originales y varianza total, capturadas por PC1 y PC2 para cada análisis realizado. **C**, Vista dorsal de un ejemplar de gran talla (C1, supuesto macho, PET181) y de otro de pequeña talla (C2, supuesta hembra PET173) de *Leptobos* de Perrier-Les Etouaires. Datos métricos de *Bos primigenius* y *Bos taurus* tomados de Degerbøl y Fredskild, 1970.

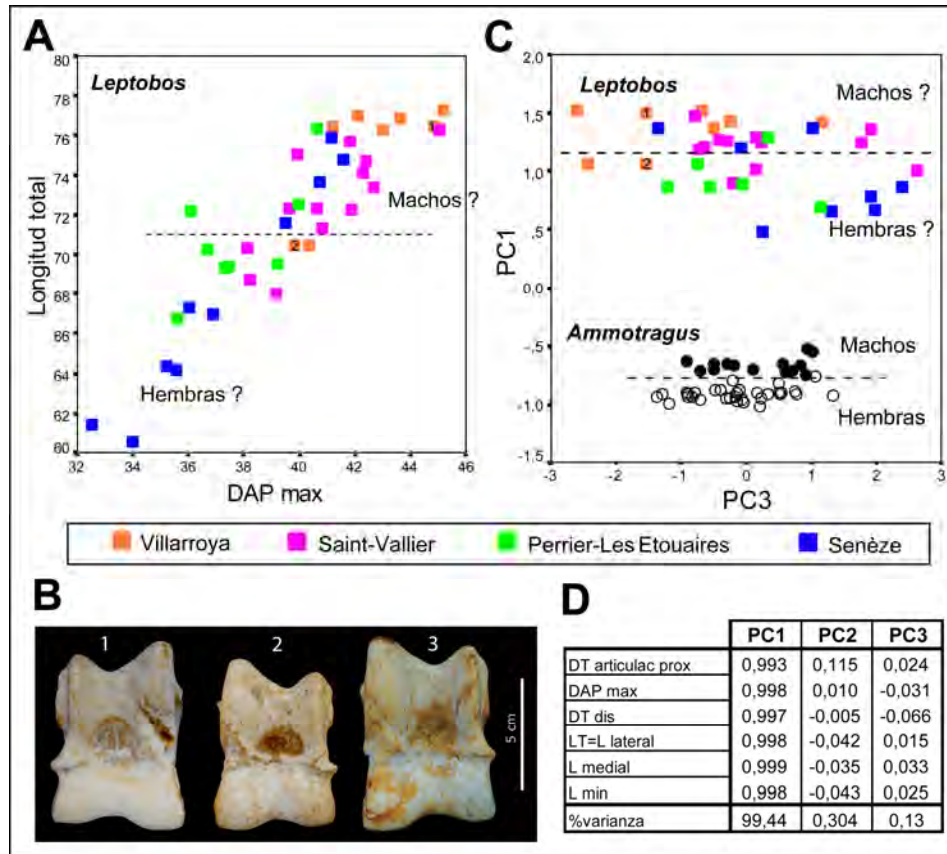


Figura 6.7: Resultados para el astrágalo. **A** Gráfico de dispersión bivalente donde se diferencian dos posibles grupos de talla con un cierto solapamiento, de manera que los grupos no son tan claros como en húmero radio o metápodos. **B**, Astrágalos de *Leptobos* de Villarroya, en vista dorsal (**B1** Vya214 y **B3** Vya215 ejemplares de mayor talla asignados a machos y **B2** Vya213, ejemplar de menor talla asignado a una hembra). **C** y **D**, resultados del PCA. **C**, Gráfico de dispersión PC1/PC3, en el que los grupos sexuales del actual *Ammotragus lervia* aparecen separados por PC1 y los grupos de *Leptobos* muestran un patrón similar. **D**, Cargas de las variables originales y varianza total, capturadas por PC1 y PC3.

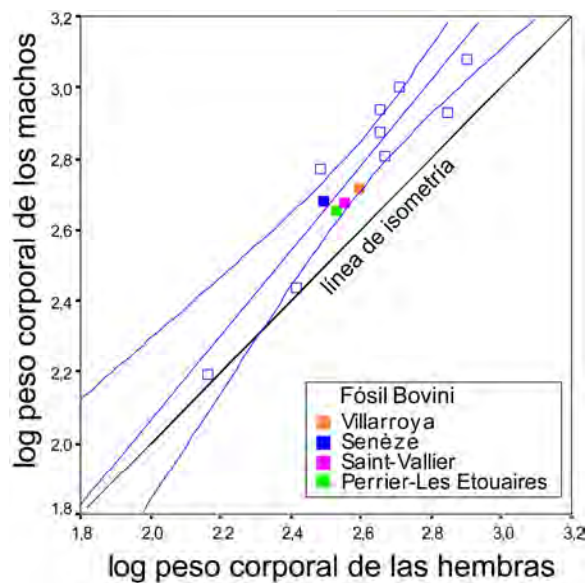


Figura 6.8: Gráfico de las relaciones alométricas estimado a partir de los valores medios del peso corporal de los machos, respecto, a los valores medios del peso corporal de las hembras, para once especies de la tribu Bovini (los pesos utilizados están recogidos en la tabla 6.14). Los datos de las especies *Leptobos* de cada yacimiento también están representados (datos en tabla 6.15). Se dibuja la línea del 95% de confianza para la relación alométrica resultante, así como la línea de isometría.

CAPÍTULO 7

**ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE
LOS ANTILOPINAE**

La subfamilia Antilopinae incluye aproximadamente 38 especies actuales que se incluyen en 15 géneros cuyo rango de talla varía desde los 1,5 kg de *Neotragus pygmaeus* (Kingdon, 1997), hasta los 75 kg en algunas especies del género *Nanger*. Ocupan hábitat muy variados, desde bosques abiertos, praderas, estepas montañosas, hasta desiertos y semi-desiertos, y muchas de las especies presentan adaptaciones fisiológicas a la aridez (Estes, 1991). Se subdivide en las tribus Antilopini (gacelas y sus parientes) y Neotragini (antílopes enanos) (Wilson y Reeder, 2005). En la actualidad los Antilopini se distribuyen por Asia y el norte y este de África, mientras que los Neotragini quedan restringidos a las regiones del centro, este y sur de África. Los Antilopini aparecen por primera vez en el registro fósil de África a finales del Mioceno Medio hace aproximadamente 14 millones de años, con el registro de *Gazella* sp. de Fort Ternan (Gentry, 1970; Shipman *et al.*, 1981; Bibi *et al.*, 2009). Los Neotragini estuvieron presentes en África, hace 8 millones de años y al parecer nunca han extendido más allá del continente (Kingdon, 1982; Vrba 1985a).

Trabajos filogenéticos previos señalan que Antilopinae es un grupo polifilético (e.j. Rebolz y Harley, 1999; Gatesy, O'Grady y Baker, 1999b; Hassanin y Douzery, 1999b; Groves y Schaller, 2000; Matthee y Davis, 2001; Kuznetsova *et al.*, 2002; Hernández-Fernández y Vrba, 2005), mientras que otros apoyan la monofilia de este clado (Groves y Schaller, 2000).

CLASIFICACION Y RELACIONES FILOGENETICAS DE LA SUBFAMILIA ANTILOPINAE

La clasificación de esta subfamilia viene siendo problemática debido en parte a la gran diversidad y en parte a la presencia de morfologías bastante sencillas y a la presencia de caracteres poco derivados. Wilson y Reeder, 2005, en "Mammal Species of the World", proponen la siguiente clasificación:

Subfamilia Antilopinae. Gray, 1821 El género tipo que da nombre es Antilope Pallas, 1766.

Tribu Antilopini Gray, 1821.

Género tipo *Antilope* Pallas, 1766

Género *Gazella* Blainville, 1816

Género *Eudorcas* Fitzinger, 1869.

Género *Nanger* Lataste, 1885.

Género *Antidorcas* Sundevall, 1847

Género *Ammodorcas* Thomas, 1891.

Género *Procapra* Hodgson, 1846

Género *Litocranius* Kohl, 1886.

Género *Saiga* Gray, 1843

Tribu Neotragini Sclater y Thomas, 1894.

Género tipo: *Neotragus* H. Smith, 1827

Género *Raphicerus* C. H. Smith, 1827

Género *Oreotragus* A. Smith, 1834

Género *Ourebia* Laurillard, 1842

Género *Madoqua* Ogilby, 1837

Género *Dorcatragus* Noack, 1894

Dentro de los Antilopini se incluyen especies de pequeña y media talla que no presentan morfologías particularmente especializadas, y algunos caracteres pueden estar también presentes en Neotragini o Aepycerini. Se caracterizan por presentar complicadas suturas interfrontal e interparietal, dientes hipsodontos sin columnas interlobulares, y un m3 a menudo con un tercer lóbulo desarrollado. El basicráneo no está muy inclinado respecto el eje facial, preservan una fosa preorbital, y en el p4 el cónido anterior y el cónido mesolingual no se fusionan (Gentry, 1990).

Los Neotragini son antílopes de pequeña talla que se caracterizan por presentar los siguientes caracteres: Núcleos óseos bastante verticales, poco divergentes, de pequeño diámetro y muy separados. Parte posterior del techo craneal a menudo curvada hacia abajo. Forámenes supraorbitarios pequeños y fosa preorbital grande. Ausencia de columnas interlobulares en los dientes. Molares inferiores con muralla lingual plana. Fosas centrales que desaparecen tempranamente con el desgaste. Molares superiores con estilos pequeños, pero rara vez verticales, y con conos entre ellos. Su pequeña talla y algunos de estos caracteres también los comparten con los Cephalophini, con los que han sido relacionados en algunos trabajos filogenéticos (Gentry, 2010).

No existe ningún estudio filogenético en el que se integren todos los representantes actuales de los Antilopinae. Si se han realizado numerosos estudios filogenéticos, en los que se incluyen algunas de las especies o de los géneros de esta subfamilia (ver fig. 7.1), aunque es complejo comparar y contrastar sus resultados. La mayoría de estos estudios están basados en datos moleculares mientras que los que se basan en caracteres morfológicos son más escasos. Estos trabajos morfológicos incluyen solo algunas taxa de los Antilopinae junto con representantes de otras subfamilias (Gentry, 1992; Vrba y Schaller, 2000; Groves y Schaller, 2000), o bien, se refieren sólo a los Antilopini (Groves, 2000) o solo a las gacelas (Groves, 1996, 1997). Actualmente, se están realizando trabajos que integran tanto datos morfológicos como moleculares (Bärman *et al.*, 2010, Bärman, en revisión). También muchos Antilopinae son incluidos en estudios más amplios sobre las relaciones filogenéticas de los rumiantes o los cetartiodáctilos (Hernández-Fernández y Vrba, 2005; Price *et al.*, 2005; Marcot, 2007; Angarson y May-Collado, 2008; Ropiquet *et al.*, 2009; Spaulding *et al.*, 2009).

Los datos de la filogenia molecular llevada a cabo por Rebholz y Harley, 1999, para la subfamilia Antilopinae muestran la monofilia de la tribu Antilopini. La monofilia de este clado es también soportada por otros datos moleculares y también morfológicos (Georgiadis *et al.*, 1990; Gentry, 1992; Matthee y Robinson, 1999). Sin embargo otros estudios señalan que la tribu Antilopini constituye un grupo parafilético (Groves, 1985; Vrba, 1985; Gatesy *et al.*, 1997).

Por otro lado las relaciones en la tribu Neotragini también son discutidas (Gentry, 1992; Matthee y Davies, 1999; Matthee y Robinson, 1999; Rebholz y Harley, 1999; Kuznetsova y Kholodova, 2003; Marcot, 2007; Agnarsson y May-Collado, 2008; Dekker *et al.*, 2009). Filogenias moleculares y morfológicas muestran que los Neotragini son parafiléticos, siendo *Neotragus* el género más primitivo (Georgiadis *et al.*, 1990; Gentry, 1992; Rebholz y Harley, 1999; Matthee y Robinson, 1999). La posición de *Oreotragus* tampoco es clara (Matthee y Robinson, 1999). Las relaciones de *O. ourebi* también son discutidas, y mientras que para algunos autores forma parte del grupo parafilético de los Antilopini (Gatesy *et al.*, 1997; Matthee y Robinson, 1999), para otros no (Rebholz y Harley, 1999; Matthee y Davies, 1999). La evaluación de las relaciones evolutivas en los antílopes enanos (Neotragini) ha sido conflictiva porque muchos caracteres morfológicos son simplesiomórficos, todos posiblemente vinculados a su pequeño tamaño (Gentry, 1992), por la ausencia de un registro fósil bien conservado (Gentry, 1978), y, por último, por la escasez de especies incluidas en los análisis previos (como los de Georgiadis *et al.*, 1990; Allard *et al.*, 1992 y Gatesy *et al.*, 1997).

Relaciones filogenéticas de los Antilopini

Tradicionalmente los géneros *Ammodorcas*, *Litocranius*, *Antilope*, *Antidorcas*, *Procapra* y *Gazella* se han incluido dentro de la tribu Antilopini. El género Saiga en cambio, se incluía en la tribu Saigini de la subfamilia Caprinae (Simpson, 1945; Bannikov *et al.*, 1967; Nowak, 1993; Groves y Shields, 1996), pero numerosos trabajos morfológicos (Gentry, 1992; Vrba y Schaller, 2000; Gatesy y Arctander, 2000) y moleculares (Hassanin *et al.* 1998a; Hassanin y Douzery 1999 a,b; Matthee y Robinson 1999, Gatesy y Arctander, 2000; Kuznetsova y Kholodova, 2002) confirman que debe ser considerado como un miembro de la tribu Antilopini. Según Kuznetsova y Kholodova, 2002 estaría estrechamente relacionado con el género *Gazella*, y no con *Procapra*, como había sugerido Groves, 2000.

Las especies de *Procapra*, que habitan Asia central y que incluso se extienden hasta Rusia durante las migraciones (es el caso de *P. gutturosa*), inicialmente fueron incluidas en el género *Gazella* como el subgénero *Procapra* (Slovak, 1953). Groves (1967), consideró *Procapra* como un género separado, en el que incluyó los subgéneros *Procapra* (para *P. picticaudata* y *P. przewalskii*) y *Prodorcas* (para *P. gutturosa*). Posteriormente, el mismo autor atribuyó a *Prodorcas* el rango de género, (Groves, 2000). Otros autores consideraron un único

género para incluir a las tres especies (Simpson, 1945; Sokolov, 1979). Los trabajos morfológicos confirmaron la monofilia de este (Groves, 2000). Los análisis combinados de datos moleculares del rRNA y caracteres morfológicos, han sugerido que *P. picticaudata* (sólo esta especie fue incluida en el análisis) pertenece a la tribu Antilopini (Gatesy *et al.*, 1997; Gatesy y Arctander, 2000). Otros autores (Tikhonov y Bischof, 1995) consideran que *Procapra* está estrechamente relacionado con el género *Gazella*. Sin embargo, los resultados de Kuznetsova y Kholodova, 2002 no apoyan esta hipótesis, y señalan que, o bien, *P. gutturosa* ocupa una posición basal en el clado de los Antilopinae, o que fue un grupo hermano de *Madoqua* (Neotragini), sugiriendo así una temprana separación del género *Procapra* de otros antílopes. Esta misma relación es la que sugiere el análisis de Marcot (2007) basado en una la supermatriz de datos moleculares. En cambio, los análisis basados en datos de Cytb de Agnarsson y May-Collado (2008) relacionan a *Procapra* con *Ourebia*.

Dentro de los bóvidos, el género *Gazella* es uno de los grupos taxonómicamente más complejos. La mayor parte de los géneros de Antilopini no presentan un gran número de especies, siendo algunos de ellos monoespecíficos. Sin embargo dentro del género *Gazella* se han incluido un gran número de especies tanto actuales como extintas (llegando a superar incluso la treintena) por lo que dentro de los bóvidos, la sistemática este género ha sido uno de las más problemáticas. Concretamente el género gacela es el más diverso de todos los géneros de bóvidos actuales con 17 especies, aunque dos de ellas han sido consideradas extintas. Las especies muestran importantes variaciones intraespecíficas en la talla y la morfología de los cuernos, la talla corporal, la coloración y el número de cromosomas (Groves y Harrison, 1967; Benirschke *et al.*, 1984; Groves, 1996).

Una de las primeras clasificaciones fue realizada por Ellerman y Morrison-Scott (1951) en la que subdividieron el género *Gazella* en tres subgéneros: *Trachelocele*, *Nanger* y *Gazella*. El primero de ellos incluye únicamente a *G. subgutturosa*, tres especies se incluyen en *Nanger* (*N. dama*, *N. soemmerringii* y *N. granti*) y el resto de las especies se incluyen en el subgénero *Gazella*. Groves, 1988 en base a rasgos morfológicos, propone 5 grupos para las gacelas: 1) que incluiría a *G. dorcas*, *G. saudiya*, *G. gazella*, *G. bilkis*, *G. arabica*, *G. spekei* y *G. bennettii*; 2) con *G. subgutturosa* y *G. leptoceros*; 3) la enigmática *G. cuvieri*; 4) *G. rufifrons*, *G. rufina* y *G. thomsonii*; 5) *N. dama*, *N. granti* y *N. soemmerringii*. Tras el trabajo de Rebholz y Harley, 1999, el subgénero *Trachelocele* quedó desechado y *G. subgutturosa* se incluyó en el subgénero *Gazella*. Groves, 2000, en base a caracteres morfológicos propone una hipótesis filogenética en la que reconoce los clados *Gazella*, *Nanger* y *Eudorcas*, los cuales se han reconocido en otras filogenias de otros autores (e. j. Rebholz y Harley, 1999; Hernández-Fernández y Vrba, 2005; Price *et al.*, 2005; Marcot, 2007; Ropiquet *et al.*, 2009).

Muchos estudios basados en datos moleculares han sugerido que el grupo de las gacelas es parafilético o polifilético (Lowestein, 1986; Rebholtz, 1993; Varsart *et al.*, 1995; Rebholz y Harley, 1999; Hernández-Fernández y Vrba, 2005; Marcot, 2007; Agnarsson y May-Collado, 2008; Decker, 2009; Ropiquet *et al.*, 2009; Robison y Ropiquet, 2011). El hecho de que el género sea parafilético está relacionado con la posición que ocupa *Antilope cervicapra*. De este modo, para algunos autores *Antilope* es colocado entre las gacelas (Groves en Vassart *et al.*, 1995, Rebholz y Harley, 1999; Agnarsson y May-Collado, 2008; Ropiquet *et al.*, 2009; Robison y Ropiquet, 2011), pero los datos cytogenéticos no son consistentes con esto (Vassart *et al.*, 1995) así como otros estudios morfológicos (Groves, 2000) o los basados en combinar múltiples conjuntos de datos o árboles (Marcot, 2007; Price *et al.*, 2005; Hernández-Fernández y Vrba, 2005).

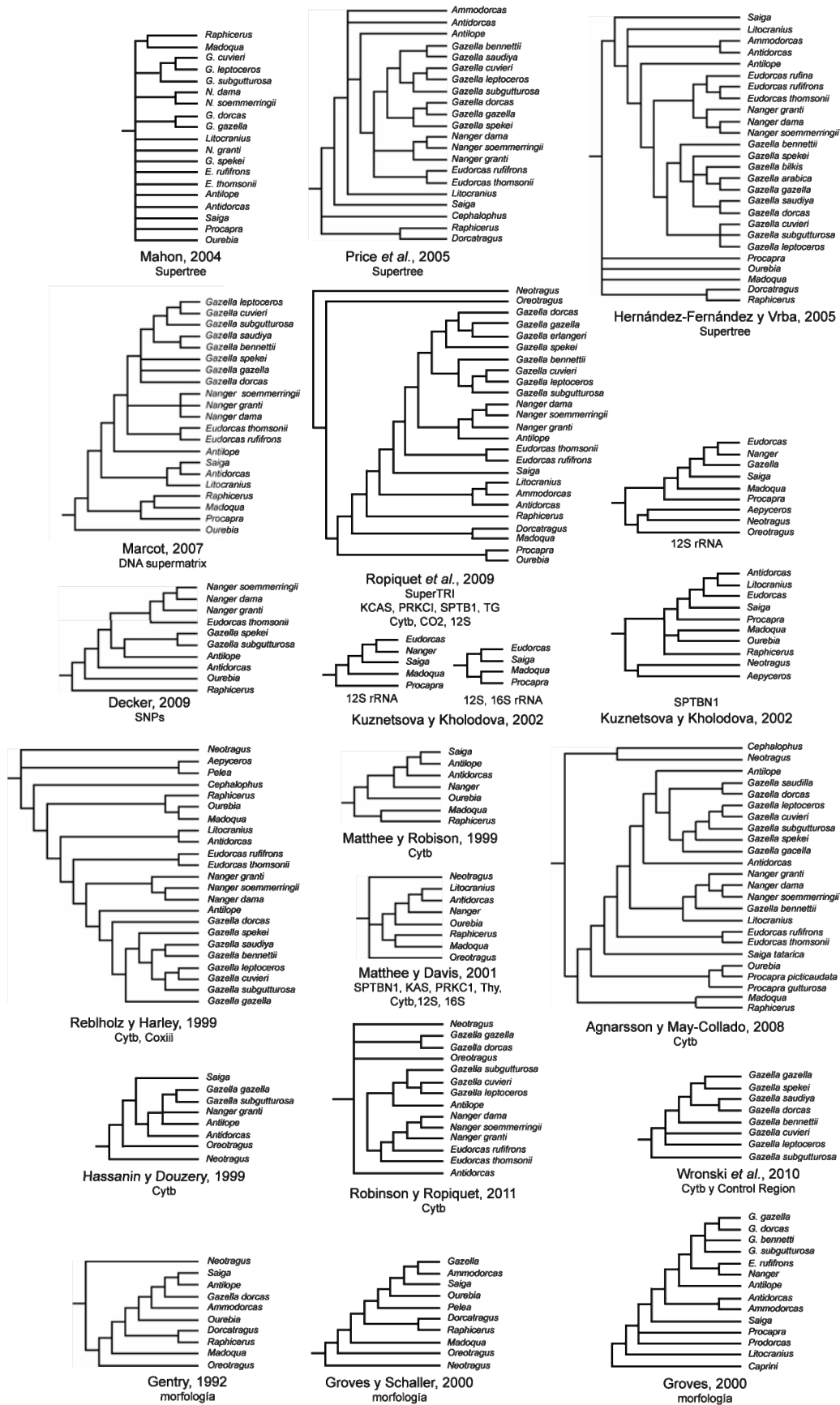


Figura 7.1: Hipótesis filogenéticas previamente establecidas para diferentes subconjuntos de Antilopinae basados en datos morfológicos, moleculares o combinados (supermatrix y supertree). Para cada árbol se señala el autor y los datos en los que se basa. Para cada árbol solo se representan las relaciones entre los Antilopinae, habiendo sido eliminadas las existentes entre otros clados.

Antecedentes de las relaciones filogenéticas de *Gazellospira*:

De los 9 géneros actuales de la tribu Antilopini (*Eudorcas*, *Nanger*, *Gazella*, *Ammodorcas*, *Antidorcas*, *Antílope*, *Litocránius*, *Saiga*, *Procapra*), tan sólo uno, *Antílope*, presenta cuernos torsionados. En el registro fósil, esta morfología de núcleos óseos torsionados, es conocida en más géneros que son incluidos dentro de la tribu Antilopini (Viret, 1961, McKenna y Bell, 1997).

Pilgrim y Hopwood (1928), reconocieron cuatro géneros de bóvidos con cuernos con torsión heterónima: *Helicotragus* Palmer, 1903, *Palaeoreas* Gaudry, 1861, *Protragelaphus* Dames, 1883, y *Prostrepsiceros* Major 1891 y además crearon un nuevo género llamado *Hemistrepsiceros*. Estos géneros pertenecen al Mioceno, pero en el Plioceno encontramos el género *Gazellospira*, que presenta el mismo tipo de torsión. El tipo de espiral (abierta, cerrada, simplemente twisted retorcida) y el desarrollo y la posición de las quillas, constituyen los caracteres principales que tradicionalmente han sido utilizados para la clasificación de los antílopes de cuernos torsionados (Kostopoulos, 2004). Sin embargo, las relaciones filogenéticas y la posición de las especies de estos géneros ha sido muy discutida. Precisamente los géneros *Antillospira* y *Spirocerus* fueron inicialmente incluidos por Teilhard y Trassaert, 1938 dentro del grupo de *Tragelaphinae*.

-*Gazellospira* Pilgrim y Schaub, 1939 de talla moderada (algo mayor que la de la actual *Nanger dama*) con núcleos óseos grandes y separados, que parten de la superficie posterior de los frontales, son divergentes entre sí y se dirigen hacia la región posterior del cráneo. En vista frontal presentan una torsión heterónima bastante suave, de la que resultan unos cuernos helicoidales con varias vueltas. De su superficie sobresale una única quilla o carena de desarrollo variable que parte en la base de la región posterior o postero-lateral del núcleo. En algunos ejemplares puede aparecer una segunda quilla que acompaña a la anterior, normalmente de desarrollo más débil. Dentición hipsodonta con molares inferiores caracterizados por el desarrollo de un fuerte pliegue caprino. Se registra en el Plio-Pleistoceno de Europa y Asia.

-*Prostrepsiceros* Major, 1891, de talla pequeña o moderada con núcleos óseos moderadamente largos, con quillas o trazas de estas y surcos longitudinales no profundos, insertados por encima de las órbitas y bastante oblicuos en vista lateral, moderadamente separados en su inserción en vista anterior y abiertamente torsionados; fosa postcornual bastante superficial o moderadamente profunda (Gentry, 1971). Frontal corto y ancho, agujeros supraorbitarios pequeños y dentición todavía casi braquiodonta (Viret, 1961). Se registraron en el Mioceno superior de Europa oriental y la especie tipo del género es *Prostrepsiceros houtumschindleri* (Rodler y Weithofer, 1890)

-*Protragelaphus* Dames, 1883, de talla moderada (mayor que la de *Prostrepsiceros*) cuyo cráneo es bajo y ancho, provisto de núcleos óseos con torsión helicoidal suave, con una

carena posterior única, suave o moderada, y su sección es casi circular. Estos se dirigen hacia atrás y a menudo son liriformes (Viret, 1961). Los dientes son bastante hipsodontos con esmalte ligeramente rugoso; pilares basales muy pequeños en los molares superiores y de pequeños a moderados en los inferiores, disminuyendo hacia posterior; pliegue caprino en los molares inferiores débil o inexistente; serie premolar corta Gentry (1971). Estas formas pertenecen al Mioceno superior de Europa oriental y la especie tipo del género es *Protragelaphus skouzesi* Dames, 1883.

-*Spirocerus* Boule y Teilhard, 1928, presenta núcleos óseos torsionados o débilmente espiralados y muy rectilíneos. El enrollamiento generalmente es débil (menos de una vuelta), pero en ocasiones se puede observar una vuelta completa. La carena anterior siempre está presente, mientras que la posterior puede estar presente o ausente. Frontal ancho y liso. Cráneo corto y series premolares reducidas. En este género las diferentes especies son clasificadas en base al número de carenas, carácter que puede ser individual o sexual (Teilhard y Trassaert, 1938). Plioceno, Asia.

-*Antilospira* Teilhard y Young, 1931, con núcleos óseos poco separados con torsión suave (raramente más de una vuelta) con un ligero enrollamiento en espiral, recorridos por surcos y bicarenados. Forámenes supraorbitales grandes y profundos. Serie premolar inferior corta y p4 con el cónido anterior y el cónido mesolabial casi fusionados en la especie tipo, *Antilospira licenti* Teilhard y Young, 1931. Plio-pleistoceno, Asia.

Las relaciones de parentesco de *Gazellospira torticornis* han sido discutidas ya desde los primeros trabajos realizados, y actualmente todavía no son claras. Así, se ha propuesto su relación con los tragelaphini (Rütimeyer, 1878; Schlosser, 1904; Dmitrieva 1977) o sugerido su afinidad con los caprini (Depéret, 1884), pero la mayor parte de los autores incluyen a *Gazellospira* dentro de la subfamilia Antilopinae, siguiendo la propuesta de Pilgrim y Schaub, 1939 (Schaub, 1943; Viret, 1961; Guérin, 1965; Geraads, 1986; Duvernois y Guérin, 1989).

Según Rütimeyer (1878) por la forma y situación de los núcleos óseos, *Gazellospira torticornis*, recordaría más a las formas de los kudus actuales (*Tragelaphus strepsiceros*) que a las formas fósiles de los géneros *Taurotragus* Wagner, 1855 y *Tragelaphus* Blainville, 1816. Además, la dentición estaría más próxima a la de este último género que a la que presentan las especies fósiles del género *Paleoreas*. En definitiva, para este autor, *Gazellospira torticornis*, estaría relacionada con las especies fósiles del género *Tragelaphus* y constituiría una forma de transición entre los *Paleoreas* Miocenos y los actuales *Tragelaphus* africanos. Schlosser (1904, p. 78) está de acuerdo con Rütimeyer (1878) pero incluye esta especie dentro de *Paleoreas*. Dmitrieva (1977) describe una nueva especie del género, *G. gromovae*, que también la clasifica dentro de los *Tragelaphinae*.

Otros autores han incluido *Gazellospira torticornis* dentro del género *Protragelaphus*, señalando la gran similitud existente con los cuernos de *Protragelaphus skouzesi* (Pilgrim y Hopwood, 1928 p.84). Sin embargo a pesar de la similitud con este género por la dominancia

de la carena posterior, Teilhard y Trassaert (1938) la incluyen dentro del género *Antilospira* del Plioceno de China. Schaub (1937) manifiesta que el antílope europeo de cuernos helicoidales tenía una relación cercana con los géneros *Spirocerus* (Boule y Teilhard 1928, p. 66, Teilhard y Piveteau 1930, p. 69, Young, 1932, p. 68) y *Antilospira* (Teilhard y Young, 1931, p. 43) del Este de Asia. Según Gentry (1971), de no ser porque *Spirocerus wongi* presenta una quilla anterior y a veces una posterior más débil, este podría verse como la forma oriental de la misma especie o subespecie que *Gazellospira torticornis*. Sin embargo, *Protragelaphus skouzesi* si tiene una quilla posterior fuerte y no una anterior, al igual que en *Gazellospira torticornis*. Según este autor, *Gazellospira* podría descender de *Protragelaphus*.

Pilgrim (1939, p.43) discutió, las similitudes del cráneo, de las extremidades y de los molares inferiores existentes entre *G. torticornis* y el actual *A. cervicapra*, mostrando que también existía una relación con los *Antilopinae*. Sin embargo para Gentry (1971), el ancestro del actual *Antilope cervicapra* podría ser *Prostepepsiceros roundicornis*, con quien mostraría mas caracteres en común que con otros bóvidos del Plioceno.

Gazellospira torticornis comparte caracteres con los Tragelaphinae, como son unos núcleos óseos con torsión heterónima, ausencia de sinus internos en los frontales o en los pedículos de los cuernos, cavidades centrales (fosetas) sin contornos complicados, molares superiores sin prominentes costillas entre los estílicos y frecuente fusión del paracónido y metacónido del p4 con el cierre del correspondiente valle (Gentry, 1978). Sin embargo no comparte, ciertos caracteres presentes en los tragelafinos como unos núcleos óseos que tienden a insertarse por detrás de las órbitas y que poseen dos o tres quillas bien definidas (anterior, posterolateral y posteromedial), fosa postcornual ausente, unas suturas interfrontal y parieto-frontal que desaparecen en individuos adultos, una dentición más bien braquiodonta, unos pilares basales en los molares pequeños o ausentes y unos molares inferiores sin pliegue caprino (Gentry, 1978). Además, la presencia de una única quilla bien desarrollada en los núcleos óseos junto con el fuerte pliegue caprino desarrollado en los molares inferiores de *Gazellospira* parece relacionar más estrechamente a este género con los antilopinos que con los tragelafinos (Garrido, 2006 y 2008).

Para poder aclarar las relaciones filogenéticas de *Gazellospira*, sería preciso realizar un análisis detallado de todos estos géneros fósiles, pero este estudio cae fuera de los objetivos de esta tesis, de manera que, nos centraremos básicamente en explorar las relaciones de *Gazellospira* con los géneros actuales *Tragelaphus* y *Antilope*.

ANALISIS DE LOS CARACTERES

La lista de caracteres se ha establecido a partir de los caracteres utilizados en los análisis previos de las relaciones filogenéticas de los Antilopinae de Gentry (1992), Groves (2000) y Bärmann (en prensa), pero igualmente se han tenido en cuenta algunos caracteres señalado en otros análisis filogenéticos de otros grupos de bóvidos o que incluyen a los bóvidos en análisis de grupos más amplios (Janis y Scott, 1987; Geraads, 1992; Groves y Schaller, 2000; Vrba y Schaller, 2000; Spaulding *et al.*, 2009; Sanchez *et al.* 2010). Además, se han especificado nuevos caracteres que se han señalado en este listado con letra negrita.

APENDICES CRANEALES

-CARACTERES RELACIONADOS CON LAS FUNDAS CÓRNEAS. Estos caracteres sólo pueden ser observados en las especies actuales, puesto que esta estructura de queratina no fosiliza.

1-Anillos: (0) ausentes; (1) anillos prominentes.

2-Crestas longitudinales entre los anillos:(0) ausentes; (1) presentes.

Corresponde al carácter 4 de Groves (2000), pero este autor da cuatro estadios: (0) ausentes; (1) muy pobres; (2) pobres; (3) claras, cuya diferenciación no es clara debido a la variabilidad interespecífica.

3-Anillos: (0) igual de prominentes en la parte posterior y anterior; (1) mucho más suaves en la parte posterior que en la anterior.

Corresponde al carácter 5 de Groves (2000), pero se considera que *Antilope* y *G. bennetii* presentan el estadio 1 en lugar del 0, y que, *Antidorcas* presenta el estadio 0 en lugar del 1.

-CARACTERES DEL NÚCLEO ÓSEO.

4- Longitud de los núcleos óseos en los machos: (0) cortos, cuando su longitud es igual o menor que la longitud total del cráneo; (1) medios, cuando su longitud es hasta 1,5 veces la longitud total del cráneo; (2) largos, cuando su longitud es mayor que 1,5 veces la longitud total del cráneo.

Para este carácter se han considerado solo los individuos machos debido a que, en algunas especies, las hembras son inermes o el núcleo óseo es más pequeño. Se corresponde con el carácter 1 de Gentry (1992).

5- Compresión de los núcleos óseos en los machos: (0) muy comprimidos, cuando el DT es < 50% del DAP; (1) moderadamente comprimidos, entre el 51-65% del DAP; (2) poco comprimidos, entre el 66-85% del DAP; (3) casi de sección circular, por encima del 86% del DAP.

Para estimar este carácter, en las especies actuales se tomaron los diámetros del núcleo óseo sin la funda córnea, justo por encima del pedículo. Este carácter integra los caracteres 2 y 3 de Gentry (1992). El carácter 2 con los estadios, (a) núcleos óseos sin comprimir o (b) con compresión mediolateral, y el carácter 3 con los estadios, (a) núcleos óseos sin comprimir o (b) con compresión anteroposterior. Se corresponde con el carácter 6 de Groves (2000), aunque se ha modificado su codificación para evitar superposición entre los intervalos y que los estadios queden mejor definidos.

Respecto a la asignación establecida por Groves (2000) se considera que *Nanger* presenta el estadio 2 en lugar del 1. Cabe señalar que estos autores atribuyen estadios o morfologías diferentes para *Ammodorcas*. De este modo, Groves (2000) señala que *Ammodorcas* presenta unos núcleos óseos con una compresión del 60%, mientras que Gentry (1992) señala que no hay compresión ni lateromedial ni anteroposterior, por lo que la sección sería casi circular. A partir de nuestros datos, *Ammodorcas* presentaría el estadio señalado por Gentry (1992).

6- Presencia de quillas en los núcleos óseos: (0) ausentes; (1) presentes.

Se corresponde con el carácter 4 de Gentry (1992), pero según nuestra observación sobre ejemplares de *Madoqua kirki*, esta especie presentaría el estadio 0 en lugar de 1.

7- Posición de los núcleos óseos en vista lateral: (0) supraorbital, cuando el centro del núcleo se sitúa sobre el margen anterior de la órbita; (1) postorbital, cuando el centro del núcleo situado completamente por detrás de la órbita.

Se corresponde con los caracteres 7 de Gentry (1992) y 54 de Groves (2000). Sin embargo este último autor propone tres estadios, (0) detrás del margen posterior de la órbita, (1) ligeramente detrás (superponiéndose al plano de la órbita) y (2) directamente sobre el plano de las órbitas. Se ha preferido utilizar la codificación de Gentry.

8- Grado de torsión del núcleo óseo: (0) sin torsión; (1) ligera torsión, no llega a dar media vuelta; (2) helicoidal, torsionado con varias vueltas a lo largo del eje longitudinal.

Para determinar los estadios en las especies actuales, se observaron los núcleos óseos sin la funda córnea. El grado de torsión es independiente del sentido de la misma.

9- Sentido de la torsión del núcleo óseo: (0) sin torsión; (1) torsión heterónima; (2) torsión homónima. La definición de estos términos se especifica en el apartado de material y métodos. Este carácter integra los caracteres 13 y 14 de Gentry (1992). A diferencia de este autor se considera que *Saiga* no presenta ningún tipo de torsión.

10- Disposición de los núcleos óseos en vista frontal: (0) divergentes, cuando forman un ángulo constante con el plano sagital; (1) ligeramente divergentes en la base y muy divergentes en el ápice; (2) paralelos o ligeramente divergentes en la base y convergentes hacia el ápice (liriformes); (3) paralelos o subparalelos.

11- Disposición de los núcleos óseos en vista lateral: (0) indinados hacia atrás; (1) verticales o casi verticales.

Se corresponde con el carácter 9 de Gentry (1992).

12- Ángulo de inserción del pedículo en los machos con el plano horizontal: (0) cuando el pedículo forma un ángulo $<45^\circ$ con relación al plano horizontal, (1) cuando esta comprendido entre 45° - 59° (2) cuando es $>60^\circ$.

Modificado del carácter 55 de Groves (2000) pero se considera que *G. subgutturosa* presenta el estadio 0 en lugar de 2 y que *G. dorcas* y las tres especies de *Nanger* presentan el estadio 1 en lugar del 2.

Para estimar los estadios se han medido los ángulos sobre fotografías y también en algunos ejemplares directamente sobre el cráneo.



13- Curvatura del núcleo óseo en vista lateral: (0) rectilíneos o apenas curvados; (1) curvados hacia delante, (2) sinusoidales, cuando inicialmente se curvan hacia atrás y luego hacia delante; (3) curvados hacia atrás.

14- Separación basal entre los núcleos óseos: (0) próximos, cuando el centro de cada pedículo está situado a menor distancia de la sutura interfrontal que del borde orbital; (1) equidistantes, cuando están situados a igual distancia; (2) separados, cuando están situados a mayor distancia.

Corresponde al carácter 10 de Gentry (1992).

15- Desarrollo de la fosa postcornual: (0) ausente o poco profunda; (1) profunda.

Se corresponde con el carácter 16 de Gentry (1992),

16- Presencia de cuernos en las hembras: (0) presentes; (1) ausentes.

Se corresponde con el carácter 15 de Gentry (1992) y el 74 de Groves (2000).

CARACTERES DE LA DENTICIÓN

-DENTICIÓN SUPERIOR. Muchos de los caracteres establecidos por Groves (2000) no son demasiado claros, por lo que sólo se han tenido en cuenta dos caracteres de este autor. El resto de los caracteres considerados para la dentición corresponden a Gentry (1992) y Bärmann (en prensa).

17- Tamaño relativo del P2: (0) no reducido; (1) muy pequeño, ovalado; (2) mínimo o, en ocasiones, ausente.

Se corresponde con el carácter 11 de Groves (2000), pero se considera que *Saiga* presenta el estadio 1 en lugar de 2.

18-Tamaño relativo del P2 y P3: (0) mucho más largos que el P4; (1) de la misma longitud o más pequeños que el P4.

Se corresponde con el carácter 3 de Bärmann (en prensa).

19- Desarrollo de los pilares de los cónidos sobre la muralla labial de los molares superiores: (0) prominentes; (1) poco prominentes.

Se corresponde con el carácter 69 de Gentry (1992) pero se considera que las especies *Ammodorcas clarkei*, *Madoqua kirki*, *Neotragus moschatus*, *Oreotragus oreotragus*, *Dorcatragus melanotis* y *Raphicerus melanotis*, presentan el estadio 1 en lugar del 0.

20- Desarrollo de los estílos sobre la muralla labial de los molares superiores: (0) bien desarrollados, prominentes; (1) menos desarrollados o no desarrollados.

Modificado del carácter 15 de Groves (2000).

21-Desarrollo del entostilo en los molares: (0) ausentes en algunos o en todos los molares, y si están presentes son pequeños; (1) siempre presentes y grandes; (2) en forma de λ , al menos, en alguno de los molares.

Se corresponde con el carácter 15 de Bärmann (en prensa).

22-Desarrollo del flanco posterior del metastilo en el M3: (0) ausente o débil; (1) moderado; (2) fuerte.

Se corresponde con el carácter 68 de Gentry (1992), pero se considera que *Antilope cervicapra* presenta el estadio 1 en lugar de 0.

23- Desarrollo del lóbulo posterior del M3: (0) igual de desarrollado que el anterior; (1) mucho más pequeño que el anterior.

Se corresponde con el carácter 21 de Bärmann (en prensa). Janis y Scott (1987) y Azanza (2000) comparan igualmente las dimensiones entre los dos lóbulos pero atendiendo al diferente tamaño del metácono con relación al protocono (y por ello concierne fundamentalmente a las diferencias en anchura entre los dos lóbulos). Aquí se tiene en consideración igualmente el diferente tamaño del metacono con relación al paracono. Por tanto atañe a las diferencias tanto en longitud como en anchura (tamaño general) entre los lóbulos.

24- Presencia de un islote central de esmalte en la conexión interlobular de los molares superiores: (0) ausente; (1) presente.

Se corresponde con el carácter 71 de Gentry (1992).

25- Reducción de la serie premolar superior: (0) no reducida, cuando la longitud de la serie premolar en relación a la serie total es igual o superior al 42%; (1) moderadamente reducida, cuando la longitud de la serie premolar es entre 35-41%; (2) muy reducida, cuando la longitud de la serie premolar es igual o menos que el 34%.

La reducción de la serie premolar en relación a la molar, es un carácter es ampliamente utilizado en la sistemática de rumiantes. Aquí utilizamos la codificación de Bärmann (en prensa) que se basa en la serie superior.

DENTICIÓN INFERIOR

26- Tamaño relativo del p2: (0) no reducido, con los elementos linguales bien desarrollados; (1) muy pequeño; (2) ausente (en ocasiones).

Se corresponde con el carácter 20 de Groves (2000) y de alguna manera también con el 58 de Gentry (1992), aunque este autor codifica dos estadios: (a) siempre presente o (b) en ocasiones ausente.

27-Cónido anterior del p3: (0) indistinguible; (1) bien separado del estilido anterior.

Modificado del carácter 60 de Gentry (1992), que integra nuestros caracteres 27 y 28.

28- Cónido anterior del p4: (0) indistinguible; (1) bien separado del estilido anterior.

Modificado del carácter 60 de Gentry (1992), que integra nuestros caracteres 27 y 28.

29- Desarrollo del surco externo en el p4: (0) siempre débil; (1) profundo, al menos en parte de los ejemplares.

Se corresponde con el carácter 62 de Gentry (1992). Este caracter ha sido utilizado también por Janis y Scott, 1997, Sánchez *et al.* (2010) y otros autores Azanza 2000, Este carácter debe ser tomado con cierta precaución puesto que existen variaciones intraespecíficas en el desarrollo del surco externo, como ocurre en *G. borbónica* y *N. moschatus*, de manera que es

necesario disponer de un número suficiente de ejemplares para codificar correctamente este carácter. Se considera que *A. cervicapra* tiene el estadio 1 en lugar del 0.

30- Desarrollo de la muralla lingual en el p4: (0) abierta tanto anterior como posteriormente; (1) anteriormente abierta, posteriormente cerrada; (2) cerrada tanto anterior como posteriormente. El grado y tipología de la molarización del p4 es un carácter ampliamente utilizado por los autores. Aquí, nos basamos en el carácter 23 de Groves (2000). Sin embargo se han agrupado sus estadios 1 (anteriormente abierta, posteriormente casi cerrada) y 2 (anteriormente abierta, posteriormente completamente cerrada), puesto que es difícil diferenciar entre casi cerrada y completamente cerrada, dado el grado de variabilidad intraespecífica. Además se cambia el estadio de *Saiga* respecto al de dicho autor, puesto que presenta la muralla lingual anteriormente abierta y no cerrada.

31- Desarrollo de los estilidos en los molares inferiores: (0) muy desarrollados; (1) poco desarrollados.

Se corresponde con el carácter 25 de Groves (2000).

32- Desarrollo del ectostilido en los molares inferiores: (0) presente en todos los molares; (1) ausente en m2-m3; (2) ausente en todos los molares.

Se corresponde con el carácter 73 de Gentry (1992), pero *R. melanotis* presentarían el estadio 2 en lugar del 1.

33- Desarrollo del pliegue caprino: (0) muy bien desarrollado; (1) muy pequeño, mejor desarrollado en la parte lingual; (2) minúsculo o ausente.

Se corresponde con el carácter 29 de Groves (2000). Gentry (1992) establece solo dos estadios para este elemento, diferenciando molares inferiores con o sin pliegue caprino. Preferimos especificar tres estadios como hace Groves (2000), ya que en algunas especies esta estructura está desarrollada en la parte lingual, aunque poco, y casi nada en la parte labial y esto no quiere decir que no exista.

34- Desarrollo del tercer lóbulo del m3: (0) ausente; (1) presente pero muy pequeño; (2) presente.

Modificado del carácter 30 de Groves (2000). La categorización de Groves (2000) no queda suficientemente clara; establece los siguientes estadios: (0) hipoconúlido bien individualizado, (1) simple y (2) simple, muy pequeño. En los rumiantes, el tercer lóbulo está constituido por el entoconúlido y el hipoconúlido. En muchos bóvidos el entoconúlido está ausente (ver carácter 36) y por ello algunos autores asocian el tercer lóbulo al hipoconúlido. En nuestro carácter, tomamos en cuenta la dimensión general del tercer lóbulo independientemente de si está constituido por dos o por una sola cúspide. Además, en *M. salthiana* el m3 carece de tercer lóbulo, por ello en nuestra codificación hemos incluido el estadio ausente.

35- Disposición del tercer lóbulo del m3: (0) con la pared lingual en línea con el metacónido y el entocónido; (1) desplazado labialmente.

Modificado del carácter 76 de Gentry (1992), pero *Ourebia* presenta el estadio 1 en lugar de 0.

36- Desarrollo del entoconúlido en el tercer lóbulo del m3: (0) ausente; (1) presente, de manera que se desarrolla una foseta o cavidad central que se preserva hasta mitad o final del desgaste.

Modificado del carácter 77 de Gentry (1992), pero *N. moschatus* y *R. melanotis* presentarían el estadio 0 en lugar del 1.

37- Grado de hipsodoncia medido en el m3: (0) braquiodonto ($IH < 1,5$); (1) mesodonto ($1,5 < IH < 3$); (2) corona alta, hipsodonto ($IH > 3$).

Gentry (1992) codifica este carácter en dos estadios: corona baja y corona alta, pero esta codificación es relativa. Por ello y de acuerdo con Bärmann (en prensa), se consideran las categorías habituales en ungulados para designar las diferencias en la altura de la corona de los diente yugales. Para su delimitación se utiliza el índice de hipsodoncia (IH) definido por Janis (1988) como el cociente entre la altura y la anchura del m3 sin desgastar.

CARACTERES DEL ESQUELETO ORBITO-FACIAL

38- Tamaño de la región facial en relación al cráneo: (0) corta, cuando la longitud del cráneo por delante de las órbitas no supera la mitad de la longitud total del cráneo; (1) larga, si supera la mitad de la longitud total del cráneo.

39- Dimensión antero-posterior del premaxilar: (0) muy corta, si el borde posterior del premaxilar termina justo detrás del agujero incisivo; (1) corta, si termina en la mitad distal del diastema, no llegando a los premolares; (2) intermedia, cuando se extiende hasta el P3; (3) larga, si se extiende hasta el borde posterior del P4; (4) muy largo, cuando llega a extenderse hasta los molares.

Se corresponde con el carácter 32 de Bärmann (en prensa).

40- Contacto premaxilar-nasal: (0) Contacto neto entre la rama ascendente del premaxilar con el nasal; (1) apenas hace contacto; (2) no llega a contactar con el nasal.

Modificado del carácter 57 de Groves (2000). Se han agrupado sus estadios 0 y 1, puesto que es difícil diferenciar entre contacto largo y corto. El estadio en *Ammodorcas* se cambian de 0 a 1, en *Antidorcas* de 1 a 0 y en *Nanger* de 2 a 0.

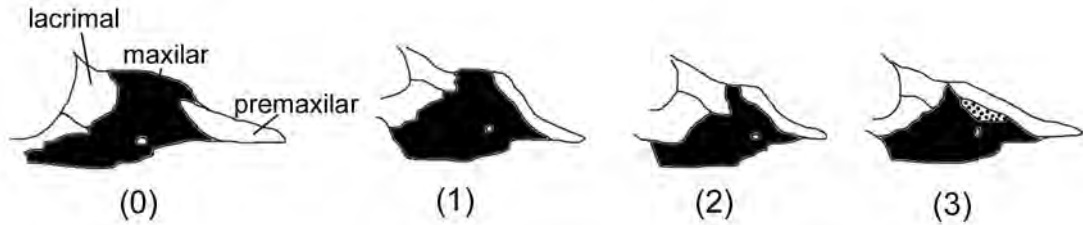
Este carácter se corresponde igualmente con el 37 de Gentry (1992), sin embargo sólo codifica dos estadios: (a) contacto o (b) no contacto.

41- Ventana entre premaxilar y maxilar: (0) ausente; (1) presente.

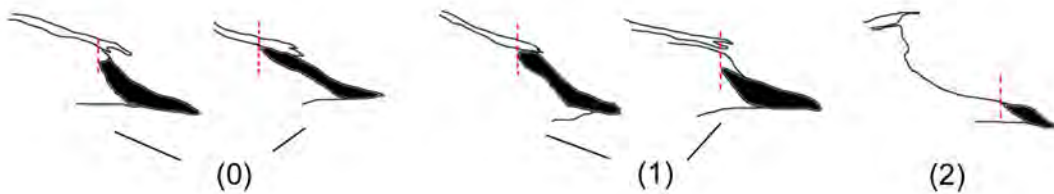
Ver dibujo del carácter 42, donde esta ventana se señala con un punteado en el estadio 3.

Se corresponde con el carácter 46 de Bärmann (en prensa), quien describe la existencia de una ventana entre el maxilar y premaxilar en *Neotragus* y *Aepycerus*.

42- Desarrollo del maxilar entre el lacrimal y el premaxilar: (0) maxilar muy desarrollado; (1) maxilar poco desarrollado; (2) muy poco desarrollado el lacrimal y el premaxilar casi llegan a contactar; (3) maxilar no desarrollado existiendo contacto entre el lacrimal y el premaxilar.



43- Desarrollo anterior del nasal: (0) muy desarrollado, extendiéndose ampliamente por delante del borde posterior del premaxilar; (1) intermedio; si llega al borde posterior o lo sobrepasa solo ligeramente; (2) poco desarrollado; si queda muy por detrás del premaxilar.



44- Morfología general del nasal (se tiene en cuenta la anchura total): (0) muy largo y estrecho, cuando su longitud es más del doble que su anchura, incluso puede llegar a ser el triple; (1) largo y estrecho, si la longitud es entorno a dos veces la anchura; (2) corto y ancho, la longitud puede ser igual o menor que la anchura.

(0)

(1)

(2)

45- Desarrollo de las puntas nasales mediales: (0) muy largas; (1) largas; (2) cortas, de longitud similar a las laterales; (3) muy cortas.

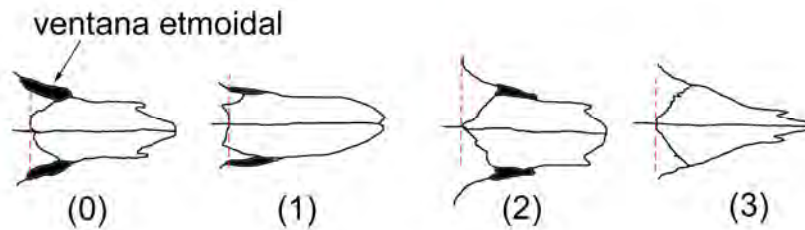
Se corresponde con el carácter 39 de Groves (2000), pero se ha modificado el estadio 3 que le autor denominó como puntas nasales mediales más cortas que las. Además se cambia a *G. dorcas* y *G. subguturosa* del estadio 3 al 2.

46- Desarrollo de las puntas laterales del nasal: (0) ausentes; (1) muy cortas; (2) largas.

Se corresponde con el carácter 40 de Groves (2000) y con el 36 de Gentry (1992), aunque este último lo codifica como: (a) presentes o (b) ausentes. Se cambia *Antilope* y *Nanger* del estadio 2 a 1, respecto a lo que señala Groves (2000).

47- Disposición del borde lateral del nasal con relación al plano sagital: (0) paralelo o subparalelo; (1) ligeramente convergente hacia delante; (2) muy convergente hacia delante.

48- Desarrollo longitudinal de la ventana etmoidal: (0) muy extendida hacia atrás entre la sutura nasal-interfrontal; (1) poco extendida; (2) no extendida o muy poco desarrollada o (3) ausente. La presencia y desarrollo de la ventana etmoidal es un carácter recurrentemente utilizado en la filogenia de los distintos grupos de rumiantes. La codificación que se utiliza aquí se corresponde con el carácter 36 de Groves (2000), pero se añade un estadio más.

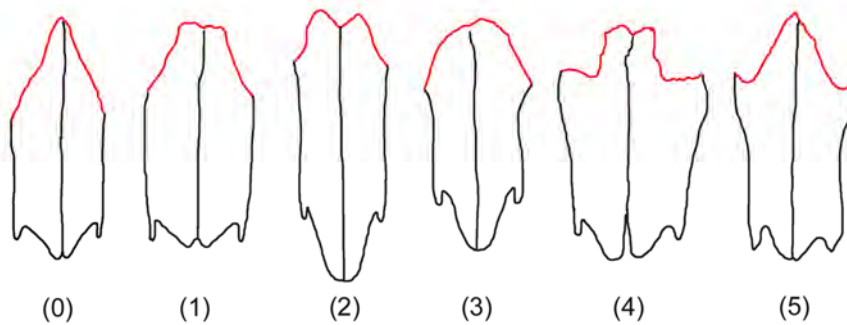


Sin embargo, la ventana etmoidal puede presentar una importante variabilidad, en los bóvidos, en función de la edad o la distribución geográfica. Así Heintz (1962), señaló que la ventana etmoidal desaparece en los individuos seniles en *Oreotragus oreotragus* y según Couturier (1983) en *Rupicapra rupicapra* la ventana etmoidal se obtura en relación de la distribución geográfica de los individuos.

49- Contacto entre el nasal y el maxilar: (0) no existe contacto; (1) existe contacto.

50- Morfología de la sutura naso-frontal: (0) triangular con suturas rectas; (1) trapezoidal; (2) forma de W invertida; (3) semicircular (4) trapezoidal con flancos laterales; (5) triangular con alas/flancos laterales

Se corresponde con el carácter 37 de Groves (2000), para el que estableció solo 4 estadios.



51- Contacto entre el nasal y el lacrimal: (0) no llegan a contactar; (1) en contacto.

52- Desarrollo de la fosa preorbital o lacrimal: (0) ausente; (1) presente; (2) presente y muy profunda con un borde dorsal muy marcado.

La presencia y desarrollo de la fosa preorbital es un carácter recurrentemente utilizado en la filogenia de rumiantes y otros grupos de herbívoros. Se trata de una profunda depresión en la parte facial del lacrimal donde se alojan las glándulas suborbitales cuyo desarrollo está relacionado con el comportamiento social, que está presente también en los Cervidae, Jirafidae y en otros grupos de artiodáctilos como los Oreodontos (Janis y Scott, 1987; Azanza, 2000). La codificación que se utiliza aquí se corresponde con el carácter 40 de Bärmann (en prensa).

53- Foramen infraorbitario: (0) simple; (1) compuesto.

54- Posición del foramen infraorbitario: (0) ubicado por delante o encima del P2; (1) ubicado por encima del P3; (2) ubicado por encima del P4.

Se corresponde con el carácter 60 de Groves (2000), pero se cambia de estadio a *G. rufifrons*, *Antidorcas* y *Antilope*.

55- Desarrollo de la tuberosidad maxilar: (0) poco marcada o inexistente; (1) marcada, puede estar limitada por dos crestas prominentes.

Se corresponde con el carácter 32 de Gentry (1992), pero este autor señala un estadio intermedio, en nuestra opinión difícil de reconocer.

56- Desarrollo del maxilar por debajo de la órbita: (0) muy desarrollado; (1) intermedio; (2) poco desarrollado.

57- Posición de la órbita con relación a la serie dental: (0) Si el margen posterior del M3 está situado a nivel del centro de la órbita; (1) si está situado a nivel del margen anterior de la órbita. Se corresponde con el carácter 28 de Gentry y con el 58 de Groves (2000). Se cambia, respecto a este último autor, el estadio de *G. subguturosa* y *G. benetti* de 1 a 0.

58- Desarrollo del arco zigomático por debajo de la órbita: (0) no desarrollado; (1) moderadamente desarrollado; (2) muy desarrollado.

Se corresponde con el carácter 26 de Gentry (1992).

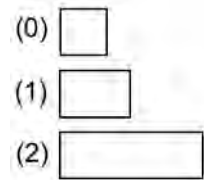
59- Desarrollo del borde dorsal orbital: (0) muy estrecho; (1) ancho; (2) muy ancho.

Se corresponde con el carácter 17 de Gentry (1992), pero dicho autor solo diferencia dos estadios.

CARACTERES DEL BASICRANEO Y OTROS CARACTERES DEL CRÁNEO EN VISTA VENTRAL

60- Morfología del basioccipital en los machos: (0) corto y ancho, la morfología es cuadrada o triangular; (1) más alargado, la morfología no es cuadrada; (2) largo y estrecho, la morfología es rectangular.

Se corresponde con el carácter 41 de Groves (2000) pero se cambia *N. granti* del estadio 1 al 2, *G. dorcas* y *G. bennetti* del 2 al 1 y *G. subgutturosa* del 2 al 0.



61- Morfología del canal entre las tuberosidades anteriores en los machos: (0) ancho, liso; (1) estrecho.

Se corresponde con el carácter 43 de Groves (2000).

62- Desarrollo de las tuberosidades posteriores del basioccipital en los machos: (0) bajas; (1) voluminosas y grandes.

Se corresponde con el carácter 44 de Groves (2000), pero se cambia a *Litocranius* del estadio 1 al 0.

63- Desarrollo de las tuberosidades anteriores del basioccipital en los machos: (0) débiles, poco prominentes; (1) fuertes, muy prominentes.

Se corresponde con el carácter 46 de Gentry (1992). Groves (2000), diferencia más estadios para este carácter, pero para muchas de las especies es difícil determinar en que estadio se encontrarían, por lo que preferimos utilizar el del primer autor.

64- Desarrollo de crestas longitudinales entre las tuberosidades anteriores y posteriores en los machos: (0) no existen o casi no se diferencian; (1) están presentes, pero débiles; (2) están muy desarrolladas.

Se corresponde con el carácter 45 de Groves (2000), pero se añade un nuevo estadio y se cambia *Nanger*, *E. rufifrons* y *Antilope* del estadio 0 al 1 y *G. subgutturosa* del 1 al 0.

Para Gentry (1992) este es el carácter 47, pero solo diferencia dos estadios (a) presencia de crestas fuertes o (b) ausencia.

65- Observación del foramen postglenoideo en vista dorsal: (0) visible; (1) no visible.

La presencia y morfología del foramen postglenoideo es un carácter recurrentemente utilizado en la filogenia de mamíferos, ya que es uno de los dos principales forámenes que permiten el drenaje sanguíneo de la cavidad craneal. La codificación que se utiliza aquí se corresponde

con el carácter 51 de Bärmann (en prensa). Para Gentry (1992) este es el carácter 48 pero el lo clasifica en (a) ausente o pequeño, (b) presente, en ocasiones grande.

66- Presencia y morfología del proceso postglenoideo y fosa glenoidea: (0) ausente; (1) presente, en el lado posteromedial de la fosa glenoidea; (2) presente y muy alto y ancho.

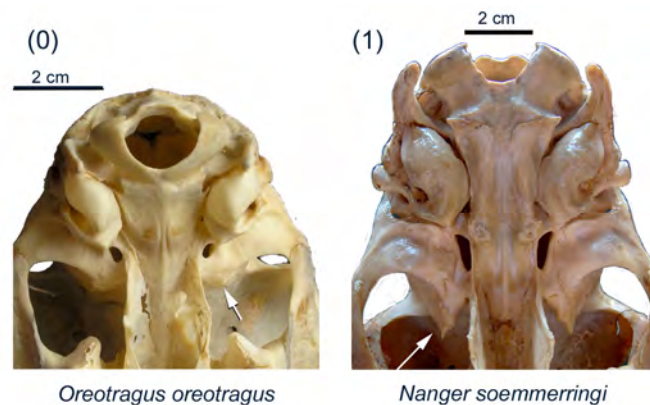
La codificación que se utiliza aquí se corresponde con el carácter 52 de Bärmann (en prensa).

67- Talla y forma del foramen oval: (0) muy pequeño, redondeado; (1) relativamente grande, ovalado.

Corresponde al carácter 49 de Gentry (1992) pero este diferencia tres estadios: (a) pequeño, (b) intermedio o (c) grande. Dada la dificultad en diferenciar el estadio intermedio, hemos seguido la codificación del carácter 65 de Bärmann (en prensa).

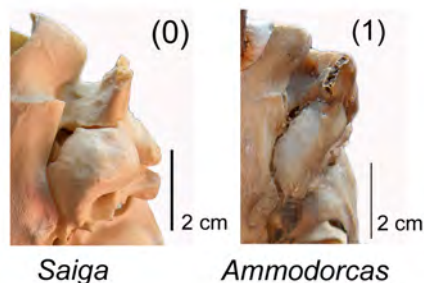
68- Desarrollo del proceso del alisphenoide (situado por delante del foramen oval): (0) poco desarrollado u ausente; (1) bien desarrollado, muy prominente.

Corresponde al carácter 64 de Bärmann (en prensa).



69- Morfología de la bulla timpánica: (0) no alargada, casi esférica, o, algo alargada pero muy inflada; (1) más alargada, comprimida lateromedialmente.

Modificado del carácter 46 de Groves (2000).

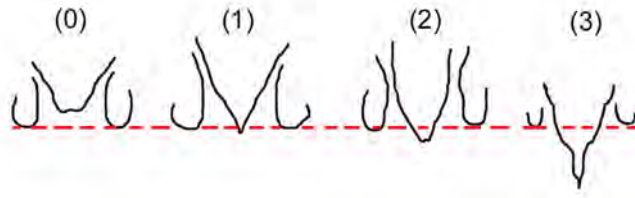


70- Extensión de la indentación postpalatal medial: (0) por detrás del M3/ o no mucho más posterior; (1) hasta la mitad del M3/; (2) próximo al nivel anterior del M3/

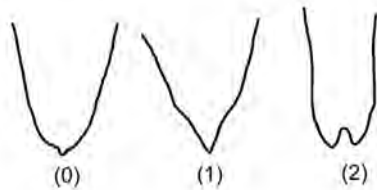
Se corresponde con el carácter 48 de Groves (2000) pero se cambia *G. rufifrons*, *G. dorcas* y *G. beneti* de 0 a 1, *Litocranius* de 2 a 1 y *Antidorcas* de 2 a 0

71- Posición de la indentación postpalatal medial respecto a las laterales: (0) cuando la indentación medial queda claramente por detrás de las laterales; (1) al mismo nivel o ligeramente por detrás o por delante; (2) claramente por delante; (3) muy por delante.

Se corresponde con el carácter 43 de Gentry (1992) que lo divide en tres estadios: (a) posterior, (b) ligeramente anterior o (c) muy anterior.



72- Forma de la indentación medial postpalatal: (0) redondeada, desde parabólica a forma de U; (1) apuntada, en forma de V; (2) en forma de W. Bärmann (en prensa).



73- Separación de las crestas palatales anteriores a las series dentales: (0) muy próximas, en ocasiones en contacto; (1) separadas.

Se corresponde con el carácter 38 de Gentry (1992), pero se cambia de estadio a *Raphicerus* para el que se considera que presenta el estadio 0.

74- Posición del foramen palatino en relación a la sutura palato-maxilar: (0) en la sutura, o en el palatal y conectado mediante una fisura con la sutura; (1) claramente en el palatal sin conexión alguna con la sutura.

Se corresponde con el carácter 54 de Bärmann (en prensa).

75- Posición del foramen palatino en relación a la serie dental: (0) situado a nivel del contacto M1/M2 o a nivel del M2; (1) a nivel del contacto M2/M3 o posterior a este.

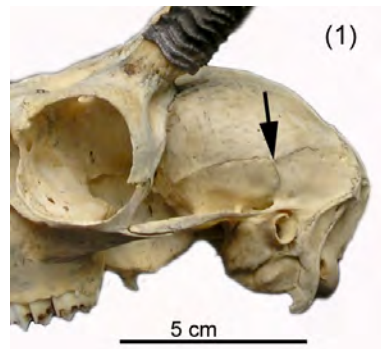
Se corresponde con el carácter 55 de Bärmann (en prensa).

76- Presencia de un pequeño proceso escamoso encima de la abertura del canal ectotimpánico: (0) ausente; (1) presente.

Se corresponde con el carácter 49 de Bärmann (en prensa).

77- Presencia de una sutura adicional en el escamoso por encima del meato auditivo externo, perpendicular a la fisura del escamoso y del parietal: (0) ausente; (1) presente.

Se corresponde con el carácter 50 de Bärmann (en prensa).



Ourebia ouribi

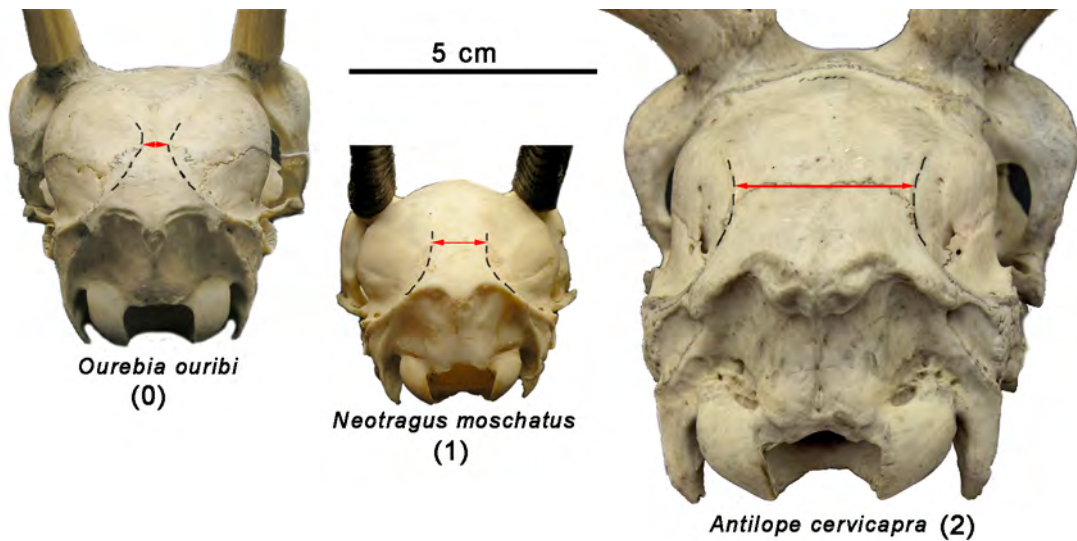
OTROS CARACTERES DEL CRÁNEO

78- Perfil craneal (en vista lateral): (0) muy corto y alto; (1) intermedio; (2) largo y bajo

Se ha modificado del carácter 51 de Groves (2000) en el que se diferenciaban 4 estadios en lugar de 3.

79- Separación entre las crestas temporales: (0) posteriormente próximas; (1) separadas; (2) muy separadas.

Se corresponde con el carácter 25 de Gentry (1992).



TAXONES/CARACTERES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40					
<i>Amodorcas clarkiei</i>	1	0	1	1	3	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	
<i>Antidorcas marsupialis</i>	1	1	0	1	3	0	0	1	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0	0	2	0	2	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	0	1	2	1	3	0	
<i>Antilope cervicapra</i>	1	0	0	2	3	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	2	1	0	0	1	0	0	1	2	0	2	1	0	2	0	2	0	0		
<i>Dorcotragus megalotis</i>	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	2	0	2	0	4	?		
<i>E. rufifrons</i>	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	2	0	1	2	0	1	2	0	3	0	
<i>E. thomsonii</i>	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	2	0	1	2	0	1	2	0	3	0	
<i>G. bennetti</i>	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	2	0	0	2	0	2	0	2	0		
<i>G. cuvieri</i>	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	3	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	2	0	0	1	2	0	0	2	0	2	0	
<i>G. dorcas</i>	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	2	0	1	2	0	1	2	0	2	0		
<i>G. gazella</i>	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	2	1	2	0	1	2	0	2	0	?		
<i>G. leptoceros</i>	1	0	0	1	?	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	2	1	2	0	1	2	0	2	0	?		
<i>G. spekei</i>	1	?	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	2	0	1	2	0	1	2	0	2	1		
<i>G. subgutturosa</i>	1	0	0	1	3	0	0	0	1	2	0	0	3	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	2	0	1	2	0	1	2	0	3	0		
<i>Litocranius walleri</i>	1	1	0	0	1	2	0	0	1	0	2	0	2	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	2	1	2	2	1	1	0	0	1	2		
<i>Madoqua guentheri</i>	1	1	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Madoqua kirki</i>	1	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Madoqua saltiana philipsi</i>	1	1	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>N. dama</i>	1	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	3	0	
<i>N. granti</i>	1	0	0	2	2	0	0	0	1	1	0	2	3	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	3	0
<i>N. soemmerringii</i>	1	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	3	0
<i>Neotragus moschatus</i>	1	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Neotragus batesi</i>	0	0	?	0	3	0	0	0	1	?	0	0	2	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0	1	2	0	1	2	0	2	0
<i>Oreotragus oreotragus</i>	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ourebia ourebi</i>	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Procopra gutturosa</i>	1	0	0	1	3	0	0	0	1	1	0	0	3	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Procopra pitecaudata</i>	1	0	0	1	3	0	0	0	1	1	0	2	3	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Raphicerus campestris</i>	0	0	?	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	2	?	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raphicerus melanotis</i>	0	0	?	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	2	?	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raphicerus sharpei</i>	1	0	0	1	3	0	0	0	1	2	0	1	0	2	?	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saiga tatarica</i>	1	0	0	1	3	0	0	0	1	2	0	1	0	2	?	1	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tragelaphus scriptus</i>	0	0	?	?	2	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Homiodorcas tugeniensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>G. borbonica</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>G. lydekkeri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>G. dorcadoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>G. capricornis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>G. soriae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>G. batarra</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>G. deperdita</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Gazellospira toricornis (LPV)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Gazellospira toricornis (VYA)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Gazellospira toricornis hispanica (F-P1)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Gazellospira toricornis (SEN)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tabla 7.6: Matriz de caracteres (1-40) para 43 taxones, los 31 primeros son especies actuales y los otros 12 corresponden a especies extintas.

TAXONES/CARACTERES	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79				
<i>Amodorcas clarki</i>	0	0	0	1	0	2	1	0	1	3	0	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	2		
<i>Antidorcas marsupialis</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2			
<i>Antilope cervicapra</i>	0	1	1	3	1	0	0	1	5	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	2			
<i>Dorcotragus megalotis</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>E. rufifrons</i>	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	0	2			
<i>E. thomsonii</i>	0	2	1	1	2	2	1	2	0	4	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	2			
<i>G. bennetti</i>	0	1	1	1	2	2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	0	0	0	2			
<i>G. cuvieri</i>	0	2	1	1	3	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	2			
<i>G. dorcas</i>	0	1	1	1	2	2	?	?	1	3	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>G. gazella</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>G. leptoceros</i>	0	1	1	1	3	1	0	2	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>G. spekei</i>	0	1	1	2	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2			
<i>G. subgutturosa</i>	0	2	1	1	2	2	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2			
<i>Litocranius walleri</i>	0	0	1	1	0	2	0	0	3	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	2	1	0	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2			
<i>Madoqua guentheri</i>	0	3	1	2	2	1	1	0	1	2	1	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	
<i>Madoqua kirkii</i>	0	3	1	2	1	1	0	1	1	?	1	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Madoqua saltiana philipsi</i>	0	3	1	2	3	2	1	0	1	0	1	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>N. dama</i>	0	2	1	1	3	1	0	1	0	3	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	
<i>N. granti</i>	0	2	1	1	3	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	
<i>N. soemmerringii</i>	0	2	1	1	3	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	
<i>Neotragus moschatus</i>	1	3	0	1	1	1	2	2	1	5	1	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Neotragus batesi</i>	1	3	0	1	1	1	2	3	1	0&3	1	2	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Oreotragus oreotragus</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	1	3	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ourebia ourebi</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2&30&1	2	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Procapra gutturosa</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	
<i>Procapra picticaudata</i>	0	2	0	1	0	0	2	1	0	2	0	0	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Raphicerus campestris</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	1	3	0	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Raphicerus melanotis</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Raphicerus sharpei</i>	?	1	0	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Saiga tatarica</i>	0	0	2	2	0	1	2	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Tragelaphus scriptus</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	1	2	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Homotodorcas tugenum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>G. borbonica</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>G. lydekkeri</i>	0	1	0	0	1	0	1	2	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>G. dorcadoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>G. capricornis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>G. soriae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>G. baturrea</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>G. deperdita</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Gazellospira toricornis (LPV)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Gazellospira toricornis (VYA)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Gazellospira toricornis hispanica (F-P1)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Gazellospira toricornis (SEN)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		

Tabla 7.2: Matriz de caracteres (41-79) para 43 taxones, los 31 primeros son especies actuales y los otros 12 corresponden a especies extintas.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Los objetivos de este análisis pretenden explorar la monofilia o parafilia de la tribu Antilopini y del género *Gazella*, establecer la validez o invalidez de los subgéneros o géneros *Nanger* y *Eudorcas*. Así como esclarecer la posición de las gacelas miocenas y pliocenas. También se pretende explorar la posición del género *Antilope*, para intentar esclarecer su relación con las gacelas y su afinidad con *Gazellospira torticornis*.

Para realizar estos análisis se ha construido una matriz con 31 especies actuales y 8 especies fósiles junto con 4 poblaciones de *Gazellospira* (Villarroya, Senèze, Fonelas P- 1 y La Puebla de Valverde), para las cuales se han codificado 79 caracteres (tablas 7.6 y 7.2). La mayor parte de los caracteres son multiestadio y algunos de ellos han sido considerados ordenados (4, 5, 8, 9, 12, 14, 25, 33, 39, 40, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 54, 56, 58, 59, 60, 64, 70, 78), otros irreversibles normales (17, 26, 32, 37) y otros irreversibles inversos (34, 52). Algunas especies son polimórficas para algunos de los caracteres.

Los análisis cladísticos se han realizado utilizando el programa PAUP 4.0 (beta 10) para MAC OS y se han realizado mediante una búsqueda heurística de los árboles más parsimoniosos.

Sobre esta matriz se han realizado cuatro grupos de análisis. En cada grupo, se ha realizado un análisis señalando la especie *Tragelaphus scriptus* como grupo externo y otro en que se señalaron los Neotragini como grupo externo monofilético, excluyendo a *Tragelaphus scriptus*. Se realizaron en primer lugar los análisis incluyendo solo las especies actuales y en los siguientes análisis se fueron añadiendo las especies fósiles por tandas, comenzando con las que tienen menor número de caracteres desconocidos.

RESULTADOS

El Índice de Consistencia para todos los árboles obtenidos es bajo ($CI < 0,4$), lo que indica un nivel de homoplasia bastante alto ($HI > 0,6$). El Índice de Retención ($RI > 0,6$) es alto, e indica que el $>60\%$ de la semejanza obtenida en la topología es semejanza apomórfica.

Dado que los resultados obtenidos proporcionaron un alto número de árboles igual de parsimoniosos, se construyeron árboles de consenso estricto y de consenso mayoritario (50%)

PRIMER ANÁLISIS (fig. 7.2)

Se ha realizado un análisis (análisis 1.1) que ha proporcionado un total de 63 árboles con una longitud de 362 pasos evolutivos utilizando *Tragelaphus* como grupo externo (fig. 7.2, gráficos A y B). Cuando se utilizaron los Neotragini como grupo externo (análisis 1.2) se

generaron 104 árboles y la longitud del árbol resultó de 354 pasos evolutivos (fig. 7.2, gráficos C y D).

En los cladogramas resultantes del análisis 1.1, *Tragelaphus* se incorporó al grupo interno como grupo hermano de los Neotragini. Su exclusión y consideración de los Neotragini como grupo externo monofilético (análisis 1.2) no supuso ningún cambio relevante en los árboles de consenso mayoritario que se obtuvieron. A partir de una tricotomía basal, los Antilopinae quedaron segregados en tres grupos monofiléticos: el clado de los Neotragini que siempre incorpora a *Ourebia ourebi*, el clado *Amodorcas clarkei* + *Litocranius wallieri*, y el clado de *Antilope* que agrupa al resto de los Antilopini. En el clado de los Neotragini todos los géneros aparecen como grupos monofiléticos. En el clado de *Antilope*, en cambio, *Eudorcas* es parafilético y *Gazella* polifilético. Cabe destacar además que la problemática *G. cuvieri* se sitúa como grupo hermano de *Nanger* en todos los árboles obtenidos, formando el grupo basal de este clado. También el clado (((*Antidorcas marsupialis*, *Saiga tatarica*), *Antilope cervicapra*), (*Procapra gutturosa*, *Procapra picticaudata*)), *Gazella subgutturosa*) aparece en todos los cladogramas. Igualmente el clado constituido por *Eudorcas*, *Gazella spekei*, y el clado *G. leptoceros* + *G. gazella*, aparece en todos los cladogramas, sin embargo las relaciones de las dos especies de *Eudorcas* con el resto de los componentes de este clado, no están resueltas.

SEGUNDO ANÁLISIS (fig. 7.3)

En un segundo grupo de análisis se han incluido además de las especies actuales los taxones fósiles: *Gazella borbonica*, *Gazella lidekkery*, *Gazellospira torticornis* n. ssp. (de La Puebla de Valverde) y *Gazellospira torticornis hispanica* (de Fonelas-P1). Se generaron un total de 134 árboles con una longitud de 406 pasos evolutivos cuando se ha utilizado *Tragelaphus* como grupo externo (análisis 2.1, fig. 7.3, gráficos A y B). Cuando se utilizaron los Neotragini como grupo externo se generaron 1000 árboles igualmente parsimoniosos y la longitud del árbol resultó de 309 pasos evolutivos (análisis 2.2, fig. 7.3, gráficos C y D).

En el 82 % de los cladogramas resultantes del análisis 2.1, *Tragelaphus scriptus* se incorporó al grupo interno como grupo hermano del clado *Amodorcas clarkei* + *Litocranius wallieri*. Su exclusión y consideración de los Neotragini como grupo externo monofilético (análisis 2.2), si supuso cambios relevantes en los árboles de consenso mayoritario. De manera que, en el análisis 2.1, se generó una tricotomía basal, donde los Antilopinae quedaron segregados en los tres grupos monofiléticos: el clado ((*Amodorcas clarkei*, *Litocranius wallieri*), *Tragelaphus scriptus*)), *Gazellospira* y un gran clado que incluye al resto de los taxones y que se divide en el “clado de *Antilope*” + el clado de los Neotragini. El árbol de consenso mayoritario obtenido en el análisis 2.2, muestra igualmente una tricotomía basal de la que parten el clado de los Neotragini, el clado (*Amodorcas clarkei*, *Litocranius wallieri*) y el “clado de *Antilope*” en el que se incorpora como grupo basal *Gazellospira*. Dentro del “clado de *Antilope*”, en todos los árboles aparecen el clado (((*Antidorcas marsupialis*, *Saiga tatarica*), *Antilope cervicapra*), el

clado (*Nanger*, *G. cuvieri*) o (*Nanger*, (*G. cuvieri*, *G. subgutturosa*)) y el clado (*G. gazella*, *G. leptoceros*). Cabe destacar que en todos los árboles, la especie fósil *G. borbonica* forma parte del “clado de Antilope”, bien formando un clado con *G. spekei* y colocándose dentro de un clado mayor que incluye a todas las gacelas actuales (*Gazella*, *Eudorcas*, *Nanger*) en el análisis 2.1, o bien ocupando una posición más basal dentro del “clado de Antilope” en el análisis 2.2. Además, en el árbol de consenso mayoritario resultante del análisis 2.1, la otra gacela fósil, *G. lidekkeri*, ocupa la posición más basal de este clado y por tanto fuera del clado (*Gazella*, *Eudorcas*, *Nanger*).

TERCER ANÁLISIS (fig. 7.4)

En este tercer análisis se incluyen además los siguientes taxones, *Gazellospira torticornis* (de Villarroja), *Gazellospira torticornis* (de Senèze), *G. dorcadoides* y *G. capricornis* (de Samos). Con respecto al análisis anterior, el programa encuentra más rápidamente los árboles con menor número de pasos evolutivos. Se generaron un total de 67 árboles con una longitud de 415 pasos evolutivos cuando se ha utilizado *Tragelaphus* como grupo externo (análisis 3.1, fig. 7.4, gráficos A y B). Cuando se utilizaron los Neotragini como grupo externo se generaron 120 árboles igualmente parsimoniosos y la longitud del árbol resultó de 369 pasos evolutivos (análisis 3.2, fig. 7.4, gráficos C y D).

Los árboles de consenso resultantes de este tercer análisis son similares a los obtenidos con el primer análisis. En los cladogramas resultantes del análisis 3.1 *Tragelaphus* nuevamente se incorporó al grupo interno, en este caso como grupo hermano del clado que une las gacelas miocenas, ((*G. lidekkery*, *G. capricornis*), *G. dorcadoides*) constituyendo el grupo basal del “clado de Antilope”. Como en los análisis anteriores, en todos los árboles aparecen además dentro de “clado de Antilope”: el clado (*Amodorcas clarkei*, *Litocranius wallieri*), el clado ((*Antidorcas marsupialis*, *Saiga tatarica*), *Antilope cervicapra*), el clado (((*Eudorcas*, (*G. gazella*, *G. leptoceros*)), *G. bennetti*, *G. dorcas*, (*G. spekei*, *G. borbonica*)), el clado (*Nanger*, (*G. cuvieri*, *G. subgutturosa*)) *Procapra* y *Gazellospira*. Cabe destacar, que en todos los árboles la gacela pliocena *G. borbonica* se relacionó con las gacelas actuales, mientras que las gacelas miocenas forman un clado ((*G. lidekkery*, *G. capricornis*), *G. dorcadoides*) que constituye el grupo basal del “clado de Antilope” (análisis 3.1) o de los Antilopini (análisis 3.2).

CUARTO ANÁLISIS (fig. 7.5)

Por último se añaden los siguientes taxones: *Homoiodorcas tugenium*, *G. deperdita*, *G. baturra* y *G. soriae*, de los que la información disponible es escasa. Se generaron un total de 1000 árboles con una longitud de 423 pasos evolutivos cuando se ha utilizado *Tragelaphus* como grupo externo (análisis 4.1, fig. 7.5, gráficos A y B). Cuando se utilizaron los Neotragini como grupo externo se generaron 1000 árboles igualmente parsimoniosos y la longitud del árbol resultó de 405 pasos evolutivos (análisis 4.2, fig. 7.5, gráficos C y D).

En los árboles de consenso estricto resultantes de este análisis aparecen muchas politomias, y son fundamentalmente las relaciones de las gacelas las que no se resuelven. En el análisis 4.1, *Tragelaphus* se incorporó al grupo interno como lo hizo en el análisis 2.1, como grupo hermano del clado (*Amodorcas clarkei*, *Litocranius wallier*), pero las relaciones obtenidas en el árbol de consenso mayoritario son muy similares a las obtenidas en el análisis 3.1. *G. borbónica* igualmente se relaciona estrechamente con *G. spekei* y se incorpora al clado de *Eudorcas*, dentro del clado mayor que incluye a las gacelas actuales. La gazela pliocena *G. baturra*, también forma parte del clado de las gacelas actuales, pero uniéndose en una politomía basal de este clado. La gacela pliocena *G. soriae* y la miocena *G. deperdita* de Europa occidental, en cambio, se sitúan en politomía basal (análisis 4.1) o como grupos hermanos sucesivos (análisis 4.2) en la base del “clado de *Antilope*” (que incluye *Gazellospira*). Las gacelas miocenas (*G. lidekkery*, *G. capricornis*) y *G. dorcadoides*, igualmente ocuparon la posición basal de los Antilopini. Finalmente, la especie fósil *Homoiodorcas tugenium* se incorporó dentro del clado de los Neotragini relacionándose estrechamente con *Ourebia ouribi*. No obstante, el cambio más importantes en el análisis 4.2, concierne a las posición de *A. cervicapra*. *Antilope* y *Gazellospira* forman un clado que se sitúa en una posición intermedia entre las gazelas miocenas y las pliocenas.

Los caracteres que diagnostican los principales nodos están señalados en la figura 7.6, que corresponde al árbol de consenso mayoritario (50%) obtenido en el análisis 3.2.

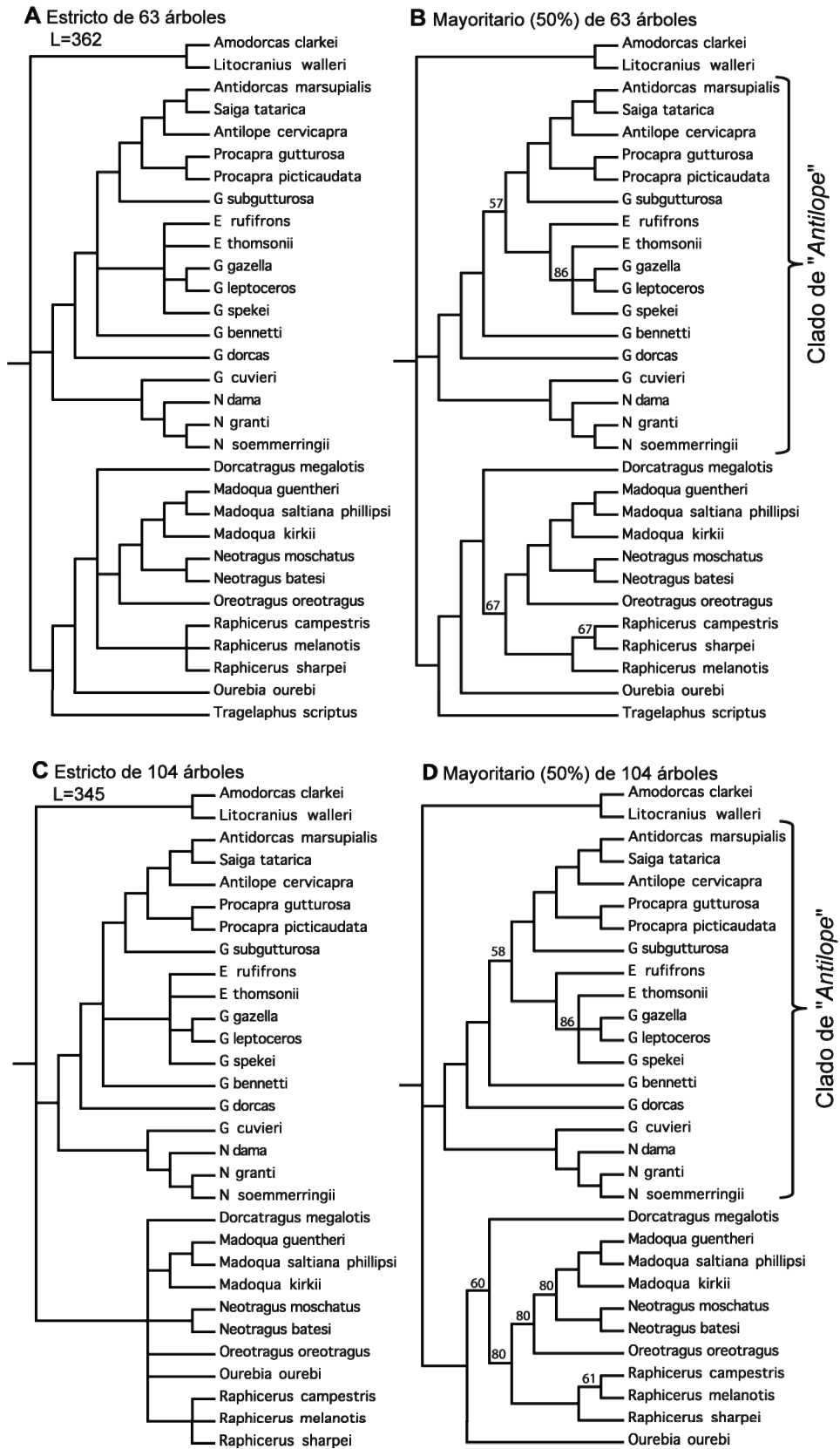


Figura 7.2: Árboles de consenso de los cladogramas más parsimoniosos resultantes del primer análisis de los Antilopinae actuales. L= longitud del árbol.

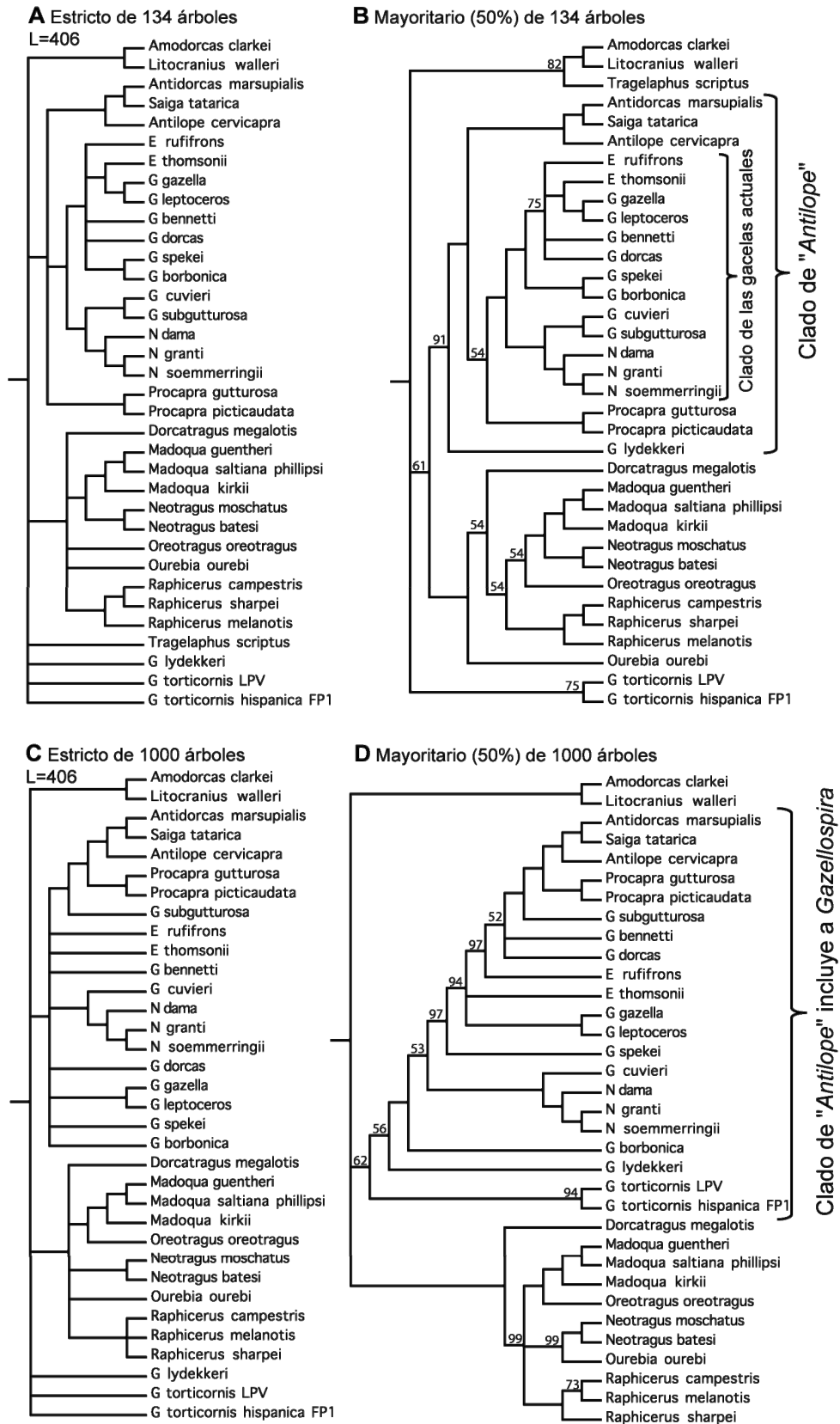


Figura 7.3: Árboles de consenso de los cladogramas más parsimoniosos resultantes del primer análisis de los Antilopinae actuales. L= longitud del árbol.

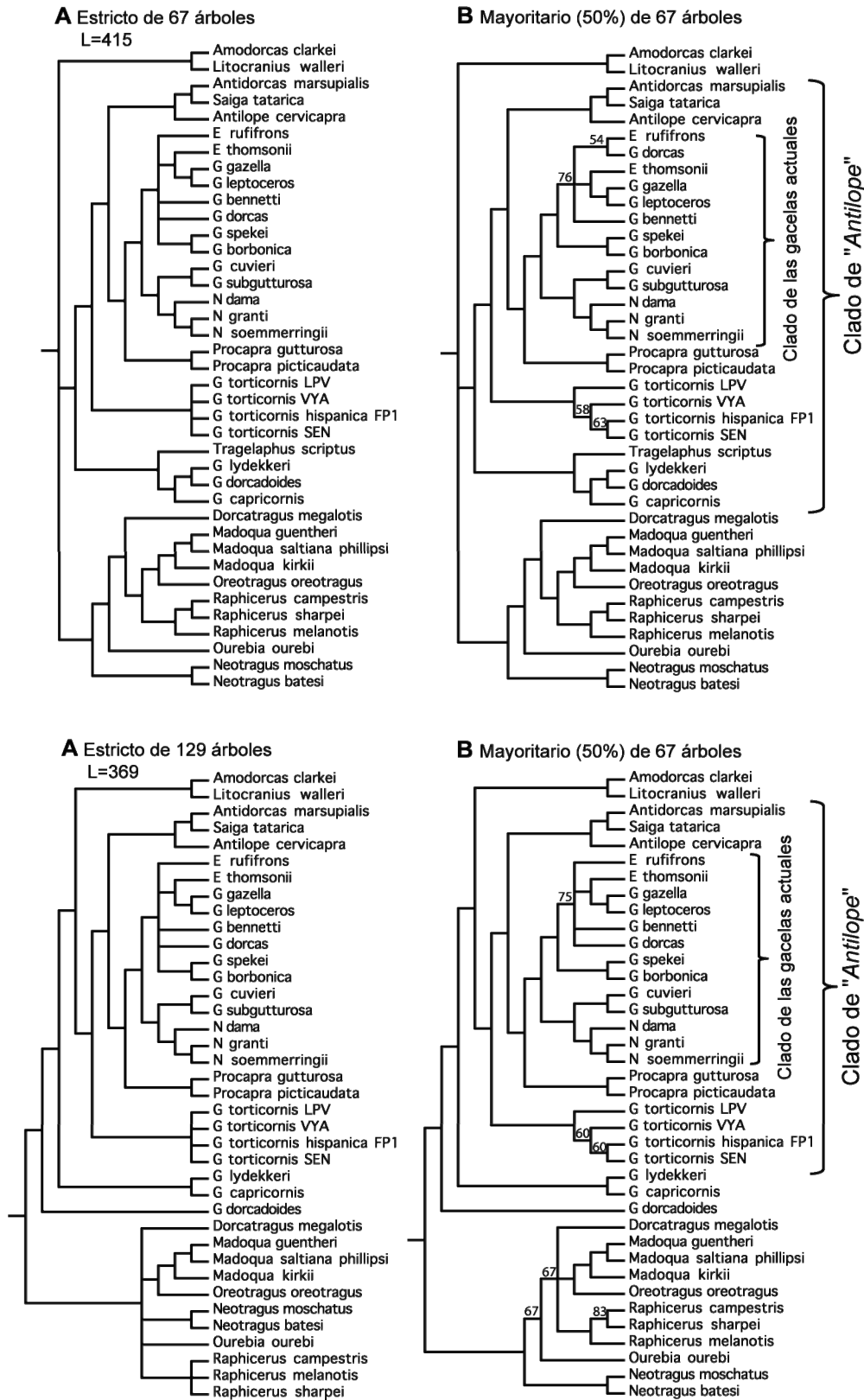


Figura 7.4: Árboles de consenso de los cladogramas más parsimoniosos resultantes del primer análisis de los Antilopinae actuales. L= longitud del árbol.

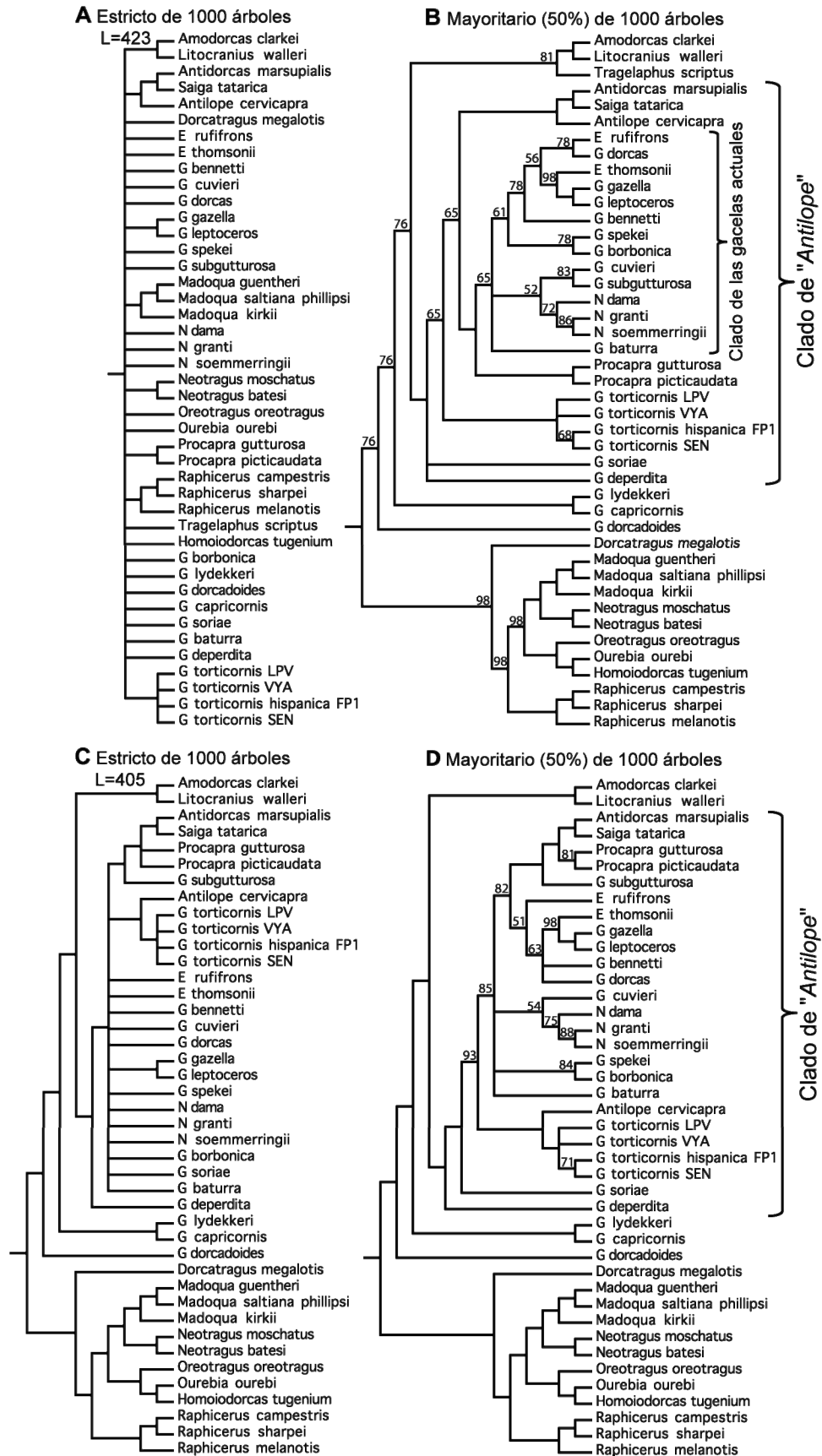


Figura 7.5: Árboles de consenso de los cladogramas más parsimoniosos resultantes del primer análisis de los Antilopinae actuales. L= longitud del árbol.

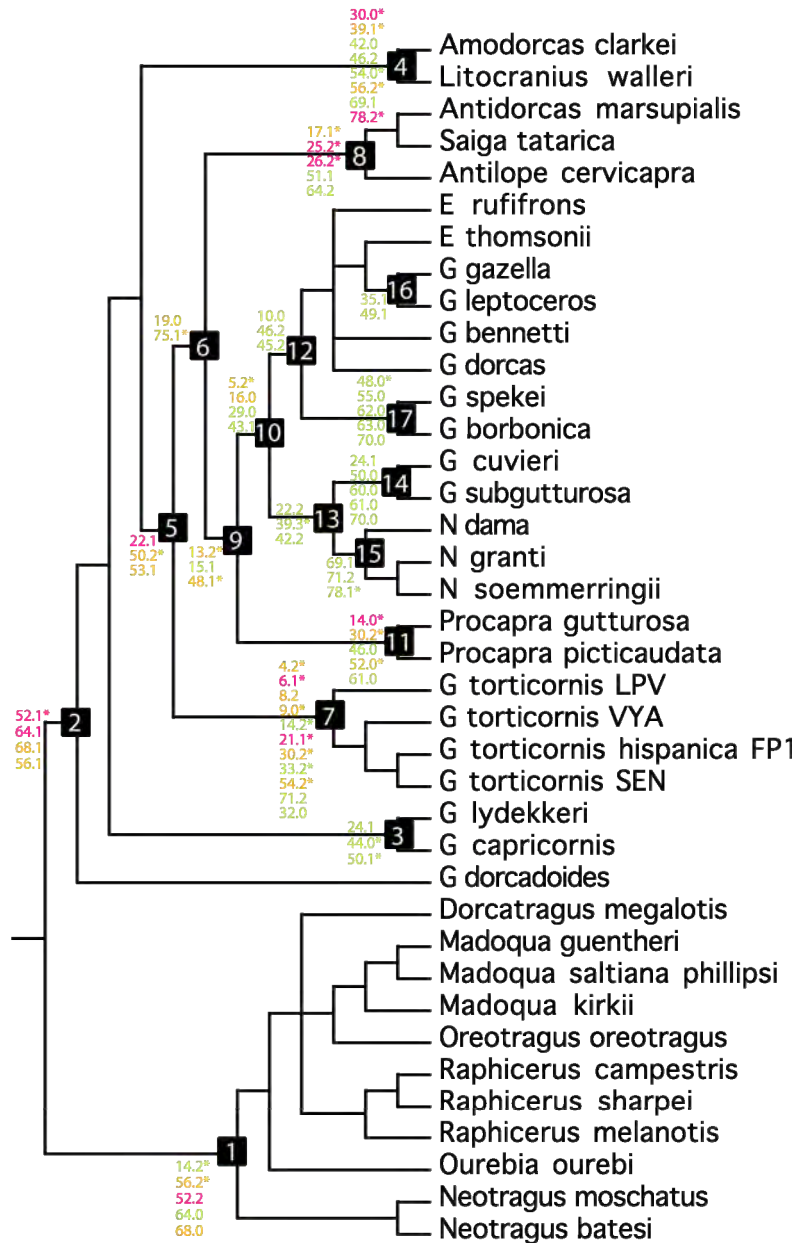


Figura 7.6: Topología resultante del tercer análisis filogenético (análisis 3.2, donde se consideró a los Neotragini como grupo externo monofilético). Los números situados en las ramas son la enumeración de las apomorfías correspondientes. Dentro de los cuadros aparecen los números correspondientes a los nodos: nodo 1, Neotragini; nodo 2: Antilopini; nodo 5, *Antilope*; nodo 7, *Gazellospira*; nodo 10, gacelas actuales; nodo 11, *Procapra*; nodo 15, *Nanger*; nodo 3, 4, 6, 8, 9, 12, 13, 14, 17 y 16, sin nombre. Los números en rosa son las sinapomorfías, en naranja las apomorfías que además del clado al que diagnostican aparecen en otro y en verde las apomorfías que aparecen en muchos otros más clados.

DISCUSIÓN

Los resultados de los análisis realizados muestran la separación de los Antilopinae en tres grupos que se corresponden básicamente con las tribus Antilopini y Neotragini y el clado *Amodorcas clarkei* + *Litocranius walleri*. Así, cuando solo se incluyen las especies actuales (primer análisis), el resultado es una politomía basal, que sólo se resuelve cuando se incluyen todos los taxones fósiles (cuarto análisis), tal y como han mostrado otras filogenias (Gentry,

1992; Hassanin y Douzery, 1999; Matthee y Robinson, 1999; Reblholz y Harley, 1999; Groves y Schaller, 2000; Kuznetsova y Kholodova, 2002;; Angarson y May-Collado, 2008; Decker, 2009).

Al igual que indicaron trabajos previos basados en datos morfológicos, paleontológicos y moleculares (Gatesy *et al.* 1997; Groves, 1985; Vrba, 1985), nuestros resultados apoyan que los Antilopini forman un grupo parafilético, y contradicen la monofilia señalada por otros autores (Reblholz y Harley, 1999). La situación del clado *Amodorcas clarkei* + *Litocranius wallieri* en Antilopini no está clara, y en los análisis en los que se incluyen taxones fósiles y *Tragelaphus scriptus*, éste queda como grupo hermano del clado *Amodorcas clarkei* + *Litocranius wallieri* o incorporado dentro de los Antilopini. Nuestros resultados no apoyan que *Ourebia ouribi* se incluya dentro del grupo de los Antilopini, tal y como señalaron otros autores (Gatesy *et al.*, 1997 y Agnarsson y May-Collado, 2008), en todos los cladogramas obtenidos esta especie se incorpora en el clado de los Neotragini.

En contraste con lo que establecieron otros autores (Georgiadis *et al.*, 1990; Gentry, 1992; Matthee y Robinson, 1999; Reblholz y Harley, 1999, Hernández-Fernández y Vrba, 2005), en nuestros análisis los Neotragini forman un grupo monofilético, pero esto es debido a que en el análisis no se han incluido otros bóvidos y a que muchos de los caracteres son convergentes, de manera que *Neotragus* y *Oreotragus* entran dentro de este grupo. Si bien las relaciones entre ellos no parecen estar muy claras, ya que en cada análisis las relaciones entre unos y otros han ido cambiando. Como era de esperar, el taxon fósil *Homoidorcas* se integra con el grupo de los Neotragini, estando más relacionado con *Ourebia*.

Saiga y *Procapra* se incluyen dentro de la tribu Antilopini, contrariamente a Kuznetsova y Kholodova, 2002, nuestros análisis sugieren que ambos géneros están estrechamente relacionados, como ya había sugerido Groves, 2000. A diferencia de este último autor, *G. subguturosa* está estrechamente relacionada con este grupo ocupando una posición basal, en las filogenias realizadas solo con las especies actuales (fig. 7.2). Sin embargo cuando se incluyen los fósiles las relaciones cambian y en realidad *Procapra* se encuentra más próximamente relacionado con las gacelas, ocupando una posición basal a este grupo (fig 7.3 B y 7.4). En cualquier caso, en ninguno de los árboles *Procapra* se ha relacionado filogenéticamente ni con *Ourebia* como señalaron Agnarsson y May-Collado, 2008, ni con *Madoqua*, como apuntaron otros (Kuznetsova y Kholodova, 2002; Marcot, 2007).

La posición de *Antilope* ha sido muy discutida, se ha situado como grupo hermano del clado de las gacelas (Groves, 2000, Hernández-Fernández y Vrba, 2005; Price *et al.*, 2005; Marcot, 2007) o bien dentro del clado (Reblholz y Harley, 1999; Agnarsson y May-Collado, 2008; Ropiquet *et al.*, 2009; Robinson y Ropiquet, 2011). Nuestros resultados no apoyan ninguna de estas hipótesis, pero son consistentes con las hipótesis formuladas por otros morfólogos (Gentry, 1992), relacionando *Antilope* con *Saiga*. El clado (*Antidorcas marsupialis*, *Saiga tatarica*), *Antilope cervicapra*) aparece en todos los cladogramas obtenidos, salvo cuando se incluyen todas las especies fósiles (cuarto análisis) y se señaló los Neotragini como grupo

hermano monofilético y se excluyó *Tragelaphus* (ver fig. 7.5 C y D). En este análisis *Antilope* se coloca en la base de las gacelas, relacionándose además con el taxon fósil *Gazellospira*. Esta relación ya había sido propuesta por otros autores, tal y como hemos señalado en los antecedentes previos de las relaciones filogenéticas de *Gazellospira*. No obstante, estos resultados no son concluyentes, ambos taxones comparten la torsión de los cuernos que como se ha señalado anteriormente está presente en otros taxones fósiles no incluidos en el análisis. En el resto de los análisis *Gazellospira*, que forma un clado bien definido, nunca se relaciona ni con *Antilope* ni con *Tragelaphus*, tal y como mantenían las hipótesis tradicionales.

El grupo de las gacelas siempre ha sido uno de los más problemáticos y en nuestros resultados se refleja que las relaciones dentro del grupo no son claras y en algunos casos las politomias no se resuelven. De los diferentes grupos que otros autores habían reconocido dentro de las gacelas, nuestros resultados sólo mantienen el clado de *Nanger*, que aparece de forma mayoritaria en los cladogramas obtenidos. En general los resultados indican una segregación de las gacelas en dos grupos. Un primer grupo con *Nanger* que agrupa siempre a *G. cuvieri* y en ocasiones a *G. subgutturosa*, y otro grupo que incluye a: *Eudorcas* (siempre parafilético), el clado *G. gazella* + *G. leptoceros* (siempre presente) y muchas veces *G. spekei* o el clado *G. spekei*+*G. borbonica*. En ocasiones en el segundo grupo se suman también *G. benetti* y *G. dorcas*. En la mayor parte de los árboles las relaciones *G. gazella*- *G. leptoceros* y *G. subgutturosa*-*G. cuvieri* también son bastante consistentes, muchas filogenias de otros autores si que soportan el grupo *G. subgutturosa*, *G. cuvieri* y *G. leptoceros* (e. j. Rebholz y Harley, 1999; Mahon, 2004; Hernández-Fernández y Vrba, 2005; Price *et al.*, 2005; Marcot, 2007; Robinson y Ropiquet, 2011).

La gacela fósil típica del Villafranchiense, *G. borbonica* forma parte del grupo de las gacelas actuales y mantiene una estrecha relación con la gacela africana, *G. spekei*. Las fósiles *G. soriae* y *G. baturra*, estarían más próximas a las gacelas actuales, mientras que *G. deperdita* presentaría caracteres más primitivos (Figura 7.5). Se observa una separación entre estas gacelas y las gacelas greco-iranies del Mioceno. (*G. dorcadoides*, *G. capricornis* y *G. lydekkery*), estas últimas podrían pertenecer a una radiación diferente, más antigua. La monofilia del clado *G. lydekkery* + *G. capricornis*, está soportada por los resultados obtenidos en el tercer y cuarto análisis, y el clado ((*G. lydekkery*, *G. capricornis*), *G. dorcadoides*) por los resultados de tercer análisis cuando se incluyó *Tragelaphus scriptus* que se sitúa como grupo hermano de este clado. De manera que un nuevo género podría ser definido para este grupo.

CAPÍTULO 7

CONCLUSIONES

En la presente Tesis hemos realizado el estudio anatómico, sistemático, filogenético y paleobiológico de los bóvidos de las localidades de La Puebla de Valverde y Villarroya, con la intención de rellenar el “vacío” existente en el conocimiento de las faunas de bóvidos de Plio-Pleistoceno de España. Para este propósito se ha estudiado material de comparación de 11 localidades europeas, depositado en diversas instituciones de España y Francia (MPZ, ICP, MNCN, IGME, MNHN, MHNL, FSL), junto con especies de bóvidos actuales (EEZA, España y AMNH, EEUU). Las principales conclusiones obtenidas de cada uno de los aspectos tratados en esta tesis doctoral, se resumen a continuación.

Las faunas de bóvidos villafranquienses de España

La revisión sistemática de los bóvidos del yacimiento de Villarroya nos ha permitido determinar las siguientes especies: *Gazella borbónica*, *Gazellospira torticornis*, *Leptobos elatus*, *Hesperidoceras merlae* y Antilopinae indet. *Megalovis* sp. no se registra en el yacimiento, el fragmento de hemimandíbula izquierda con la serie m2-m3 que fue adscrito a este taxón, debe clasificarse como *Gazella borbonica*.

La asociación de bóvidos de Villarroya es más próxima a la presente en Huélago y Almenara que a la determinada en La Puebla de Valverde, mientras que en el Rincón 1 tan solo se registra un único taxón (*Gazella borbonica*) que aparece todos estos yacimientos.

En el yacimiento de La Puebla de Valverde se han determinado las especies, *Gazella borbónica*, *Gazellospira torticornis* ssp. y *Gallogoral meneghini heintzi* nov. ssp. Además, tras la revisión del material de todas las colecciones de este yacimiento, podemos confirmar que no existe ningún material asignable a un bóvido de talla grande, y que por tanto no existe ningún registro de *Leptobos*, tal y como se había señalado los en trabajos previos. La ausencia de este taxón es llamativa al estar presente en otros yacimientos del Villafranquiense (como Villarroya y Fonelas P-1) y dado a la gran riqueza faunística y una buena preservación de los elementos esqueléticos en La Puebla de Valverde, es difícil explicar esta ausencia sin estudios en detalle de la tafonomía y paleoambiente del yacimiento.

Aunque los datos de paleomagnetismo de los yacimientos de La Puebla de Valverde y Fonelas P-1 los sitúan muy próximos en edad, es llamativa la gran diferencia existente en las asociaciones de bóvidos. En particular por la aparición en Fonelas P-1 de inmigrantes como *Capra baetica*, no detectados en otras faunas villafranquienses.

La gran cantidad de material que han proporcionado los yacimientos de Villarroya y La Puebla de Valverde, tanto en número de ejemplares como en representatividad de las partes del esqueleto, junto con el excelente estado de conservación de las piezas, nos ha permitido tener un mejor conocimiento de la anatomía craneal y postcraneal de las especies representadas, así como de la existencia de importantes variaciones intraespecíficas, en

ocasiones relacionadas con el dimorfismo sexual. También, hemos podido realizar estudios morfométricos precisos, que han servido para establecer comparaciones con las poblaciones de otras localidades europeas.

Los Antilopinae del Villafranquiense:

La población de *G. borbonica* de La Puebla de Valverde, constituye la muestra más completa de esta especie y su estudio descriptivo y anatómico ha sido realizado en el presente trabajo. Los análisis morfométricos han revelado, que el cráneo de *G. borbonica* es morfométricamente similar al de las gacelas actuales (género *Gazella*), que el esqueleto postcraneal es de talla intermedia entre las actuales *G. dorcas* y *G. cuvieri*, y que este no muestra dimorfismo sexual apreciable.

Los análisis morfométricos revelan clara separación entre los géneros *Nanger* y *Gazella*, mientras que algunos ejemplares de *Eudorcas* se solapan con los de *Gazella* (*G. subgutturosa*, *G. spekei* y *G. dorcas*).

En base al estudio morfológico y morfométrico realizado, se considera que los materiales de Perpignan asignados a *Gazella* aff. *G. borbónica*, podrían ser adscritos a *G. baturra*.

Gazella sp, descrita junto a *Gazella borbonica* en Saint Vallier no difiere ni morfológica ni morfométricamente de *G. borbónica*, por lo que se propone que estos materiales sean adscritos a esta última especie.

Se mantiene la asignación de las poblaciones de las localidades de Las Higuieruelas, Piedrabuena y Layna, a *Gazella* aff. *G. borbonica* propuesta por Alcalá y Morales, 2006, y no obstante se señala que, el esqueleto postcraneal de la población de Layna no difiere en talla ni en morfología del de la población de La Puebla de Valverde, tan sólo existen diferencias en la talla del m2 y m3.

Se ha propuesto la definición de una nueva subespecie *Gazellospira torticornis* nov. ssp. en base a las diferencias morfológicas de los núcleos óseos y del basioccipital, así como por las diferencias de talla que presenta la población de La Puebla de Valverde, caracterizada por presentar un esqueleto de robustez y talla intermedia entre la de las poblaciones de Villarroya y Fonelas P-1. Las diferencias en la robustez entre las distintas poblaciones, son más acusadas en los huesos más distales del miembro anterior y posterior (metápodos y astrágalo), que en los proximales (radio y húmero).

La presencia de poblaciones de *Gazellospira torticornis* de talla grande en Villarroya, talla intermedia en La Puebla de Valverde y talla pequeña en Fonelas P-1, nos permite confirmar la existencia de una tendencia de disminución de la talla corporal a lo largo del tiempo desde la MN16 a la MN17, apoyando así la hipótesis del clino temporal propuesta por Heintz, 1966. Esta disminución de la talla corporal a lo largo del tiempo, se ha constatado asimismo en otras poblaciones de Europa (Valea Graunceanului, Rocaneyra, Pardines, Vaterá, Sesklo, Senèze y Pyrgos).

Sin embargo, la longitud de las series dentales parece haber permanecido más constante que la longitud de los miembros, ya que las diferencias entre las distintas poblaciones españolas de *Gazellospira torticornis* son menos acusadas.

Además, los análisis morfométricos basados en la dentición y los elementos postcraneales de *Gazellospira torticornis*, muestran que esta presentó un importante patrón de dimorfismo sexual, comparable al que presentan las especies de bóvidos actuales de similar talla, *Nanger dama* y *Amotragus lervia*.

Se considera que *G. gromovae*, que presenta una talla similar a la de la subespecie *G. torticornis hispánica* de Fonelas P-1, debería ser un sinónimo de *G. torticornis hispánica*, ya que, no existen diferencias significativas como para considerar que sea una especie diferente.

Los Caprinae del Villafranquiense:

Se describe una nueva subespecie, *Gallogoral meneghinii heintzi* nov ssp., presente en el yacimiento de la Puebla de Valverde, caracterizada por presentar un paladar y una longitud de la serie dental superior de dimensiones como las de *G. m. sickenbergii* de Volakas, y unos metápodos de una longitud y robustez intermedia entre la de las especies *G. m. sickenbergii* y *G. m. meneghinii*.

Se mantiene *Hesperidoceras merlae* como una especie válida, diferente de *Pliotragus ardeus*, con la que había sido puesta en sinonimia dadas las diferencias morfológicas y morfométricas que existen entre estos taxa. Además nuestro estudio aporta nuevos datos acerca de la anatomía postcraneal de *Hesperidoceras merlae*, y revisa los datos de la anatomía craneal y de la dentición.

Los análisis morfométricos realizados, nos han permitido observar que a partir de los premolares inferiores y de los metápodos, se pueden establecer diferencias morfométricas entre los caprinos estudiados. Pero además, nos han permitido confirmar el dimorfismo sexual de *Gallogoral*, de manera que tanto *Gallogoral* como *Hesperidoceras* se caracterizan por presentar un dimorfismo sexual similar al de los caprinos actuales.

Los Bovinae del Villafranquiense:

Se establece la sinonimia entre las especies *L. (Leptobos) elatus* y *L. (Smertiobos) bravardi*, cuyos materiales habían sido erróneamente atribuidos a dos especies distintas, cuando en realidad corresponden a machos y hembras de una misma especie, por lo que las diferencias diagnósticas específicas señaladas para cada especie no corresponden más que a diferencias morfológicas sexuales. El establecimiento de esta sinonimia conlleva que los subgéneros *Leptobos* y *Smertiobos* creados por Duvernois (1990) no son válidos.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE ANTILOPINI

Se ha realizado un análisis filogenético de la tribu Antilopini mediante la metodología cladística basado en 79 caracteres morfológicos del cráneo y dentición codificados en 9 taxa fósiles y 31 especies actuales. Para ello se han revisado o modificado los caracteres propuestos por otros autores (Gentry, 1992; Groves, 2000, Bärmann, en prensa) y también se han propuesto nuevos caracteres.

La interpretación de los árboles de consenso obtenidos en los análisis cladísticos realizados nos ha permitido obtener conclusiones que se resumen a continuación:

- La inclusión en nuestros análisis de *Tragelaphus scriptus* como grupo externo conlleva que la subfamilia Antilopinae no aparece como grupo monofilético. Este hecho debe ser visto con precaución, y su confirmación sólo puede realizarse en un análisis más amplio que incluya especies de otras subfamilias.
- La inclusión de las especies fósiles permite resolver mejor las relaciones filogenéticas de la subfamilia Antilopinae.
- Se confirma que la tribu Antilopini no forma un grupo monofilético. Salvo en los análisis en que se incluyeron las formas fósiles y se consideró los Neotragini como grupo externo monofilético.
- Todos los géneros actuales aparecen como monofiléticos, excepto *Eudorcas*, que es parafiletico, y *Gazella* que es polifilético.
- *Ourebia ourebi* se incorporó en todos los análisis en el clado de los Neotragini, no se confirma por tanto la hipótesis de su pertenencia a los Antilopini propuesta a partir de análisis moleculares.
- Las gacelas actuales aparecen mayoritariamente segregadas en dos grupos que no se corresponden con ninguno de los tres clados (que se corresponden con los géneros *Nanger*, *Eudorcas* y *Gazella*) que se han establecido en análisis previos morfológicos y moleculares.

- *G. cuvieri* sólo o formando un clado con *G. subgutturosa*, se sitúa en todos los análisis como grupo hermano de *Nanger*
- El clado *G. leptoceros* + *G. gazella* junto con las especies del género *Eudorcas*, constituyen un clado que se mantiene en todos los análisis. A este clado en varios análisis se incorpora *G. spekei*, y ocasionalmente también *G. benetti* y *G. dorcas*. Sin embargo las relaciones de las dos especies de *Eudorcas* con el resto de los componentes de este clado, no están resueltas.
- En los análisis en los que se incluyeron los taxones fósiles, *G. borbonica* se incorpora al clado de *Eudorcas*, estando estrechamente relacionada con la actual *G. spekei*. *G. borbónica* se separa claramente de las gacelas del Mioceno al formar parte del clado que incluye a las gacelas actuales (*Gazella*, *Nanger*, *Eudorcas*).
- Igualmente, la gacela pliocena *G. baturra*, formaría parte del clado de las gacelas actuales, pero uniéndose en una politomía basal de este clado.
- La gacelas pliocena *G. soriae* y la miocena europea *G. deperdita*, en cambio, se sitúan como grupos hermanos sucesivos con el clado de *Antilope* (incluida *Gazellospira*) o en politomía con el clado *Gazellospira*+clado de *Antilope*. Se entroncan por tanto en una radiación anterior a la de las gacelas actuales.
- Las gacelas miocenas de Europa oriental (*G. capricornis* y *G. dorcadoides*) y Asia (*G. lydekkery*), no están estrechamente relacionadas con las gacelas, por lo que opinamos que sería oportuno la separación generica de estas. Para este nuevo género se podría reconsiderar la disponibilidad del nombre del subgénero *Vetagazella* propuesto por Dmitrieva, 1970.
- Mayoritariamente *Gazellospira* constituye el grupo hermano del clado de *Antilope*. Sólo cuando se incluyen todas las especies fósiles y se utiliza Neogragini como grupo hermano monofilético, *Antilope* + *Gazellospira* forman un clado que se sitúa en una posición intermedia entre las gazelas miocenas y las pliocenas. En ningún árbol *Gazellospira* se une a *Tragelaphus*. Se confirma por tanto su pertenencia o mayor afinidad con los Antilopini.

Este estudio, como estudios previos de otros autores, ha puesto en evidencia la complejidad de las relaciones entre las gacelas. Nuevos estudios empleando las técnicas modernas que permiten combinar datos moleculares y morfológicos e incluyendo mayor número de especies se hacen necesarios para avanzar en el conocimiento de este problemático grupo.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

RÉSUMÉ

La systématique des bovidés de la faune villafranchienne espagnole n'est que très peu étudiée. Ce mémoire de thèse vise à combler les nombreuses lacunes au travers d'une révision des assemblages de bovidés. L'objectif général de ce travail doctoral correspond donc à l'étude de la systématique et de l'évolution des bovidés du Villafranchien provenant des sites fossiles de La Puebla de Valverde (Teruel) et de Villarroya (Logroño). Ces derniers sont considérés comme des sites clés pour la compréhension des faunes de ruminants à cette époque. Une révision des associations de bovidés du Villafranchien et du Ruscinien d'Espagne et de France, qui incluent des relations temporelles et géographiques avec les bovidés des sites fossiles étudiés, a également été menée.

Les descriptions anatomiques du crâne et du squelette postcrânien des espèces de bovidés des sites de Villarroya et de La Puebla de Valverde ont été effectuées. Nous avons ensuite élaboré une base de données biométriques et morphologiques qui incluent les espèces du Ruscinien et du Villafranchien d'Espagne et de France, mais aussi 11 espèces actuelles. L'utilisation des méthodes morphométriques et cladistiques a été primordiale dans ce travail afin de préciser la taxonomie, de mettre en évidence des affinités spécifiques et génériques, et de préciser les rapports phylétiques existants.

Les analyses réalisées sur le dimorphisme sexuel d'espèces actuelles nous ont permis d'obtenir des modèles qui ont été dans un deuxième temps appliqués aux registres fossiles. Elles ont offert l'opportunité de clarifier la systématique des espèces de bovidés étudiées, à savoir les genres *Gazella*, *Gazellospira*, *Hesperidoceras*, *Gallogoral* et *Leptobos*.

CONCLUSIONS

La principale thématique de cette thèse porte sur l'étude anatomique, systématique, phylogénétique et paléobiologique des bovidés des gisements de La Puebla de Valverde et de Villarroya ; l'objectif étant de compléter le manque de données concernant la connaissance des bovidés plio-pléistocènes en Espagne. Dans ce but, nous avons étudié et comparé du matériel faunique provenant de 11 localités européennes déposé au sein de plusieurs institutions espagnoles et françaises (MPZ, ICP, MNCN, IGME, MNHN, MHNL, FLS), ainsi que des espèces actuelles de bovidés (EEZA, Espagne et AMNH, USA). Les principales conclusions de ce travail de recherche doctoral sont synthétisées ci-dessous.

Les faunes des bovidés villafranchiens en Espagne :

La révision systématique du matériel faunique du site de Villarroya nous a permis de déterminer les espèces suivantes: *Gazella borbónica*, *Gazellospira torticornis*, *Leptobos elatus*, *Hesperidoceras merlae* et Antilopinae indet. Il est important de noter que *Megalovis sp.* n'est pas répertorié. Le seul fragment d'hémi-mandibule gauche (avec la série m2-m3) qui a été attribué à ce taxon devrait finalement être enregistré comme *Gazella borbónica*.

L'assemblage de bovidés de Villarroya est plus proche de ceux de Huélago et d'Almenara que de celui de La Puebla de Valverde, alors qu'à Rincón 1, seul le taxon appartenant à *Gazella borbonica* est déterminé. Ce dernier est présent sur tous les sites précédents.

En ce qui concerne La Puebla de Valverde, différentes espèces sont déterminées: *Gazella borbónica*, *Gazellospira torticornis ssp.* et *Gallogoral meneghini heintzi nov. ssp.* A la suite d'un nouvel examen des collections de ce site, nous confirmons qu'aucun matériel attribué à un bovidé de grande taille n'est présent. En conséquence, aucune trace de *Leptobos* n'est enregistrée, ce qui va à l'encontre des précédentes études. L'absence de ce taxon est surprenante au vu de sa présence au sein d'autres sites villafranchiens tels que Villarroya et Fonelas P-1. Étant donné la richesse faunistique et la bonne conservation des éléments squelettiques sur le site de La Puebla de Valverde, il est difficile d'expliquer cette absence sans avoir un regard taphonomique et paléoenvironnemental plus détaillé.

Même si les données paléomagnétiques de La Puebla de Valverde et de Fonelas P-1 les placent dans un créneau chronologique similaire, la grande différence entre les assemblages de bovidés de ces deux sites peut poser quelques questions sur leurs contemporanéités. En particulier, la présence à Fonelas P-1 des immigrants comme *Capra baetica* qui n'est jamais observée dans les autres faunes villafranchiennes.

Le nombre important d'individus, la bonne représentativité des différentes parties squelettiques, et l'excellent état de préservation du matériel mis au jour sur les sites de Villarroya et de La Puebla de Valverde, nous a permis d'acquérir une meilleure compréhension de l'anatomie crânienne et postcrânienne des espèces considérées. Il est également primordial de prendre en compte l'existence des variations intra-spécifiques qui peuvent être liées au dimorphisme sexuel. Ce matériel nous a alors offert l'opportunité d'effectuer des études morphométriques précises qui ont été utilisées dans le cadre d'une comparaison plus générale avec les populations d'autres localités européennes.

Les Antilopinae du Villafranchien:

La population de *G. borbonica* de La Puebla de Valverde correspond à l'assemblage le plus complet pour cette espèce. Son étude descriptive et anatomique a été réalisée dans le cadre de ce travail. Les analyses morphométriques révèlent que le crâne de *G. borbonica* est morphométriquement similaire aux gazelles actuelles (genre *Gazella*), que le squelette post-crânien est de taille intermédiaire entre les actuelles *G. dorcas* et *G. cuvieri*, et enfin qu'il n'existe aucun dimorphisme sexuel important dans le squelette post-crânien.

Les analyses morphométriques montrent également une séparation entre les genres *Nanger* et *Gazella*, alors que quelques exemplaires de *Eudorcas* se superposent avec celles de *Gazella* (*G. subgutturosa*, *G. spekei* et *G. dorcas*).

Sur la base d'une étude morphologique et morphométrique, il peut être considéré que le matériel provenant de Perpignan, *Gazella* aff. *G. borbonica*, peut être attribué à *G. baturra*.

La description conjointe de *Gazella sp* et *Gazella borbonica* du site de Saint-Vallier révèle que *Gazella sp* ne diffère pas morphologiquement ou morphométriquement de *G. borbonica*, pour ce qui il est proposé que ces matériaux soient attribués à la dernière espèce.

Nous maintenons l'attribution des populations des sites paléontologiques de Las Higuieruelas, Piedrabuena, et Layna, à *Gazella* aff. *G. borbonica*; attribution déjà évoquée par Alcalá et Morales (2006). Néanmoins, nous remarquons que le squelette postcrânien de l'assemblage de Layna ne diffère ni en taille, ni en morphologie de celui de La Puebla de Valverde. Les seules différences sont observées dans les tailles des m2 et m3.

Il a été proposé de définir une nouvelle sous-espèce *Gazellospira torticornis* ssp. sur la base de la variabilité morphologique des chevilles ossues des cornes et le basioccipital, mais aussi en considérant les différences de taille observées sur l'assemblage de La Puebla de Valverde qui se caractérise par des squelettes d'une robustesse et d'une taille intermédiaire situé entre ceux des populations de Villarroya et de Fonelas P-1. Ces variations de robustesse sont plus importantes dans le cas des os distaux des membres antérieurs et postérieurs (métapodes et astragales) que pour les os proximaux (radius et humérus)

Les grandes tailles des *Gazellospira torticornis* de Villarroya, ainsi que celles intermédiaires et réduites des sites respectifs de La Puebla de Valverde et de Fonelas P-1, confirment l'existence d'une tendance vers la diminution de la taille corporelle au cours du temps, du MN16 au MN17. Cette hypothèse vient appuyer celle déjà proposée par Heintz (1966) ; elle est aussi soutenue par d'autres auteurs (Garrido, 2006, 2008). Cette diminution de la taille du corps en relation avec la chronologie est également relatée au sein d'autres

assemblages européens comme Valea Graunceanului, Roccaneyra, Pardines, Vaterá, Sesklo, Senèze et Pyrgos.

Toutefois, la longueur de la série dentaire semble rester constante en rapport à la longueur des membres. Cela pourrait s'expliquer par des différences moins prononcées entre les populations espagnoles de *Gazellospira torticornis*.

De plus, les analyses morphométriques basées sur la dentition et les éléments postcrâniens de *Gazellospira torticornis*, montrent que cette espèce possède un fort dimorphisme sexuel qui est comparable à celui observé dans les espèces actuelles de bovidés de taille similaire tels que *Nanger dama* et *Amotragus lervia*.

Il est considéré que *G. gromovae*, qui a une taille identique à la sous-espèce *G. torticornis hispánica* de Fonelas P-1, devrait être synonyme de *G. torticornis hispánica*. En effet, aucune différence significative n'existe pour séparer ces deux espèces.

Les Caprinae du Villafranchien:

Une nouvelle sous-espèce, *Gallogoral meneghinii heintzi* nov ssp., présente sur le site de La Puebla de Valverde a été décrite. Elle est caractérisée par un palais et une longueur des séries dentaires supérieures de dimensions similaires à celles de *G. m. sickenbergii* de Volakas, et des métapodes de longueurs et de robustesses intermédiaires situés entre ceux des espèces *G. m. sickenbergii* et *G. m. meneghinii*.

Sur la base des différences morphologiques et morphométriques, *Hesperidoceras merlae* est maintenu comme étant une espèce valide, distincte de *Pliotragus ardeus*, avec qui il avait été précédemment placé en synonymie. Par ailleurs, notre étude apporte des données nouvelles sur l'anatomie postcrânienne de *H. merlae*. Elle permet également la révision des données anatomiques sur le crâne et sur la dentition.

Les analyses morphométriques réalisées permettent de constater qu'à partir des prémolaires inférieures et des métapodes, il peut être établi des différences morphométriques entre les divers caprinés étudiés. De plus, nous confirmons que *Gallogoral* et *Hesperidoceras* sont caractérisées par un dimorphisme sexuel semblable à celui des caprinés actuels.

Les Bovinae du Villafranchien:

Nous établissons la synonymie entre les espèces *L. (Leptobos) elatus* et *L. (Smertiobos) bravardi*, dont les assemblages sont faussement attribués à deux espèces distinctes. Elles correspondraient en réalité à des mâles et des femelles de la même espèce.

Les différents diagnostics entre ces espèces seraient liés à la variabilité de la morphologie sexuelle. Cette synonymie démontre que les sous-genres *Leptobos* et *Smertiobos* établis par Duvernois (1990) ne sont pas valides.

ANALYSE PHYLOGENETIQUE D'ANTILOPINI

Nous avons effectué une analyse phylogénétique de la tribu des Antilopini par l'intermédiaire d'une méthodologie cladistique basée sur 79 des caractères morphologiques du crâne et de la dentition codifiés pour 9 taxons fossiles et 31 espèces actuelles. Dans ce sens, nous avons révisé ou modifié les caractères proposés par d'autres auteurs (Gentry, 1992; Groves, 2000, Bärmann, sous presse), et aussi de nouveaux caractères sont proposés.

L'interprétation des arbres consensus obtenus par les analyses cladistiques a permis d'obtenir des conclusions qui sont résumées ci-dessous:

- L'inclusion dans notre analyse de *Tragelaphus scriptus* comme groupe externe démontre que la sous-famille des Antilopinae n'est pas un groupe monophylétique. Cette observation doit être considérée avec une certaine prudence car sa validation n'est possible qu'en réalisant une analyse plus générale qui prendrait en compte des espèces d'autres sous-familles.
- L'inclusion d'espèces fossiles permet de mieux résoudre les relations phylogénétiques de la sous-famille Antilopinae.
- Il est confirmé que la tribu des Antilopini ne forme pas un groupe monophylétique. Sauf dans le cas où l'on considère des analyses incluant les formes fossiles et dans lesquelles Neotragini est considéré un groupe monophylétique externe.
- Tous les genres actuels sont monophylétiques, à l'exception d'*Eudorcas* qui est paraphylétique et de *Gazella* qui est polyphylétique.
- *Ourebia ourebi* est intégré dans toutes les analyses au sein du clade Neotragini. En conséquence, il ne permet pas d'appuyer l'hypothèse traitant de leur appartenance aux Antilopini proposée à partir des analyses moléculaires.
- Les gazelles actuelles sont dans la plupart des cas séparées en deux groupes qui ne correspondent pas aux trois clades (*Nanger*, *Eudorcas* et *Gazella*) établis précédemment à partir d'analyses morphologiques et moléculaires.
- *G. cuvieri* seule, ou sous la forme d'un clade avec *G. subgutturosa*, se place dans toutes les analyses comme un groupe frère de *Nanger*.
- Le clade *G. leptoceros* + *G. gazella* avec les espèces du genre *Eudorcas*, forment un clade qui se retrouve dans toutes les analyses. Dans plusieurs d'entre elles, *G. spekei*, et dans certains cas *G. benetti* et *G. dorcas* ont été incorporées à ce clade. Cependant, les relations entre les deux espèces de *Eudorcas* avec les autres composantes de ce clade ne sont pas résolues.

- Au sein de l'analyse incluant les taxons fossiles, *G. borbonica* rejoint le clade *Eudorcas*. et est étroitement lié à l'actuelle *G. spekei*. *G. borbonica* qui est séparée des gazelles du Miocène car elle fait partie du clade comprenant les gazelles actuelles (*Gazella*, *Nanger*, *Eudorcas*).
- Également, la gazelle du Pliocène *G. baturra* pourrait faire partie du clade des gazelles actuelles en reliant ce clade comme une polytomie basale.
- Les gazelles pliocènes *G. soriae* et celles du Miocène en Europe, *G. deperdita*, sont quand à elles placées comme des groupes frères successifs associés au clade *Antilope* (incluant *Gazellospira*) ou dans une polytomie basal avec le clade *Gazellospira* + *Antilopee*. Pourtant, elles sont apparentées à une radiation antérieure à celles des gazelles actuelles.
- Les gazelles miocènes d'Europe orientale (*G. capricornis* et *G. dorcadoides*) et d'Asie (*G. lydekkery*), ne sont pas étroitement liées aux gazelles actuelles. Cependant, nous supposons qu'il serait plus approprié d'établir une séparation générique entre elles. Pour ce nouveau genre, il existe alors la possibilité de reconsidérer le nom du sous-genre *Vetagazella* proposé par Dmitrieva, 1970.
- D'une façon générale, *Gazellospira* est le groupe frère du clade des Antilope. Ce n'est que lorsqu'on inclut toutes les espèces fossiles et Neogragini comme un groupe frère monophylétique, que *Antilope* + *Gazellospira* forme un clade qui se situ à une position intermédiaire entre les gazelles du Miocènes et celles du Pliocènes. Dans aucun arbre *Gazellospira* rejoint *Tragelaphus*. Son appartenance ou sa grande affinité avec Antilopini est donc confirmée.

Cette étude, au même titre que celles menées précédemment par d'autres auteurs, souligne la complexité des relations entre les gazelles. De nouvelles analyses utilisant des techniques modernes telles que la combinaison des données morphologiques et moléculaires, et incluant un plus grand nombre d'espèces, sont nécessaires pour faire avancer la connaissance de ce groupe problématique.

CAPÍTULO 8

BIBLIOGRAFIA

- Abouheif, E. y Fairbairn, D. J. (1997): A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist*, 149:540-562.
- Alcover, J. A. T. (1976): L'evolució de *Myotragus* Bate. 1909 (Artiodactyla, Rupicaprini), un proces biologic lligat al fenomen de la insularitat. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 40: 59-94.
- Adrover, R., Aguirre, E., Heintz, E., Moissenet, E. y Morales, J. (1974): Teruel, II. En: Coloquio Internacional sobre bioestratigrafía Continental del Neógeno Superior y Cuaternario Inferior-Guía 3.10.
- Agnarsson, I. y May-Collado, L. J. (2008): The phylogeny of Cetartiodactyla: The importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 964-985.
- Aguirre, E. (1961): Gisements à *Elephas meridionalis* Nesti dans la province de Grenade (Espagne). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 252: 1184-1185.
- Aguirre, E. (1974): Paleomastología Neógeno-Cuaternaria en Teruel. En: Actas al coloquio Internacional Bioestratigrafía Neógeno-Cuaternario. 55-61.
- Aguirre, E. y Fuentes, C. (1969): Los vertebrados fósiles de Torralba y Ambrona. En: VII Congress INQUA, 433-437.
- Aguirre, E. y Morales, J. (1990): Villafranchian Faunal Record of Spain. *Quartärpaläontologie, Berlin* 8, 7-11.
- Aguirre, E. y Soto, E. (1974): Nuevo fósil de Cercopitécido en el Pleistoceno inferior de La Puebla de Valverde (Teruel). *Estudios Geológicos*, 30: 213-217.
- Aguirre, E. y Soto, E. (1978): *Paradolicopithecus* in La Puebla de Valverde, Spain: Cercopithecoidea in European Neogene Stratigraphy. *Journal of Human Evolution*, 7: 559-565.
- Agustí, J. y Galobart, A. (1986): La sucesión de micromamíferos en el complejo cárstico de Casablanca (Almenara, Castellón): problemática biogeográfica. *Paleontologia y Evolucio*, 20: 57-62.
- Agustí, J. y Oms, O. (2001): On the age of the last hipparionine faunas in western Europe. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris*, 332: 291-297.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S. y Pons, J. (1987): La sucesión de mamíferos en el Pleistoceno inferior de Europa: proposición de una nueva escala bioestratigráfica, *Paleontologia i Evolució*, 1: 287-295.
- Alberdi, M.T. (1974): Las faunas de *Hipparion* de los yacimientos españoles. *Estudios Geológicos*, 30:189-212.
- Alberdi, M.T. y Aguirre, E., (1977): Round table on Mastrostratigraphy of the Mediterranean Neogene, Madrid 28 Sept./1 Oct. 1976. *Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario*, 7: 1-47.
- Alberdi, M.T. y Azanza, B. (1996): Comentarios al artículo *Magnetoestratigrafía preliminar de los materiales pliocenos de la Cubeta de Villarroya (Sierra de Cameros, La Rioja)* de Pueyo Morer E., Muñoz Jiménez A., Parés J.M. (1996), *Geogaceta* 22 (1997) 7-8.
- Alberdi, M.T., Azanza, B., Cerdeño, E. y Prado, J.L. (1997): Similarity relationship between mammal faunas and biochronology from latest Miocene to Pleistocene in the Western Mediterranean area. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 90, 115-132.

- Alberdi, M. T., Arias, C., Bigazzi, G., Bonadonna, J. P., Leone, G., López, N., Michaux, J., Morales, J., Robles, F. y Soria, D. (1982): Nuevo yacimiento de moluscos y vertebrados del Villafranchiense de la cuenca del Júcar (Albacete, España), Colloque "le Villafranchien méditerranéen, France, Lille, 255-271.
- Alberdi, M. T., Cerdeño, E., López-Martínez, N., Morales, J., y Soria, D. (1997): La fauna villafranchiense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geológicos*, 53: 69-93.
- Alcalá, L. (1992): *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 521 pp.
- Alcalá, L. (1994): *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Tesis doctoral, Instituto de Estudios Turolenses- Museo Nacional de Ciencias Naturales, 554pp.
- Alcalá L. y Morales J. (2006): Antilopinae (Bovidae, Mammalia) From the Lower Pliocene of Teruel Basin (Spain), *Estudios Geológicos*, 62 (1): 559-570.
- Alcalá, L., Morales, J. y Soria, D. (1987): Síntesis y biostratigrafía de los Carnívoros pliocenos de las cuencas centrales españolas. *Geogaceta*, 2: 45-47.
- Allard, M. W., Miyamoto, M. M., Jarecki, L., Kraus, F. y Tennant, M. R. (1992): DNA systematics and evolution of the artiodactyl family Bovidae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 89: 3972-3976.
- Allen, J.A. (1876): American bisons, living and extinct. *Memoirs of the Geol. Survey of Kentucky*, vol. 1. Harvard Coll., Mus. C. Z., Mem. 4, no. 10; Kentucky Geol. Surv., Mem. 1, pt. 2, 246 pp.
- Anadón, P. y Moissenet, E. (1996): Neogene basins in the Eastern Iberian range. En: *Tertiary basins of Spain. The stratigraphic record of crustal kinematics* (Eds. P.F. Friend y C. J. Dabrio). Cambridge University Press, Cambridge. 68-76.
- Anadón, P., Moissenet, E. y Simón, J. L. (1990): The Neogene grabens of the Eastern Iberian Chain (Eastern Spain). En: *Iberian Neogene basins* (Eds. J. Agustí y J. Martinell). Paleontologia i Evolucio memoria especial, 2:97-130.
- Andrés, M., Alcalde, G. M., Azanza, B., Morales, J. y Alberdi, M. T. (2008): Sex-specific differences of the skeleton in North African gazelles (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Sexual development*, 2: 279-279.
- Andrés, M., Alcalde, G. M., Azanza, B. Hernández Fernández, M. y Alberdi, M. T. (2009): Sexual dimorphism and body-size clines in *Gazellospira torticornis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29 (3-Supplement): 55A.
- Andrés, M., Azanza, B., Morales, J. (2010): Sexual dimorphism in the villafranchian Leptobos (Bovidae, Bovinae) of Spain and France. 8th Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists. Aix-en-Provence (France).
- Ansell, W. F. H. (1971): Order Artiodactyla. En: *The mammals of Africa: an identification manual* (Eds. J. Meester y H. W. Setzer). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 15-83.
- Antón, M., Turner, A., Salesa, M. y Morales, J. (2006): A complete skull of *Chasmaporthetes lunensis* (Carnivora, Hyaenidae) from the Spanish Pliocene site of La Puebla de Valverde (Teruel). *Estudios Geológicos*, 62 (1): 375-388.
- Arribas, A. (1999): Análisis y modelización de la tafonomía del yacimiento de Venta Micena (Granada) y su estudio comparativo con otras localidades españolas del Plio-Pleistoceno continental. Tesis doctoral.

- Arribas, A. y Bernard, J. (1994): Catálogo de mamíferos pliocenos del yacimiento de Villarroya (La Rioja) en la colección del Museo Geominero. *Boletín Geológico y Minero*, 105: 236-248. 105 (3): 14-26. Verificar cual es el numero del volumen
- Arribas, A. y Garrido, G. (2003): Primer registro de *Leptobos etruscus* (Falconer, 1868) (Mammalia, Artiodactyla) en la Península Ibérica: aportaciones a la taxonomía de los bovinos villafranquienses. *Geotemas*, 5: 85-86.
- Arribas, A. y Palmqvist, P. (1999): On the ecological connection between sabre-tooths and hominids: faunal dispersal events in the lower Pleistocene and a review of the evidence for the first human arrival in Europe. *Journal of Archaeological Science*, 26: 571-585.
- Arribas, A., 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 Plioceno-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3): 567-582.
- Arribas, A., Riquelme, J.A., Palmqvist, P., Garrido, G., Hernández, R., Laplana, C., Soria, J.M., Viseras, C., Durán, J.J., Gumiel, P., Robles, F., López-Martínez, J. y Carrión, J. (2001): Un nuevo yacimiento de grandes mamíferos villafranquienses en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): Fonelas P-1, primer registro de una fauna próxima al límite Plio-Pleistoceno en la Península Ibérica. *Boletín Geológico y Minero*, 112 (4), 3-34.
- Athanasiou, A. (1996): *Contribution to the study of the fossil mammals of Thessaly (Greece)*. Tesis Doctoral, Universidad de Atenas. 353 pp.
- Athanassiou, A. (1998): Contribution to the study of the fossil mammals of Thessaly. *Gaia*: 5: 1-354.
- Athanassiou, A. (2001): New data on the *Equus stenorhis* Cocchi, 1867 from the Late Pliocene locality of Sésklo (Thessaly, Greece). *Geodiversitas*, 23 (3), 439-469.
- Athanassiou, A. (2005): *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854) from the late Pliocene locality of Sésklo (Thessaly, Greece). *Quaternaire*, 2, 137-144.
- Azanza, B. (2000): Los Cervidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno de las cuencas del Duero, Tajo, Calatayud-Teruel y Levante. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 8:1-376.
- Azanza, B. y Morales, J. (1989): Los artiodáctilos de Huélago, Huescar-1 y Cúllar de Baza-1 (cuenca de Guadix-Baza, Granada). *Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario*. 11, 289-314.
- Azanza, B., y Morales, J. (1994): *Tethytragus* nov. gen et *Gentrytragus* nov. gen. Deux nouveaux Bovidés (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène moyen. *Proceedings, Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen*, B 97:249-282.
- Azanza, B., Alberdi, M. T., y Prado, J. L. (1997): Large mammal diversity and turnover patterns during the Plio-Pleistocene in northwestern mediterranean area. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12 (1): 113-122.
- Azanza, B., Alberdi, M.T. y Prado, J.L. (1999): Mammalian diversity and turnover patterns during Plio-Pleistocene in Western Mediterranean area. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12, 113-122.
- Azanza, B., Alberdi, M.T. y Prado, J.L. (2000): Large mammal turnover pulses correlated to the latest Neogene glacial trends. En: *Western Europe. Climates: past and present* (Ed. M.B. Hart), Geological Society, London. Special Publications, 181, 161-170.

Azanza, B., Menéndez, E. y Alcalá, L. (1989): The Middle-Upper Turolian and Ruscinian Cervidae in Spain. *Bollettino della Società di Paleontologia Italiana*, 28(2-3): 171-182. Azzaroli, A., (1962): Rinoceronti Pliocenic del Valdarno Inferiore. *Palaeontographia Italica* 57: 11-20.

Azanza, B., Palombo, M.R. y Alberdi, M.T. (2003): Similarity relationship between large mammal faunas of Spanish and Italian peninsulas from the latest Miocene to the Middle Pleistocene. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 229 (1): 95-127.

Azanza, B.; Nieto, M.; Soria, D. y Morales, J. (1997): El registro fósil neógeno de los Cervoidea (Artiodactyla, Mammalia) de España. En: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico* (Eds. J.P. Calvo y J. Morales). U.C.M., Madrid. 41-44.

Azzaroli, A., (1970): Villafranchian correlations based on large mammals. *Giornale di Geologia*, 35: 111-131.

Azzaroli, A., (1977): The villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary. *Giornale di Geologia*, 41: 61-79.

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. y Vialli, V. (1971): Villafranchian. *Giornale di Geologia*, 37/2 (1969) (1971), 221-232.

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.

Aymard (1854): Ossements fossiles. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences, Arts et Commerce du Puy*, 18, 51-54.

Baigusheva, V.S. (1971): Fossil theriofauna of the Liventzovka sand-pit. *Materialy po faunam Antropogena SSSR*, 49:5-29.

Bannikov, A., L. Zhirnov, Lebedeva, L., y Fadeev, A. (1967): Biology of the *Saiga*, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Bärman, E., Sanchez, I., Andrés, M., Alcalde, G. y Morales, J. (2010): Total evidence analysis of the Antilopinae with implications for the early history of African antelopes. *Journal of Vertebrate Paleontology Supplement of 70th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology*. Pittsburgh (EEUU).p. 56A.

Barone, R. (1999): Anatomie Comparée des Mammifères Domestiques. Tome 1. Osteologie. Quatrième édition, Vigot Freres Editeurs, Paris, 761 pp.

Bar-Yosef, O. y Belfer-Cohen, A. (2001): From Africa to Eurasia-early dispersals. *Quaternary International*, 75: 19–28.

Blainville, H. M. D. (1816): Sur plusieurs espèces d'animaux mammifères de l'ordre des Ruminans. *Bulletin des Sciences de la Société Philomatique, Paris*, 3: 73–82.

Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, H.-D., y Wing, S. L. (1992): *Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*, The University of Chicago Press, Chicago. 578 pp.

Benirschke K, Kumamoto A.T., Olsen J.H., Williams M.M. y Oosterhuis J. (1984): On the chromosomes of *Gazella soemmeringi* Cretzschmar, 1826. *Z Säugetierkd*, 49:368–373

Bibi, F. (2007): Origin, paleoecology, and paleobiogeography of early Bovini. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 248: 60-72.

- Bibi, F., M. Bukhsianidze, A.W. Gentry, D. Geraads, D.S. Kostopoulos, y E.S. Vrba (2009): The fossil record and evolution of Bovidae: State of the field. *Palaeontologia electronica*, 12: 10A, 11p.
- Bobé, R., y Eck, G.G. (2001): Responses of African bovids to Pliocene climatic change. *Paleobiology*, 27:1-47.
- Boeuf, O. (1983): Le site villafranchien de Chilhac (Haute-Loire), France. Étude paléontologique et biostratigraphique. Tesis Doctoral. Universidad de Paris, 253 pp.
- Boule, M. y Teilhard de Chardin, P. (1928): Le Paleolithique de la Chine. *Archives de l'Institut Paléontologique Humain*, 4, 138 pp.
- Bourdier, F., (1961): Le Bassin du Rhone au Quaternaire. En: *Géologie et Préhistoire*, Tome 1. CNRS, Paris. Texte.
- Bout, P., (1960): Le Villafranchien du Velay et du basin Hydrographique Moyen et Supérieure de l'Allier. Tesis doctoral, Imprimerie Jeanne d'Arc, Le Puy en Velay, 344 pp.
- Bout, P., (1967): Observations sur le Villafranchien d'Auvergne et du Velay. Compte rendu de l'excursion de l'A.F.E.Q., du 19 au 22 mai 1966. *Bulletin de l'Association Francaise pour l'etude du Quaternaire*, 1: 3-64.
- Bouvrain, G. (1998): Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. Bovidés. *Geodiversitas*, 20: 467-485.
- Bro-Jørgensen, J. (2007): The intensity of sexual selection predicts weapon size in male bovids. *Evolution*, 61:1316-1326.
- Brugal, J.P. (1983): *Applications des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands bovidés Pleistocenes (grottes de Lunel-Viel. Hérault); perspectives évolutives*. Tesis doctoral. Universidad Aix-Marseille II, 449 pp.
- Brujin, H. de, Daams, R., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P. y Morales, J. (1992): Report on the RCMNS working group on fossil mammals, Reisingburg 1990. *Newsletter on Stratigraphy*, 26 (2/3): 65-118.
- Bubenik, A. B. (1990): Epigenetical, morphological, physiological and behavioural aspects of evolution of horns, pronghorns, and antlers. En: *Horns, pronghorns, and antlers* (Eds. G.A Bubenik y A.B. Bubenik). Springer-Verlag, 3- 113.
- Caloi, L. y Palombo, M.R. (1996): Latest Early Pleistocene mammal faunas of Italy, biochronological problems, *Il Quaternario*, 8 (2): 391-402.
- Caloi, L., Gliozzi, E., Kotsakis, T., Malatesta, A. y Palombo, M.R. (1986): Osservazioni sulla paleobiogeografia dei mammiferi del Pleistocene Italiano. *Hystrix*, 1, 7-23.
- Carvajal, E. (1926): Nota sobre un yacimiento de fosiles vertebrados en el Plioceno de la provincia de Logrono. XIV Congr. Intern. Géol. Espagne, Madrid, 1926; 1017-1027.
- Carvajal, E. (1928): Nota sobre un yacimiento de fósiles vertebrados Nota sobre un yacimiento de fósiles vertebrados en el Plioceno de la provincia de Logroño. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 47: 317-333.
- Cassoli, P.F. y Segre, E. (1993.): Le faune di Costa S. Giacomo e Fontana Ranuccio. En: *Dives Anagnina, Archeologia nella Valle del Sacco* (Ed. S. Gatti), 30-38.
- Cassoli, P.F. y Segre Naldini, E. (1994): Some observations on Latium "Villafranchian" layers. Il Significato del Villafranchiano nella stratigrafia del Plio-Pleistocene. I.N.Q.U.A. congress, Peveragno.

- Cerling, T. E. (1992): Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 97: 241-247.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V., y Ehleringer, J. R. (1997): Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389: 153-158.
- Chaix, L. (1976): La faune du Néolithique du Valais (Suisse): ses caractères et ses relations avec les faunes néolithiques des régions proches. Tesis doctoral, Universidad de Genève, 308 pp.
- Chaline, J. y Michaux, J., (1974): Les Rongeurs du Pléistocène inférieur de France. *Mémoires du Bureau de Recherche géologique et minière*, 78: 89-97.
- Chi, H.X. (1975): The lower Pleistocene mammalian fossils of Lantian District, Shensi, *Vertebrata Palasiatica*, 13: 169-177.
- Cortés, A. L. (1999): Evolución tectónica reciente de la Cordillera Ibérica, Cuenca del Ebro y Pirineo Centro-Occidental. Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza. 409 pp.
- 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., y Dimitrijevic, V. (2006): *Megalovis balcanicus* sp. nov. and *Soergelia intermedia* sp. nov. (Mammalia, Bovidae, Caprinae), new Ovibovini from the Early Pleistocene of Europe. *Revue de Paleobiologie*, 25 (2), 423-473.
- Crégut-Bonnoure, E. y Guérin, C. (1996): Ordre des Artiodactyles ; Famille des Bovidae. En: *Les grands Mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. (Edit. Guérin, C., Patou-Mathis, M.), Masson, Paris, pp. 6-95.
- Crégut-Bonnoure, E. y Valli, A.M.F. (2004): Les Bovidés du gisement pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de Saint-Vallier (Drôme, France) *Geobios*, 37(S1): S233-S258.
- Cronin, T. M. (2010): *Paleoclimates: understanding climate change past and present*. Columbia University Press, New York. 441 pp.
- Crusafont, M. (1965): Zur Obergrenze des Villafranchiums in Spanien. *Berichte der Geologischen Gesellschaft in der DDR (Berlin)*, 10(1):19-48.
- Crusafont Pairó, M. (1965): *Hesperidoceras*, nuevo nombre para *Hesperoceras* Vill. et Crus., 1953. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, 63: 223-224.
- Crusafont, M. y Golpe, J.M. (1969): Los primeros cercopitécidos fósiles de España. *Publicaciones del Departamento de Paleontología Universidad Barcelona*, 15: 1-2.
- Crusafont, M., Hartenberger, J-L. y Heintz, É. (1964): Un nouveau gisement de mammifères fossiles d'âge villafranchien à la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences de Paris*, 258: 2869-2871.
- Dames, W. (1883): Hirsche und Mäuse von Pikermi in Attica, *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, 35: 92-100.
- Darwin, C. (1871): *The descent of man and selection in relation to sex*. Murray, London.
- Decker, J.E., Pires, J.C., Conant, G.C., McKay, S.D., Heaton, M.P., Chen, K., Cooper, A., Vikki, J., Seabury, C.M., Caetano, A.R., Johnson, G.S., Brenneman, R.A., Hanotte, O., Eggert, L.S., Wiener, P., Kim, J., Kim, K.S., Sonstegard, T.S., Van Tassell, C.P., Neibergs, H.L., McEwan,

- J.C., Brauning, R., Coutinho, L.L., Babar, M.E., Wilson, G.A., McClure, M.C., Rolf, M.M., Kim, J.W. Schnabel, R.D. y Taylor, J.F. (2009): Resolving the evolution of extant and extinct ruminants with high-throughput phylogenomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (44):18644-18649.
- DeGusta, D. y Vrba, E. (2003): A method for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid astragali. *Journal of Archaeological Sciences*, 30: 10091-022.
- DeGusta, D. y Vrba, E. (2005a). Methods for inferring paleohabitats from discrete traits of the bovid postcranial skeleton. *Journal of Archaeological Science*, 32: 1115-1123.
- DeGusta, D. y Vrba, E. (2005b): Methods for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid phalanges. *Journal of Archaeological Science*, 32: 1099-1113.
- De Giuli, C. (1986): Late Villafranchian faunas of Italy: the Selvella Local Fauna in the southern Chiana Valley-Umbria. *Palaeontographia Italica*, 74: 11-50.
- De Giuli, C. y Heintz, E. (1974 a): *Croizetoceros ramosus* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) de Montopoli, nouvel élément de la faune villafranchienne d'Italie. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali*, A (81): 241-251.
- De Giuli, C. y Heintz, E. (1974 b): *Gazella borbonica* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia), nouvel élément de la faune villafranchienne de Montopoli, Valdarno inférieur, Pisa Italia. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali Memorie*, A (91), 227-237.
- De Giuli, 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). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 22 (3): 271-280.
- Del Campana, D. (1918): Considerazioni sulle Antilopi terziarie della Toscana. *Palaeontographia Italica*, 24: 147-234.
- Delafond, F. y Depéret, Ch. (1893): Les terrains tertiaires de la Bresse et leurs gîtes de lignites et de minerais de fer. Études des gîtes minéraux de la France, Paris, Imprimerie Nationale, 332 pp.
- Depéret, C. (1883): Nouvelles études sur les Ruminants fossiles d'Auvergne. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 96: 4p.
- Depéret, C. (1884): Nouvelles études sur les Ruminants Pliocènes et Quaternaires d'Auvergne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 3, 12: 247-284.
- Depéret, C. y Mayet, L. (1911): Le Gisement de Mammifères pliocènes de Senèze (Haute-Loire). *Association Française pour l'avancement des Sciences, Comptes Rendus Congrès de Dijon*, 1: 1-14.
- Depéret C., Mayet, L. y Roman, F. (1923): Les éléphants pliocènes. *Annales de l'Université de Lyon Sciences Médecine*, 42, 221 pp.
- Degerbøl, M. y Fredskild, B. (1970): The Urus (*Bos primigenius* Bojanus) and Neolithic domesticated cattle (*Bos taurus domesticus* Linné) in Denmark with a revision of *Bos*-remains from the kitchen middens: zoological and palynological investigations, *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*, 17, 1.
- Deveze, J.S. y Bouillet, J. B. (1827): *Essai géologique et minéralogique sur les environs d'Issoire, département du Puy-de-Dôme et principalement sur la montagne de Boulade, avec la description et les figures lithographiées des ossements fossiles qui y ont été recueillis*. Imprimerie Th ibaud-Landriot, Clermont-Ferrand, 130 pp.

- Dietrich, W.O. (1942): Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika, *Palaeontographica A*, 94: 43-133.
- Dmitrieva, E. L. (1975): Fossil Tragelaphinae from Western Mongolia and certain central-asian "Fauna, flora and biostratigraphy of the Mesozoic and Cenozoic of Mongolia". *The joint Soviet-Mongolian Paleontological expedition. Transaction of Paleontological Institute of Academy Sciences of the USSR*, 2: 76-83.
- Dmitrieva, E. L. (1977): Neogene antelopes of Mongolia and adjacent territories. The joint Soviet-Mongolian Paleontological expedition. *Transaction of Paleontological Institute of Academy Sciences of the USSR*, 6.
- Domingo, M.S., Alberdi, M.T., Azanza, B. (2007): A new quantitative biochronological ordination for the Upper Neogene mammalian localities of Spain *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 255: 361-376.
- Dong, W. (2008): Nouveau matériel de *Leptobos (Smertiobos) crassus* Artiodactyla, Mammalia) du Pléistocène inférieur à Renzidong (Chine de l'Est). *Geobios*, 41(3): 355-364.
- Dorlhac, J. (1854): Notice géologique sur le cratère du Coupet, et sur son gisement de gemmes et d'ossements fossiles. *Annales de la Société d'Agriculture, Science, et Arts Commerce du Puy*, 19, 597-617.
- Dubois, A. y Stehlin, H.G.(1933): La grotte de Cotencher, station mousterienne. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 52-53: 1-292.
- Dubrovo, I. A. y Burchak-Abramovich, N. I. (1984): Novy rod pliotenovogo byka iz Zakavkazia. *DAN. AN SSSR*, 66: 717-720.
- Dubrovo, I. A. y Burchak-Abramovich, N. I. (1986): New data of the Evolution of Bovine of the tribe Bovini. *Quartärpaläontologie*, 6: 13-21.
- Duvernois, M.-P. (1989): Les *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien inférieur d'Europe occidentale. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 309 (2): 769-775.
- Duvernois, M.-P. (1990): Les *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien d'Europe Occidentale. Systématique Évolution Biostratigraphie Paléoécologie. *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, 113:1-213.
- Duvernois, M.-P. (1992): Mise au point sur le genre *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae); implications biostratigraphiques et phylogénétiques. *Geobios*, 25 (1): 155-166.
- Duvernois, M.-P. y Guérin, C. (1989): Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, 22 (3): 339-379.
- d'Europe Occidentale. *Geobios*, 22: 339-379.
- Ellerman, J. R. y Morrison-Scott (1951): Checklist of Palearctic and Indian mammals, 1757 to 1946. *Trustess of the British Museum*, London, 810 pp.
- Emlen, D. (2008): The Evolution of Animal Weapons. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39:387-413.
- Estes, R.D. (1991): The Behavior Guide to African Mammals. The University California Press, 611 pp.
- Falconer, H. (1868): Paleontological memoirs and notes of the late Hugh Falconer with a biographical sketch of the author. R. E. Murchison Ed., Hardwicke, London.
- Farke, AA. (2010): Evolution and functional morphology of the frontal sinuses in Bovidae (Mammalia: Artiodactyla), and implications for the evolution of cranial pneumaticity. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159: 988-1014.

- Feldhamer, G., L. Drickamer, S. Vessey, J. Merritt, C. Krajewski (2007): *Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology*. Baltimore, MD: The Johns Hopkins University Press.
- Flerov, C. C. (1971): On the history of *Bison*. *Abh. hess. L.-Amt. Bodenforsch.*, Wiesbaden, H. 60: 59-63.
- Flerov, C. C. (1976): Die fossilen Bisonreste von Taubach und ihre Stellung in der Entwicklungsgeschichte der Gattung *Bison* in Europa. *Quartärpaläontologie*, 2: 170-208.
- Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher III, C.C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Antón, S.C., Bosinski, G., Jöris, O., de Lumley, M.-A., Majsuradze, G. y Mouskhelishvili, A. (2000): Earliest Pleistocene Hominid Cranial remains from Dmanisi, republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. *Science*, 288: 1019-1025.
- Galobart, A., Menéndez, E. y Moyà-Solà, S. (2003): Rumiantes de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Incarcal (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució*, 34: 143-151.
- Garrido, G. (2006): Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranchense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. (2008a): La muestra más moderna y completa conocida de *Gazellospira torticornis* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Europa occidental (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). En: *Vertebrados del Plioceno terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el proyecto Fonelas* (ed. A. Arribas) Cuadernos del Museo Geominero, 10, 413-460.
- Garrido, G. (2008b): Primera cita de *Leptobos etruscus* (Falconer, 1868) (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) en la Península Ibérica (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). En: *Vertebrados del Plioceno terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el proyecto Fonelas* (ed. A. Arribas) Cuadernos del Museo Geominero, 10: 489-516.
- Gatesy, J. y Arctander, P. (2000b): Molecular evidence for the phylogenetic affinities of Ruminantia. En: *Antelopes, deer, and relatives* (Eds. E. S. Vrba y G. B. Schaller), Yale University Press, New Haven. 143-155.
- Gatesy J. y O'Leary M. A. (2001): Deciphering whale origins with molecules and fossils. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 562-570.
- Gatesy, J., O'Grady, P. y Baker, R. H. (1999b): Corroboration among data sets in simultaneous analysis: hidden support for phylogenetic relationships among higher level artiodactyl taxa. *Cladistics*, 15: 271-313.
- Gatesy, J., Yelon, D., DeSalle, R., y Vrba, E. (1997): A Cladistic Analysis of Mitochondrial Ribosomal DNA from the Bovidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 7(3): 303-319.
- Gatesy J., Yelon D., Desalle R. y Vrba E.S. (1992): Phylogeny of the Bovidae (Artiodactyla, Mammalia), based on mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 9:433-446.
- Gautier, F. y Heintz, E. (1974): Le gisement villafranchien de La Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3^o série, 228, 113-136.
- Gauthier, A. y Muñoz, A. (2009): Seasonal sedimentation in the Pliocene Villarroya Lake (N Spain) inferred from pollen analysis. *Sedimentary Geology*, 222 (1-2):111-123.
- Gentili, S y Masini, F. (2005): An outline of Italian *Leptobos* and a first sight on *Leptobos* aff. *vallisarni* from Pietrafitta (early pleistocene, Perugia), *Quaternarie*, Hors Series 2: 81-89.

- Gentry, A.W. (1967): *Pelorovis oldowayensis* Reck, an extinct bovid from East Africa. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, 14: 245-299.
- Gentry, A.W. (1970): The Bovidae (Mammalia) of the Fort Ternan Fossil Fauna. En: *Fossil vertebrate of Africa, 2* (Eds. L.S.B. Leakey y R.J.G. Savage). London-New York. 243-323.
- Gentry, A.W. (1971): The earliest goats and other antelopes from the Samos *Hipparion* fauna. *Bull.Br.Mus. (Nat.Hist.) (Geol.)*, 20, 229-196, 6 lam. London.
- Gentry, A.W. (1974): A new genus and species of Pliocene boselaphini (Bovidae, Mammalia) from south Africa. *Annales South African Museum*, 65: 145-188.
- Gentry, A. W. (1978): Bovidae, En: *Evolution of African mammals* (Eds. W. I. Maglio y H. B. S.Cooke). Cambridge-Harvard University Press. 540-572.
- Gentry, A. W. (1980): Fossil Bovidae (Mammalia) from Langebaanweg, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 79:213–337.
- Gentry, A. W. (1990): Evolution and dispersal of African Bovidae. En: *Horns, pronghorns, and antlers* (Eds. G.A Bubenik y A.B. Bubenik). Springer-Verlag. 195-227.
- Gentry, A. W. (1992): The subfamilies and tribes of the family Bovidae. *Mammalian Review*, 22:1-32.
- Gentry, A.W. (1994): The Miocene differentiation of OldWorld Pecora (Mammalia). *Historical Biology*, 7: 115-158.
- Gentry, A.W. (2000): The ruminant radiation. En: *Antelopes, deer, and relatives* (Eds. E. S. Vrba y G. B. Schaller), Yale University Press, New Haven. 11-25.
- Gentry, A.W. (2001): An Ovibovine (Mammalia, Bovidae) from the Neogene of Stratzing, Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 102A: 189-199.
- Gentry, A. W. (2010): Bovidae. En: *Cenozoic mammals of Africa* (Eds. Werdelin, L. y Sanders, W. J.). University of California Press, Berkeley. 986 pp.
- Gentry, A.W., Gentry, A., (1978): Fossil Bovidae (Mammalia) of Olduvai Gorge, Tanzania. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, 29: 289-446.
- Gentry, A.W., Rössner, G.E., y Heizmann, E.P.J. (1999): Suborder Ruminantia. En: *The Miocene Land Mammals of Europe* (Eds. G.E. Rössner y K. Heissig).. Verlag Friedrich Pfeil, Munich. 225-258.
- Georgiadis, N. J., Kat, P. W., Oketch, H. y Patton, J. (1990): Allozyme divergence within the Bovidae. *Evolution*, 44: 2135-2149.
- Georgiadis, N. J. (1985): Growth patterns, sexual dimorphism and reproduction in African ruminants. *African Journal of Ecology*, 23: 75-87.
- Geraads, D. (1986): Les Ruminants du Pléistocène d'Oubéidiyeh (Israël). En: *Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jordain a Oubeidiyeh* (Ed. E. Tchernov). Mémoires et Travaux du Centre de Recherche Français de Jérusalem n° 5, Association Paleorient. Paris, 169-170.
- Geraads, D. (1992): Phylogenetic analysis of the tribe Bovini (Mammalia: Artiodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 104: 193-207.

- Gibbard P. y Head MJ (2009 a): The Definition of the Quaternary System/Era and the Pleistocene Series/Epoch. *Quaternaire*, 20 (2): 125-133. [The title contains an error as it should refer to the Quaternary System/Period, not System/Era].
- Gibbard P. y Head MJ (2009 b): « IUGS ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma ». *Quaternaire*, 20 (4): 411-412.
- Gignoux, M., (1916): L'étage Calabrien (Pliocène supérieur marin) sur le versant NE del l'Apennin, entre le Monte Gargano et Plaisance. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4 (14): 324-348.
- Gill, T. (1872): Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 11:1-98.
- Ginsburg, L., y Heintz, E. (1968): La plus ancienne antilope d'Europe, *Eotragus artenensis* du Burdigalien d'Artenay. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 40: 837-842.
- Ginsburg, L., Morales, J., y Soria, D. (2001): Les Ruminantia (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène des Bugti (Balouchistan, Pakistan). *Estudios Geológicos*, 57:155-170.
- Giozzi, E., Abbazi, L., Ambrosetti, P., Argenti, P., Azzaroli, A., Caloi, L., Capasso Barbato, L., Di Stefano, G., Esu, D., Ficarelli, G., Girotti, O., Kotsakis, T., Masini, F., Mazza, P., Mezzabotta, C., Palombo, M.R., Petronio, C., Rook, L., Sala, B., Sardella, R., Zanolda E., y Torre, D., (1997): Biochronology of selected Mammals, Molluscs and Ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy, The state of the art. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 103 (3): 369-388.
- Gray, J. E. (1821): On the natural arrangement of vertebrate animals. *The London Medical Repository Journal and Review* 15:296-310.
- Gray, J. E. (1872): Catalogue of ruminant mammals (Pecora, Linnaeus) in the British Museum. Taylor and Francis, London, United Kingdom.
- Groves, C.P. (1967). On the gazelles of the genus *Procapra* Hodgson, 1846. *Z. Säugetierk*, 32: 144-149.
- Groves, C.P. (1981): Systematic relationship of the Bovini (Artiodactyla, Bovidae). *Zeitschrift für die Zoologische und systematische Evolutionsforschung*, 19: 264-278.
- Groves, C.P. (1985): An Introduction to the Gazelles. *Chinkara*, 1, 1:4-10.
- Groves, C. P. 1988. A catalogue of the genus *Gazella*. En: *Conservation and Biology of Desert Antelopes* (Eds. A. Dixon y D. Jones) Christopher Helm, London. 193-198.
- Groves, C.P. (1996): Taxonomic diversity in Arabian gazelles: the state of the art. En *Conservation of Arabian Gazelles. National Commission for Wildlife Conservation and Development* (Eds. A.Greth, C.Magin y M.Ancrenaz). Riyadh, Saudi Arabia :8-39.
- Groves, C.P. (1997): The taxonomy of Arabian Gazelles. En K.Habibi, A.H.Abuzinada y I.A.Nader (eds.), *The Gazelles of Arabia*, Riyadh: *National Commission for Wildlife Conservation and Development*, 29, English Series: 24-51.
- Groves, C.P. (2000): Phylogenetic relationships within recent Antilopini (Bovidae). En: *Antelopes, Deer, and Relatives* (Eds. E.S.Vrba y G.B.Schaller). New Haven & London: Yale University Press. 223-233.
- Groves C. P. y Harrison D. L. (1967): The taxonomy of the gazelles (genus *Gazella*) of Arabia. *Journal of Zoology*, 15:381-387.

- Groves, C.P. y Schaller, G. B. (2000): The phylogeny and biogeography of the newly discovered Annamite Artiodactyls. En: *Antelopes, Deer, and Relatives* (Eds. E.S.Vrba y G.B.Schaller). Yale University Press, New Haven. 261-282.
- Groves, C.P., y Shields, G. F. (1996): Phylogenetics of the Caprinae based on cytochrome b sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 467-475.
- Grubb, P. (1993): Order Artiodactyla. En: *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*, 2nd ed(Eds. E. Wilson y D. M. Reeder). Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 377-414.
- Grubb, P. (2001): Review of family-group names of living bovids. *Journal of Mammalogy*, 82: 374-388.
- Grzimek, B. (1990): Artiodactyla. En: *Grzimek's Encyclopedia of Mammals, Vol. 5, 1st Edition*. (Ed. S. Parker). New York, McGraw-Hill. 1-639.
- Guérin, C. (1965): *Gallogoral* (nov. gen.) *meneghinii* (Rütimeyer, 1878) un rupicapriné du Villafranchien d'Europe occidentale. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 11, 353 pp.
- 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 Lyon*, 79 (3):1-1185.
- Guérin, C. (1982): Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, 15 (4), 593-598.
- Guérin, C. (1990): Biozones or mammal units? Methods and limits in biochronology. En: *European Neogene Mammalian Chronology, NATO ASI Series a Life Sciences 180* (Eds. E.H. Lindsay, V. Fahlbush y P. Mein). Plenum Press, New York. 119-130.
- Guérin, C. y Heintz, E. (1971): *Dicerorhinus etruscus* (Falconer, 1859), Rhinocerotidae, Mammalia, du Villafranchien de La Puebla de Valverde (Teruel, Espagne). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3^a série (8), Sciences de la Terre 2: 13-22
- Guha, S., Goyal, S.P. y Kashyap, V.K. (2007): Molecular phylogeny of musk deer: a genomic view with mitochondrial 16S rRNA and cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 585-597.
- Hassanin, A. y Douzery, E. J. P. (1999): The tribal radiation of the family Bovidae (Artiodactyla) and the evolution of the mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13, 227-243.
- Hassanin, A. y Douzery, E. J. P. (2003): Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia, and the alternative position of the Moschidae. *Systematic Biology*, 52: 206-228.
- Hassanin A. y Ropiquet A. (2004): Molecular phylogeny of the tribe Bovini (Bovidae, Bovinae) and the taxonomic status of the Kouprey, *Bos sauveli* Urbain 1937. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 896-907.
- Hassanin, A., Pasquet, E. y Vigne, J.-D. (1998). Molecular systematics of the subfamily Caprinae (Artiodactyla, Bovidae) as determined from cytochrome b sequences. *Journal of Mammalian Evolution*, 5: 217-236.
- Haywood, A.M. (2009): Pliocene Climates, En: *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments* (Ed. V. Gornitz). Earth Sciences Series, Springer.

- Haywood A.M., Sellwood, B.W. y Valdes, P.J. (2000a): Regional warming: Pliocene (3Ma) paleoclimate of Europe and the Mediterranean, *Geology*, 28(12):1063-1066.
- Haywood, A.M., Valdes, P.J. y Sellwood, B.W., (2000b): Global scale palaeoclimate reconstruction of the middle Pliocene climate using the UKMO GCM: Initial results. *Global and Planetary Change*, 25(1-3): 239-256.
- Heintz, E. (1963): Les caractères distinctifs entre métatarses de Cervidae et Bovidae actuels et fossiles. *Mammalia, Paris*, 27(2): 200-209.
- Heintz, E. (1964): Un nouveau Rupicaprinae fossile du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drome). *C. R. Sommaire des séances de la société géologique de France*, 9: 373-374.
- Heintz, E. (1966): La présence de *Gazellospira torticornis* Aymard (Ruminant) dans le gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drome). Essai de répartition géographique et stratigraphique. *Bulletin de la Société géologique de France*, 8: 25-30.
- Heintz, E. (1968): Principaux résultats systématiques et biostratigraphiques de l'étude des Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences de Paris*, 266, 2184-2186.
- Heintz, E., (1970): Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. C*, 22, 1-303.
- Heintz, E., (1971): *Gazella deperdita* (Gervais), 1847 (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Pontien du Mont Lubéron, Vaucluse, France. *Annales de Paléontologie*, 2: 209-229.
- Heintz, E. (1978): La faune villafranchienne de La Puebla de Valverde, Teruel, Espagne. Composition qualitative et quantitative. *Géol. Méditerranéenne*, 5: 277-280.
- Heintz, E. (1975): La Gazelle (Artiodactyla, Mammalia) et l'âge de la faune de la Puebla de Almoradier, Toledo, Espagne. Actas I coloquio Internacional sobre Bioestratigrafía Continental del Neógeno Superior y Cuaternario Inferior. Montpellier, 25-IX-Madrid, 11-X. 83-90.
- Heintz, E. y Aguirre, E. (1976): Le bois de *Croizetocerus ramosus pueblensis*, Cervidè de la faune villafranchienne de La Puebla de Valverde, Teruel (Espagne). *Estudios Geológicos*, 32: 569-572.
- Heintz, E. y Dubar, M., (1981): Place et signification des dépôts villafranchiens de Moustiers-Ségriès et faune de Mammifères de Cornillet (Alpes de Haute-Provence). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, sér. 4*, 3, C, 4, 363-397.
- Heintz, E. y Thomas, H. (1981): Un nouveau Bovidé, *Kabulicornis ahmadi* gen. nov., sp. nov., dans le gisement pliocène de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4^a sér., 3, section C, 1: 31-44.
- Heintz, E., Delson, E. y Crusafont Pairó, M. (1971): Descubrimiento del género *Macaca* en el yacimiento de La Puebla de Valverde (Teruel). *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural (Geología)*, 69: 299-302.
- Heintz, E., Guérin, C., Martin, R. y Prat, F., (1974): Principaux gisements villafranchiens de France: listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoires du Bureau pour la Recherche Géologique et Minière (France)*, 78: 131-135.
- Hernández Fernández, M. y Vrba, E.S. (2005): A complete A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biological Reviews*, 80 (2): 269-302.

- Hernández Fernández, M. y Vrba, E.S. (2006): Plio-Pleistocene climatic change in the Turkana Basin (East Africa): evidence from large mammal faunas. *Journal of Human Evolution*, 50 (6): 595-626.
- Hinton, M. A. C. (1906): *Gazella daviesii*, a new Antelope from the Norwich Crag of Bramerton. *Proceedings of the Geological Association*, 19: 247-251.
- Hinton, M. A. C. (1908): Note on *Gazella daviesii*, Hinton, an Antelope from the Norwich Crag Martin A. C. Hinton (1908). *Geological Magazine (Decade V)*, 5, 1- 445.
- Hodgson, (1841): Catalogue of Mammals of Nepal. *Calcutta Journal of Natural History*, 2: 218.
- Hooijer, D.A. (1945): A fossil gazelle (*Gazelle schreuderae* nov. spec.) from the Netherlands. *Zoologische Mededelingen*, 25 (9): 55-64.
- Howell, F.C. (1959): The villafranchian and human origins. *Science* 130: 831-844.
- Hu, C.K. y Qi, T. (1978): Gongwangling Pleistocene Mammalian Fauna of Lantian, Shaanxi. *Palaeontologia Sinica* New ser. C (21): 1-64.
- Janis, C. M. (1982): Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology. *Biological Reviews*, 57:261-317.
- Janis, C.M. (1990): Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. En: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (eds.J. Damuth y B.J. MacFadden), Cambridge University Press, Cambridge. 255-299.
- Jarman, P. J. (1974): The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48:215-266.
- Jia, L.P. y Wang, J. (1978): Hsihoutu – A culture site of Early Pleistocene in Shansi Province, Cultural Relics Publishing House, Beijing:1-85.
- Jiménez, S. Martín, S. y Jiménez, E. (1999): Primeros resultados de la excavación "Villarroya 88-89" (La Rioja, España). *Studia Geologica Salmanticensis*, 35: 41-56.
- Julià, R. (1977): Nuevos datos sobre la posición cronoestratigráfica de los materiales cuaternarios de la cuenca lacustre de Banyoles-Besalú (Girona). *Acta Geológica Hispánica*, 1 (3): 55-59.
- Julià, R. y Villalta J. F. (1984): El yacimiento de vertebrados del Pleistoceno inferior de Crespia (Girona, NE de la Península Ibérica). *Acta geológica Hispánica* 19 (2): 129-138.
- Kappelman, J., (1988): Morphology and locomotor adaptations of the bovid femur in relation to habitat. *Journal of Morphology*, 198: 119-130.
- Kappelman, J., Plummer, T.W., Bishop, L.C., Duncan, A. y Appleton, S., (1997): Bovids as indicators of Plio-Pleistocene paleoenvironments in East Africa. *Journal of Human Evolution*, 32: 229-256.
- Kingdon, J. (1997): The Kingdon guide to African mammals. London Academic Press.
- Kingdon, J., (1989): Bovids, horned ungulates. En: *East African mammals: an atlas of evolution in Africa*. Vol. IIIC y D. (Ed. J. Kingdon).University of Chicago Press, Chicago. 1–746
- Kingdon, J. (1982). *East African mammals: an atlas of evolution in Africa*, IIIC. Academic Press, London.
- Köhler, M. (1993): Skeleton and Habitat of Recent and Fossil Ruminants. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A. Geologie und Paläontologie* 25:1-88.

- Kostopoulos, D.S. (1996): The Plio-Pleistocene Artiodactyls of Macedonia (Northern Greece). Systematic, biochronology, biostratigraphy. Tesis doctoral, Universidad deThessaloniki, 671 pp.
- Kostopoulos, D.S. (1997): The Plio-Pleistocene artiodactyls from Macedonia, Greece: 2. The fossiliferous locality of Volakas, VOL (Volakas Basin, Drama, Ne Greece). *Paleontologia I Evolució*, 30-31: 83-92.
- Kostopoulos, D. S. (1997): The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrate, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site "Apollonia-1", Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas*, 19 (4): 845-875.
- Kostopoulos, D. S. (1998): *Parastrepsiceros koufosi* n.sp. (Mammalia: Bovidae); note on the possible presence of a *Prostrepsiceros* descendant in the latest Pliocene of Northern Greece. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 41 (1): 101-109.
- Kostopoulos, D.S. (2004): Revision of some late Miocene spiral horned antelopes (Bovidae, Mammalia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 231 (2) 167-190.
- Kostopoulos, D.S. y Athanassiou, A.S. (1997): Les Gazelles du Pliocène moyen-terminal de la Grèce continentale (Macédoine, Thessalie). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 23: 413-430.
- Kostopoulos, D.S. y Koufos, G.D. (1994): The Plio-Pleistocene Artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance. Preliminary report. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 318 (2): 1267-1272.
- Kostopoulos, D.S. y Koufos, G.D. (2006): *Pheraios chryssomallos*, gen. et sp nov (Mammalia, Bovidae, Tragelaphini), from the late Miocene of Thessaly (Greece): Implications for tragelaphin biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 436-445.
- Kostopoulos, D.S. y Sen, S. (1999): Late Pliocene (Villafranchian) mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey. *Mitteilungen der bayerischen Staatssammlung für Palaontologie und historische Geologie*, 39: 165-202.
- Kostopoulos, D.S.; Vassiliadou, K. y Koufos, G.D. (2002): The beginning of the Pleistocene in the Balkan area according to the Mammal record: palaeozoogeographical approach. *Annales géologiques des Pays helléniques*, 1 série, 39 (A): 253-278.
- Koufos, G.D. (2001): The Villafranchian mammalian faunas and biochronology of Greece. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 40 (2): 217-223.
- Kovarovic, K. y Andrews, P. (2007): Bovid postcranial ecomorphological survey of the Laetoli paleoenvironment. *Journal of Human Evolution*, 52: 663-680.
- Kretzoi, M. (1941): Präokkupierte Namen im Säugetiersystem. *Földtani Közlöny*, 71: 349-350.
- Kretzoi, M. (1956): Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villanyer Gebirges. *Geologica Hungarica*, 27: 1-264.
- Kurtén, B. (1963): Villafranchian faunal evolution. *Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae*, 26: 1-18.
- Kurtén, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. Weidenfeld and Nicholson, London, 317 pp.
- Kurtén, B. y Crusafont, M. (1977): Villafranchian Carnivores (Mammalia) from la Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentationes Biologicae*, 85: 1-39.
- Kuznetsova, M. V. y Kholodova, M. V. (2002): Molecular support for the placement of *Saiga* and *Procapra* in Antilopinae (Artiodactyla, Bovidae). *Journal of Mammalian Evolution*, 9(4):271-280.

- Kuznetsova, M.V., Kholodova, M.V. y Luschekina, A.A. (2002): Phylogenetic analysis of sequences of the 12S and 16S rRNA mitochondrial genes in the family Bovidae: new evidence. *Russian Journal of Genetics*, 38: 942-950.
- Lacombat, F., Abbazzi, L., Ferretti, M.P., Martínez-Navarro, B., Moullé, P-E., Palombo, M-R., Rook, L., Turner, A. y Valli, A. (2008): New data on the Early Villafranchian fauna from Vialette (Haute-Loire, France) based on the collection of the Crozatier Museum (Le Puy-en-Velay, Haute-Loire, France). *Quaternary International*, 179, 1: 64-71.
- Lehmann, U. (1957): Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleis-tozän der Erpfinger Höle (Schwäbische Alb). *Mitteilungen der Geologischen Staatsinst*, 26: 60-99.
- Leinders, J.J.M. (1979): On the osteology and function of the digits of some ruminants and their bearing on taxonomy. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 44:305-319.
- Lisiecki, L. E. y Raymo, M. E. (2005): A Plio-Pleistocene stack of 57 globally distributed bentic $d^{18}O$ records. *Paleoceanography*, 20, PA1003.
- Loison, A., Gaillard, J.-M. Pelabon, C. y Yoccoz, N. G. (1999): What factors shape sexual size dimorphism in ungulates?. *Evolutionary Ecology Research*, 1:611-633.
- Lowenstein, J. M. (1986): Bovid relations based on serum immunology. *South African Journal of Science*, 82:77-78.
- Mace, G. M. (1979): The evolutionary ecology of small mammals. Tesis doctoral. University of Sussex, Brighton, U.K.
- Major, C.F.J. (1885): On the Mammalian fauna of the Val d'Arno. *Quaternary Journal of the Geological Society, London*, 51:1-8.
- Major, C.F.J. (1980): L'ossario di Olivola in Val di Magra. *Processi Verbali della Società Toscana di Scienze Naturali in Pisa*, 12: 57-76.
- Marcot J.D. (2007): Molecular phylogeny of terrestrial artiodactyls: conflicts and resolution. En: *The evolution of artiodactyls* (Eds. D.R. Prothero y S.E. Foss). Baltimore (MD): The John Hopkins University Press. 4-18.
- Masini, F. (1989): I bovini villafranchiani d'Italia. V.I-II, Tesis doctoral. Universidad de Módena, Bolonia, Florencia y Roma (V.I) 152 p., (V.2) 55p.
- Matthee, C. A. y Davis, S. K. (2001). Molecular insights into the evolution of the family Bovidae: a nuclear DNA perspective. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 1220-1230.
- Matthee, C. A. y Robinson, T. R. (1999): Cytochrome b Phylogeny of the Family Bovidae: Resolution within the Alcelaphini, Antilopini, Neotragini, and Tragelaphini. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12 (1): 31-46.
- Matthee, C. A., Burzlaff, J. D., Taylor, J. F. y Davis, S.K. (2001): Mining the mammalian genome for artiodactyl systematics. *Systematic Biology*, 50, 367-390.
- Marcot, J. D. (2007): Molecular phylogeny of terrestrial artiodactyls. Conflicts and resolution. En: *The evolution of artiodactyls* (Eds. D. R. Prothero y S. E. Foss.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 4-18.
- Mayet, L. y Roman, F. (1923): Les Éléphants pliocènes. Première partie. Elephas planifrons Falcones des sables de Chagny et faunes de Mammifères d'âge Villafranchien-Saint-Prestien. *Annales de la Université de Lyon.n.s., I Sciences, Médecine-fasc.* 42: 1-87.

- Mckenna, M.C. y Bell, S. K. (1997): Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York. 631 pp.
- Mein, P., (1975): Report on activity RCMNS-Working groups (1971–1975) (1971-1975). IUGS, regional committee on Mediterranean Neogene stratigraphy, 78-81, Bratislava.
- Mein, P. (1990): Updating of MN Zones. En: *European Neogene Mammal Chronology* (Eds. E. Lindsay, V. Fahlbusch y P. Mein). Plenum Press, New York. 73-90.
- Merino Cristobal, L. (1999): Mineralogía y geoquímica del esqueleto de mamíferos del Neógeno español. Tesis doctoral.
- Merla, G. (1949): I Leptobos italiani. *Palaeontographia Italica*, 46: 41-155.
- Michel-Lévy, A. y Munier-Chalmas, E. P. (1889): Étude sur les environs d'Issoire. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (3), 17: 267-270.
- Mithen, S. y Reed, M. (2002): Stepping out: a computer simulation of hominid dispersal from Africa. *Journal of Human Evolution*, 43: 433–462.
- Molina, E., Pérez-González, A. y Aguirre, E. (1972): Observaciones geológicas en el Campo de Calatrava. *Estudios Geológicos*, 28: 3-11.
- Morales, J. (1992): Las Faunas de Mamíferos del Neógeno de Europa. En: *Paleontología de Vertebrados: Faunas y Filogenias, Aplicación y Sociedad* (Ed. H. Astibia) Servicio Editorial. Universidad del País Vasco. 235-256.
- Morales, J. (2003): Mamíferos del Neógeno de Europa. En: *Los vertebrados fósiles en la historia de la vida. Excavación, estudio y patrimonio* (Eds. E. Jiménez y J. Civis). 281-308.
- Morales, J. y Nieto, M., (1997): El registro terciario y cuaternario de los mamíferos de España. En: *Registros fósiles e Historia de la Tierra* (Eds. J. P. Calvo y J. Morales). Editorial Complutense. Madrid. 297-322.
- Morales, J., Soria, D. y Pickford, M. 1995. Sur les origines de la famille des Bovidae (Artiodactyla, Mammalia). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris*, série 3, 321:1211-1217.
- Morales, J., Soria, D. y Pickford, M. y Nieto, M. (2003): A new genus and species of Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) from the early Middle Miocene of Arrisdrift, Namibia, and the origins of the family Bovidae. *Memoir of the Geological Survey of Namibia*, 19: 371-384.
- Mourer-Chauviré, C. (1972): Etude de nouveaux restes de Vertébrés provenant de la carrière Fournier à Châtillon-Saint-Jean (Drôme)-Arctiodactyles, chevaux et oiseaux. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 4: 271-302.
- Moyà-Solà, S. (1983). Los Boselaphini (Bovidae, Mammalia) del Neógeno de la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. *Publicaciones de Geología*, 18, 237 pp.
- Moyà-Solà, S. (1987): Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontologia i evolució*, Mem. Esp., 1: 181-236.
- Moyà-Solà, S. y Menéndez, E. (1987): Los Artiodáctilos (Bovidae y Cervidae, Mammalia) del Pleistoceno inferior de Europa occidental: ensayo de síntesis. *Paleontologia i Evolució*, 20: 289-295.
- Moyá-Solá, S., Pons Moya, J. y Köhler, M. (1989–1990): Primates catarrinos (Mammalia) del Neógeno de la península Ibérica. *Paleontología Evolució*, 23: 41-45.

- Muñoz, A. (1992): Análisis Tectosedimentario del Terciario del sector occidental de la Cuenca del Ebro (Comunidad de la Rioja), *Ediciones del Instituto de Estudios Riojanos, Ciencias de la Tierra*.
- Muñoz, A.; Pérez, A.; Pardo, G. y Villena, J. (1992): III Congreso Geológico de España. Simposios, 1:108-117.
- Murray, M. G. (1984): Grazing antelopes. En: *The encyclopedia of mammals* (Ed. D. W. Macdonald). Facts on File, New York. 560–569.
- Newton, E.T. (1884): On the occurrence of Antelope remains in newer Pliocene beds in Britain, with the description of a new species, *Gazella anglica*. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 40, 2, 158: 280-293.
- Nieto, M. (1998): Relaciones entre comportamiento, ecología y morfología en formas actuales de bóvidos: aplicaciones a la paleoecología. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Nieto, M.; Azanza, B.; Soria, D. y Morales, J. (1997): El registro fósil neógeno de los Bovoidea (Artiodactyla, Mammalia) de España. En: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico* (Eds. J.P. Calvo y J. Morales). U.C.M., Madrid. 137-140.
- Nieto, M., Hortal, J., Matínez-Maza, C., Morales, J. y Rodríguez, J. (2003): Variaciones en la riqueza de macromamíferos de España durante el Neógeno. *Graellsia*, 59 (2-3): 299-317.
- Nowak, R. M. (1993): *Walter's mammals of the World* Vol. 2. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1629 pp.
- Nowak, R. M. (1999): *Walker's Mammals of the World* (6th edition). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 1936 pp.
- Oboussier, H. (1970): Beitrage zur Kenntnis der *Pelea* (*Pelea capreolus*, Bovidae, Mammalia), ein Vergleich mit etwa gleichgrossen anderen Bovinae (*Redunca fulvorufula*, *Gazella thomsoni*, *Antidorcas marsupialis*). *Zeitschrift fur Säugetierkunde*, 35: 342-353.
- Palombo, M. R. y Valli, A. (2003-2004): Remarks on the biochronology of mammalian faunal complexes from the Pliocene to the Middle Pleistocene in France. *Geologica Romana*, 37: 145-163.
- Palombo M.R., Azanza B. y Alberdi M.T. (2003): Italian mammal biochronology from Latest Miocene to Middle Pleistocene: a multivariate approach. *Geologica Romana*, 36, (2000-2002), 335-368.
- Palombo, M.R., Milli, S. y Rosa, C. (2004): Remarks on the late Middle Pleistocene biochronology of the mammalian faunal complexes of the Campagna Romana, *Geologica Romana*, 37: 1-9.
- Palombo, M.R., Raia, P. y Giovino, C. (2005): Early–Middle Pleistocene structural changes in mammalian communities from the Italian peninsula. En *Early–Middle Pleistocene Transitions: The Land–Ocean Evidence* (Eds. M.J. Head y P.L. Gibbard) Geological Society of London, Special Publication, vol. 247, 251-262.
- Pallas, P. S. (1766) *Miscellanea zoologica quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur*. Petrum van Cleef, The Hague, The Netherlands
- Pareto, L., (1865). Note sur les subdivisions que l'on pourrait établir dans les terrains tertiaires de l'Apennin septentrional. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 22: 210-277.

- Paricio, J. y Simón, J.L. (1986): Aportaciones al conocimiento de la compresión tardía en la Cordillera Ibérica centro-oriental: la cuenca neógena inferior del Mijares (Teruel-Castellón). *Estudios Geológicos*, 42: 307-319.
- Pérez-Barbería, F. J. y Gordon, I. (2000): Differences in body mass and oral morphology between the sexes in the Artiodactyla: Evolutionary relationships with sexual segregation. *Evolutionary Ecology Research*, 2:667–684.
- Pérez-Barbería, F. J., Gordon, I. J. y Pagel, M. (2002): The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution*, 56: 1276-1285.
- Pesquero, M. D.; Sánchez, B. y Alcalá, L. (2002): Valoración patrimonial de los yacimientos pliocenos de la Depresión de Sarrión. En: *El patrimonio paleontológico de Teruel* (G. Meléndez y E. Peñalver, coord.). Instituto de Estudios Turolenses, 257-268.
- Petronio, C. y Sardella, R. (1999): Biochronology of the Pleistocene mammal fauna from Ponte Galeria (Rome) and remarks on the Middle Galerian faunas. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 105: 155-164.
- Pickford, M. (1981): Preliminary Miocene mammalian biostratigraphy for Western Kenya, *Journal of Human Evolution*, 10: 73-97.
- Pillans, B. (2004): Proposal to redefine the Quaternary. *Episodes*, 27 (2):127.
- Pilgrim, G. E. (1937): Siwalik Antelopes and Oxen in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 72, 7: 729-874.
- Pilgrim, G. E. (1939): Fossil Bovidae of India. *Palaeontologia Indica, New Series*, 26 (1):1-356.
- Pilgrim, G. E. y Schaub, S. (1939): Die schraubenhörnige Antilope des europäischen Oberpliocaens und ihre systematische Stellung. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, 62: 1-30.
- Pilgrim, G. E. y Hopwood, A. T. (1928): Catalogue of the Pontien. Bovidae of. Europe. British Museum of Natural History. 106 pp.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T., Azanza, B. y Rodríguez, J. (2004): Patterns of body-size change in large mammals during the late Cenozoic in the northwestern Mediterranean. *Zona Arqueológica: Homenaje a Emiliano Aguirre*, 4(2): 464-479.
- Price, S.A., Bininda-Emonds, O.R.P. y Gittleman, J.L. (2005): A complete phylogeny of the whales, dolphins, and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla). *Biological Review*, 80: 445–473.
- Pomel, A. (1853): Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier. *J. B. Baillière édit.*, Paris, 193 pp.
- Polák, J. y Frynta, D. (2009): Sexual size dimorphism in domestic goats, sheep, and their wild relatives. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 872-883.
- Polák, J. y Frynta, D. (2010): Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule. *Evolutionary Ecology*, 24:1255-1266.
- Pueyo, E., Muñoz, A. y Parés, J.M. (1996): Magnetoestratigrafía preliminar de los materiales pliocenos de la Cubeta de Villarroya (Sierra de Cameros, La Rioja). *Geogaceta*, 20 (5): 1029-1032.

- Pueyo E., Muñoz A., Parés J.M. (1997): Réplica al comentario de M.T. Alberdi y B. Azanza sobre el artículo: *Magnetoestratigrafía preliminar de los materiales pliocenos de la Cubeta de Villarroya (Sierra de Cameros, La Rioja)*. *Geogaceta*, 22 (1997) 8-10.
- Pueyo E., Muñoz A., La Plana, C. y Parés J.M. (2005): Correlación estratigráfica, bioestratigráfica y magnetoestratigráfica de la cubeta pliocena de Villarroya (La Rioja, N de España). *Geotemas*, 6 (4): 323-326.
- Qiu, Z.X., Deng, T. y Wang, B.Y. (2004): Early Pleistocene mammalian fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China, *Palaeontologia Sinica*, new series C (27):1-198.
- Ralls, K. (1976): Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology*, 51: 245-276.
- Ralls, K. (1977): Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist*, 111:917-938.
- Radulescu, C.; Samson, P.E.; Petculescu, A. y Tiucă, E. (2003): Pliocene large mammals of Romania, *Coloquios de Paleontología*, 53:1-10.
- Radulesco, C. (2005): Artiodactyles du Pliocène et du Pléistocène inférieur de Roumanie. *Quaternaire*, 2:191-200.
- Rebholz, W. y Harley, E. (1999): Phylogenetic relationships in the bovid subfamily Antilopinae based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12: 87-94.
- Reed, K. (1997): Early hominid evolution and ecological change through the Africa Plio-Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 32: 289-322.
- Reiss, M. J. (1989): The allometry of growth and reproduction. Cambridge University Press. 200 pp.
- Rio, D., Sprovieri, R., Castradori, D. y Di Stephano, E., (1998): The Gelasian Stage (Upper Pliocene): A new unit of the global standard chronostratigraphic scale. *Episodes*, 21: 82-87.
- Robinson, T.J. y Ropiquet, A. (2011): Examination of hemiplasy, homoplasy and phylogenetic discordance in chromosomal evolution of the Bovidae. *Systematic Biology*, 60: 1-12.
- Rodler, A. y Weithofer, K. A. (1890): Die Wiederkauer der Fauna von Maragha. *Denkschrift Akademie Wissenschaften Wien*, 57: 753-772.
- Rodríguez, J., Alberdi, M.T., Azanza, B., Prado, J.L., (2004): Body size structure in northwestern Mediterranean Plio-Pleistocene mammalian faunas. *Global Ecology Biogeogr.* 13, 163–176.
- Rook, L. y Martínez-Navarro, B., (2010): Villafranchian: The long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronologic unit. *Quaternary International*, 219 (1-2):134-144.
- Ropiquet, R., Li, B. y Hassanin, A. (2009): SuperTRI: A new approach based on branch support analyses of multiple independent data sets for assessing reliability of phylogenetic inferences. *Comptes Rendus Biologies*, 332, 832-847.
- Ruckstuhl, K.E. (2007): Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology*, 47:245-257.
- Rütimeyer, L (1865): Beiträge zu einer palaeontologischen Geschichte der Wiederkauer zunächst an Linné's Genus *Bos*. *Verhandlungen der Naturforschenden Gessellschaft* 4(2):299-354.

- Rütimeyer, L. (1866-1867): Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes in seinen Beziehungen zu den Wiederkäuern im Allgemeinen. *Neue Denkschr. Schweiz. Naturforschenden Gessellschaft*, 22, 1-102, (1866); vol. 23, 1-175, (1867).
- Rütimeyer, L. (1877-1878): Die Rinder der Tertiär-Epoche nebst Vorstudien zu einer natürlichen Geschichte der Antilopen. *Abhandlungen Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, 4-5, 208 pp.
- Sala, B. (1987): *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene, Italy) and revision of the european species of bison. *Palaeontographica Italica*, 74: 113-170.
- Sala, B., Masini, F., Ficcarelli, G., Rook, L. y Torre, D. (1992): Mammal dispersal events in the Middle and Late Pleistocene of Italy and Water Europe. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 153: 58-68.
- Sánchez, I. M. (2006): Evolución y sistemática de los Moschidae (Mammalia; Artiodactyla) del Mioceno medio y superior de España. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 513 pp.
- Sánchez, I. M. y Azanza, B. (2000): Apéndices craneales de los rumiantes. En: Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid (Eds. J. Morales, M. Nieto, L. Amezua, S. Fraile, E. Gómez, E. Herraéz, P. Peláez-Campomanes, M. J. Salesa, I. M. Sánchez y D. Soria, eds.). Serie Arqueología, Paleontología y Etnografía. Vol. 6. CAM.: 285-286.
- Sánchez, I.M. y Morales, J. (2008): *Micromeryx azanzae* sp. nov. (Ruminantia: Moschidae) from the middle-upper Miocene of Spain, and the first description of the cranium of *Micromeryx*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3):873-885.
- Sardella, M. y Palombo, M.R. (2007): The Pliocene- Pleistocene boundary: which significance for the so called "Wolf Event"? *Quaternaire*, 18 (1): 63-69.
- Savage, D. E. y Russell, D. E. (1983): Mammalian Paleofaunas of the World. Addison-Wesley Publishing Company, London, 432 pp.
- Schlosser, M. (1903). Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abhandlungen königlich bayerischen Akademie Wissenschaften*, 22:1-221.
- Schaub, S. (1922): *Nemorhaedus philisi* nov. spec., ein fossiler Goral aus dem Oberpliocän der Auvergne. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 16 (3): 558-563.
- Schaub, S. (1923): Neue und wenig bekannte Cavicornier von Senèze. *Eclogae geologicae Helveticae*, 18 (2): 281-295.
- Schaub, S. (1928): Die Antilopen des Toskanisehen Oberpliocäns. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 21 (1): 260-266.
- Schaub, S. (1932): Die Ruminantier des ungarischen Preaglacialen. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 25: 319-320.
- Schaub, S. (1937): Ein neuer Cavicornier aus dem Oberpliocäen von Honan. *Bulletin of the geological institutions of the University of Uppsala*, 27: 25-31.
- Schaub, S. (1944): Die oberpliocäene Säugetierfauna von Senèze (Haute-Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 36 (2):270-289.
- Schaub, S. (1951): *Sorgelia*. n. gen., ein Caprine aus dem thüringischen Altpleistocaen. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 44: 375-381.
- Scherz, E. (1936): Der Geschlechts-Unterschied an Metapodien vos Bison. *Senckenbergiana*, 18 (1-2): 357-351.

- Schlosser, M. (1904): Die fossilen Cavicornia von Samos. *Beiträge Paläontologische Geologische Österreich-Ungarns*, 17: 21-118.
- Scott, K. M. (1990): Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. En: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (eds. J. Damuth y B. J. MacFadden), Cambridge University Press, 301-335.
- Shine, R. (1989): Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64:419-461.
- Shipman, P., Walker, A., Van Couvering, J.A., Hooker, P.J. y Miller, J.A. (1981): The Fort Ternan hominoid site, Kenya: Geology, age, taphonomy and paleoecology. *Journal of Human Evolution*, 10:49-72.
- Sickenberg, O. (1968): Die pleistozänen Knochenbrekzien von Volaks (Griech.- Mazedonien). *Geologischen Jahrbuch*, 85: 33-54.
- Sickenberg, O., Becker-Platen, J.D., Benda, L., Berg, D., Engesser, B., Gaziry, W., Heissig, K., Huenermann, K.A., Sondaar, P.Y., Schmidt-Kittler, N., Staesche, U., Steffens, P. y Tobien, H. (1975): Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geologisches Jahrbuch B* 15: 1-167.
- Simón J.L. (1983): Tectónica y geotectónica del sistema de fosas de Teruel. *Teruel* 69, 21-97.
- Simón, J.L. (1984): Compresión y distensión alpinas en la Cadena Ibérica Oriental. Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza. *Publicación del Instituto de Estudios Turoleses*, 269 p.
- Simpson, G. G. (1945): Principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- Sinusía, C.; Pueyo, E.L., Azanza, B. y Pocoví, A. (2005): Datación magnetoestratigráfica del yacimiento paleontológico de Puebla de Valverde (Teruel). *Geotemas*, 6 (4): 339-342.
- Sokolov, I. I. (1953): Experience of the natural classification of bovids (Bovidae). *Proceedings of the Zoological Institute*, 14, Moscow.
- Sokolov, V. E. (1979). *Systematic of Mammals, Moscow, Vysshaya Shkola Publishers. 528 pp.*
- Solounias, N. (2007): Family Bovidae. En: *The Evolution of Artiodactyls* (Eds. Donald R. Prothero y Scott E. Foss). The John Hopkins University Press. 384 pp.
- Solounias, N. y Dawson-Saunders, B. (1988): Dietary adaptations and paleoecology of the late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 65: 149-172.
- Solounias, N., Barry, J.C., Bernor, R.L., Lindsay, E.H., y Raza, S.M. (1995): The oldest bovid from the Siwaliks, Pakistan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 806-814.
- Soria, D. (1979): Hienidos fósiles de España: Revisión de la familia Hyaenidae del Neógeno Superior y Pleistoceno Inferior. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 303 pp.
- Soto, E. y Morales, J. (1985): Grandes mamíferos del yacimiento Villafranchiense de Casablanca-1, Almenara (Castellón). *Estudios Geológicos*, 41: 243-249.
- Spassov, N. (1997): Villafranchian succession of mammalian megafaunas from Bulgaria and the biozonation of South-East Europe. *Mémoires et Travaux E.P.H.E de l'Institut de Montpellier*, 21: 669-676.

- Spassov, N (2005): Brief review of the Pliocene ungulate fauna of Bulgaria. *Quaternaire. hors-série*, 2: 201-212.
- Spassov, N. y Crégut-Bonnoure, E. (1999): Premières données sur les Antilopinae et les Caprinae villafranchiens de Bulgarie. Richesse faunique et signification biozoogéographique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, 3 (28): 493-498.
- Spaulding, M., O'Leary, M.A., Gatesy, J. (2009): Relationships of Cetacea (Artiodactyla) Among Mammals: Increased Taxon Sampling Alters Interpretations of Key Fossils and Character Evolution. *PLoS ONE*, 4(9): e7062.
- Spencer, L. M. (1997): Dietary adaptations of Plio-Pleistocene Bovidae: implications for hominid habitat use. *Journal of Human Evolution*, 32: 201-228.
- Staudinger, W. (1908): *Praeovibos priscus* nov. gen. et nov. sp., ein Vertreter einer Ovibos nahestehenden Gattung aus dem Pleistocän Thüringens. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 16: 481-502.
- Stehlin, H. G. (1904): Une faune à Hipparion à Perrier. *Bulletin de la société géologique de France*, 4(4): 432-444.
- Stehlin, H G. (1923): Die Oberpliocäne Fauna von Senèze (Haute-Loire). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, Basel, 18, 2: 268-281.
- Steininger, F. F., Rabeder, G. y Rögl, F. (1985): Land mammal distribution in the Mediterranean Neogene: a consequence of geokinematic and climatic events. En: *Raimondo Selli Commemoration* (Ed. F.C. Wezel). Springer Verlag. 559-571.
- Symeonidis, N. (1992): Lower Pleistocene (Villafranchian) fossil Mammals from the Sesklo basin (Volos). *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, 35: 1-21.
- Teilhard de Chardin, P. y Piveteau, J. (1930): Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19: 1-134.
- Teilhard de Chardin, P. y Trassaert, M. (1938): Cavicornia of South-Eastern Shansi. Cavicornia of South-Eastern Shansi. *Palaeontologica Sinica, C*, 6: 1-106.
- Teilhard de Chardin, P. y Young (1931): Fossil mammals from the Late Cenozoic of China. *Palaeontologica Sinica, C*, 9 (1).
- Thomas, H. (1979): *Miotragocerus cyrenaicus* sp. nov. (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Miocène supérieur de Sahabi (Libye) et ses rapports avec les autres Miotragocerus. *Geobios*, 12 (2): 267-280.
- Tikhonov, A. N. y Bischof, L. (1995): Phylogenetic relationships of the Antilopinae based on cranial morphology and mitochondrial DNA sequences. Abstracts. 2d European Congress. Mammal. Southampton, p. 62.
- Tobien, H. (1970): Biostratigraphy of the mammalian faunas at the pliocene-pleistocene boundary in middle and western Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 8(2-3) 77-93.
- Torre, D. (1987): Pliocene and Pleistocene marine-continental correlations, *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici*, 70: 71-77.
- Vassart, M., Seguela, A. y Hayes, H. (1995): Chromosomal evolution in gazelles. *Journal of Heredity*, 86: 216-227.

- Vekua, A. K. (1968): The Pliocene spiral-horned antelopes from Georgia. *Soobscheniya Akademii Nauk Grouzinskoi SSR* 3:1-25.
- Vekua, A. K. (1970): New representative of Tragelaphini from the Pliocene of Georgia. En: *The Mesozoic and Cenozoic fauna of Georgia and its geohistoric significance* (Ed. Metsniereba Tbilisi), 120-136.
- Vekua, A.K. (1972): The Akchaghylian vertebrate fauna from Kvabebi. *Nauka*, 351 pp.
- Villalta, J. F. (1952). Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villarroya (Logroño). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 64: 3-204.
- Villalta, J. F. y Crusafont, M. (1953): Un nuevo Ovicaprino en la fauna villafranchiense de Villarroya (Logroño). *Actes 4º International Congress of Quaternary (INQUA)*, Roma, 1: 426, 432.
- Villalta J.F. y Crusafont M. (1947): Les gisements de Mammifères du Néogène espagnol. *Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, 13:256.
- Villalta, J.F. y Vicente, J. (1972): Una flora del Cuaternario antiguo de Crespì. *Acta Geológica Hispánica*, 7 (4): 120-128.
- Vrba, E. S. (1976): The fossil Bovidae of Sterkfontein, Swartkrans and Kromdraai. *Transvaal Museum Memoir*, 27: 1-166.
- Viret, M. 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.
- Viret, J. (1961): Artiodactyla. En: *Traité de Paleontologie*. Tomo VI, vol. I. (Ed. J. Piveteau). Masson, 887-1084.
- Vislobokova, I., Erbaeva, M.A. y Sotnikova, M. (1993):. The Early Villafranchian Stage in the Development of the Mammalian Fauna of Northern Eurasia. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 1 (5): 555-564.
- Vrba, E. S. (1979): Phylogenetic analysis and classification of fossil and recent Alcelaphini Mammalia: Bovidae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11:207-228.
- Vrba, E. S. (1984): Evolutionary pattern and process in the sistergroup Alcelaphini-Aepycerotini (Mammalia: Bovidae). En: *Living fossils* (Eds. N. Eldredge y S. M. Stanley). Springer Verlag, New York. 62-79.
- Vrba, E. S. (1985a): African Bovidae: Evolutionary events since the Miocene. *South African Journal of Science*, 81: 263-266.
- Vrba, E.S. (1985b): Ecological and Adaptive Changes Associated with Hominid Evolution, p. 63-71. In Delson, E. (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence*. Liss, New York.
- Vrba, E.S., (1988): Late Pliocene climatic events and hominid evolution. En: *The Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines* (Ed. F.E. Grine). Aldine Publishing Company, New York. 405-426.
- Vrba, E.S. (1995): The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate, 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, New Haven, CT, United States. 385-424.
- Vrba, E. S. y Schaller, G. B. (2000): Phylogeny of Bovidae based on behavior, glands, skulls, and postcrania. En *Antelopes, deer, and relatives* (Eds. E. S. Vrba y G. B. Schaller). Yale University Press, New Haven. 203-222.

- Vrba, E. S., Vaisnys, J. R., Gatesy, J. E., Desalle, R. y Wei, K.-Y. (1994): Analysis of paedomorphosis using allometric characters: the example of Reduncini antelopes (Bovidae, Mammalia). *Systematic Biology* 43: 92-116.
- von den Driesch, A. (1976). A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Harvard University, *Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Peabody Museum Bulletin* 1.
- Vos, J. de, Made, J. van der, Athanassiou, A. , Lyras, G. , Sondaar, P.Y. y Dermitzakis, M.D. (2002): Preliminary note on the late Pliocene fauna from Vatera (Lesvos, Greece). *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, 39 (A): 37-70.
- Wada, K., Nishibori, M. y Yokohama, M. (2007): The complete nucleotide sequence of mitochondrial genome in the Japanese Sika deer (*Cervus nippon*), and a phylogenetic analysis between Cervidae and Bovidae. *Small Ruminant Research*, 69: 46-54.
- Wagner, A. (1848): Urweltliche Säugethier-reste aus Griechenland. *Abhandlungen königlich bayerischen Akademie Wissenschaften*, 5: 333-378.
- Weckerly, F. W. (1998): Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy*, 79: 33-52.
- Wilson D. E. y Reeder D.A.M. (2005): *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.), Johns Hopkins University Press, 2,142 pp.
- Wronski, T., Wachter, T., Hammond, R. L., Winney, B., Hundertmark, K. J., Blacket M. J., Mohammed. O. B., Flores, B., Omer, S. A., Macasero, W., Plath, M., Tiedemann, R. y Bleidorn, Ch. (2010). Two reciprocally monophyletic mtDNA lineages elucidate the taxonomic status of Mountain gazelles (*Gazella gazella*). *Systematics and Biodiversity*, 8(1): 119–129
- Young, C. C. (1932): On the Artiodactyla from the Sinantrophus Site of Chokoutien. *Palaeontologica Sinica, C*, 8 (2).
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. (2001): Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 27: 292 (5517), 686-693.
- Zheng, S.H., Wu, W.Y., Li Y. y Wang, G.D. (1985): Late Cenozoic mammalian faunas of Guide and Gonghe Basins, Qinghai Province, *Vertebrata PalAsiatica* (23): 89-134.

LÁMINAS

LÁMINA 1: *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde: **1.** Cráneo perteneciente a un individuo macho adulto (LPV98'-391-70) *a)* vista lateral derecha, *b)* vista lateral izquierda, *c)* vista dorsal, *d)* vista ventral, *e)* vista anterior, *f)* vista posterior, *g)* detalle del foramen magnum, *h)* detalle en vista ventral del basioccipital. Escalas 2 cm. **A.** figuras 1a-1f; **B.** figuras 1g-1h.

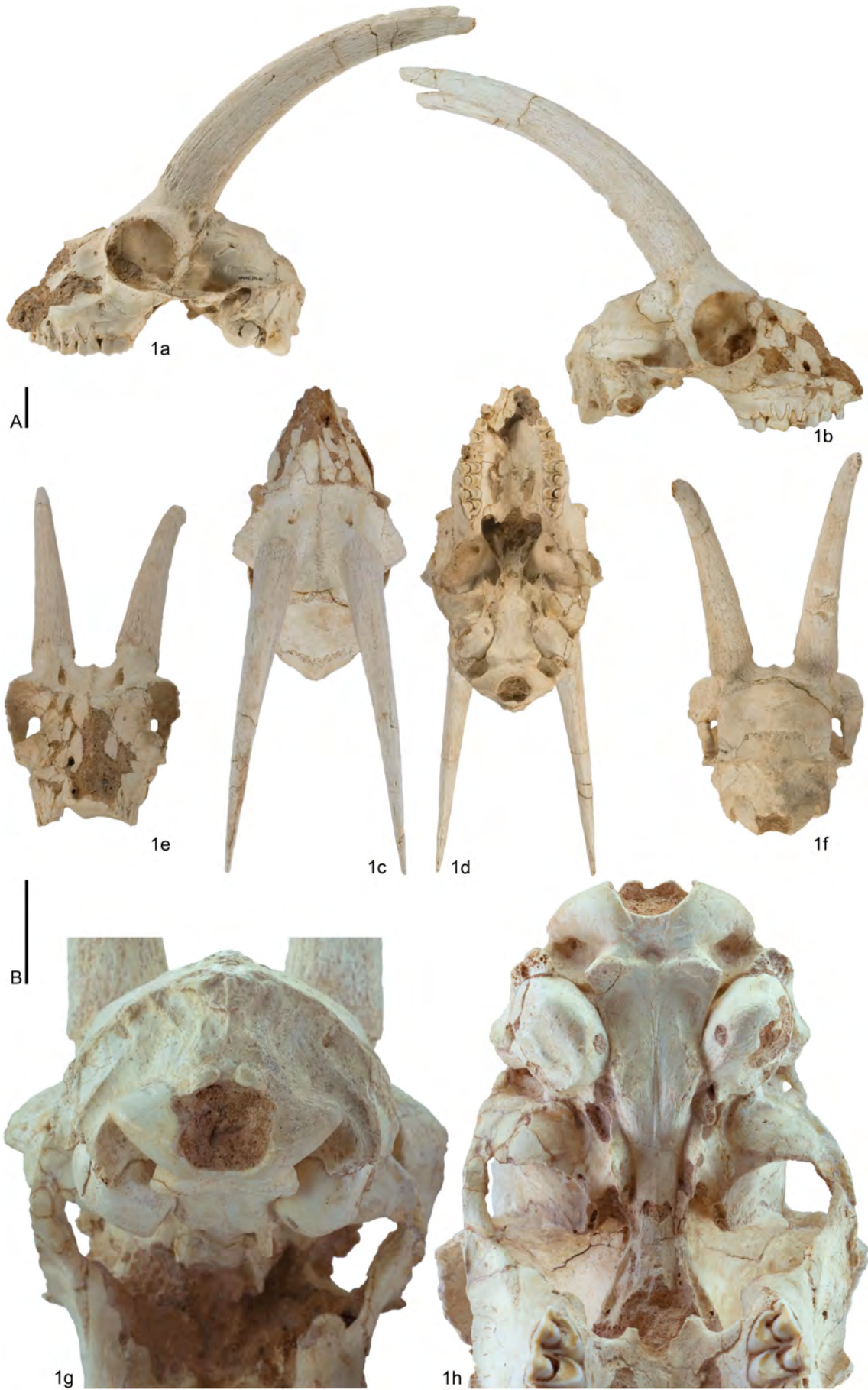
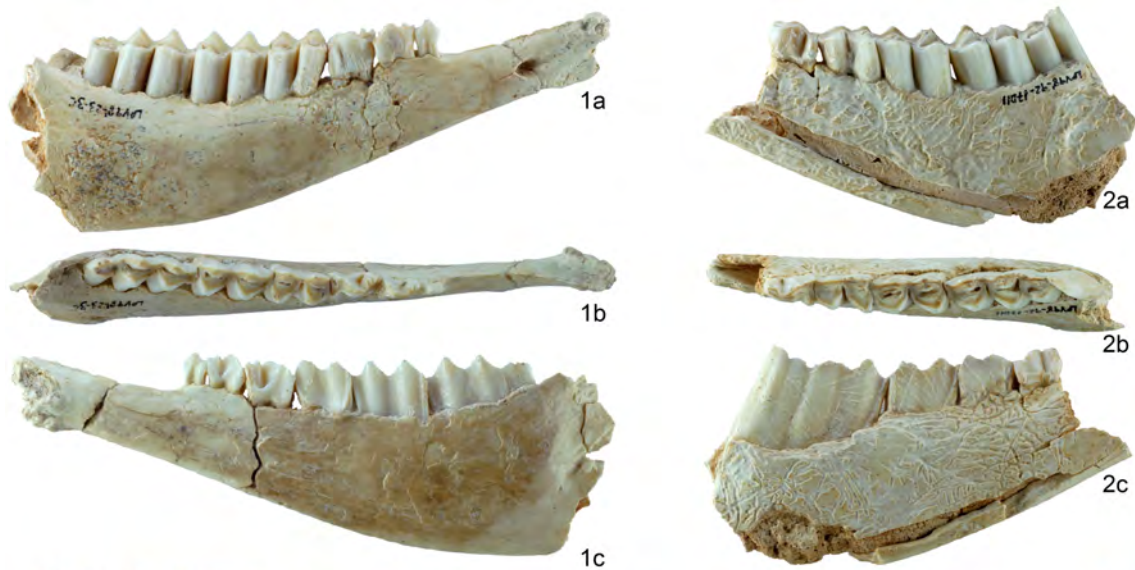


LÁMINA 2: *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde: **1.** Cráneo perteneciente a un individuo macho adulto (LPV98'-391-70) *a)* detalle de la ventana etmoidal; *b)* detalle de la región del oído, *c)* detalle de la dentición y el palatal. **2.** Núcleo óseo de una hembra adulta (LPV98'-134-17DII) *a)* vista lateral interna; *b)* vista posterior; *c)* vista lateral externa; *d)* vista anterior. **3.** Fragmento de petrosa (LPV98'-141b2-17DII). **4.** Maxilar (LPV98'-132b-17DII). **5.** Serie DP3-DP4 derechos (Pue208) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **6.** P2 izquierdo (Pue606). **7.** Fragmento hemimandíbula derecha con serie dp2-dp4 (Pue400). **8.** Fragmento hemimandíbula derecha con serie dp2-m2 (Pue389). Escalas 2 cm. **A.** figuras 1, 4 y 8a-8c y 1c; **B.** figura 2; **C.** figura 3; **D.** figuras 5 y 7; **E.** figura 6; **F.** figura 8b.

LÁMINA 3: *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde: **1.** Fragmento hemimandíbula derecha con serie p2-m3 (LPV98'-23-3c), *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **2.** Fragmento hemimandíbula izquierda con serie p4-m3 (LPV98'-92-17DII), *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **3.** Fragmento hemimandíbula derecha con serie dp2-m1 (Pue397), *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **4.** Fragmento distal de escápula izquierda (Pue789); *a)* vista lateral; *b)* vista medial; *c)* vista distal; **5.** Fragmento distal de escápula derecha (Pue790); *a)* vista lateral; *b)* vista medial; *c)* vista distal. **6.** Húmero izquierdo (LPV98'-63-17C), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal. Escalas 2 cm. **A.** figura 3; **B.** figuras 1, 2, 4, 5 y 6.



A

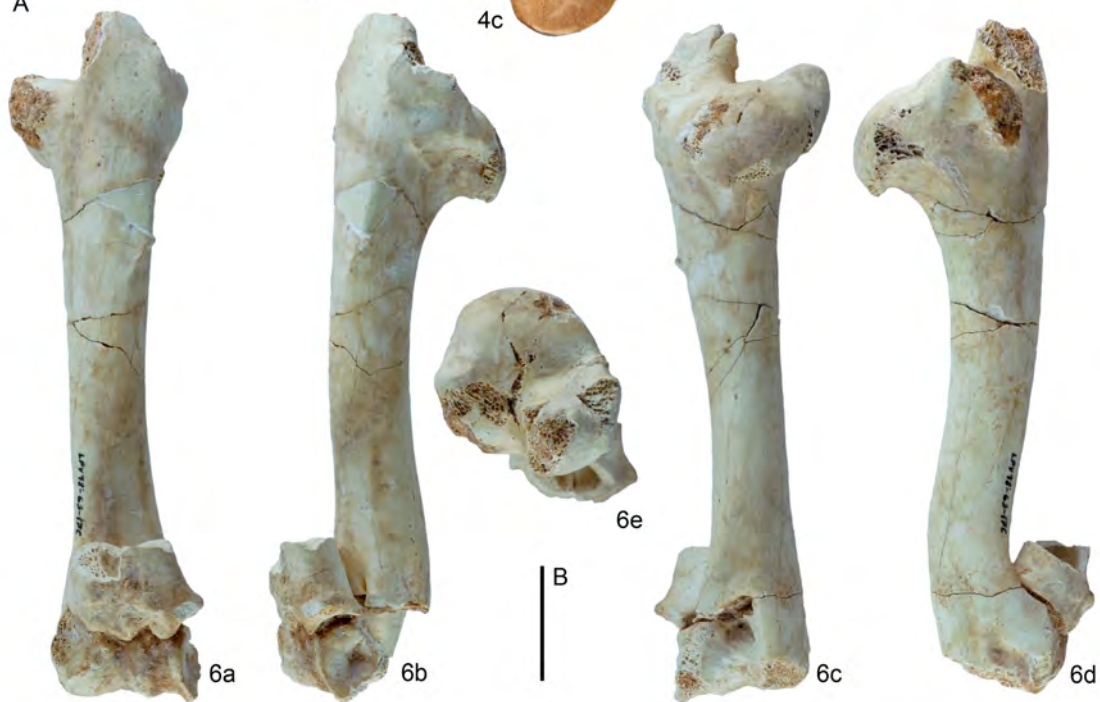


LÁMINA 4: *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde: **1.** Húmero derecho (LPV98'137-17DII), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. **2.** Radio izquierdo (LPV98'140-17DII), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **3.** Escafoides izquierdo (LPV98'369-48) *a)* vista palmar; *b)* vista lateral; *c)* vista dorsal; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **4.** Semilunar izquierdo (LPV98'369-48) *a)* vista palmar; *b)* vista lateral; *c)* vista dorsal; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **5.** Piramidal izquierdo (LPV98'369-48) *a)* vista palmar; *b)* vista lateral; *c)* vista dorsal; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **6.** Pisiforme izquierdo (LPV98'142c-17DII) *a)* vista palmar; *b)* vista lateral; *c)* vista dorsal; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. Escalas, **A.** figuras 1a-d y 2 a-d (2 cm). **B.** figuras 1e, 2e y 2f (2cm). **C.** figuras 3-6 (1 cm).

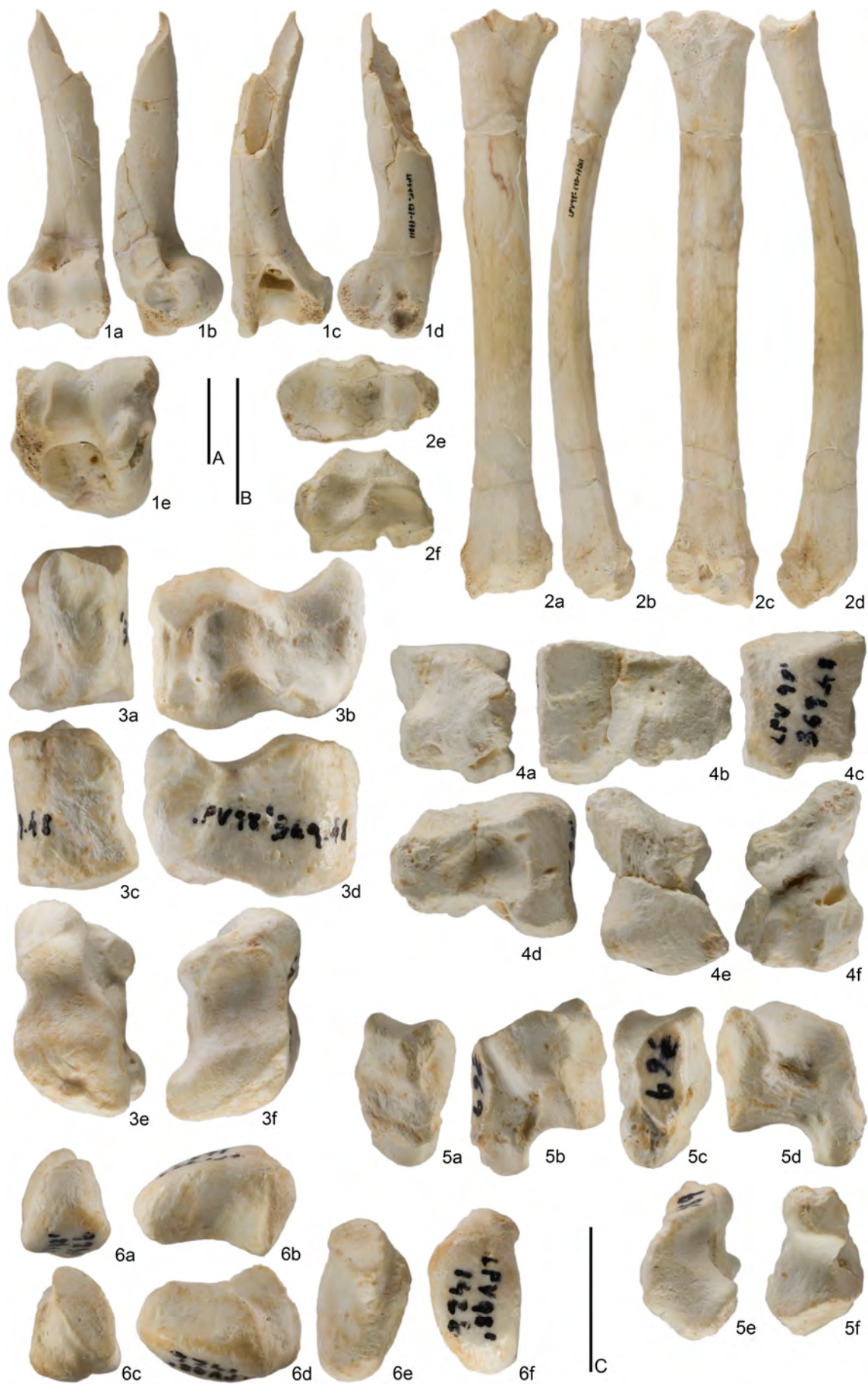


LÁMINA 5: *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde: **1.** Magnotrapezoide derecho (LPV98'-209-18D), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **2.** Unciforme derecho (LPV98'-142a-17DII), *a)* vista palmar; *b)* vista lateral; *c)* vista dorsal; *d)* vista medial, *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **3.** Huesos carpales en conexión (Pue1112) *a)* vista palmar; *b)* vista lateral; *c)* vista dorsal; *d)* vista medial, *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **4.** Metacarpiano III-IV derecho (LPV98'353-32) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial, *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **5.** Metacarpiano III-IV derecho (LPV98'65-17c) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial, *e)* vista proximal; *f)* vista distal. Escalas, **A.** figuras 1-2 (1 cm). **B.** figura 3 (2 cm). **C.** figuras 4a-4d, 5a-5d (2 cm). **D.** figuras 4e-4f, 5e-5f (2 cm).



LÁMINA 6: *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde: **1.** Fémur derecho (LPV98'-202-18D), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **2.** Tibia derecha (LPV98'-201-18D) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **3.** Huesos del tarso articulados (LPV98'-69-17c), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial. Escalas 2 cm. **A.** figuras 1a-1d, 2a-2d y 3. **B.** figuras 1e-1f y 2e-2f.



LÁMINA 7: *Gazella borbonica* de La Puebla de Valverde: **1.** Metatarsiano III-IV derecho (LPV98'-68-17C), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **2.** Falange primera (LPV98'-70b-17C) *a*) vista dorsal; *b*) vista externa; *c*) vista plantar; *d*) vista interdigital; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **3.** Falange segunda (LPV98'-70b-17C) *a*) vista dorsal; *b*) vista externa; *c*) vista plantar; *d*) vista interdigital; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **4.** Falange tercera (LPV98'-70b-17C) *a*) vista dorsal; *b*) vista externa; *c*) vista plantar; *d*) vista interdigital; *e*) vista proximal. Escalas 2 cm. **A.** figuras 1a-1d. **B.** figuras 1e-1f. **C.** figuras 2-4.



LÁMINA 8: *Gazellospira torticornis* de La Puebla de Valverde: **1.** Fragmento de cráneo con núcleos óseos (MNCN-12270) *a)* vista dorsal, *b)* y *c)* vista ventral, *d)* vista frontal, *e)* y *g)* vista lateral, *f)* vista posterior. Escala 2 cm.



LÁMINA 9: *Gazellospira torticornis* de La Puebla de Valverde: **1.** Fragmento maxilar con serie DP2-M1 izquierda (Pue672h), *a)* vista labial; *b)* vista oclusal, *c)* vista lingual. **2.** Fragmento maxilar con serie DP2-DP4 izquierda (Pue666bis) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **3.** Fragmento maxilar con serie DP2-M1 derecha (Pue672i) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal. **4.** Fragmento maxilar con serie DP2-M1 izquierda (Pue666) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal. Escala 2 cm.



1a



2a



1b



2b



1c



2c



3a



4a



3b



4b



3c



LÁMINA 10: *Gazellospira torticornis* de La Puebla de Valverde: **1.** Fragmento maxilar con series P2-M3 (Pue657), *a*) y *b*) vista labial; *c*) vista oclusal. **2.** Fragmento maxilar con series P2-M3 y P3-M3 (Pue658), *a*) y *b*) vista labial; *c*) vista oclusal. **3.** Fragmento hemimandíbula con serie DP2-M1 izquierda (Pue688) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **4.** DP4 derecho (Pue690) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual.

Escalas 2 cm. **A.** figuras 1-2; **B.** figuras 3a y 3c, **C.** figuras 4a-c.

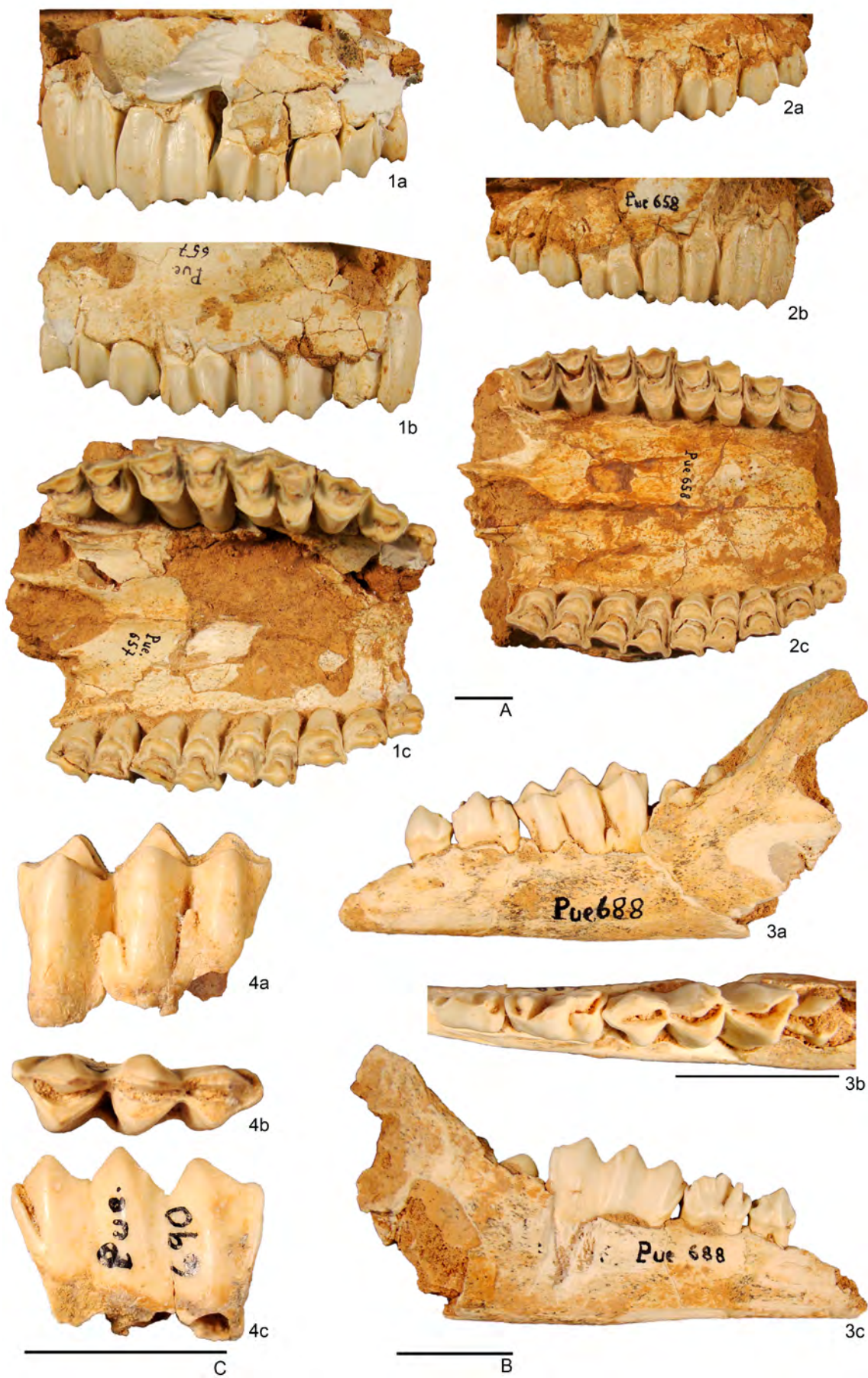


LÁMINA 11: *Gazellospira torticornis* de La Puebla de Valverde: **1.** Mandíbula con series dp2-m1 (Pue678), *a*) vista labial, *b*) vista oclusal. **2.** Fragmento hemimandíbula con serie p2-m1 izquierda (Pue680), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual. **3.** Fragmento hemimandíbula con serie p2-m3 derecha (Pue675), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual. **4.** Fragmento hemimandíbula con serie p2-m3 derecha (Pue674), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual. Escalas 2 cm, **A.** figura 1; **B.** figura 2, **C.** figura 3-4 a, c.

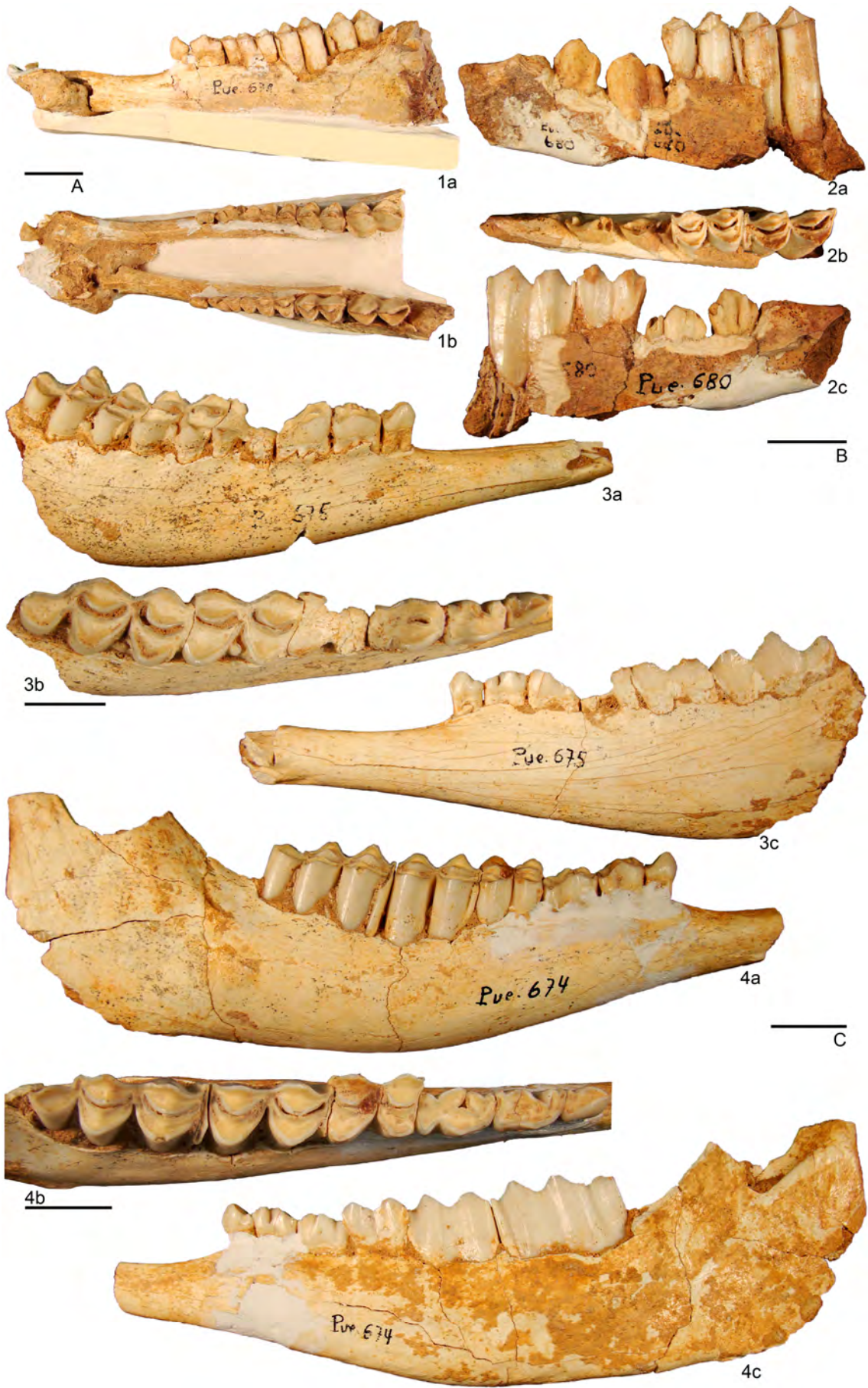
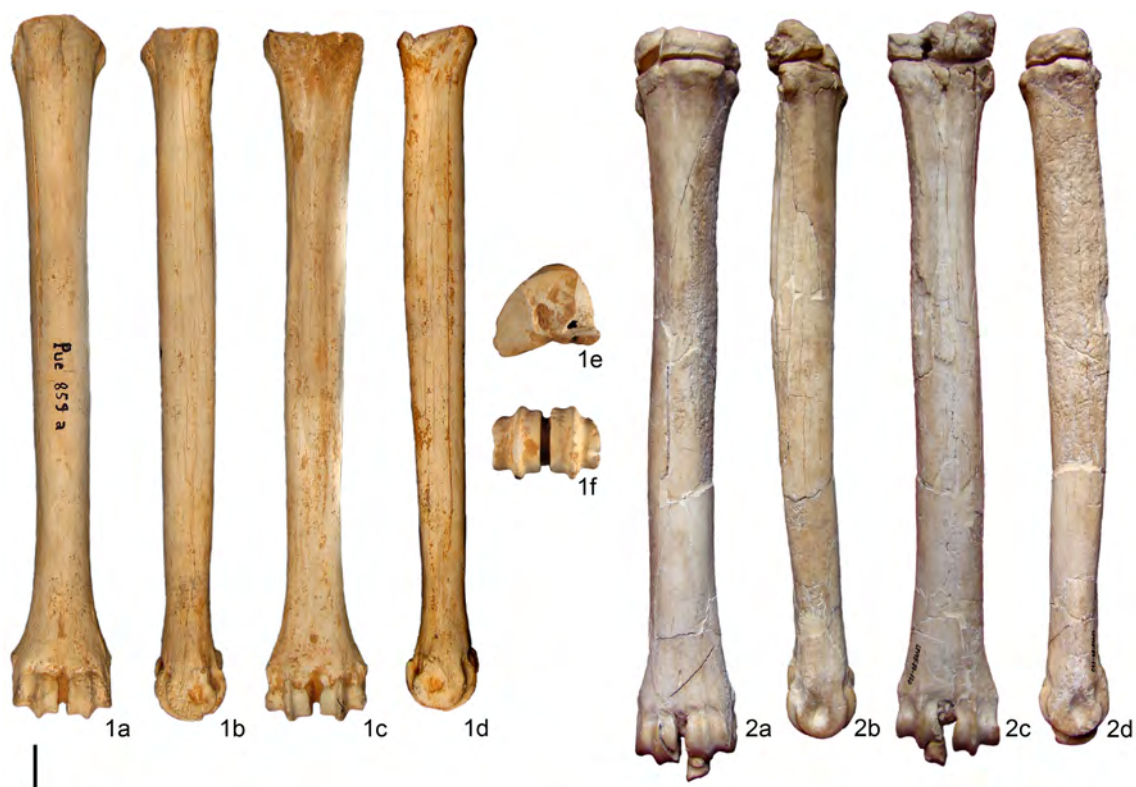


LÁMINA 12: *Gazellospira torticornis* de La Puebla de Valverde: **1.** Epífisis distal de húmero izquierdo (Pue856c), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. **2.** Epífisis distal radio derecho, escafoides, semilunar y piramidal en conexión (LPV98'-87-17DI) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. Escala 2 cm.



LÁMINA 13: *Gazellospira torticornis* de La Puebla de Valverde: **1.** Metacarpiano III-IV izquierdo (Pue859a) posible hembra, *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *e*) vista distal. **2.** Metacarpiano III-IV derecho en conexión con magnotrapezoide y unciforme (LPV98'-87-17DI) posible macho *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial. **3.** Tibia izquierda (Pue865a) *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal, *e*) vista proximal; *e*) vista distal. **4.** Astrágalo izquierdo en vista dorsal (Pue 866b) posible hembra. **5.** Astrágalo izquierdo (Pue 8664) posible macho, *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *e*) vista distal. Escalas 2 cm, **A.** figuras 1-3 y **B.** figuras 4 y 5.



A



B

LÁMINA 14: *Gazellospira torticornis* de La Puebla de Valverde: **1.** Cubonavicular izquierdo (Pue868) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal, *f)* vista distal. **2.** Calcáneo izquierdo (Pue867a), *a)* vista lateral; *b)* vista plantar; *d)* vista medial. **3.** Metatarsiano III-IV derecho (Pue869a), *a)* vista dorsal; *b)* vista medial; *c)* vista plantar, *d)* vista proximal. **4.** Falange primera (Pue860c), *a)* vista dorsal; *b)* vista externa; *c)* vista plantar; *d)* vista interdigital; *e)* vista proximal, *f)* vista distal. **5.** Falange segunda (Pue861b), *a)* vista dorsal; *b)* vista externa; *c)* vista plantar; *d)* vista interdigital; *e)* vista proximal, *f)* vista distal. **6.** Falange tercera (LPV98'-55-17C). *a)* vista interdigital, *b)* vista externa, *c)* vista proximal. Escalas 2 cm, **A.** figuras 3a-c, **B.** figuras 1-6.

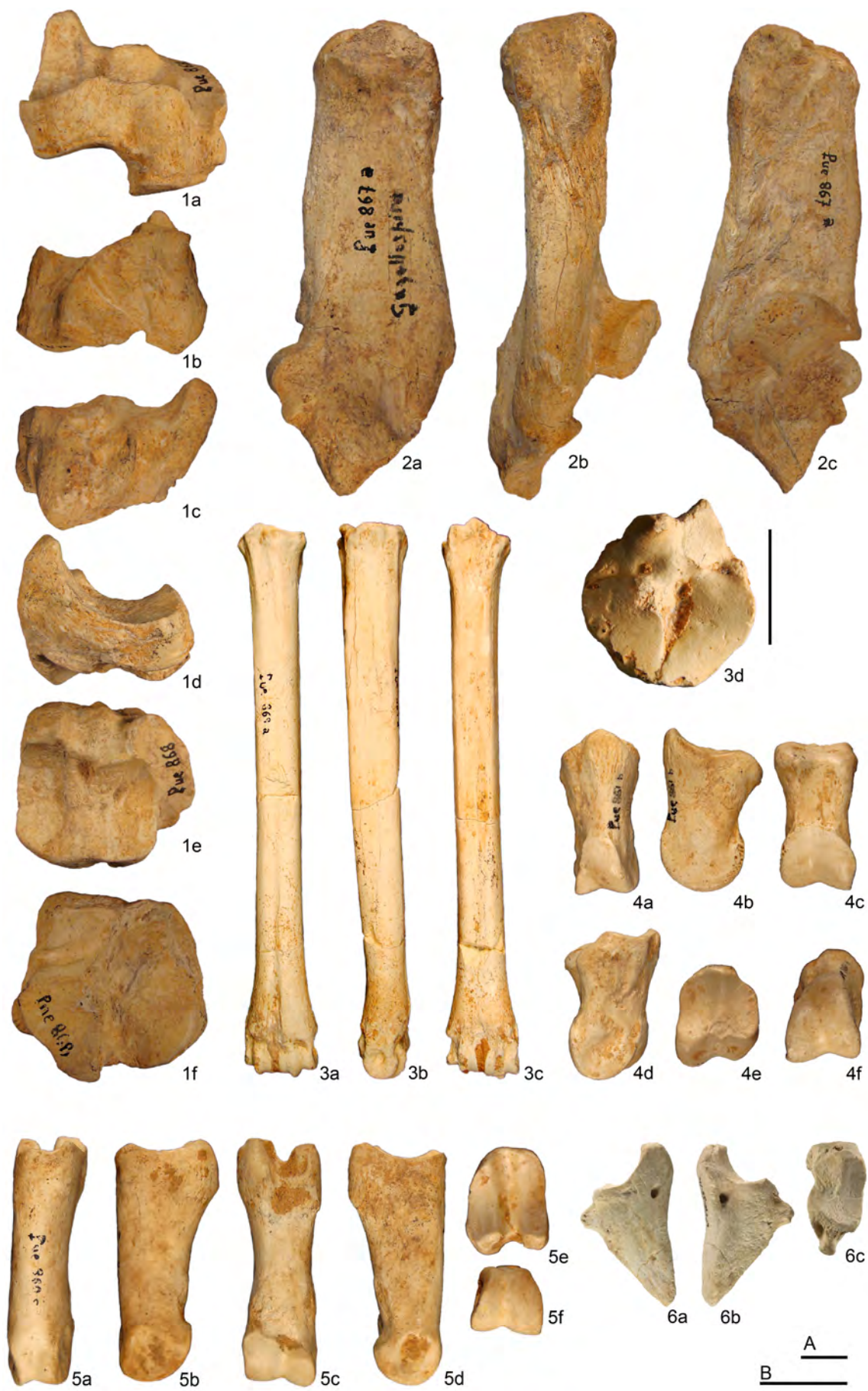


LÁMINA 15: *Gazellospira torticornis* de Villarroya: **1.** Fragmento maxilar con serie DP2-DP4 derecha (Vi695), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **2.** Fragmento maxilar con serie DP2-DP4 izquierda (Vi694) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual. **3.** Fragmento maxilar con serie P2-M3 derecha (1836M) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **4.** Fragmento maxilar con series P2-M3 y p3-M3 (Vi764) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **5.** Fragmento maxilar con series P2-M3 y p3-M3 (1831M) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. Escalas 2 cm, **A.** figuras 1-2; **B.** figura 3 y **C.** figuras 4-5.



A



B



C



LÁMINA 16: *Gazellospira torticornis* de Villarroya: **1.** Fragmento hemimandíbula con serie dp2-m1 izquierda (V081), *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **2.** Fragmento de hemimandíbula con serie d2-m1 izquierda (1843 M) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **3.** Hemimandíbula con serie p4-m3 derecha (Vya 160) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **4.** Fragmento hemimandíbula con serie dp2-m3 derecha (Vi682) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. Escalas 2 cm, **A.** vistas labiales y linguales.

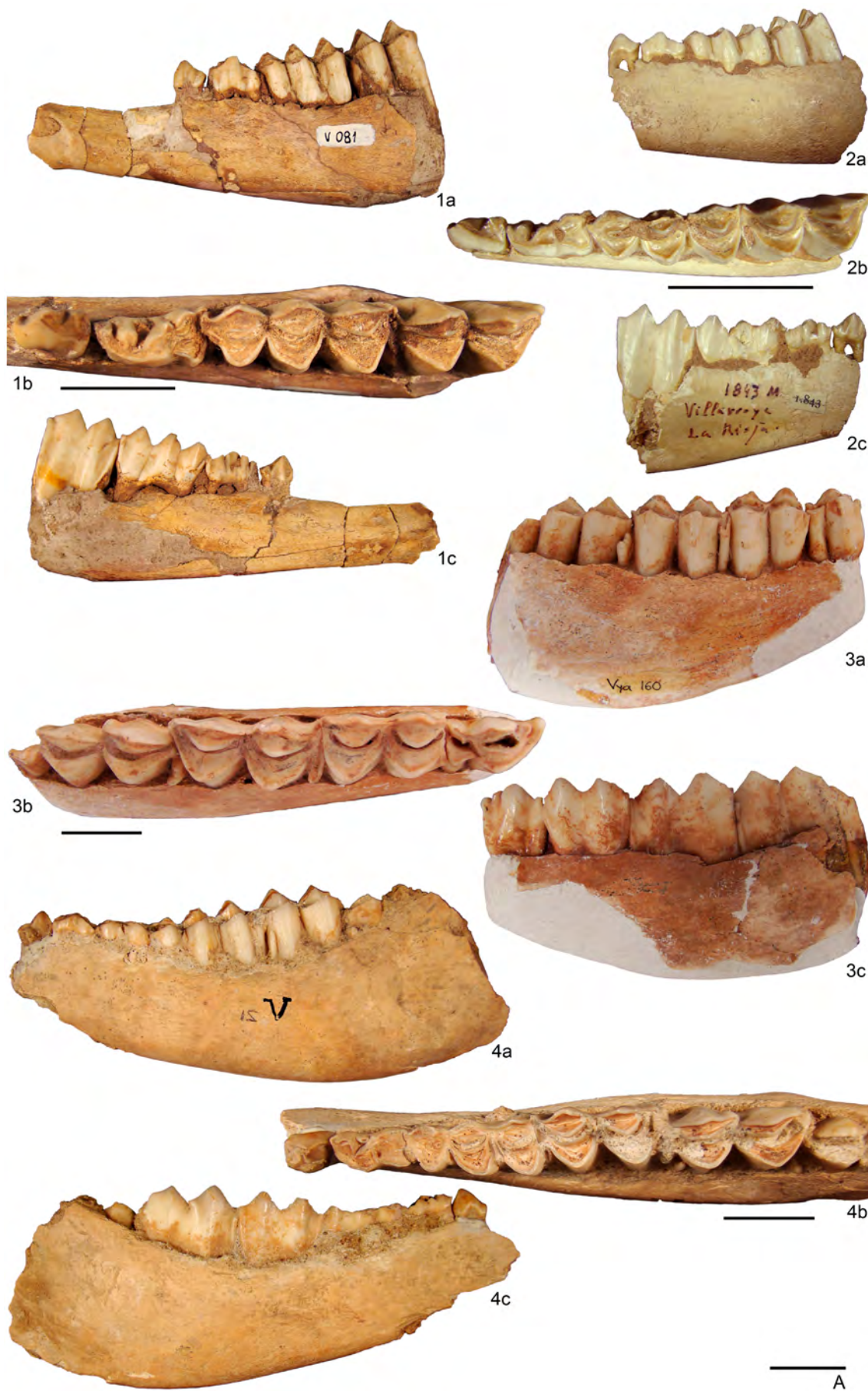
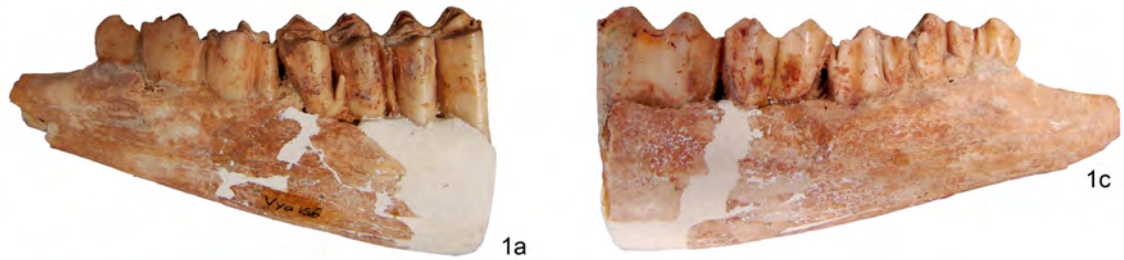


LÁMINA 17: *Gazellospira torticornis* de Villarroya: **1.** Fragmento de hemimandíbula con serie p2-m2 izquierda (Vya156), *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **2.** Fragmento hemimandíbula con serie p2-m3 izquierda (Vya161) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. **3.** Hemimandíbula con serie p3-m3 derecha (V108) *a)* vista labial; *b)* vista oclusal; *c)* vista lingual. Escalas 2 cm, **A.** vistas labiales y linguales.



A

LÁMINA 18: *Gazellospira torticornis* de Villarroja: **1.** Húmero izquierdo (V063), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. **2.** Epífisis distal humero izquierdo en vista distal (V050), posible hembra. **3.** Epífisis distal de húmero derecho en vista distal (Vya130), posible macho. **4.** Radio derecho en vista dorsal (V099), posible hembra **5.** Radio izquierdo en vista dorsal (Vi797), posible macho. **6** Radio izquierdo (V097) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. Escalas 2 cm, **A.** figuras 1-6; **B.** figuras 6e y 6.

LÁMINA 19: *Gazellospira torticornis* de Villarroya: **1.** Escafoides izquierdo (VYA122), *a*) vista palmar; *b*) vista lateral; *c*) vista dorsal; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **2.** Magnotrapezoide izquierdo (VYA120) *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **3.** Unciforme izquierdo (VYA121) *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **4.** Metacarpiano III-IV izquierdo (VYA97) posible macho *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal. Escalas 2 cm, **A.** figuras 1-3; **B.** figuras 4a-d.

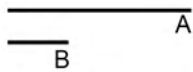
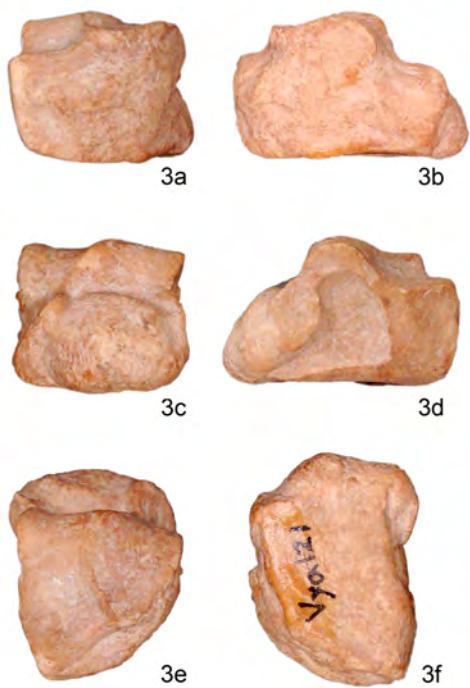
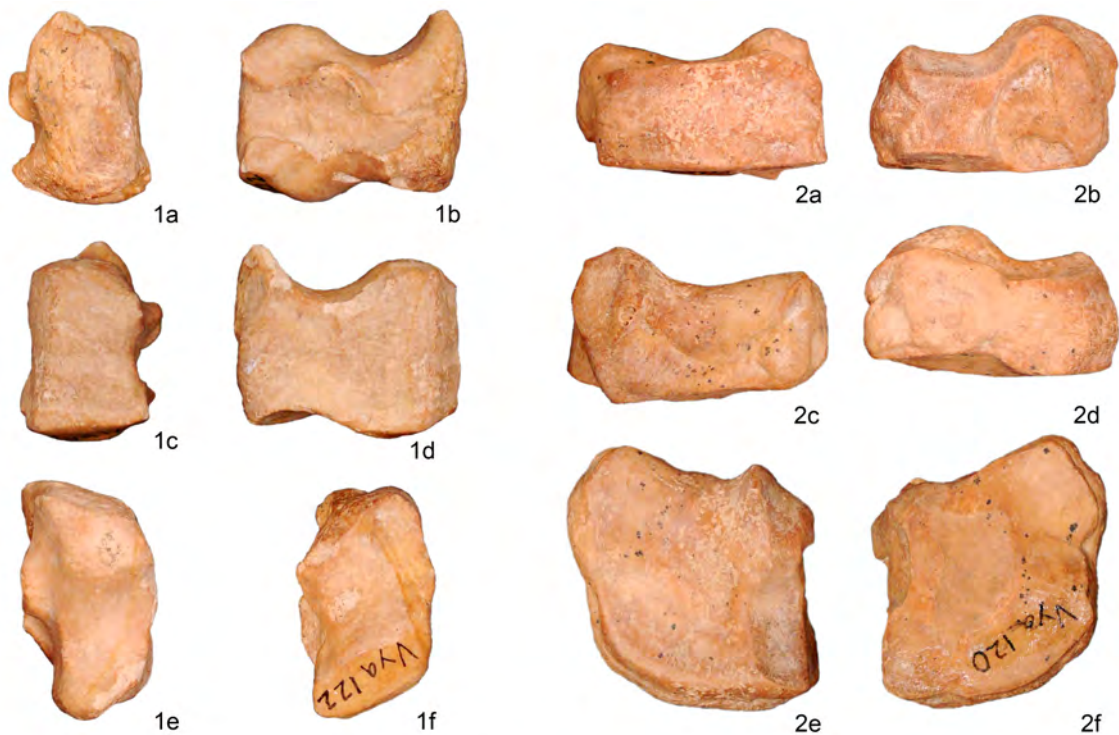


LÁMINA 20: *Gazellospira torticornis* de Villarroya: **1.** Metacarpiano III-IV derecho (VYA103) posible hembra, *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal. **2.** Metacarpiano III-IV derecho (VYA98) posible macho *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal. **3.** Tibia derecha (VYA345) *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal. Escalas 2 cm, **A.** figuras 1e y 2e; **B.** figuras 1-3 a,b,c,d.



LÁMINA 21: *Gazellospira torticornis* de Villarroya: **1.** Astrágalo izquierdo (V102) posible macho *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal, *f)* vista distal. **2.** Calcáneo derecho (VYA113) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial. **3.** Cubonavicular derecho (V054) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **4.** Metatarsiano III-IV derecho (VI852) posible macho *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal. **5.** Metatarsiano III-IV izquierdo (VYA88) posible macho *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal. Escalas 2 cm, **A.** figuras 1-3; **B.** figuras 4e y 5e y **C.** figuras 4 y 5 a,b,c,d.



LÁMINA 22: *Hesperidoceras merlae* de Villarroya: 1. Fragmento de cráneo con núcleos oseos (sin sigla) *a*) y *b*) vistas laterales, *c*) vista ventral, *d*) vista dorsal, *e*) detalle del basioccipital en vista ventral, *f*) detalle de la región del oído y el basioccipital e vista lateral. Escala 2cm, figura *a*, *b* *c* y *d* tienen la misma escala.



LÁMINA 23: *Hesperidoceras merlae* de Villarroya: **1.** Fragmento maxilar con series P2-P4 derecha y P2-M1 izquierda (Vi613), *a*) vista oclusal; *b*) y *c*) vistas labiales. **2.** Fragmento maxilar con serie P2-M3 izquierda (Vi611) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **3.** P2-P4 derechos (Vi617) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **4.** Fragmento hemimandíbula con serie p2-m3 derecha (Vi603) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **5.** Fragmento hemimandíbula con serie dp2-m1 *a*) vista labial; *b*) vista lingual, detalle dentición *c*) en vista labial, *d*) en vista lingual y *e*) en vista oclusal (1841M). Escalas 2 cm, **A** figuras 1a-c; **B** figuras 2-3; **C** figuras 4a, 5a y 5b.

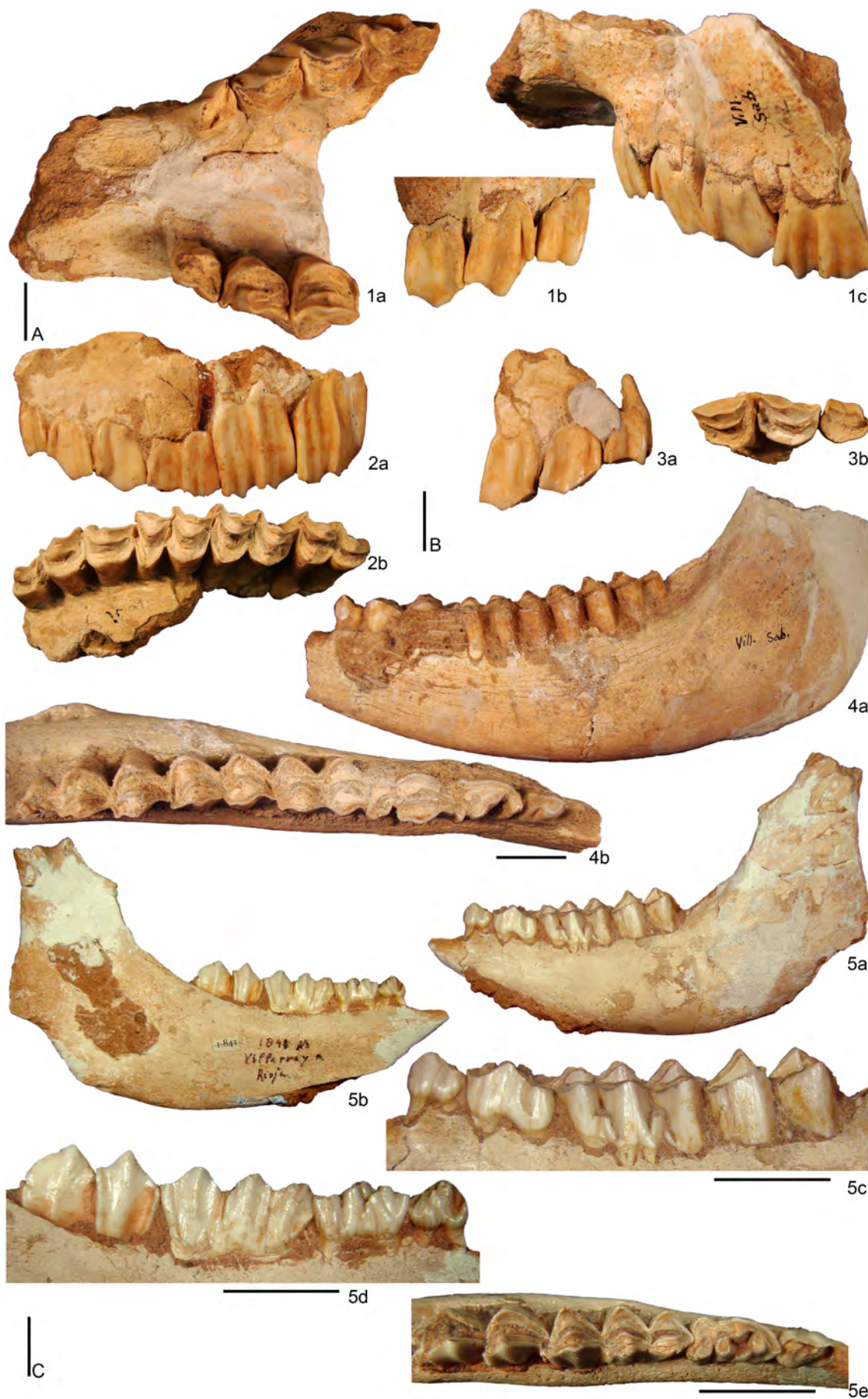


LÁMINA 24: *Hesperidoceras merlae* de Villarroya: **1.** Fragmento hemimandíbula con serie p2-m3 izquierda (1854M), *a*) vista labial; *b*) vista lingual y *c*) detalle dentición en vista oclusal. **2.** Fragmento hemimandíbula con series p2-m3 izquierda (V019), *a*) detalle de la dentición en vista labial; *b*) vista labial de la hemimandíbula; *c*) detalle de la dentición en vista oclusal; *d*) detalle de la dentición en vista lingual y *e*) vista lingual de la hemimandíbula. **3.** Fragmento hemimandíbula con serie p2-m3 derecho (VYA154) *a*) vista lingual; *b*) vista labial; *c*) detalle de la dentición en vista oclusal. Escalas 2 cm. **A.** figuras 1a, 1b, 2b, 2e, 3a y 3b.



A



LÁMINA 25: *Hesperidoceras merlae* de Villarroya: **1.** Hemimandíbula con serie p2-m3 (V020), *a)* detalle de la dentición en vista oclusal; *b)* detalle de la dentición en vista labial; *c)* detalle de la dentición en vista lingual; *d)* hemimandíbula en vista labial y *e)* hemimandíbula en vista lingual. **2.** Epífisis distal de húmero izquierdo (Vi663), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista distal; *d)* vista palmar; *e)* vista medial. **3.** Epífisis proximal de radio izquierdo (Vi644) en vista dorsal. **4.** Epífisis proximal de radio derecho (Vi665) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal. Escalas 2 cm, **A** desde figura 1d a 4a, **B** 1b-c.

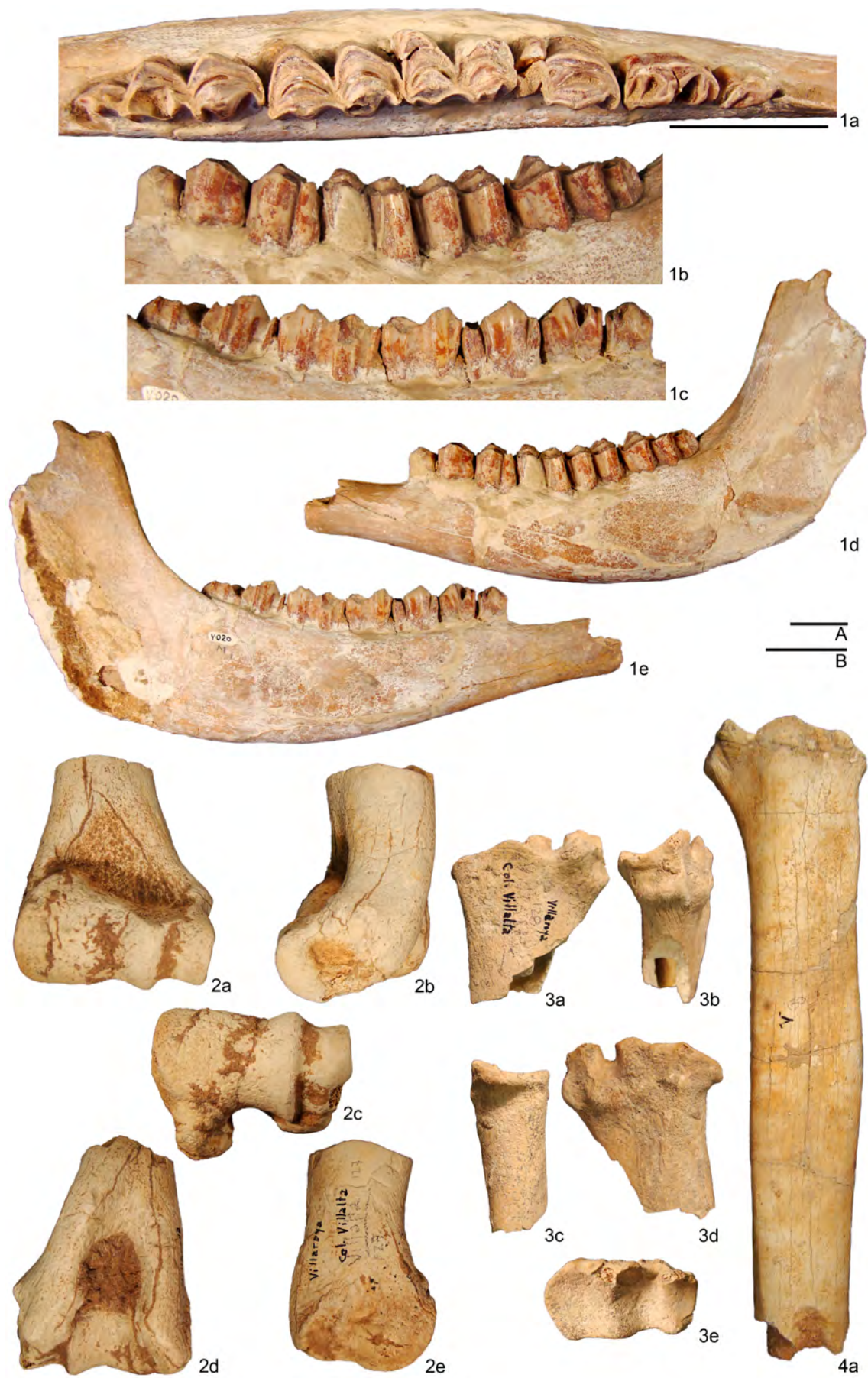


LÁMINA 26: *Hesperidoceras merlae* de Villarroya: **1.** Epífisis distal de radio izquierdo (Vi642), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. **2.** Metacarpiano III-IV derecho (Vi654) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. **3.** Metacarpiano III-IV izquierdo (Vi656) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. Escalas 2 cm. **A** para vistas laterales, mediales, dorsales y palmares (figuras 1 a-d, 2a-d y 3a-d); **B** figuras 2e-f y 3e-f.





LÁMINA 27: *Hesperidoceras merlae* de Villarroya: **1.** Metatarsiano III-IV derecho (Vi659), a) vista dorsal; b) vista lateral; c) vista palmar. **2.** Metatarsiano III-IV izquierdo en conexión con magnotrapezoide y unciforme y astrágalo (Vi657 y Vi658) a) vista dorsal; b) vista lateral; c) vista palmar y d) vista medial. Escalas 2 cm, **A.** figuras 1a- c; **B.** figuras 2a-c.

LÁMINA 28: *Galogoral meneghinii pueblensis* de la Puebla de Valverde: **1.** Fragmento núcleo óseo (sin sigla). **2.** Fragmento maxilar con serie M1-M3 derecha (Pue639), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **3.** M1 izquierdo (Pue644), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **4.** Maxilar con serie P2-M3 derecha y P3-M3 izquierda, (Pue638) *a*) y *c*) vista labial; *b*) vista oclusal. **5.** P4 derecho (Pue649), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **6.** P3 derecho (Pue651), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **7.** P2 izquierdo (Pue652), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **8.** M3 izquierdo (Pue642) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **9.** P2 derecho (Pue653), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **10.** P3 izquierdo (Pue650), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **11.** M1 derecho (Pue646), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **12.** M3 derecho (Pue643), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **13.** dp3 izquierdo (Pue656), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual. Escalas 2 cm, **A** figura 1; **B** figuras 4 y 2; **C** figuras 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 14; **D** figura 11; **E** figura 12; **F** figura 13.

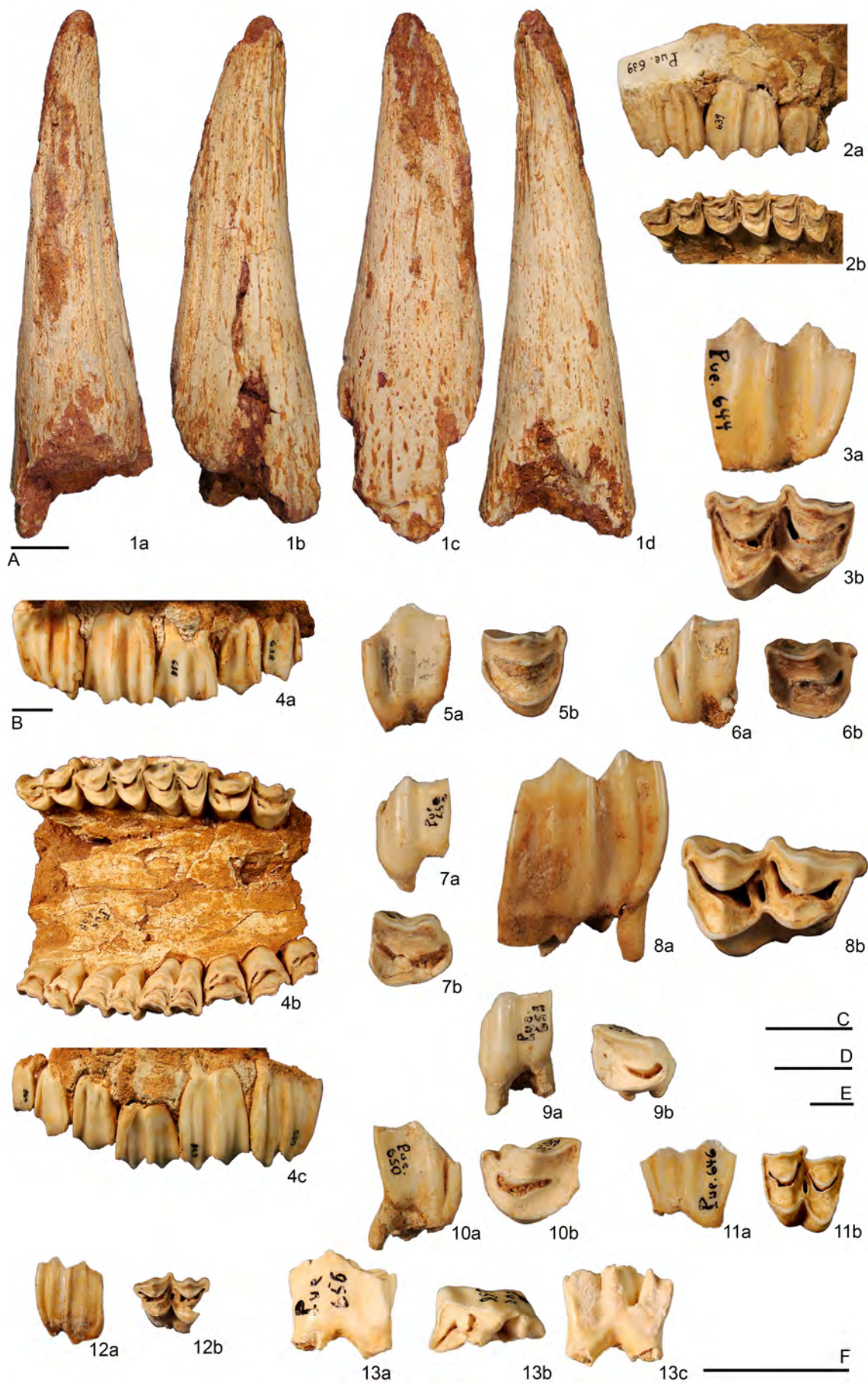


LÁMINA 29: *Galogoral meneghinii pueblensis* de la Puebla de Valverde: **1.** Fragmento de hemimandíbula con serie dp2-dp4 izquierda (Pue656f), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual. **2.** Fragmento de hemimandíbula con serie dp2-dp4 izquierda (Pue656e), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual. **3.** Fragmento de hemimandíbula con serie p2-m3 izquierda junto con el dp4 (Pue656b), *a*) y *f*) vista labial; *b*), *c*), *d*) y *g*) vista oclusal; *e*) y *h*) vista lingual. **4.** Fragmento de hemimandíbula con serie p3-m3 derecha (Pue656d) *a*) vista labial; *b*) y *e*) vista oclusal ; *c*) y *d*) vista lingual. Escalas 2 cm, **A** figuras 1 y 2; **B** figuras 3e-g; **C** figuras 3a, d, h y 4 a, c; **D** figura 4b, d, e.

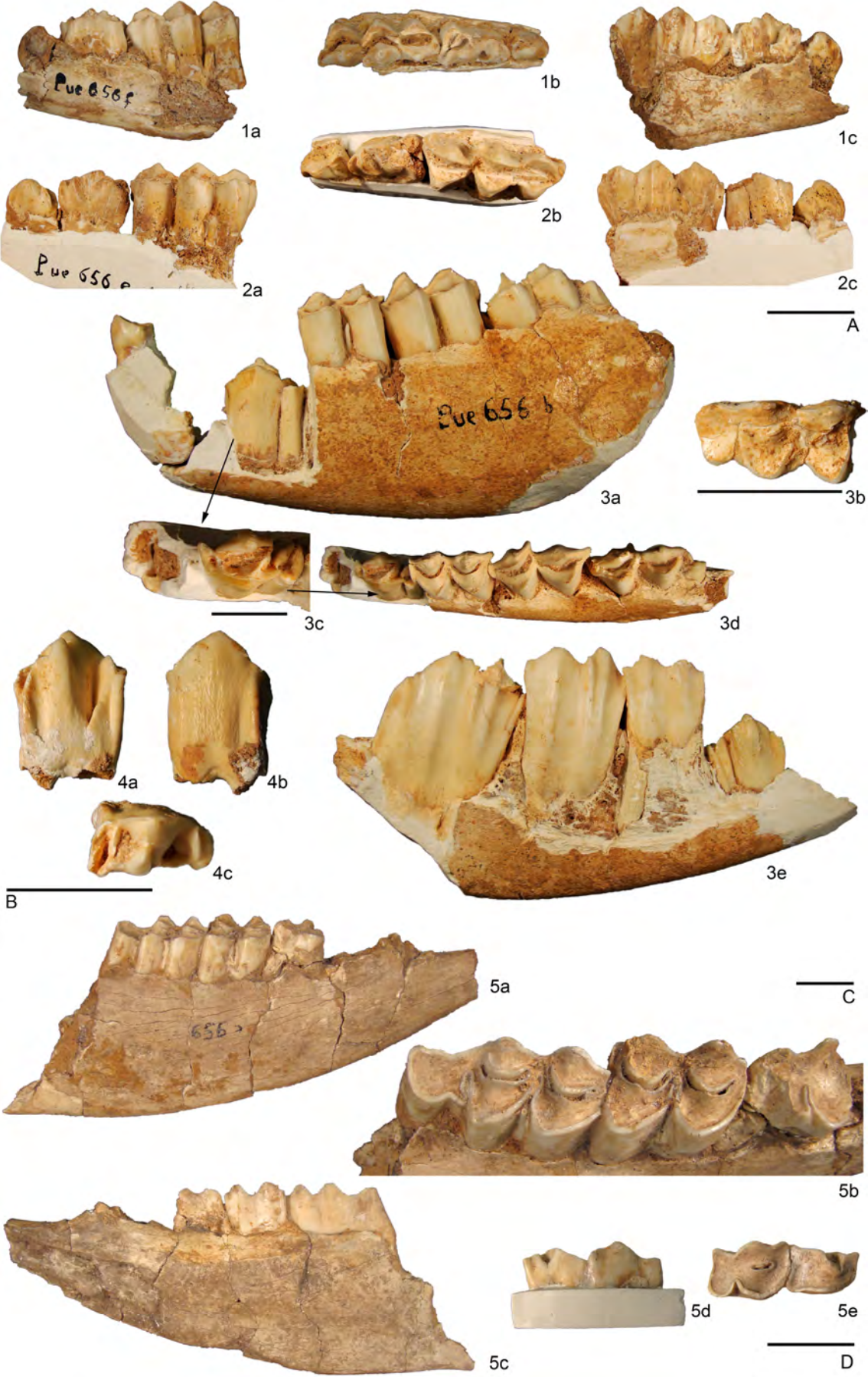


LÁMINA 30: *Gallogoral meneghinii pueblensis* de la Puebla de Valverde: **1.** Epífisis distal de húmero derecho (Pue840a), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista distal. **2.** Radio izquierdo (Pue841b), *a*) vista dorsal; *b*) vista palmar; *c*) vista distal. **3.** Metacarpiano III-IV izquierdo (Pue843e) *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista palmar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **4.** Vista proximal de metacarpiano III-IV izquierdo (Pue843f). Escalas 2 cm, **A** figura 1a-d; **B** figura 1e; **C** figura 2a, b; **D** figura 2c; **E** figura 3a-d, **F** figuras 3e-f y 4.



LÁMINA 31: *Galogoral meneghinii pueblensis* de la Puebla de Valverde: **1.** Metacarpiano III-IV izquierdo (Pue843b) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **2.** Fémur izquierdo (Pue848), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral. **3.** Vista proximal de fémur izquierdo (Pue864). **4.** Fémur izquierdo (Pue848), *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. **5.** Tibia derecha (Pue849d) *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista plantar; *d)* vista medial. Escalas 2 cm, **A** figuras 1a-d, 2a-b y 5a-d; **B** figura 3; **C** figura 4a-e; **D** figura 1e-f.



LÁMINA 32: *Gallogoral meneghinii pueblensis* de la Puebla de Valverde: **1.** Tibia derecha (Pue849a), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial; *e*) vista distal. **2.** Astrágalo izquierdo (Pue840d), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial. **3.** Astrágalo izquierdo (Pue840a), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial. **4.** Cubonavicular derecho (Pue852), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **5.** Calcáneo izquierdo (Pue851b), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal. Escalas 2 cm, **A** figura 1a-d.; **B** figuras 2, 3, 5 a-d; **C** figura 4.



LÁMINA 33: *Gallogoral meneghinii pueblensis* de la Puebla de Valverde: **1.** Metatarsiano III-IV izquierdo (Pue843h), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal. **2.** Vista proximal de metatarsiano III-IV izquierdo (Pue843d). **3.** Metatarsiano III-IV izquierdo (Pue843a), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **4.** Falange primera (Pue844a), *a*) vista dorsal; *b*) vista externa; *c*) vista plantar; *d*) vista interdigital; *e*) vista proximal. **5.** Falange segunda (Pue845a), *a*) vista dorsal; *b*) vista externa; *c*) vista plantar; *d*) vista proximal. **6.** Falange tercera (Pue846a), *a*) vista externa; *d*) vista interdigital; *e*) vista proximal. Escalas 2 cm, **A** figuras 1a-d y 3a-d; **B** figuras 1e, 2, 3e-f; **C** figuras 4-6.



LÁMINA 34: *Leptobos elatus* de Villarroya: 1. Fragmento de cráneo (1846M) a) vista lateral izquierda, b) vista dorsal, c) vista lateral derecha, d) vista ventral, vista caudal, e) detalle en vista oclusal de la dentición superior. Escalas 2 cm. **A.** 1a-d.



A

1e

LÁMINA 35: *Leptobos elatus* de Villarroya: **1.** Fragmento maxilar con serie P3-M3 derecha (Vi887), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal, *c*) vista lingual. **2.** P4 derecho (Vi612) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal. **3.** Fragmento hemimandíbula derecha con serie p2-p3 y m1-m3 (1848M) *a*) vista labial; *b*) vista oclusal, *c*) y *d*) vista lingual. Escalas 2 cm. **A.** figuras 1a y 1c; **B.** figuras 3a-3c.

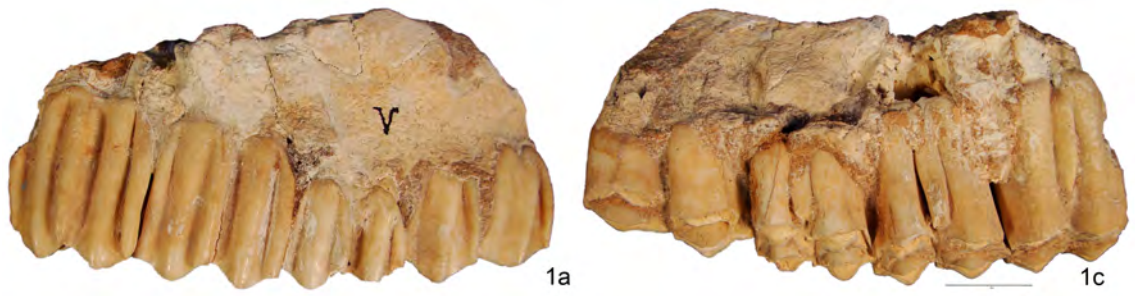


LÁMINA 36: *Leptobos elatus* de Villarroja: **1.** Fragmento hemimandíbula derecha con serie dp3-m1 (IPS29103), *a*) vista labial; *b*) vista oclusal; *c*) vista lingual. **2.** Fragmento hemimandíbula con serie p2-p3 y m1-m3 (IPS29104), *a*) vista lingual y *b*) vista oclusal. **3.** Epífisis distal de húmero izquierdo (Vya211), ejemplar de talla pequeña que podría corresponder a un individuo hembra *a*) vista dorsal; *b*) vista distal. **4.** Radio derecho (Vi896), ejemplar de talla grande que podría corresponder a un individuo macho *a*) vista dorsal; *b*) vista medial; *c*) vista palmar; *d*) vista lateral; *e*) vista distal. Escalas 2 cm. **A.** figuras 1(*a* y *c*) y 2; **B.** figura 3, **C.** figura 4(*a*-*d*).



LÁMINA 37: *Leptobos elatus* de Villarroya: **1.** Metacarpiano III-IV izquierdo (V023), ejemplar de talla grande que podría corresponder a un individuo macho *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal. **2.** Metacarpiano III-IV derecho (V022), ejemplar de talla pequeña que podría corresponder a un individuo hembra *a)* vista dorsal; *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista proximal; *f)* vista distal. **3.** Epífisis distal de tibia izquierda (Vya221) *a)* vista dorsal (figurada por Duvernois, 1990; planche 12, figura 5); *b)* vista lateral; *c)* vista palmar; *d)* vista medial; *e)* vista distal. Escalas 2 cm, **A.** figuras 1-3 vistas dorsales, palmares laterales y mediales. **B.** figuras 1-3 vistas proximales y distales.



LÁMINA 38: *Leptobos elatus* de Villarroya (ejemplares de talla grande que podrían corresponder a los individuos macho): **1.** Cubonavicular izquierdo (Vya219), *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial; *e*) vista proximal; *f*) vista distal. **2.** Astrágalo izquierdo (Vya214) *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial. **3.** Calcáneo izquierdo (V039) *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial. **4.** Metatarsiano III-IV derecho (V024) *a*) vista dorsal; *b*) vista lateral; *c*) vista plantar; *d*) vista medial. Escalas 2 cm.

