

UN NUEVO JABALÍ DEL GÉNERO *POTAMOCHOERUS* (SUIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) EN EL PLIOCENO SUPERIOR TERMINAL EUROASIÁTICO (FONELAS P-1, CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

A NEW WILD BOAR BELONGING TO THE GENUS *POTAMOCHOERUS* (SUIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) FROM THE EURASIAN LATE UPPER PLIOCENE (FONELAS P-1, CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

Alfonso Arribas y Guiomar Garrido

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

RESUMEN

Hasta el descubrimiento del yacimiento de Fonelas P-1, los jabalíes típicos del Villafranchiense superior pertenecían a la especie *Sus strozzi*, bien representada en yacimientos del Plioceno superior europeo. Por el contrario, el registro fósil del género *Potamochoerus* quedaba restringido al continente africano, donde continúan habitando hoy en día los jabalíes de río y matorral (*P. porcus* y *P. larvatus*). En este trabajo se presentan los fósiles pertenecientes a una nueva especie de *Potamochoerus*, constituyendo la primera cita conocida del género en Eurasia. Esta nueva especie, *Potamochoerus magnus* n. sp., presenta un gran tamaño y una dentición que combina caracteres anatómicos descritos en la especie africana *Potamochoerus afarensis* con caracteres observados en el género *Sus*. Asimismo se ponen de manifiesto las afinidades anatómicas (y probablemente filogenéticas) entre esta nueva especie y distintos registros atribuidos hasta el momento a *Sus strozzi*, proponiendo así una revisión genérica de esta última.

PALABRAS CLAVE: Suidae, *Potamochoerus*, *Sus strozzi*, Plioceno superior terminal, Europa.

ABSTRACT

Until the discovery of the Fonelas P-1 site, the typical wild boars of the Upper Villafranchian were thought to belong to the species *Sus strozzi*, which is well represented in European Upper Pliocene sites. The known fossil record of the genus *Potamochoerus* was restricted to Africa, where *P. porcus* and *P. larvatus* currently live. This work describes the fossils of a new species of *Potamochoerus*, the first known to inhabit Eurasia. The dentition of these very large animals, *Potamochoerus magnus* n. sp., combines a number of anatomical characteristics described for the African species *Potamochoerus afarensis* and the genus *Sus*. The anatomical (and probably phylogenetic) affinities of this new species with fossils of animals till now identified as belonging to *Sus strozzi*, suggest the generic assignment of the latter species should be revised.

KEYWORDS: Suidae, *Potamochoerus*, *Sus strozzi*, late Upper Pliocene, Europe.

INTRODUCCIÓN

En la primera lista faunística elaborada de este yacimiento se incluía la presencia de un suido atribuido de forma preliminar a Cf. *Sus strozzi*, el jabalí típico del Villafranquiense superior (Arribas *et al.*, 2001). Posteriormente, y tras la limpieza de la matriz sedimentaria en toda la dentición, en la siguiente lista faunística publicada este taxón fue sustituido por la nueva especie *Potamochoerus* nov. sp., una vez confirmada su peculiar anatomía (Arribas *et al.*, 2004 a y b; Garrido, 2006). La nueva especie propuesta en el yacimiento de Fonelas P-1 (MNQ18) representa la primera cita del género fuera del continente africano.

Sinonimias

2001a. *Sus* sp. cf. *Sus strozzi* - Arribas *et al.*

2004a. *Potamochoerus* nov. sp. aff. *Potamochoerus afarensis* - Arribas *et al.*

2004b. *Potamochoerus* nov. sp. - Arribas *et al.*

2006. *Potamochoerus* nov. sp. - Garrido

NOTA: Debido a que estos registros constituyen una nueva especie no se conocen por el momento más sinonimias de la misma, aunque es probable que ciertos registros europeos identificados en origen como *Sus strozzi* o *Sus* sp. pertenezcan a la especie registrada en Fonelas P-1, tal como se avanzará más adelante.

Otros yacimientos con registro fósil

No se conocen

Materiales

FP1-2001-0251.- Fragmento de cráneo que conserva los maxilares, la región distal de los nasales, un fragmento anterior de palatino y una pequeña porción anterior de los frontales. Los caninos y las series yugales superiores se han conservado íntegras.

FP1-2001-0207.- Fragmento de rama horizontal mandibular izquierda de un individuo juvenil que conserva DP₄, M₁ y el germen de M₂ en sus alvéolos correspondientes.

FP1-2001-0228.- Fragmento de rama horizontal mandibular derecha de un individuo juvenil que conserva el lóbulo distal de DP₃, DP₄ y M₁ en sus alvéolos correspondientes.

FP1-2001-0500.- DI₃ derecho.

FP1-2001-0501.- DI₃ izquierdo.

FP1-2001-0503.- Germen de I₂ derecho.

FP1-2001-0504.- Germen de canino inferior derecho.

FP1-2001-0514.- Germen de canino inferior izquierdo.

FP1-2001-0528.- Germen de I₂ izquierdo.

FP1-2001-0106.- Germen de M₂ izquierdo.

NOTA: Los ejemplares FP1-2001-0207, FP1-2001-0228, FP1-2001-0500, FP1-2001-0501, FP1-2001-0503, FP1-2001-0504, FP1-2001-0514 y FP1-2001-0528 pertenecen al mismo individuo y corresponden a partes complementarias de una mandíbula con dientes en idéntico estadio de desarrollo. Estos especímenes aparecieron en el yacimiento a pocos cm de distancia, dentro de la misma cuadrícula de excavación.

Número mínimo de individuos: 3 [1 adulto (fragmento de cráneo) y 2 infantiles (M_2 izquierdos)].

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden ARTIODACTYLA Owen, 1848

Familia SUIDAE Gray, 1821

Subfamilia SUINAE Zittel, 1893

Género *Potamochoerus* Gray, 1854

Especie *Potamochoerus magnus* n. sp.

Etimología. Del latín *magnus* (grande) ya que se trata de un potamóquero de gran tamaño, mayor que cualquier representante actual o fósil conocido del género.

Holotipo. FP1-2001-0251 [fragmento de esplancocráneo con los maxilares completos (C, P²-P⁴, M¹-M³); Figs. 1-3]. Conservado en el Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Ministerio de Ciencia e Innovación), Madrid, España.

Paratipo. FP1-2001-0207 (fragmento de hemimandíbula izquierda con DP₄, M₁ y M₂; Fig. 6A). Conservado en el Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España, Ministerio de Ciencia e Innovación), Madrid, España.

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

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

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

Diagnosis: Suido con anatomía craneal afín a las especies actuales *Potamochoerus porcus* y *Potamochoerus larvatus* aunque de tamaño sustancialmente mayor. Gran desarrollo del reborde óseo sobre los caninos superiores, nasales lisos y ensanchados distalmente. Foramen infraorbitario grande y situado sobre M¹. Esmalte grueso con pliegues sencillos. Caninos superiores desarrollados horizontalmente, con una superficie de desgaste de contorno rectangular. P¹ ausente. P² de sección oclusal subtriangular con una cúspide accesoria posterior (c.a.p.) bien desarrollada a modo de cingulo que aísla, junto con el hipocono, una pequeña foseta linguo-distal. P³ de sección oclusal triangular, de protocono casi imperceptible, con un complejo cúspide accesoria anterior (c.a.a.) - paracono - metacono - c.a.p. que deja con el desgaste una superficie oclusal de dentina en forma de viga y con un hipocono linguo-distal de sección semilunar que aísla entre su cara interna, el metacono y la c.a.p. una foseta alargada y cerrada lingualmente. P⁴ de sección subcuadrangular, con paracono diferenciable del metacono por un suave surco vertical labial e hipocono grande, de contorno semilunar y situado en la mitad de la cara lingual del diente, cuyo margen interno deja una estrecha cavidad alargada entre hipocono y el conjunto paracono-metacono. M² de contorno subrectangular, con c.a.a. y c.a.p. bien desarrolladas en su punto medio y expandidas hacia los laterales del diente, cúspide accesoria central subcircular que acaba uniéndose con el desgaste al hipocono, y gran cúspide accesoria lingual (endostilo) bien individualizada del protocono y unida en su base al hipocono. M³ de estructura y distribución de cúspides muy similar a M², el paracono es mayor que el protocono, presenta un gran pentacono distal y un hexacono más bajo labio-distal. M² y M³ carecen de cúspide accesoria labial (mesostilo).

DESCRIPCIÓN

El fragmento de cráneo FP1-2001-0251 se encuentra ligeramente deformado por presión de sedimento debido a que el fósil se apoyaba sobre las series dentarias, presentando una leve compresión dorsoventral. Además, aparece roído por carnívoros carroñeros en las regiones anterior y posterior (Figs. 1 y 2).

No se conservan los premaxilares. No obstante, es posible observar dorsalmente el límite posterior de la unión entre premaxilares, maxilares y nasales, el cual se sitúa sobre P⁴. Los maxilares presentan unas crestas óseas sobre los caninos bien desarrolladas, aunque únicamente se conserva la región basal de las mismas. Entre cada cresta ósea y la región anterior del maxilar queda un amplio surco alargado longitudinalmente según el eje antero-posterior del cráneo. El margen distal de la base de estas crestas alcanza el nivel del extremo distal de P³. Los forámenes infraorbitarios son muy grandes, de contorno ovalado, con su eje mayor dirigido antero-posteriormente. Estos forámenes se encuentran situados sobre M¹, a unos 2 cm sobre el alvéolo de este diente, y ocupan aproximadamente el mismo recorrido mesio-distal que M¹ (Figs. 1B y 2B). La cresta facial se encuentra muy desarrollada, aunque únicamente se conserva la porción anterior de la misma, la cual parte a nivel del punto medio de M².

Los nasales son grandes, ensanchándose progresivamente hacia la región posterior (Fig. 1A). Su superficie es plana excepto en la línea media de unión entre ambos, donde se elevan ligeramente formando una suave cresta. En esta superficie, exenta de rugosidades, se observan pequeños forámenes dispersos de manera irregular. La sutura fronto-nasal es sinuosa y presenta una forma arqueada hacia la zona posterior, cuyo punto de inflexión está situado a nivel del lóbulo anterior de M³. La porción anterior de los nasales no se ha conservado. Del frontal únicamente se observa un pequeño fragmento anterior del lado derecho, el cual muestra una cresta lateral ancha y bien desarrollada y una depresión que corresponde a la porción frontal del surco supraorbitario.

En vista ventral se observa una sutura palatina transversa en forma de V muy irregular y asimétrica, con el vértice dirigido anteriormente y situado a nivel del límite entre M¹ y M² (Fig. 2A). Los forámenes palatinos son ovalados y se encuentran situados a nivel del protocono de M³. La distancia existente entre estos forámenes es de 23,3 mm. Los surcos palatinos son cortos y poco profundos, se dirigen hacia la región anterior aunque no llegan a alcanzar el nivel de M¹. De los huesos palatinos únicamente se ha conservado su región anterior, presentando marcas de mordeduras en la región posterior. La sutura palatina longitudinal se encuentra, a la altura de los palatinos, elevada a modo de cresta. Sobre cada palatino se sitúa un pequeño foramen alargado, muy próximo al borde lingual de M³. Estos forámenes son asimétricos entre sí. Además en el palatino izquierdo, del cual se conserva una porción mayor, aparece otro foramen más pequeño que el anterior próximo a la cara linguo-distal de M³. La anchura máxima palatina (medida entre los márgenes externos de los alvéolos de M²) es de 91,12 mm. El resto de dimensiones craneales sugeridas por Driesch (1976) son imposibles de tomar debido al estado fragmentario del fósil.

La dentición es bunodonta sencilla, altamente conservativa, sin observarse caracteres derivados o especializaciones. El ejemplar FP1-2001-

FP1-2001-0251		
C/	DMD	38,22
	Longitud	71,19
P ²	DMD	14,59
	DBL	9,64
P ³	DMD	14,97
	DBL	13,89
P ⁴	DMD	15,02
	DBL	18,10
M ¹	DMD	18,16
	DBL	19,09
M ²	DMD	28,48
	DBL	24,11
M ³	DMD	42,77
	DBL	26,51
C _{MESIAL} -M ³	DMD	174,24
C _{DISTAL} -M ³	DMD	134,32
P ² -M ³	DMD	127,76
P ² -P ⁴	DMD	45,17
M ¹ -M ³	DMD	81,76

Tabla 1. Dimensiones (en mm) de la serie dentaria superior derecha de *Potamochoerus magnus* n. sp.

0251 conserva C, P²-P⁴, M¹-M³ en ambas series (Tabla 1). No aparece P¹ ni alvéolo para el mismo, probablemente debido al extremado desarrollo que presentan los caninos, los cuales ocupan la porción del maxilar donde deberían implantarse estos primeros premolares.

Los caninos se encuentran extremadamente desarrollados y se curvan lateralmente en un plano horizontal. La sección de los mismos es ovalada, con una cara superior más o menos rectilínea.

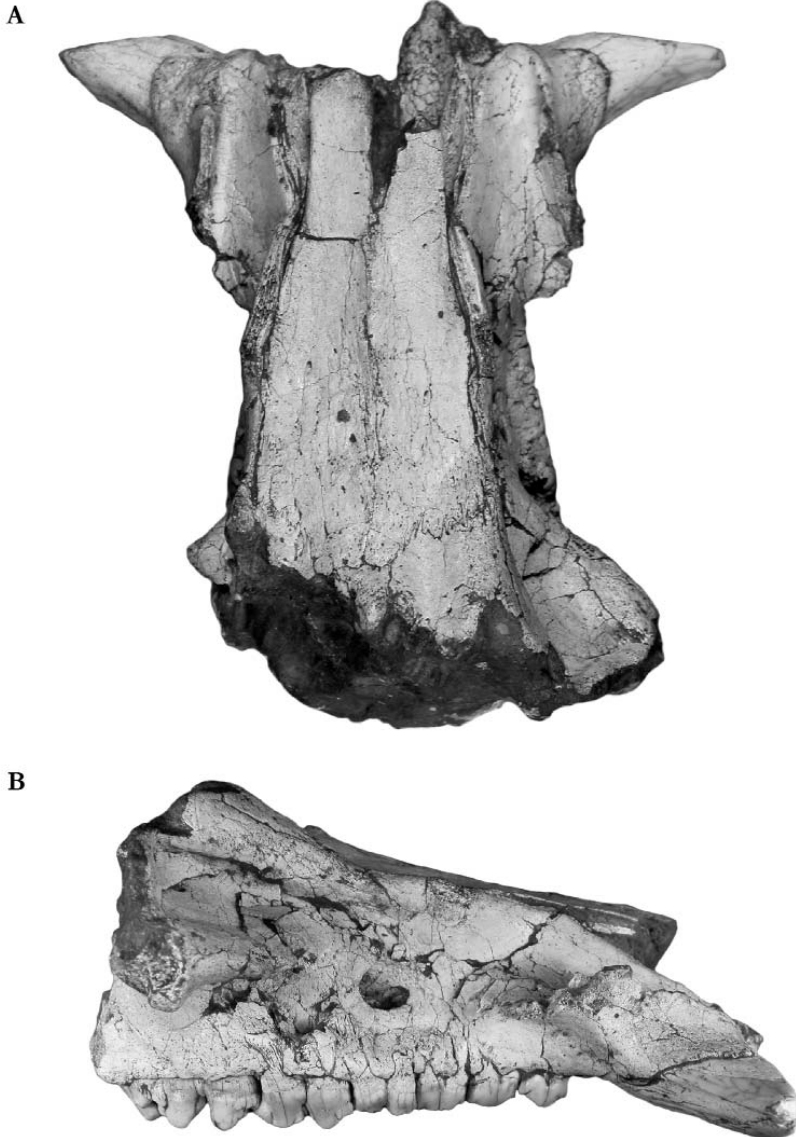


Figura 1. Maxilar de *Potamochoerus magnus* n. sp. (Holotipo; FP1-2001-0251). **A:** vista sagital; **B:** vista lateral derecha. Escala gráfica: 1 cm.

Debido a la fricción con los caninos inferiores el desgaste de estos dientes se produce en la cara anterior en un plano ortogonal al eje antero-posterior del cráneo, observándose una sección de dentina de contorno subrectangular (Fig. 3). Ambos caninos muestran en la cara distal de su ápice una superficie de fractura, probablemente provocada por el excesivo desgaste del diente en la cara mesial y la consiguiente fragmentación de la porción distal del canino cuando éste fue lo suficientemente delgado para desprenderse. Por tanto, estas superficies de fractura inducen a plantear la hipótesis de que, en origen, los caninos debieron ser sustancialmente más largos, habiendo sido seccionados cuando el desgaste fue avanzado.

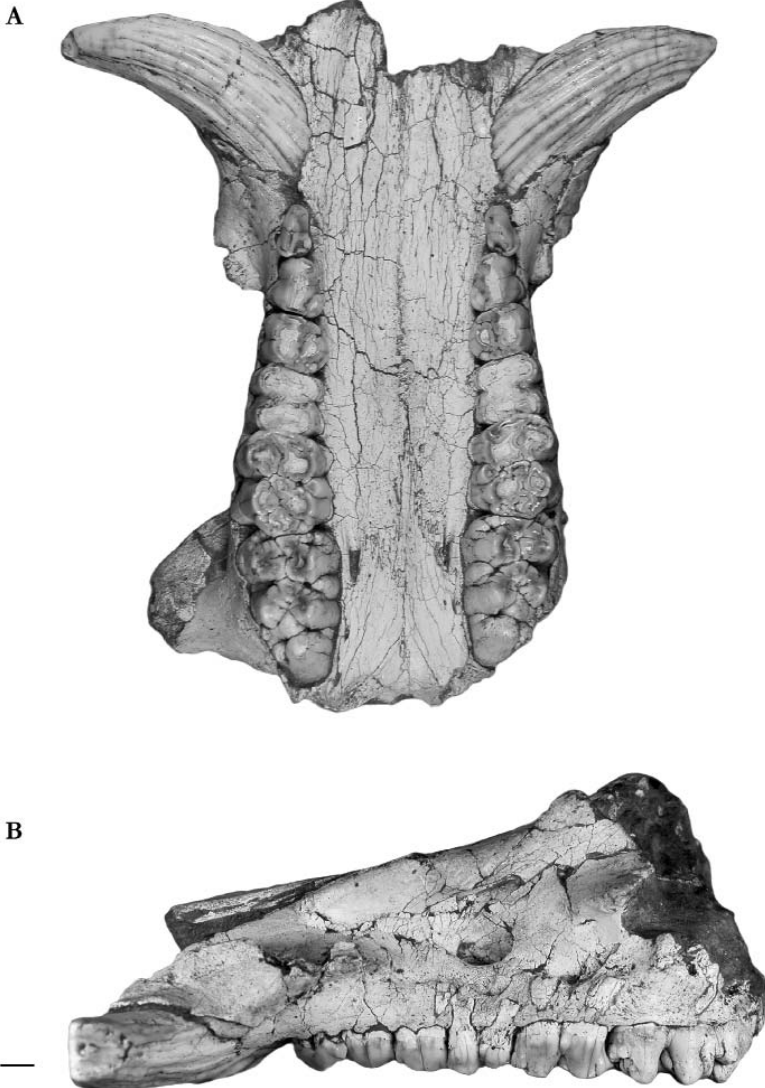


Figura 2. Maxilar de *Potamochoerus magnus* n. sp. (Holotipo; FP1-2001-0251). **A:** vista oclusal; **B:** vista lateral izquierda. Escala gráfica: 1 cm.

El esmalte de los caninos se distribuye en tres zonas diferentes: una capa estrecha (de unos 3 mm de grosor) en posición anterior, una capa posterior que se ensancha conforme avanza por el canino hasta cubrir toda su superficie superior en la zona apical del diente, y otra capa ventral, más ancha y gruesa que las anteriores, que presenta una fuerte crenulación longitudinal en todo su recorrido (Fig. 2A). Además se observa dentina en la región superior y en la región distal, entre las dos capas de esmalte.

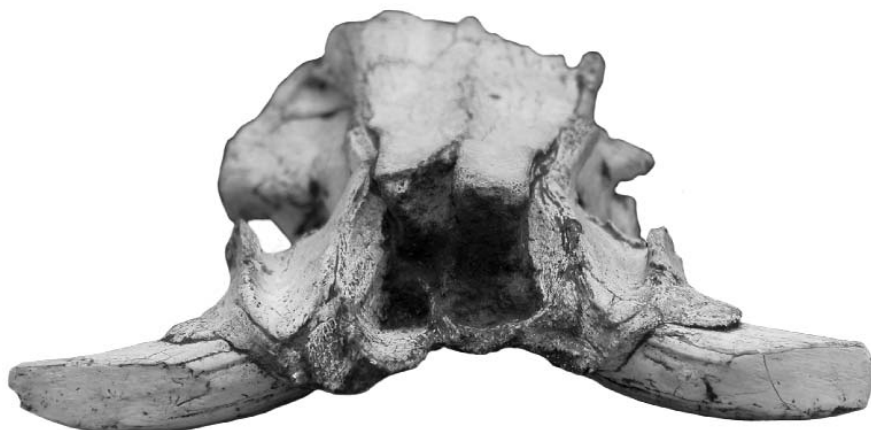


Figura 3. Vista frontal del maxilar FP1-2001-0251 (Holotipo). Escala gráfica: 1 cm.

En general, todos los elementos yugales son compactos y macizos, con cúspides muy unidas entre sí, sin apenas desarrollo de valles entre ellas. Éstos son braquiodontos y bunodontos. Presentan un esmalte liso (excepto en M^3 que se encuentra ligeramente estriado) y muy grueso, desde 1,85 mm de espesor en P^3 , hasta 3,45 mm en M^3 .

Conviene destacar en este punto las diferencias existentes en la nomenclatura de cúspides de la dentición yugal superior utilizada por los distintos autores especialistas en esta familia. Mientras Cooke (1978) o Pickford (1990) hacen referencia a la posición de la cúspide en el diente objeto de descripción, Made (1996) crea una serie de términos específicos para cada cúspide (Tabla 2). En este trabajo se utiliza una combinación simplificada de ambas nomenclaturas (Tabla 2; Fig. 4), intentando no dejar de lado la metodología clásica utilizada en otras familias de artiodáctilos y minimizando la confusión que puede llevar consigo la creación de términos específicos para cada cúspide.

P^2 es un diente simple, de sección subtriangular con su extremo distal ensanchado. Presenta una pequeña cúspide accesoria anterior (c.a.a.) que se sitúa sobre un cíngulo mesio-lingual, poco individualizado y unido en todo su recorrido al paracono, el cual conforma la cúspide más elevada y aguda del diente. El paracono muestra una faceta de desgaste longitudinal que descubre una capa de dentina alargada mesio-distalmente. El hipocono, situado en la región linguo-distal, es una cúspide baja y estrecha, unida en su base al metacono. El diente presenta un marcado cíngulo distal con un estilo en posición labio-distal (metastilo) y una cúspide baja bien desarrollada en la región linguo-distal. Esta última cúspide, junto con el hipocono y el paracono, cierra una foseta linguo-distal relativamente profunda.

P^3 es también un diente de sección subtriangular, con un moderado grado de desgaste. El complejo paracono-metacono es rectangular, y aparece separado por una amplia foseta de un hipocono de sección

semilunar. Este complejo paracono-metacono forma la cúspide principal del diente, ensanchándose en su porción mediana, y se encuentra unido a dos fuertes cúspides accesorias situadas mesial y distalmente. La c.a.a. es corta y ancha, y aparece separada lingual y labialmente del paracono por un estrecho valle. La cúspide accesoria posterior (c.a.p.) es netamente más corta y más ancha que la c.a.a. y se encuentra separada por un estrangulamiento del complejo paracono-metacono. La sección oclusal de este conjunto longitudinal (c.a.a., paracono, metacono y c.a.p.) es subrectangular, y la superficie de dentina que aflora en este estadio de desgaste presenta forma de sección de viga, con una región central estrecha y alargada mesio-distalmente y unas regiones mesial y distal transversales y alargadas labio-lingualmente. El protocono, situado en posición mesio-lingual, apenas está desarrollado, observándose un pequeño engrosamiento del esmalte entre la c.a.a. y el paracono. El hipocono se sitúa en posición linguo-distal, individualizado del resto de las cúspides por una foseta cerrada, estrecha y profunda. Ésta cúspide se proyecta hacia la región lingual y muestra una superficie de desgaste de contorno semicircular, cuyo contacto con la foseta es rectilíneo, mientras que lingualmente es de contorno convexo. La cara lingual del diente, en vista oclusal, forma una pared continua entre la c.a.a. y el hipocono, careciendo del entrante mediano observado en el cuello del diente.

Cooke, 1978	Pickford, 1990	Made, 1996	Garrido, 2006
Cíngulo anterior	Cúspide accesoria anterior	Prestilo, Precónulo	Cúspide accesoria anterior (c.a.a.)
Cíngulo posterior	Cúspide accesoria posterior	Postestilo	Cúspide accesoria posterior (c.a.p.)
Pilar basal interno	Cúspide accesoria mediana	Tetraprecónulo	Cúspide accesoria central (c.a.c.)
Protocono (en premolares)	Cúspide principal linguo-distal	Tetracono	Hipocono
Pilar basal accesorio	Pilar basal accesorio	Éctocónulo	Cúspide accesoria lingual (c.a.li.); Endostilo
Pilar lateral	Pilar basal accesorio	Ectocónulo	Cúspide accesoria labial (c.a.lb.); Mesostilo
Pilar lateral	Cúspide posterior principal	Pentacono	Pentacono
Pilar terminal	Cúspide posterior accesoria	Hexacono	Hexacono

Tabla 2. Equivalencias en la terminología de cúspides de la dentición yugal superior de Suidae.

P⁴ se encuentra fuertemente molarizado y presenta una sección subcuadrangular en vista oclusal, con una cara lingual de perfil convexo. En líneas generales, el conjunto paracono-metacono presenta el mismo patrón, desarrollo y estructura que en P³, aunque en este elemento es evidente la diferenciación entre el paracono y el metacono debido a la presencia de un valle vertical labial que separa ambas cúspides. En la cara linguo-distal del metacono y completamente unida al mismo aparece un pequeño lóbulo o metacónulo [endocrista según Made (1996)]. El paracono se encuentra mesialmente unido a una corta y ancha c.a.a. y a un protocono mesio-lingual bien desarrollado aunque poco individualizado a través de dos pequeñas cúspides linguales al paracono [postcrista del protoprecónulo según Made (1996)]. El metacono se encuentra distalmente fusionado a una gran c.a.p. formada por pequeños lóbulos que alcanzan lingualmente el hipocono. El hipocono se dispone lingualmente en la posición central del diente y está configurado por una gran cúspide de sección semilunar que lingualmente tiene un contorno convexo y

cuyo contacto con el conjunto paracono-metacono es prácticamente rectilíneo, franqueado por dos lóbulos, mesial y distal. En la porción linguo-distal del hipocono y completamente unida al mismo se observa una pequeña cúspide basal redondeada. Entre el complejo paracono-metacono y el protocono se abre una foseta longitudinal muy estrecha.

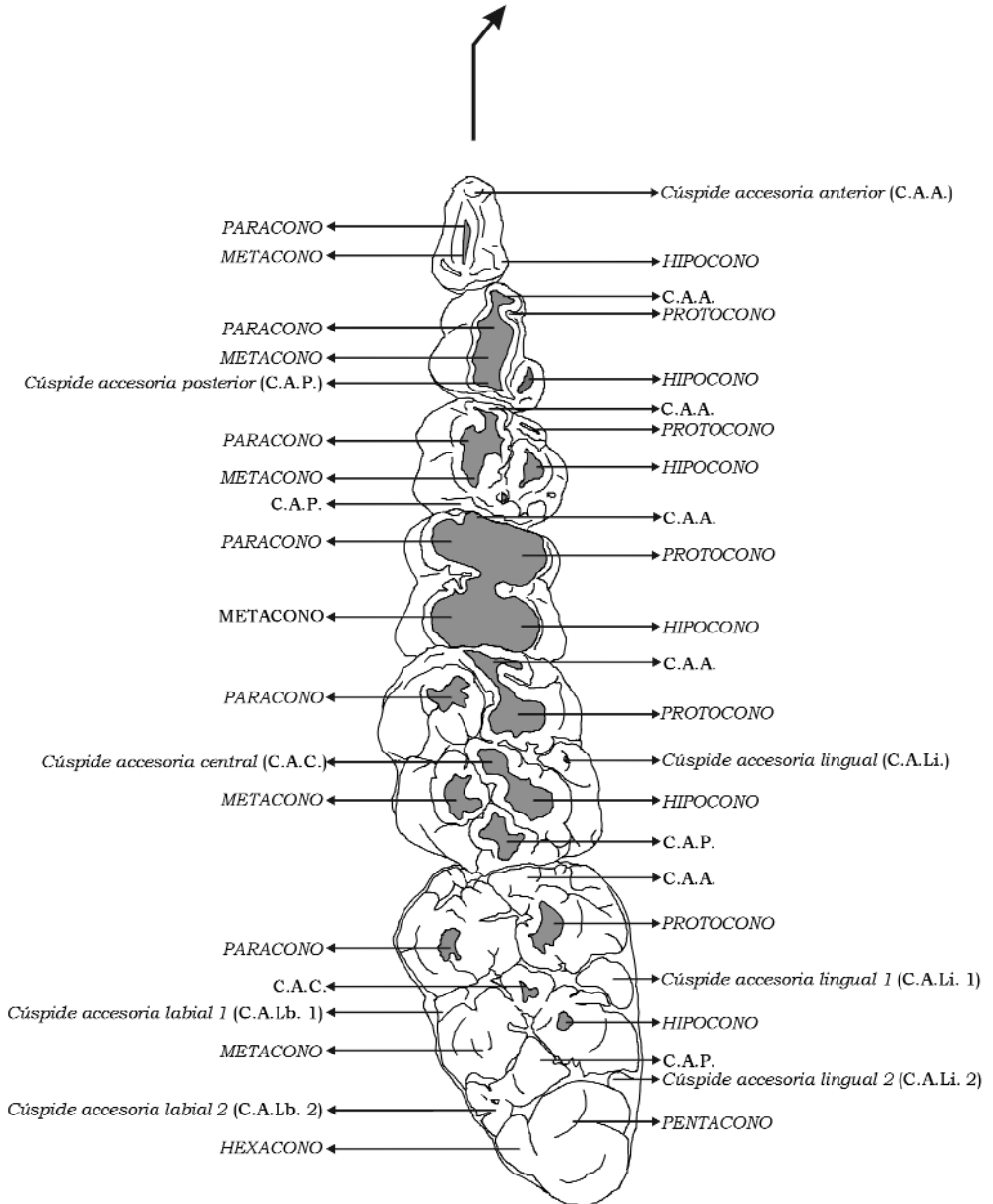


Figura 4. Terminología de cúspides empleada en este trabajo para la dentición yugal superior de *Potamochoerus magnus* n. sp.

M¹ se encuentra en un estadio de desgaste muy avanzado, observándose la presencia individualizada de protocono, paracono, metacono e hipocono. Aun así, es posible distinguir en vista oclusal un pequeño reborde de esmalte en posición mesio-labial, testimonio de la c.a.a., y varios pliegues en la cara labial en la zona de contacto entre paracono y metacono. El resto de la corona se presenta como una estructura claramente bilobulada, con lóbulos aproximadamente equidimensionales, que se ensanchan hacia la base del diente.

M² es un diente de sección oclusal subrectangular, con una neta proyección distal a favor de una gran c.a.p. que se solapa sobre la porción mesial de M³. El diente presenta las 4 cúspides principales (protocono, paracono, metacono e hipocono) de similares dimensiones, aunque protocono y paracono son ligeramente mayores que las restantes, y cuatro grandes cúspides accesorias de menores dimensiones que las cúspides principales. Estas cúspides accesorias tienen entre sí un tamaño similar. La c.a.a. es alargada labio-lingualmente y se une al protocono conforme avanza el desgaste del diente. La c.a.p. es grande y gruesa y presenta una sección en X, uniéndose al hipocono con el desgaste. Además, este diente muestra una cúspide accesoria lingual (c.a.li.) de sección subtriangular con la cara lingual convexa que se sitúa en la zona central de la cara lingual del diente entre protocono e hipocono, encontrándose bien individualizada del protocono y fusionada al hipocono en la base de la corona, y una cúspide accesoria central (c.a.c.) de sección subcircular y localizada entre protocono, paracono, metacono e hipocono, fusionándose al hipocono cuando el desgaste es avanzado. Este diente carece de cúspide accesoria labial (c.a.lb.) entre paracono y metacono.

En cuanto a las cúspides principales, el protocono es de sección irregular, configurado por una gran cúspide circular cuya cara lingual es convexa y se proyecta hasta la base de la corona a continuación de la raíz correspondiente. El protocono muestra además un único lóbulo mesial, el cual se fusiona con la región central de la c.a.a., y dos lóbulos labio-distales que convergen en la cúspide accesoria central con un desgaste avanzado. En la base del protocono se desarrolla además un lóbulo linguo-distal vestigial que contacta con la parte interna de la cúspide accesoria lingual situada entre protocono e hipocono, dejando una profunda y estrecha foseta entre este lóbulo vestigial, la cúspide accesoria lingual, el resto del protocono, la cúspide accesoria central y el hipocono. El paracono, más alto que el protocono, es de sección ameboide. El margen mesial del esmalte presenta un contorno irregular provocado por el desarrollo de dos pequeños lóbulos mesiales accesorios. La cara labial es convexa y lisa en todo su recorrido, hasta el contacto con el metacono. Se observa un fuerte repliegue de esmalte distal bilobulado, cuyo eje se dirige hacia la cúspide central. El metacono es una cúspide alta, como el paracono, y estrecha en el ápice de la corona. El desgaste muestra una sección subcircular caracterizada por la presencia de un fuerte lóbulo mesial, dirigido hacia el lóbulo distal del paracono (que sólo está presente en el ápice de la corona sin llegar a la base de la misma). La cara labial del metacono es lisa y convexa. El hipocono presenta aproximadamente las mismas dimensiones que el protocono. Su sección es subcircular y se encuentra fusionado, en este estadio de desgaste, con la cúspide accesoria central formando una superficie de sección elíptica, con el eje mayor dispuesto según el eje hipocono-paracono. El hipocono tiene dos pequeños lóbulos mesiales, un tercer lóbulo en conexión con la parte media del metacono y dos últimos y pequeños lóbulos distales que contactan con la porción central de la cúspide accesoria posterior. La cara labial del hipocono es lisa y convexa, formando un continuo con su raíz correspondiente, como ocurría con el protocono. Por último, esta cúspide presenta en la zona linguo-distal un pequeño lóbulo que sólo se desarrolla desde la base hasta la parte media de la altura de la corona en contacto con la porción lingual de la c.a.p. La cúspide accesoria anterior está desarrollada labio-lingualmente a modo de cíngulo y recorre toda la cara mesial del diente. En su punto medio, entre protocono y paracono, se encuentra engrosada,

presentando una sección subtriangular. La región que se desarrolla sobre la cara mesial del paracono es lisa y su desarrollo es horizontal, mientras que la porción de la c.a.a. que se solapa con el protocono está formada por la proyección lingual de la zona central de la cúspide accesoria y por un único lóbulo mesio-lingual de sección triangular que forma en su base un continuo con el protocono. La cúspide accesoria posterior está constituida por un gran lóbulo central, situado entre metacono e hipocono, de sección en forma de X. En el margen labial de esta cúspide se observan dos lóbulos, uno pequeño que contacta con el lóbulo central de esta c.a.p., y otro lóbulo de mayor tamaño que contacta con el lóbulo central y con la porción distal del metacono. Por otra parte, la porción lingual de la c.a.p. está menos desarrollada que la porción labial y consta de un único lóbulo. El contacto entre M^2 y M^3 es neto, solapándose la c.a.p. del segundo molar sobre la c.a.a. del tercer molar.

M^3 es un diente de sección subtriangular, masivo, corto y ancho, con el esmalte ligeramente estriado. La configuración y estructuras de protocono, paracono, metacono, hipocono y sus vínculos con las cuatro cúspides accesorias, en líneas generales, son idénticas a las descritas para M^2 , excepto por ciertos matices que se describirán a continuación. Este diente es, esencialmente, como un M^2 al que se le añaden en la porción distal una gran cúspide accesoria linguo-distal (pentacono) y una cúspide accesoria labio-distal (hexacono). Las cúspides apenas presentan desgaste excepto el protocono, donde es observable una superficie de dentina apical. Protocono, paracono, metacono e hipocono son cúspides altas y bien desarrolladas que ocupan los vértices de un supuesto rectángulo formado en los 2/3 mesiales del diente. Este diente carece de cúspide accesoria labial (c.a.lb.) entre paracono y metacono.

Los matices que diferencian M^3 de M^2 , en lo que respecta al conjunto de cúspides y estructuras homólogas, son:

1. Un protocono configurado por 3 grandes lóbulos, poco diferenciados entre sí. De ellos, un único lóbulo distal contacta con la c.a.c.
2. Un paracono constituido por 3 grandes lóbulos, uno labial (el más grande y alto) y dos linguales de sección triangular y equidimensionales. De ellos, el lóbulo mesial sólo contacta con el lóbulo central de la c.a.a., mientras el lóbulo lingual contacta con el protocono y con la porción proximal de la c.a.c. El paracono de M^3 es de mayores dimensiones que el elemento homólogo presente en M^2 . En M^3 el paracono es a su vez de mayores dimensiones que el protocono.
3. Un hipocono constituido por una gran cúspide con una cara labio-distal lisa que contacta con la c.a.p. y una cara mesial bilobulada, de lóbulos equidimensionales.
4. Un lóbulo central de la c.a.a. de sección triangular.
5. Una c.a.c. de sección subtriangular, con los vértices romos.
6. Una c.a.li. más desarrollada que en M^2 y más individualizada del hipocono.
7. Una c.a.p., como ocurría en M^2 , constituida por un gran lóbulo central liso y de sección subtriangular, dispuesto entre metacono e hipocono, y por un conjunto de tubérculos situados unos en la base de la cara labio-distal del metacono (tres tubérculos irregulares de tamaño variable) y otro sencillo y muy pequeño ubicado en la base de la cara linguo-distal del hipocono.
8. En la región distal de M^3 , y apoyado sobre la porción distal del lóbulo central de la c.a.p., se desarrolla una gran cúspide accesoria de sección subelíptica denominada pentacono, más baja que las cúspides principales pero con la misma superficie que éstas. El pentacono es sencillo y presenta un esbozo de lóbulo mesio-lingual únicamente marcado en la base de la corona (c.a.li.2). Asociado al pentacono, y en su margen mesio-labial, se desarrolla una pequeña cúspide secundaria denominada hexacono.

Además, en Fonelas P-1 aparece registrado un individuo infantil con dentición decidua de la que se conservan DP_4 y DI_3 en ambos lados y gérmenes de elementos permanentes en el caso de I_2 , C y M_1 de ambos lados y M_2 izquierdo (Figs. 5 y 6; Tabla 3). Además, aparece un germen de M_2 izquierdo perteneciente a un segundo individuo también infantil. La nomenclatura de cúspides utilizada en la descripción de la dentición inferior sigue el mismo criterio que en la dentición superior (Fig. 5).

DI_3 es un diente de sección subcircular, con una corona que presenta una gran faceta de desgaste longitudinal en la cara distal y otra faceta de desgaste menor de forma triangular en su cara mesial, quedando así una superficie oclusal aguda.

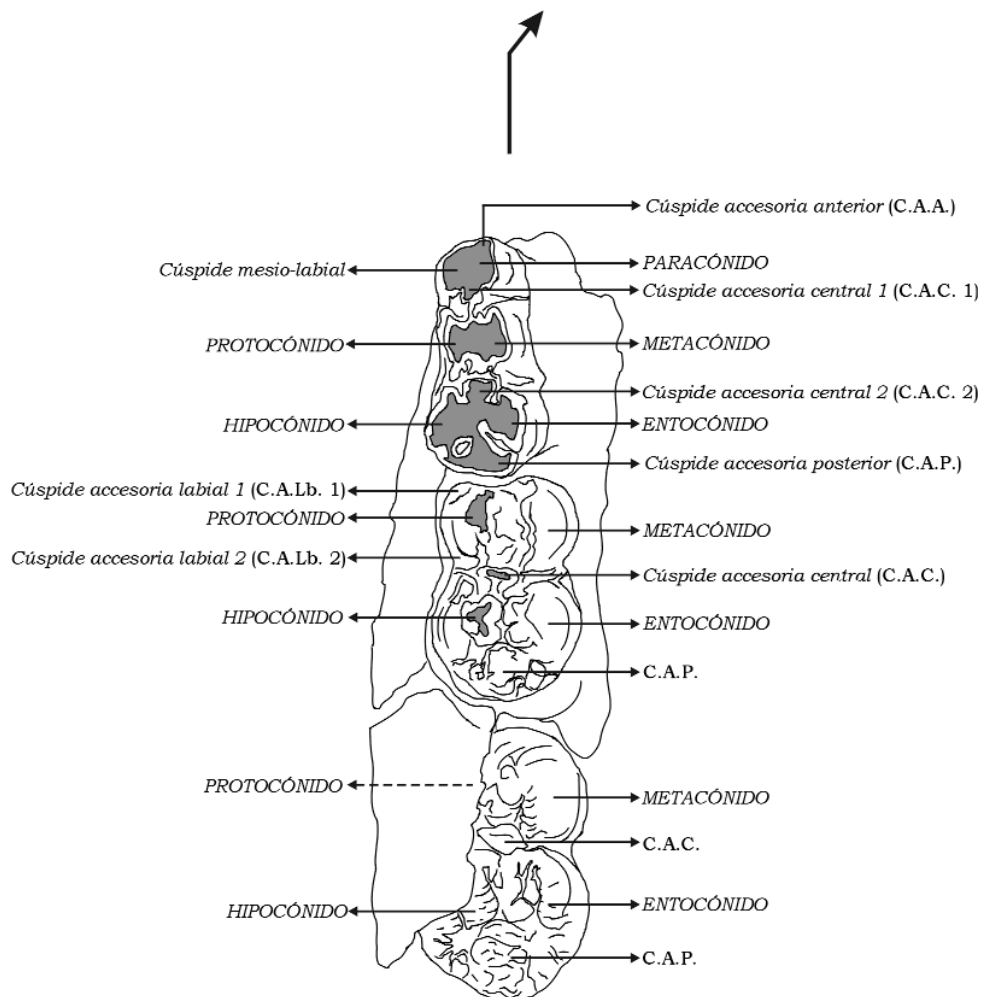


Figura 5. Terminología de cúspides empleada en este trabajo para la dentición yugal inferior de *Potamochoerus magnus* n. sp.

DP_4 es un diente trilobulado (Fig. 6), con un lóbulo mesial compuesto por un paracónido y una cúspide mesio-labial [primónido según Made (1996)] a las que se unen otras dos cúspides centrales de menor

tamaño en posición mesial y distal (c.a.a. y c.a.c.1). La c.a.c.1, ligeramente desplazada hacia la región labial, aparece entre lóbulo mesial y el lóbulo central del diente, los cuales están separados por un valle profundo lingual que se va suavizando conforme se acerca a la base de la corona. En vista labial, los lóbulos mesial y central no aparecen separados por valle alguno. El lóbulo central, compuesto por un protocónido labial y un metacónido lingual, presenta unas dimensiones similares al lóbulo mesial. Tras este lóbulo, el diente se ensancha considerablemente para dar lugar al lóbulo distal, compuesto por un hipocónido labial y un entocónido lingual, precedidos de una segunda cúspide accesoria central (c.a.c.2) bien desarrollada, la cual se une tempranamente al resto de las cúspides. Este tercer lóbulo aparece separado de los dos precedentes por un valle labial muy amplio y poco profundo y un valle lingual más estrecho y profundo que se suaviza al aproximarse a la base de la corona del diente. En vista distal aparece una cúspide accesoria posterior (c.a.p.) en posición central que, al igual que ocurría con la c.a.c.2, se une con el desgaste al hipocónido y al entocónido formando, junto con el resto de cúspides del tercer lóbulo, una estructura compleja en forma de trébol con cuatro lóbulos que se ensanchan de forma radial. Entre éstos quedan cuatro septos de esmalte que pueden llegar a estrangularse quedando como islotes aislados, como se observa sobre todo en los septos distales.

		FP1-2001-0106	FP1-2001-0207	FP1-2001-0228
DP ₄	DMD	-	22,66	23,10
	DBL	-	11,99	11,84
M ₁	DMD	-	21,75	21,62
	DBL	-	14,56	14,54
M ₂	DMD	27,25	27,67	-
	DBL	15,35	17,67	-

Tabla 3. Dimensiones (en mm) de la dentición inferior de *Potamochoerus magnus* n. sp.



Figura 6. Dentición inferior de *Potamochoerus magnus* n. sp. **A:** Fragmento de rama horizontal izquierda con DP₄, M₁ y M₂ (Paratipo; FP1-2001-0207). **B:** Fragmento de rama horizontal derecha con una porción distal de DP₃, DP₄ y M₁ (FP1-2001-0228). Escala gráfica: 1 cm.

I_2 es un diente de corona alta, bilobulada y asimétrica, cuyo lóbulo lingual alcanza mayor altura que el lóbulo labial. Mesialmente ambos lóbulos aparecen separados por un surco vertical suave que alcanza la base de la corona. Distalmente el lóbulo labial aparece superpuesto al lóbulo lingual, quedando entre ambos una cavidad desplazada hacia la región lingual. Este lóbulo lingual aparece recorrido por una arista vertical aguda y bien desarrollada que se pierde al entrar en contacto con el lóbulo labial, un poco antes de alcanzar la base de la corona del diente. El lóbulo labial presenta dos aristas verticales, una muy desarrollada situada hacia la mitad del diente que alcanza la base de la corona, y otra en posición labial que limita este borde y se pierde poco antes de alcanzar la base de la corona. Entre estas dos aristas queda una estrecha cavidad labial.

Los gérmenes de los caninos inferiores son relativamente pequeños, por lo que probablemente pertenezcan a una hembra. Presentan sección triangular, con dos aristas agudas en posición labio-distal y labio-lingual que se unen poco antes de alcanzar el ápice de la corona, divergiendo hacia la base de la misma. Entre ambas aristas queda una superficie triangular ligeramente cóncava. En posición mesial aparece otra arista bien marcada que parte de la zona apical y se bifurca hacia la mitad de la corona en otras dos aristas más suaves que recorren el resto de la cara mesial del diente. La cara lingual está formada por una superficie más o menos recta, mientras la cara labial es suavemente convexa.

M_1 es un diente bilobulado, con un lóbulo posterior de mayor tamaño que el anterior y separados ambos por sendos valles labial y lingual suaves y poco profundos. El lóbulo anterior está formado por un metacónido lingual sustancialmente más alto que el protocónido, el cual ocupa una posición labial. Por delante del protocónido y completamente unida al mismo aparece una pequeña cúspide accesoria labial (c.a.lb.1). Por delante del valle labial, y unida al protocónido en su región distal, aparece una segunda cúspide accesoria labial (c.a.lb.2). No se observan trazas de cúspide accesoria anterior. Entre ambos lóbulos del diente aparece una cúspide accesoria central (c.a.c.1) bien desarrollada y alargada labio-lingualmente. El lóbulo posterior está compuesto de un entocónido lingual, bastante más alto que el hipocónido, que ocupa una posición labial. Por detrás de ambos aparece una c.a.p. grande y flanqueada por dos pequeños lóbulos laterales, uno labial a su vez bilobulado y otro lingual simple.

En M_2 la diferencia de tamaño entre los lóbulos anterior y posterior es menor, aunque el patrón de distribución de cúspides es similar a la descrita para M_1 (Figs. 5 y 6).

DISCUSIÓN

La forma del cráneo, en el cual destaca la presencia de una gran cresta facial, evidenciada únicamente en su región anterior por el estado fragmentario del fósil, acerca el ejemplar FP1-2001-0251 a la subfamilia Suinae (Pickford, 1993). Otro carácter anatómico propio de Suinae es la presencia de caninos superiores que son desgastados en su extremo por abrasión con los caninos inferiores, como se observa en el material de FP1-2001-0251 y en los géneros *Sus* y *Potamochoerus* (en los géneros actuales *Hylochoerus* y *Phacochoerus* y en numerosos géneros extintos el desgaste se produce en su superficie anterior, por lo que en estos últimos no se acortan los caninos superiores con el desgaste sino que crecen permanentemente curvándose lateralmente hacia la región posterior y superior; Groves y Grubb, 1993). Por tanto, el desgaste apical de los caninos superiores permite atribuir el ejemplar fósil a la tribu Suini, compuesta por los géneros *Kolpochoerus*, *Potamochoerus*, *Hylochoerus* y *Sus*. A su vez, se excluye la posibilidad de que el ejemplar fósil guarde alguna relación con la tribu Phacochoerini por la ausencia de caracteres derivados especializados como son unos terceros molares muy hipsodontos, multicuspidados y provistos de cemento, estructuras que no se observan en el espécimen fósil. Entre los representantes

actuales de la tribu Suini, se rechaza la posibilidad de que el ejemplar registrado en Fonelas P-1 guarde una estrecha relación filogenética con el género *Hylochoerus*, ya que este último presenta unos caninos de gran tamaño y sección circular con ausencia de desgaste en el ápice. Además, *Hylochoerus* presenta unos molares de estructura columnar con un esmalte delgado cubierto de una gruesa capa de cemento, estructuras que no se observan en FP1-2001-0251. Por tanto, dado que no se observan las especializaciones que muestran *Phacochoerus* o *Hylochoerus*, quedan abiertas tres posibilidades para la determinación taxonómica: los géneros *Potamochoerus*, *Sus* y *Kolpochoerus*¹.

	FP1-2001-0251	<i>Potamochoerus larvatus</i> ♂ (MRAC-34215)	<i>Potamochoerus porcus</i> (MGM-AC-29)	<i>Sus scrofa</i> ♀ (MGM-AC-15)	<i>Sus strozzi</i> Valdarno sup. IGF-424 (lectotipo)	<i>Sus strozzi</i> Senze Se. 1775 ♂	<i>Potamochoerus afarensis</i>
CONTACTO ENTRE NASAL, LACRIMAL Y MAXILAR	Sobre el lóbulo mesial de M^2	Sobre M^1	? (*)	Sobre el lóbulo mesial de M^2	?	Sobre el lóbulo distal de M^1	?
CONTACTO SUPERIOR ENTRE LOS NASALES Y EL FRONTAL	Sobre el lóbulo mesial de M^3	Sobre M^2	Sobre el lóbulo mesial de M^3	Sobre el límite entre M^2 y M^3	?	?	?
CONTACTO ENTRE EL SURCO SUPRAORBITARIO Y EL MAXILAR	Sobre M^1	Sobre M^1	Sobre M^1	Sobre P^4	?	?	?
CONTACTO POSTERIOR ENTRE PREMAXILAR, MAXILAR Y NASAL	Sobre P^4	Sobre el límite mesial de P^2	? (*)	Sobre el límite entre P^3 y P^4	Sobre el lóbulo mesial de M^1	Sobre P^2	?
POSICIÓN DEL EXTREMO INFERIOR DEL FORÁMEN INFRAORBITARIO	Sobre el límite mesial de M^1	Sobre P^4	Sobre el límite mesial de M^1	Sobre el límite mesial de P^4	Sobre el lóbulo distal de M^1	Sobre el lóbulo mesial de M^2	Sobre P^4
POSICIÓN DEL EXTREMO POSTERIOR DEL FORÁMEN INFRAORBITARIO	Sobre el límite distal de M^1	Sobre el lóbulo mesial de M^1	Sobre el lóbulo mesial de M^1	Sobre el límite distal de P^4	Sobre el lóbulo mesial de M^2	Sobre el lóbulo distal de M^2	Sobre M^1
POSICIÓN DEL LÍMITE POSTERIOR DE LA CRESTA ÓSEA SOBRE EL CANINO	Sobre el límite entre P^3 y P^4	Sobre el límite entre P^2 y P^3	Sobre el límite entre P^4 y M^1	No presenta cresta ósea sobre los caninos superiores	Sobre P^4	Sobre P^4	?
POSICIÓN DE LOS FORÁMENES PALATINOS	A nivel del lóbulo mesial de M^2	A nivel del lóbulo mesial de M^2 o entre M^2 y M^3	A nivel del lóbulo distal de M^2	A nivel del lóbulo distal de M^2	?	?	?
PUNTO MEDIO DE CONTACTO ENTRE EL MAXILAR Y EL PALATINO	A nivel del límite entre M^1 y M^2	A nivel del lóbulo mesial de M^2	? (*)	A nivel del lóbulo mesial de M^2	?	A nivel del punto medio de M^2	?

Tabla 4. Localización de diferentes puntos del cráneo en FP1-2001-0251 (*Potamochoerus magnus* n. sp.) y los géneros *Potamochoerus* y *Sus*. [*]: La anatomía de *P. porcus* ha sido estudiada a partir de una réplica, lo cual impide observar algunos puntos situados entre suturas].

¹ La muestra fósil de Fonelas P-1 ha sido directamente comparada con ejemplares procedentes de la Colección de Anatomía Comparada del Museo Geominero, entre los que se encuentran representantes actuales de *Sus scrofa* (MGM-AC-15) y *Potamochoerus porcus* (MGM-AC-29) y fósiles de suidos procedentes del Cuaternario Ibérico (Cueva Peña Gorbea III, Pinarillo 1 y Pelegrina). Los materiales también se han comparado con un espécimen macho de *Potamochoerus larvatus* cedido amablemente por el Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren, Bélgica (MRAC-34215). Además, se añadieron al análisis comparativo ejemplares figurados de *Potamochoerus porcus* (Cooke y Wilkinson, 1978); *Sus strozzi* (Azzaroli, 1954), *Kolpochoerus limnetes* y *Kolpochoerus majus* (Harris y White, 1979), *Kolpochoerus afarensis* (Cooke, 1978), *Kolpochoerus paiceae* (Hendey y Cooke, 1985), *Kolpochoerus phacochoeroides* (Geraads, 1993), *Kolpochoerus deheinzlini* y *Kolpochoerus cooki* (Brunet y White, 2001).

La diagnosis realizada por Cooke y Wilkinson (1978) del género *Potamochoerus* es la siguiente: “*Suidae de cráneo similar al género Sus, diferenciándose del mismo por presentar fuertes crestas óseas sobre los caninos de los machos, crestas laterales abruptas en los arcos cigomáticos que pueden estar engrosadas, premolares robustos con un cíngulo posterior más bajo, molares más columnares y ligeramente más hipsodontos, esmalte relativamente fino y pliegues más aparentes que en el género Sus*”.

Pese a que la anatomía craneodental de *Potamochoerus* es, superficialmente, muy similar a *Sus* (Grubb, 1993), en un examen detallado es posible observar una serie de patentes diferencias. No obstante, es evidente la gran variabilidad en la distribución, dentro de la arquitectura craneal, de las distintas estructuras anatómicas en los suinos (Tabla 4).

A continuación se mencionan aquellos caracteres anatómicos que relacionan el ejemplar fósil con el género *Potamochoerus* a diferencia de los caracteres observados en *Sus* (Tabla 5):

1. La cresta ósea presente sobre los caninos se encuentra muy desarrollada en FP1-2001-0251, tal como ocurre en los machos actuales de *Potamochoerus porcus* y *Potamochoerus larvatus* (Figs. 7B y 8B). En *Sus scrofa*, sin embargo, esta cresta es más suave.
2. La forma que presentan los nasales en FP1-2001-0251, ensanchados en su región posterior, se asemeja a su vez a la observada en el género *Potamochoerus* (Figs. 7A y 8A). En el género *Sus*, por el contrario, los nasales presentan caras laterales paralelas o se estrechan ligeramente en su región media. Sin embargo, a diferencia de los machos actuales de *Potamochoerus*, los cuales desarrollan unas áreas rugosas sobre los nasales y en la zona circundante de los maxilares, en el fósil registrado en Fonelas P-1 no se observan rugosidades en estas zonas (Fig. 1A).
3. La posición del foramen infraorbitario, situado sobre M¹, acerca el ejemplar de Fonelas P-1 a *Potamochoerus* (Figs. 2B y 7B), mientras en *Sus* este foramen se abre sobre P⁴.
4. El desarrollo lateral que presentan los caninos en el espécimen fósil se asemeja al recorrido que siguen en los representantes actuales de *Potamochoerus*, siendo en ambos casos prácticamente horizontales en vista frontal, en ocasiones con su ápice orientado hacia la zona superior (Figs. 3, 7C y 8C). En el género *Sus*, sin embargo, los caninos de los machos se curvan hacia la región superior del cráneo, presentando unos ápices netamente dirigidos hacia arriba.
5. La ausencia de P¹ en el espécimen fósil indica una relación más estrecha con el género *Potamochoerus*, en el cual este diente se desprende frecuentemente durante la vida del animal debido al gran desarrollo que alcanzan los caninos superiores y la tendencia a la reducción de la serie premolar. Por el contrario, la sección subtriangular de P² no se asemeja a la observada en *Potamochoerus larvatus* o *Potamochoerus porcus*, ni tampoco a la presente en *Sus scrofa*, en los cuales este diente presenta una sección ovalada con un estrangulamiento en su parte media formando un doble lazo. El cíngulo mesial que se observa en P² del espécimen registrado en Fonelas P-1 no está presente en *Sus scrofa* ni en *P. larvatus*, aunque sí en *P. porcus*. En este mismo diente, la foseta que aparece en posición ligo-distal se encuentra delimitada lingualmente por dos lóbulos linguales (el hipocono y la c.a.p.) y está cerrada lingualmente, tal como se observa en *P. porcus*, mientras en *S. scrofa* se encuentra abierta por su cara lingual. En *P. larvatus* no se observa foseta alguna, ya que tanto el hipocono como la c.a.p. se encuentran completamente fusionados al metacono.
6. P³ es un diente que, en sección, presenta una forma subtriangular en FP1-2001-0251, con un hipocono muy prominente. Carece de estrangulamientos entre cúspides formando un continuo tanto en vista labial como lingual. En *S. scrofa* este mismo diente presenta una sección ameboide, con un fuerte estrangulamiento lingual que divide el protocono del hipocono. Tanto en *P. porcus* como en *P.*

larvatus P³ muestra un contorno subrectangular, con un suave surco mediano vertical, tanto en la cara labial como lingual, que separa las cúspides principales. Al igual que se observa en los representantes actuales de *Potamochoerus*, en el ejemplar de Fonelas P-1 el protocono es prácticamente imperceptible y se encuentra completamente unido al paracono, a diferencia del protocono individualizado por una pequeña foseta que se observa en *Sus scrofa*. Mientras en *P. larvatus* y en *S. scrofa* el hipocono se encuentra separado del metacono por una foseta abierta lingualmente, siendo esta muy ancha en *S. scrofa*, en FP1-2001-0251 y *P. porcus* es estrecha y profunda y se encuentra lingualmente cerrada. En líneas generales, FP1-2001-0251 y *P. porcus* muestran un P³ similar a P⁴, mientras en *S. scrofa* y *P. larvatus* este diente se asemeja más a P² que a P⁴.

7. P⁴ es, en todos los casos, un diente de sección subcircular. En FP1-2001-0251 la altura del protocono es aproximadamente la altura que alcanza el hipocono, al igual que ocurre en las formas actuales de *Potamochoerus*, mientras en *S. scrofa* este protocono es sustancialmente más bajo que el hipocono. El hipocono ocupa una posición central en la cara lingual, y aparece separado del metacono por una foseta estrecha y profunda, al igual que se observa en *P. porcus* y *P. larvatus*. En *S. scrofa*, por el contrario, esta foseta es mucho más amplia. Este hipocono presenta una superficie de contacto con el complejo paracono-metacono rectilínea y flanqueada por dos pequeños lóbulos laterales tanto en *Potamochoerus* como en el ejemplar fósil, mientras en *S. scrofa* se observan tres lóbulos, mesial, distal y un tercer lóbulo central que se dirige hacia la porción distal del paracono. Además, en FP1-2001-0251 y en *Potamochoerus* se observa un pequeño lóbulo linguo-distal al metacono que no aparece en *S. scrofa*.

El extremado desgaste que presenta M¹ impide visualizar el patrón de sus cúspides, por lo que no es comparable con el resto de ejemplares.

8. M² presenta, en todos los ejemplares estudiados, una sección subrectangular con sus 4 cúspides principales en los vértices del rectángulo, flanqueado mesial y distalmente por dos grandes cúspides accesorias. En FP1-2001-0251 y *Potamochoerus* el protocono se encuentra proyectado hasta la base de la corona, continuando con su raíz correspondiente, mientras en *S. scrofa* esta cara se encuentra desplazada hacia el interior del diente y el margen lingual está ocupado por dos lóbulos, mesial y distal, accesorios al protocono. En vista oclusal este protocono presenta en FP1-2001-0251 y *Potamochoerus* un único lóbulo mesial, mientras *S. scrofa* muestra un lóbulo mesial y otro mesio-lingual. El protocono presenta a su vez dos lóbulos labio-distales en FP1-2001-0251 y en los representantes actuales de *Potamochoerus*, que convergen en la cúspide accesoria central cuando el desgaste es avanzado, mientras en *S. scrofa* uno de estos lóbulos (que puede ser doble) converge en la c.a.c. y el otro entre la c.a.c. y el hipocono. Al igual que ocurría en el protocono, en FP1-2001-0251 y en *Potamochoerus* la cara lingual del hipocono forma un continuo con su raíz correspondiente, mientras en *S. scrofa* ésta raíz se continúa con el esmalte de los cíngulos y lóbulos secundarios y no con el hipocono. Tanto en FP1-2001-0251 como en *P. larvatus* la c.a.li. (endostilo) es grande y se encuentra individualizada por surcos verticales que alcanzan la base de la corona, sin embargo, en *P. porcus* esta cúspide es bien visible aunque de menor tamaño y se encuentra menos individualizada que en los anteriores. Por el contrario, en *S. scrofa* está formada por 2 o 3 pequeños lóbulos bajos y poco individualizados. En el ejemplar de Fonelas P-1 no se observa c.a.lb. (mesostilo), apareciendo un pequeño reborde vertical de esmalte unido al metacono, mientras en las especies actuales de *Potamochoerus* y en *S. scrofa* se observa una cúspide baja y

	FP1-2001-0251	<i>Potamochoerus porcus</i> (MGM.AC-29) ♂	<i>Potamochoerus larvatus</i> MIRAC-34215 ♂	<i>Sus scrofa</i> (MGM-AC-15) ♀
P ¹	Ausente	Ausente	Ausente	Presente
P ²	Presenta una gran foseta linguo-distal delimitada externamente por el hipocono y la c.a.p.	Presenta una pequeña foseta linguo-distal delimitada externamente por el hipocono	No se observa foseta linguo-distal	Presenta una gran foseta linguo-distal delimitada externamente por el hipocono y la c.a.p.
P ³	La foseta entre el hipocono y el metacono es estrecha y cerrada	La foseta entre el hipocono y el metacono es estrecha y cerrada	La foseta entre el hipocono y el metacono es estrecha y abierta lingualmente	La foseta entre el hipocono y el metacono es amplia y abierta lingualmente
P ⁴	Hipocono grande y aislado del paracono por una foseta central muy estrecha que se pierde con el desgaste	Hipocono grande y aislado del paracono por una foseta central muy estrecha que se pierde con el desgaste	Hipocono grande y aislado del paracono por una foseta central muy estrecha que se pierde con el desgaste	Hipocono separado del paracono por una foseta grande y profunda, aislando ambas cúspides hasta que el desgaste es muy avanzado
M ²	No se observa cúspide accesoria labial, aunque sí aparece un pequeño engrosamiento vertical de esmalte unido a la base del metacono	Cúspide accesoria labial estrecha y poco individualizada que parte del metacono	Cúspide accesoria labial baja y poco individualizada que parte del metacono	Cúspide accesoria labial baja y bien individualizada, formada por dos pequeñas columnillas de esmalte unidas
M ³	No se observa cúspide accesoria labial	Cúspide accesoria labial entre paracono y metacono muy fina y unida a sus cúspides adyacentes	Cúspide accesoria labial entre paracono y metacono muy fina, baja y bien individualizada	Cúspide accesoria labial entre paracono y metacono formada por varias columnillas de esmalte bien desarrolladas e individualizadas
Esmalte	Muy grueso	Grueso	Grueso	Delgado

Tabla 5. Diferencias generales en la dentición superior entre FP1-2001-0251 (*Potamochoerus magnus* n. sp.) y los géneros actuales *Potamochoerus* y *Sus*.

completamente individualizada desde la base de la corona. En M² se observan además otras diferencias anatómicas cuyo significado taxonómico no podemos valorar².

9. M³ presenta una superficie de esmalte estriada en FP1-2001-0251 y en las formas actuales de *Potamochoerus*, mientras en *Sus scrofa* el esmalte en este diente es liso. En el ejemplar fósil el paracono es de mayores dimensiones que el protocono, mientras en *S. scrofa* el paracono es sustancialmente menor que el protocono. En *P. larvatus* y *P. porcus* ambas cúspides son aproximadamente del mismo tamaño. Por otra parte, M³ presenta en *Potamochoerus* n. sp. un talón en el que se aprecia, tras la c.a.p., un pentacono distal y un hexacono labial formado por una

² En el ejemplar de Fonelas P-1 la cara labial del paracono es lisa en todo su recorrido, mientras en *S. scrofa* se desarrolla un fuerte lóbulo interno distal que produce una profunda foseta labial entre paracono y metacono que no se observa en FP1-2001-0251. De la misma manera, el lóbulo mesial del metacono observable en FP1-2001-0251 no alcanza la base de la corona, por lo que no se desarrolla foseta alguna, por el contrario en *S. scrofa* se observan dos lóbulos muy desarrollados que alcanzan la base de la corona y se encuentran franqueados labialmente por un cíngulo configurado por dos o tres tubérculos basales. El hipocono de FP1-2001-0251 presenta dos lóbulos mesiales, mientras *S. scrofa* presenta un único lóbulo muy desarrollado. El lóbulo situado linguo-distalmente al hipocono se desarrolla en FP1-2001-0251 hasta la mitad de la altura total de la corona, mientras en *S. scrofa* alcanza el ápice del hipocono. En el ejemplar de Fonelas P-1 la región de la c.a.a. que se desarrolla sobre el paracono muestra un desarrollo horizontal, mientras en *S. scrofa* se encuentra más verticalizada. Por último, la zona de la c.a.a. que se solapa con el protocono está en FP1-2001-0251 formada por la proyección lingual de la zona central de esta cúspide y por un único lóbulo mesio-lingual, mientras en *S. scrofa* esta porción de la c.a.a. está formada por tres lóbulos que rodean al protocono en el arco mesio-lingual.

única gran cúspide. En *P. porcus* el pentacono es similar al ejemplar fósil, sin embargo el hexacono se encuentra formado por tres cúspides completamente unidas entre sí. En *P. larvatus* no se observa hexacono (Fig. 8E). Por el contrario, en *S. scrofa* el pentacono es más reducido y está netamente bilobulado, el hexacono tiene las mismas dimensiones que el pentacono (aunque es algo más bajo) y se desarrolla tras ellos un heptacono, de similares proporciones a los anteriores aunque más bajo, en el que se ubican distintos tubérculos basales en sus márgenes labial y lingual. La c.a.li. de FP1-2001-0251 es grande y alta, estando bien individualizada al igual que ocurría en *M*². Lo mismo se observa en *P. porcus* y en *P. larvatus*, mientras que en *S. scrofa* está formada por

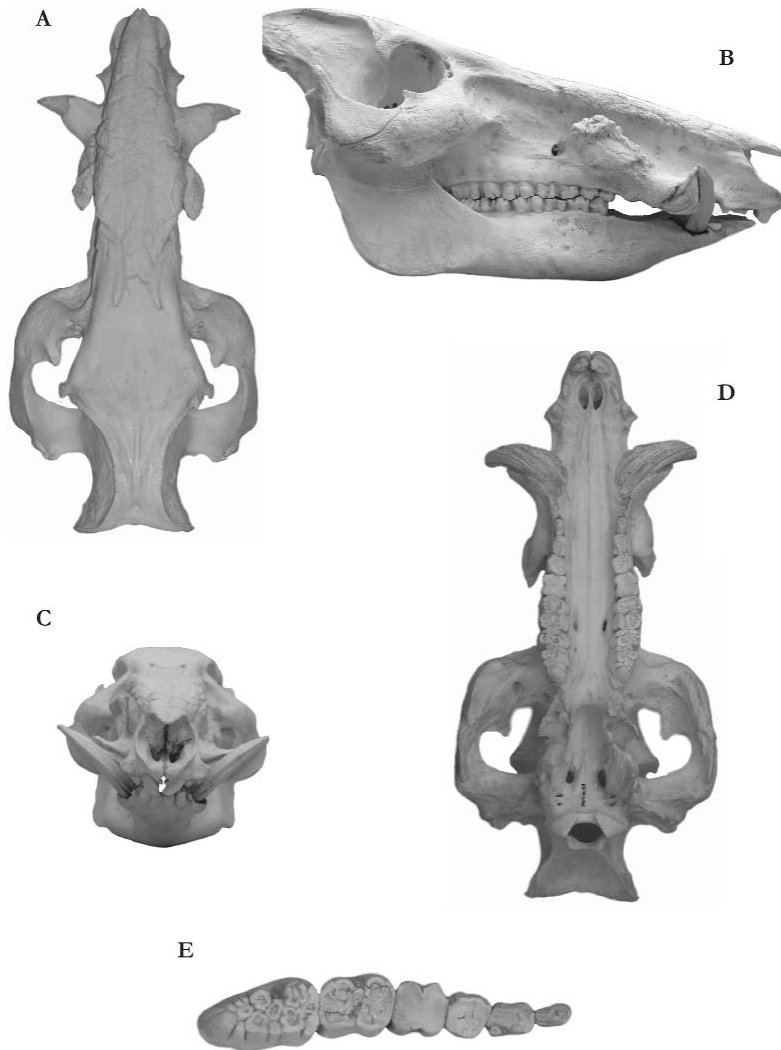


Figura 7. Cráneo y dentición superior de *Potamochoerus porcus* actual (MGM-AC-29). **A:** vista sagital; **B:** vista lateral; **C:** vista frontal; **D:** vista ventral; **E:** vista oclusal de la serie yugal P²-M³. Escala gráfica para A, B, C y D: 5cm. Escala gráfica para E: 2 cm.

3 o 4 pequeños lóbulos muy bajos que se distribuyen a modo de cingulo lingual. En *Potamochoerus* n. sp. tampoco se observa c.a.lb. en M^3 , aunque es posible percibir un pequeño reborde vertical del esmalte entre el paracono y el metacono. En *P. larvatus* únicamente aparece una minúscula columnilla muy baja y totalmente individualizada, mientras en *P. porcus* se observa una columna fina, situada internamente y unida a sus cúspides adyacentes. Por el contrario, en *Sus scrofa* aparecen tres lóbulos bajos y bien individualizados. De nuevo, en el M^3 se observan distintos matices anatómicos cuyo valor sistemático se desconoce³.

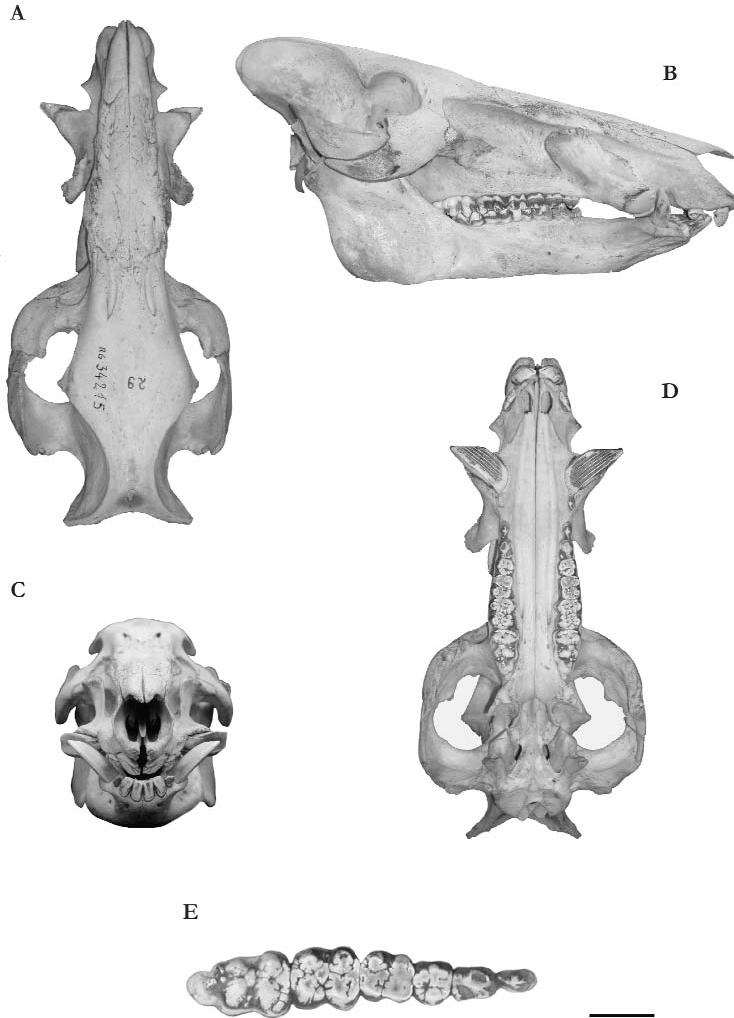


Figura 8. Cráneo y dentición superior de *Potamochoerus larvatus* actual (MRAC-34215). **A:** vista sagital; **B:** vista lateral; **C:** vista frontal; **D:** vista ventral; **E:** vista oclusal de la serie yugal P^2 - M^3 . Escala gráfica para A, B, C y D: 5cm. Escala gráfica para E: 2 cm.

³ Tanto en FP1-2001-0251 como en *P. larvatus*, el protocono está formado por tres lóbulos, mientras en *S. scrofa* se observan cinco lóbulos, siendo dos de ellos los que entran en contacto con la c.a.c. El paracono está constituido por tres grandes lóbulos, uno

Comparación del suido de Fonelas P-1 con *Kolpochoerus*

El género *Kolpochoerus* van Hoepen y van Hoepen, 1932 (*sin. Mesocherus* Shaw y Cooke, 1941; *Omochoerus* Arambourg, 1943; *Promesocherus* Leakey, 1965; *Ectopotamochoerus*, Leakey, 1965) representa un suido de talla media o grande, ampliamente distribuido por el continente africano durante finales del Plioceno y el Pleistoceno. La morfología craneal de *Kolpochoerus* es afín a la observada en *Potamochoerus*, aunque presenta expansiones zigomáticas más fuertemente proyectadas hacia los laterales que este último. Los premolares de *Kolpochoerus* son más afines a *Sus* que a *Potamochoerus*, tal como se observa en ejemplar registrado en Fonelas P-1. La estructura general de la dentición yugal se acerca tanto a *Sus* como a *Potamochoerus*, aunque las coronas son algo más altas y presentan columnillas accesorias mejor individualizadas (Cooke, 1978).

Hasta el reciente descubrimiento de *Kolpochoerus deheinzeli* del Plioceno inferior de Etiopía y Tchad (Brunet y White, 2001), *Kolpochoerus afarensis* representaba la especie más antigua conocida del género, aceptándose que este taxón constituía un inmigrante euroasiático que alcanzó el continente africano durante el Plioceno (Pickford, 1993), hace unos 3,4 Ma (Brunet y White, 2001).

Paradójicamente, para Pickford *et al.* (1983) la cita más antigua aceptada de *Kolpochoerus afarensis* procede de la Formación Chemeron en Kenya, datada entre 5,03 y 4,02 Ma (Hill, 1995), identificación que también acepta White (1995), por lo que de ser cierto este último dato esta especie continuaría representando la cita más antigua del género. Brunet y White (2001) consideran *K. deheinzeli* ancestro directo de *K. afarensis*.

Sea como fuere, parece generalmente aceptado que los primeros linajes de *Kolpochoerus* aparecen en África a partir de un inmigrante asiático estrechamente relacionado con *Propotamochoerus hysudricus*, registrado en los depósitos miocenos de Siwaliks (Pakistán) y Abu Dhabi (Bishop y Hill, 1999). El registro más moderno conocido de *K. afarensis* procede de Matabaietu, en Awash (Etiopía), cifrado en unos 2,5 Ma (White, 1995). El linaje de *Kolpochoerus* daría lugar a los géneros actuales *Potamochoerus* e *Hylochoerus* (Cooke, 1976; White y Harris, 1977; Hende y Cooke, 1985; Groves y Grubb, 1993; White, 1995).

La especie *Kolpochoerus limnetes* derivaría de *Kolpochoerus afarensis*, dando lugar a un linaje progresivo caracterizado por un incremento de la hipsodoncia y de la longitud de los terceros molares, tanto superiores como inferiores (White, 1995). *K. limnetes* incluiría por tanto desde formas primitivas con terceros molares cortos hasta formas evolucionadas, en las cuales se observa un notable incremento de tamaño en estos dientes (Harris y White, 1979). Otros autores, sin embargo, identifican las formas evolucionadas como representantes de una especie diferente: *Kolpochoerus olduvaiensis* (Cooke, 1978; Brunet y White, 2001), en ocasiones sinonimizada con *Kolpochoerus phacochoeroides* (White, 1995).

labial grande y dos linguales más pequeños y equidimensionales entre sí en FP1-2001-0251 y *P. larvatus*, de los cuales el lingual contacta con la c.a.c. En *S. scrofa*, por el contrario, los dos lóbulos linguales del paracono muestran una gran diferencia de tamaño y no llegan a contactar con la c.a.c. del diente. El hipocono muestra en FP1-2001-0251 y *P. larvatus* una cara labio-distal lisa, mientras en *S. scrofa* es bilobulada. Por el contrario, en FP1-2001-0251 la cara mesial del hipocono es bilobulada, mientras en *S. scrofa* únicamente se observa un lóbulo muy desarrollado. El lóbulo central de la c.a.a. es en FP1-2001-0251 y *P. larvatus* de sección triangular, mientras en *S. scrofa* esta sección es trapezoidal. La c.a.c. presenta en FP1-2001-0251 y *P. larvatus* una sección subtriangular, mientras en *S. scrofa* esta cúspide es de sección elíptica o triangular expandida en sentido labio-lingual. Formando parte de la c.a.p. se observan en FP1-2001-0251 y *P. larvatus* un lóbulo principal central y un conjunto de tubérculos en la cara labio-distal del metacono, mientras en *S. scrofa* se observa un lóbulo central dividido en cuatro ramas formando una cruz y una gran cúspide labial en la cara labio-distal del metacono.

Kolpochoerus majus representaría un taxón contemporáneo a *K. olduvaiensis* que mantiene la condición primitiva, esto es, presenta terceros molares reducidos (Hendey y Cooke, 1985). El linaje de *K. majus* se escindiría de *K. limnetes* hace unos 2,0 Ma (White, 1995), encontrándose el registro más antiguo de *K. majus* cifrado en 1,44 Ma en Konso-Gardula (Asfaw *et al.*, 1992), mientras la cita más reciente procede de Bodo (Clark *et al.*, 1994).

La especie *Kolpochoerus paiceae* (Broom, 1931) [sin: *K. sinuosus* Cooke y Wilkinson, 1978] ha sido citada en el Pleistoceno medio de Elandsfontein, Cornelia, Vaal River Gravels (Cooke y Wilkinson, 1978), Zululand (McCarthy y Orr, 1978) y Skurwerug (Cooke, 1985). Para White (1995) representa un sinónimo de *K. phacochoeroides*, y por tanto de *K. olduvaiensis*. *K. phacochoeroides* prevalecería por antigüedad, incluyendo los fósiles asignados anteriormente a *K. olduvaiensis* y *K. paiceae*. Esta especie fue también citada en el yacimiento argelino de Aïn el Bey (Thomas, 1884), en el Plio-Pleistoceno de Aïn Boucherit (Arambourg, 1979) y más tarde Geraads (1993) cita también *K. phacochoeroides* en el Plioceno superior de Ahl al Oughlam.

Recientemente Brunet y White (2001) describen una nueva especie, *Kolpochoerus cookei*, a partir del material procedente del valle de Omo (Shungura B-10, L-116), depositado en el Museo Nacional de Etiopía, datado en unos 2,9 Ma. *K. cookei* representaría la especie de menor tamaño del género.

Harris y White (1979) reconocen únicamente dos especies: *K. limnetes* y *K. majus*, clasificando el material descrito por Cooke (1978) e identificado como *Kolpochoerus afarensis*, como un representante primitivo de la especie actual *Potamochoerus porcus*. También Geraads (1993) es de la opinión que *Kolpochoerus afarensis* debería ser incluido en el género *Potamochoerus*, opinión mantenida en este trabajo, por lo que a partir de este punto será referido como *Potamochoerus afarensis*, tal como sugiere Cooke (1997).

El material registrado en Fonelas P-1 guarda numerosas afinidades con los representantes más primitivos del linaje de *Kolpochoerus*, en concreto con *Potamochoerus afarensis* y *Kolpochoerus majus*, los cuales presentan terceros molares reducidos. Por el contrario, las especies más derivadas de *Kolpochoerus* (*K. limnetes* y *K. phacochoeroides* / *olduvaiensis* / *paiceae*) presentan, entre otros caracteres, terceros molares complejos con pilares muy subdivididos, que difieren sustancialmente de la anatomía observada en FP1-2001-0251.

Potamochoerus afarensis fue descrito por en 1978 por Cooke a partir del material recuperado en Hadar (Etiopía), realizando la siguiente diagnosis: "Kolpochoerus de tamaño similar a un jabalí de matorral actual aunque con premolares menos reducidos y morfológicamente intermedios entre *Sus scrofa* y *Potamochoerus porcus*. Primeros premolares normalmente retenidos en los individuos adultos. Terceros molares relativamente más anchos y columnares que en *Potamochoerus*, con esmalte más suave en las caras externas de las cúspides principales". En el ejemplar registrado en Fonelas P-1 es posible observar ciertos caracteres morfológicos afines a *Potamochoerus afarensis*, y a su vez semejantes a aquellos presentes en las especies actuales de *Potamochoerus*. Por otra parte, *P. afarensis* muestra una serie de diferencias con FP1-2001-0251, como la presencia de un pequeño hipocono en P³ que no cierra la foseta entre éste y el metacono (tal como se observaba en *Sus scrofa*), ausencia de una gran cúspide accesoria lingual en M² y M³, o presencia de una cúspide accesoria labial baja en estos mismos dientes (Cooke, 1978).

Kolpochoerus majus, atribuido al género *Potamochoerus* por Leakey (1942, 1958, 1965) y Cooke (1949), procede de diversos yacimientos pleistocenos del este de África como Kaiso (Uganda), Omo Shungura (Etiopía), los lechos III y IV de Olduvai (Tanzania), y Ologesailie, Kanam East y Kapthurin (Kenya). Harris y White (1979) realizan la diagnosis específica de *K. majus*, el cual presenta unos caninos muy

curvados, de sección semicircular, con la región dorsal aplanada, completamente cubiertos de esmalte, y con una faceta de desgaste longitudinal en la cara anterior y en ápice. No se conocen P¹ ni P². El resto de los dientes muestran una anatomía similar a los representantes más primitivos de *K. limnetes* y a FP1-2001-0251. Tanto *K. limnetes* como *K. majus* comparten ciertos caracteres con FP1-2001-0251, por lo que se deduce que guardan una estrecha relación con el mismo. Sin embargo, ambas especies presentan unos caninos de curvatura, sección y desgaste más afines al género actual *Hylochoerus*, un esmalte crenulado y una gruesa cubierta de cemento, estructuras que no se observan en FP1-2001-0251. Harris y White (1979) utilizan este criterio para diferenciar M³ con el mismo número de pilares, atribuyendo los dientes menos crenulados y con menos cemento a *K. limnetes* y aquellos que presentan más crenulaciones y mayor cantidad de cemento a *K. majus*. Además, estos autores figuran un M³ de *K. majus*, el cual no presenta c.a.li. entre protocono e hipocono, mientras en FP1-2001-0251 esta cúspide está bien desarrollada y permanece independiente del resto de cúspides desde su base. Las formas más evolucionadas de *K. limnetes* presentan terceros molares complejos, de morfología más derivada, que se alejan de la anatomía primitiva de FP1-2001-0251. Parece que la especie actual *Hylochoerus meinertzhageni* derivaría del linaje *K. limnetes* / *K. majus* hace unos 2.0 Ma (White, 1995).

Comparación del suido de Fonelas P-1 con *Sus strozzii* Forsyth-Major, 1881

Azzaroli (1954) realiza un estudio comparativo de los fósiles de *Sus minor* y *Sus strozzii* procedentes del Valdarno italiano. La primera especie fue más tarde sinonimizada con *Sus arvernensis* bajo la subespecie *Sus arvernensis minor* Depéret, y corresponde a un suido de pequeño tamaño procedente del Plioceno inferior europeo (Guérin y Faure, 1985), más relacionada con los jabalíes asiáticos (*Sus verrucosus*) que con el jabalí europeo (*Sus scrofa*) (Azzaroli, 1954, 1975). *Sus arvernensis* difiere sustancialmente, tanto en tamaño como en anatomía, del ejemplar registrado en Fonelas P-1.

La otra especie de suido descrita por Azzaroli es *Sus strozzii*, un gran jabalí villafranquiense con dientes yugales algo más simples que *Sus scrofa*, con menor número de tubérculos secundarios. Fósiles atribuibles a *Sus strozzii* aparecen registrados en el Villafranquiense superior en los yacimientos de Senèze, Saint-Vallier, Olivola, Poggio Rosso, Tegelen, Gerakarou, Vassiloudi y Ubeidiyah (Faure y Guérin, 1984; Geraads *et al.*, 1986; Kostopoulos y Koufos, 1994; Guérin, 1996; Mazza *et al.*, 2004).

El ejemplar registrado en Fonelas P-1 muestra ciertas semejanzas con los ejemplares de *Sus strozzii* figurados por Azzaroli (1954), como son un fuerte desarrollo del reborde óseo sobre los caninos en machos, la forma subtriangular que presenta la sección de P² y P³, la fusión entre el protocono y el paracono de P³, la foseta estrecha y profunda, cerrada lingualmente, que separa el hipocono del metacono en P³, un P³ más afín a P⁴ que a P², una foseta estrecha y profunda que separa el hipocono del metacono en P⁴, el tamaño y la independencia de la c.a.li. (ectostilo) en M² y M³ y la presencia de un extremo distal de M³ con pentacono y hexacono.

A su vez, se observa que métricamente el individuo registrado en Fonelas P-1 presenta un M³ de talla afín a *Sus strozzii* (Fig. 9). M³ es considerado el diente más determinante a la hora de estimar el grado de evolución de los suidos africanos (Geraads, 1993), ya que el desarrollo del mismo evidencia una adaptación hacia una alimentación más herbívora y una reducción de la actividad excavadora, observada entre los suidos más primitivos como *Sus* y *Potamochoerus*.

Por otra parte, el jabalí típico del Villafranquiense, *Sus strozzii*, presenta una combinación de caracteres morfológicos (Tabla 6) entre los géneros *Potamochoerus* y *Sus*, ya que muestra unos premolares más afines a *Potamochoerus* y, sin embargo, los molares parecen acercarlo más al género *Sus*, al igual que la

presencia de P¹ y el recorrido que siguen los caninos superiores. Por el contrario, la morfología de M³ en *Sus strozii* es muy similar a la observada en el género *Potamochoerus* y, por tanto, al ejemplar registrado en Fonelas P-1, excepto por la presencia de la cúspide accesoria labial (c.a.lb.) típica del género *Sus*.

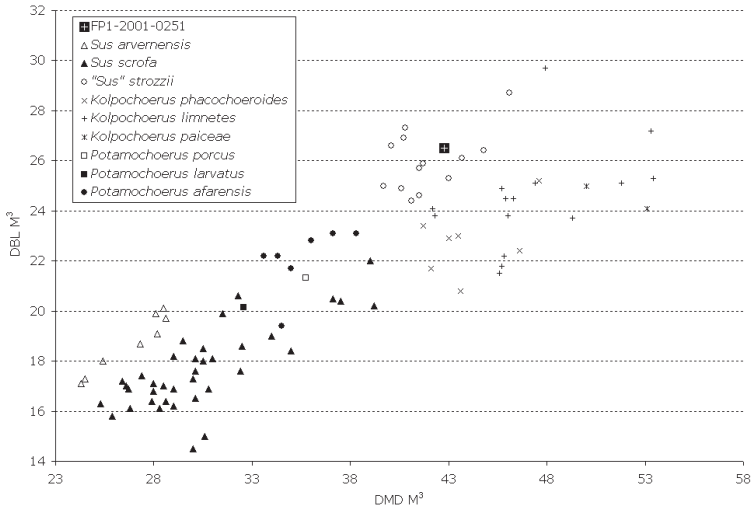


Figura 9. Representación bivalente del diámetro mesio-distal (DMD) frente al diámetro buco-lingual (DBL) de M³ en diferentes especies de suidos. Los datos comparativos han sido tomados de tabla 2, Hendey y Cooke (1985), Made y Moyà-Solà (1989) y Geraads (1993). Además se han incluido datos propios tomados a partir de ejemplares actuales de *Potamochoerus porcus* (MGM-AC-29) y *Potamochoerus larvatus* (MRAC-34215).

Sin embargo, FP1-2001-0251 difiere en algunos aspectos del material figurado por Azzaroli (1954) perteneciente a *Sus strozii*, como son el desarrollo horizontal de los caninos, estando en *S. strozii* ligeramente dirigidos hacia la región superior; la ausencia de P¹ que sí aparece en *S. strozii*; la presencia en P⁴ de una foseta linguo-distal cerrada, la cual se abre lingualmente en *S. strozii* y la ausencia de c.a.lb. en M² y M³, la cual aparece trilobulada en *S. strozii*.

	FP1-2001-0251	<i>Potamochoerus porcus</i>	<i>Potamochoerus larvatus</i>	<i>Potamochoerus afarensis</i>	<i>Sus strozii</i>	<i>Sus scrofa</i>
Ausencia de P ¹	X	X	X	?		
Gran desarrollo de la cresta ósea sobre los caninos superiores en machos	X	X	X		X	
Desarrollo horizontal de los caninos superiores	X	X	X			
Sección subtriangular de P ² y P ³	X			X	X	
Foseta entre protocono y metacono en P ²	X	X			X	X
C.a.a. poco desarrollada y unida al paracono en P ³	X	X	X	X	X	
Hipocono separado del metacono por una foseta estrecha y profunda en P ³ y P ⁴	X	X	X	X	X	
C.a.li. grande y bien individualizado en M ² y M ³	X		X		X	
Ausencia de c.a.lb. en M ² y M ³	X					
Presencia de pentacono y hexacono en M ³	X	X		?	X	?

Tabla 6. Comparación de las estructuras craneodentales presentes en FP1-2001-0251 (*Potamochoerus magnus* n. sp.) y en los géneros *Potamochoerus* y *Sus*.

Conviene destacar en este punto que el material figurado por Azzaroli y atribuido a *Sus strozzii* guarda mayor relación con las especies actuales *Potamochoerus porcus* y *Potamochoerus larvatus* que con *Sus scrofa* (Tabla 5), abriendo la posibilidad de que se trate de un representante primitivo del género *Potamochoerus* procedente del continente africano, donde podría haber evolucionado a partir del linaje de *Potamochoerus afarensis*.

CONCLUSIONES

El suido registrado en Fonelas P-1 presenta una gran talla (similar a la del actual *Hylochoerus meinertzhageni*), con caninos grandes y serie premolar reducida, cuyo patrón dentario es muy primitivo y conservativo (bajo número de tubérculos accesorios, gran grosor del esmalte y sencillez de los pliegues del mismo). Su serie premolar es, en parte (P² y P³), anatómicamente afín al género *Sus*, mientras que tanto P⁴ como su serie molar presentan una arquitectura semejante a la observada en *Potamochoerus* (*P. porcus*). Guarda, asimismo, una gran afinidad morfológica con la especie africana *Potamochoerus afarensis*, incluida en dicho género por distintos autores (Harris y White, 1979; Geraads, 1993; Cooke, 1997).

De la discusión de los caracteres anatómicos analizados en el espécimen FP1-2001-0251 se pueden deducir las siguientes conclusiones:

- El reborde óseo que se observa sobre los caninos en machos, el desarrollo horizontal de los mismos, la ausencia de P¹, la fusión entre el protocono y el paracono en P³, la altura que alcanza el protocono en P⁴, la estrecha foseta que separa el hipocono del metacono en P⁴ y el tamaño y la independencia de la c.a.li. (mesostilo) en M² y M³, permiten establecer relaciones más estrechas del espécimen granadino con las especies *Potamochoerus porcus* y *Potamochoerus larvatus* que con *Sus scrofa*. A partir del ancestro común para los géneros *Sus* y *Potamochoerus*, la dentición seguiría una tendencia al aumento de tubérculos, complicación de los pliegues de esmalte, alargamiento del talón y talónido de M³ y M₃ respectivamente y un aumento general progresivo del tamaño. Así, el actual *Potamochoerus* presentaría caracteres ligeramente más primitivos que *Sus*, ya que posee molares mucho más masivos, de esmalte grueso y poco replegado. Los premolares anteriores se encuentran en regresión, sobre todo el *Potamochoerus*.
- Además del fuerte desarrollo del reborde óseo sobre los caninos en machos, la forma subtriangular que presenta la sección de P² y P³, la fusión entre el protocono y el paracono de P³, la foseta estrecha y profunda cerrada lingualmente que separa el hipocono del metacono en P³, un P³ más afín a P⁴ que a P², una foseta estrecha y profunda que separa el hipocono del metacono en P⁴, el tamaño y la independencia de la c.a.li. en M² y M³ y la presencia de un extremo distal de M³ con pentacono y hexacono relacionan el espécimen registrado en Fonelas P-1 con los ejemplares identificados previamente como *Sus strozzii*. A su vez, se observa que métricamente el individuo registrado en Fonelas P-1 presenta un M³ de talla afín a *Sus strozzii*. Por otra parte, los caracteres observados en los especímenes figurados por Azzaroli (1954) de *Sus strozzii* guardan mayor afinidad con las especies actuales *Potamochoerus porcus* y *Potamochoerus larvatus* que con su supuesto pariente actual *Sus scrofa*. Por tanto, es factible que parte de los materiales europeos atribuidos a la especie *Sus strozzii* tengan que ser reclasificados en el género *Potamochoerus* (*Potamochoerus strozzii*), dadas las afinidades anatómicas de dichos fósiles con otros representantes, tanto extintos como actuales, del género *Potamochoerus*. Futuros análisis más detallados de los materiales clasificados como *Sus strozzii* permitirán aceptar o rechazar esta hipótesis.

- La especie descrita por Cooke (1978) en el continente africano, *Kolpochoerus afarensis*, muestra una gran afinidad morfológica con los representantes actuales del género *Potamochoerus*, por lo que representaría el registro más antiguo conocido de este género, del cual habrían derivado las formas plio-pleistocenas africanas y euroasiáticas de *Potamochoerus*, incluido el suido registrado en Fonelas P-1.

Las semejanzas anatómicas entre el suido de Fonelas P-1 y los representantes actuales y fósiles de *Potamochoerus* confirman la identificación de este género en el Plioceno superior terminal de Europa occidental. Por otra parte, los numerosos caracteres propios de su anatomía, diferentes a los descritos para las especies *P. afarensis*, *P. porcus*, *P. larvatus*, *S. strozii* y *Sus scrofa*, junto a su gran talla permiten plantear su pertenencia a una nueva especie, *Potamochoerus magnus* n. sp. La nueva especie registrada en Fonelas P-1 pertenece a un grupo de suidos de origen africano de cuya presencia fuera de este continente no se tenía constancia hasta el momento, constituyendo por tanto la primera cita de este género en el continente europeo.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es financiado por los proyectos de investigación IGME 2001-016, IGME 2005-009, y por la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía (proyecto: "*Estudio estratigráfico, taxonómico, tafonómico y paleoecológico del yacimiento de macromamíferos de Fonelas (Granada) en el marco faunístico y ambiental del Plio-Pleistoceno europeo*"). Wim Wendelen, del *Muséé Royal de l'Afrique Centrale* de Tervuren (Bélgica), nos cedió temporalmente elementos osteológicos comparativos de ejemplares actuales de *Potamochoerus larvatus*. Joe Hannibal, del *Cleveland Museum of Natural History* en Ohio, nos facilitó amablemente información bibliográfica sobre *Potamochoerus afarensis*. Agradecemos al resto del equipo del *Proyecto Fonelas* su esfuerzo y entusiasmo durante las arduas campañas de excavación paleontológica sistemática.

REFERENCIAS

- Arambourg, C. 1979. *Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles et Oiseaux)*. Fondation Singer Polignac, 141pp.
- Arribas, A., Baeza, E., Bermúdez, D., Blanco, S., Durán, J.J., Garrido, G., Gumiel, J.C., Hernández, R., Soria, J.M., y Viseras, C. 2004a. Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plio-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3), 567-581.
- Arribas, A., Baeza, E., Carrión, J.S., Cortés, M., De Renzi, M., Durán, J.J., Esquivel, J.A., Garrido, G., Gumiel, P., Gumiel, J.C., Hernández, R., Laplana, C., López-Martínez, J., Lozano, R.P., Martín-Lagos, I., Martínez, A., Palmqvist, P., Pérez-Claros, J.A., Riquelme, J.A., Robles, F., Soria, J.M., Torregossa, V. y Viseras, C. 2004b. El yacimiento villafranquense de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada): resultados de la primera campaña de investigación (2001). *Anuario Arqueológico de Andalucía*. Dirección General de Bienes Culturales. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, 15-23.
- 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.
- Asfaw, B., Beyene, Y., Suwa, G., Walter, R.C., White, T.D., WoldeGabriel, G. y Yemane, T. 1992. The earliest Acheulean from Konso-Gardula. *Nature*, 360, 732-735.
- Azzaroli, A. 1954. Revisione della fauna dei terreni fluvio-lacustri del Valdarno superiore V. Filogenesi e biologia di *Sus strozzi* e di *Sus minor*. *Palaeontographia Italica*, 48, 41-76.
- Azzaroli, A. 1975. Remarks on the Pliocene Suidae. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 40, 355-367.
- Bishop, L., y Hill, A. 1999. Fossil Suidae from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. En: *Fossil Vertebrates of Arabia* (Eds. P. J. Whybrow y A. Hill). Yale University Press, 254-270.
- Brunet, M. y White, T. D. 2001. Deux nouvelles espèces de Suini (Mammalia, Suidae) du continent Africain (Éthiopie, Tchad). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 332, 51-57.
- Clark, J.D., de Heinzelin, J., Schick, K.D., Hart, W.K., White, T.D., WoldeGabriel, G., Walter, R.C., Suwa, G., Asfaw, B., Vrba, E. y Selassie, Y.H. 1994. African *Homo erectus*: Old radiometric ages and young oldowan assemblages in the Middle Awash Valley, Ethiopia. *Science*, 264, 1907-1910.
- Cooke, H.B.S. 1949. The fossil Suina of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 32, 1-44.
- Cooke, H.B.S. 1963. Pleistocene mammal faunas of Africa, with particular reference to southern Africa. En: *African Ecology and Human Evolution* (Eds. F.C. Howell y F. Bourlière). Viking Fund Publications in Anthropology, 361. Wenner-Gren Foundation, 65-116.
- Cooke, H.B.S. 1976. Suidae from Plio-Pleistocene strata of the Rudolf Basin. En: *Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin* (Eds. Y. Coppens et al.). University of Chicago Press, 251-263.
- Cooke, H.B.S. 1978. Plio-Pleistocene Suidae from Hadar, Ethiopia. *Kirtlandia*, 29, 1-63.
- Cooke, H.B.S. 1985. *Kolpochoerus paiceae* (Mammalia, Suidae) from Skuwerug, near Saldanha, South Africa, and its palaeoenvironmental implications. *Annals of the South African Museum*, 97 (2), 9-56.
- Cooke, H.B.S. 1997. The status of the african fossil suids *Kolpochoerus limnetes* (Hopwood, 1926), *K. phacochoeroides* (Thomas, 1884) and "*K. afarensis*" (Cooke, 1978). *Geobios*, 30 (1), 121-126.
- Cooke, H.B.S. y Wilkinson, A.F. 1978. Suidae and Tayassuidae. En: *Evolution of African Mammals* (Eds. V.J. Maglio y H.B.S. Cooke). Harvard University Press, 435-482.
- Driesch, A. von der. 1976. *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites*. Peabody Museum Bulletin, nº 1.
- Faure, M. y Guérin, C. 1984. *Sus strozzi* et *Sus scrofa*, deux mammifères artiodactyles marqueurs des paléoenvironnements. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 48, 215-228.
- Garrido, G. 2006. Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranquiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Geraads, D. 1993. *Kolpochoerus phacochoeroides* (Thomas, 1884) (Suidae, Mammalia), du Pliocène supérieur de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 26 (6), 731-743.
- Geraads, D., Guérin, C. y Faure, M. 1986. Les Suidés du Pleistocene ancien d'Oubeidiyeh (Israel). 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 nº 5, Association Paleorient. Paris, 93-105.
- Groves, C.P. y Grubb, P. 1993. The Suborder Suiformes. En: *Pigs, peccaries, and hippos: status survey and conservation action plan* (Ed. W.L.R. Oliver). IUCN, Gland, Switzerland, 202 pp.
- Grubb, P. 1993a. The Afrotropical suids: *Potamochoerus*, *Hylochoerus* and *Phacochoerus*. En: *Pigs, peccaries, and hippos: status survey and conservation action plan* (Ed. W.L.R. Oliver). IUCN, Gland, Switzerland, 202 pp.
- Guérin, C. 1996. Famille des Suidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 40-43.
- Guérin, C. y Faure, M. 1985. Les Suidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pliocene de la Formation de Perpignan (Roussillon). *Abstracts du Colloque Hommage à Charles Depéret*, Perpignan, 22.

- Harris, J.M. y White, T. D. 1979. Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Transactions of the American Philosophical Society*, 69 (2), 1-128.
- Hendey, Q.B. y Cooke, H.B.S. 1985. *Kolpochoerus paiceae* (Mammalia, Suidae) from Skurwerug, near Saldanha, South Africa, and its palaeoenvironmental implications. *Annals of South African Museum*, 97 (2), 9-56.
- Hill, A. 1995. Faunal and Environmental Change in the Neogene of East Africa: Evidence from the Tugen Hills Sequence, Baringo District, Kenya. 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, 178-193.
- 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 Paris*, 318, sér. 2, 1267-1272.
- Leakey, L.S.B. 1942. Fossil Suidae from Olduvai. *Journal of the East Africa and Uganda Natural History Society*, 16, 178-196.
- Laekey, L.S.B. 1958. Some East African Pleistocene Suidae. *Fossil Mammals of Africa*, 14, 1-132.
- Leakey, L.S.B. 1965. *Olduvai Gorge 1951-1961. I. Fauna and Background*. Cambridge University Press.
- Made, J. van der 1996. Listriodontinae (Suidae, Mammalia), their evolution, systematics and distribution in time and space. *Contributions to Tertiary and Quaternary Geology*, 33 (1-4), 3-254.
- Made, J. van der y Moyà-Solà, S. 1989. European Suinae (Artiodactyla) from the Late Miocene onwards. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 28 (2-3), 329-339.
- Mazza, P.P.A., Bertini, A. y Magi, M. 2004. The Late Pliocene site of Poggio Rosso (Central Italy): taphonomy and palaeoenvironment. *Palaios*, 19, 227-248.
- McCarthy, M.J. y Orr, W.N. 1978. A rhinoceros tooth form basal strata of the Port Durnford Formation, Zululand, South Africa: the relocation of Anderson's mammalian fossil site. *Annals of the Natal Museum*, 23 (2), 485-496.
- Pickford, M. 1990. Révision des suidés de la Formation de Beglia (Tunisie). *Annales de Paléontologie*, 76 (2), 133-141.
- Pickford, M. 1993. Old World Suoid: systematics, phylogeny, biogeography and biostratigraphy. *Paleontologia i Evolució*, 26-27, 237-269.
- Thomas, P. 1884. Recherches stratigraphiques et paléontologiques sur quelques formations d'eau douce de l'Algérie. *Mémoires de la Société Géologique de France*, s.3, 3, 1-50.
- White, T.D. 1995. African omnivores: global climatic change and Plio-Pleistocene Hominids and Suids. 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, 369-384.
- White, T.D. y Harris, J.M. 1977. Suid evolution and correlation of African hominid localities. *Science*, 198 (4312), 13-21.