

CANIS ACCITANUS: UNA NUEVA ESPECIE DE CÁNIDO (CANIDAE, CARNIVORA, MAMMALIA) EN EL PLIOCENO SUPERIOR TERMINAL DE FONELAS P-1 (CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

CANIS ACCITANUS: A NEW SPECIES OF CANID (CANIDAE, CARNIVORA, MAMMALIA) FROM THE LATE UPPER PLIOCENE FONELAS P-1 SITE (GUADIX BASIN, GRANADA)

Guiomar Garrido y Alfonso Arribas

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

RESUMEN

Se presentan los elementos fósiles pertenecientes a una nueva especie de cánido, *Canis accitanus* Garrido y Arribas, 2008, localizada en el yacimiento granadino de Fonelas P-1, de cronología próxima al fin del Plioceno (zona MNQ18). En este nuevo taxón es posible observar una serie de caracteres autoapomórficos en su dentición superior, esencialmente en el primer molar (M¹), que reflejan una adaptación trófica hacia una dieta más abrasiva que otras especies de su género. Por otra parte, este nuevo cánido constituye el representante del género *Canis* de menor tamaño registrado en el Plioceno y Pleistoceno europeo.

PALABRAS CLAVE: Carnivora, Canidae, *Canis accitanus*, Plioceno superior terminal, España.

ABSTRACT

This paper characterises the fossils of a new species of dog, *Canis accitanus* Garrido y Arribas, 2008, from the Fonelas P-1 site (dated close to the end of the Pliocene; MNQ18 zone) in Granada, Spain. This taxon shows a series of autapomorphic characteristics in its upper dentition, essentially in the first upper molar, which reflects a trophic adaptation towards a more abrasive diet than that eaten by other species of its genus. This new dog is the smallest representative of the genus *Canis* ever recorded for the European Pliocene or Pleistocene.

KEYWORDS: Carnivora, Canidae, *Canis accitanus*, late Upper Pliocene, Spain.

INTRODUCCIÓN

En el año 2001 se localizó en Fonelas P-1 (zona MNQ18) un cráneo prácticamente completo perteneciente a un cánido de pequeño tamaño, el cual fue determinado en un principio como *Canis* sp. cf. *Canis arnensis* (Arribas *et al.*, 2001). En una revisión posterior de los cánidos registrados en este yacimiento se pone de manifiesto las diferencias, tanto anatómicas como métricas, existentes entre este nuevo ejemplar y la especie del Pleistoceno inferior *Canis arnensis*, notificando la existencia de una nueva especie del género *Canis* en el Plioceno superior terminal ibérico (Garrido, 2002, 2006; Garrido y Arribas, 2002, 2008).

Sinonimias

- 2001. *Canis* sp. cf. *Canis arnensis* - Arribas *et al.*
- 2002. *Canis* nov. sp. - Garrido
- 2002. *Canis* nov. sp. - Garrido y Arribas
- 2004a. *Canis* nov. sp. aff. *Canis arnensis* - Arribas *et al.*
- 2004b. *Canis* nov. sp. aff. *Canis arnensis* - Arribas *et al.*
- 2006. *Canis* nov. sp. - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

No se conocen

Materiales

- FP1-2001-0434.- Cráneo prácticamente completo, el cual conserva la totalidad de la serie dentaria izquierda a excepción del canino y P¹, M¹-M² derechos.
- FP1-2001-0606.- I¹ derecho.
- FP1-2001-0082.- I² izquierdo.
- FP1-2001-0175.- P² derecho.
- FP1-2001-0605.- P² izquierdo.
- FP1-2001-0531.- P³ derecho.
- FP1-2002-1486.- P³ izquierdo.
- FP1-2001-0156.- P⁴ derecho.
- FP1-2001-0567.- Rama horizontal de hemimandíbula derecha con I₃, C, P₁-P₂, P₄, M₁-M₃.
- FP1-2001-0069.- Radio derecho.

Número mínimo de individuos: 2 adultos (P² y P³ izquierdos).

DESCRIPCIÓN

El único cráneo registrado hasta el momento se conserva prácticamente completo (Fig. 1, tabla 1), aunque muestra una fuerte compresión fosildiagenética dorso-ventral a modo de cizalla que ha provocado el desplazamiento de la región anterior izquierda del cráneo, la cual cabalga sobre la mitad derecha. Probablemente, durante la etapa previa al enterramiento se produjo la pérdida del arco zigomático así como de la mayor parte de la serie dentaria del lado derecho. Los elementos FP1-2001-0606 (I¹), FP1-2001-0175 (P²), FP1-001-0531 (P³) y FP1-2001-0156 (P⁴) posiblemente pertenezcan al mismo individuo

que el cráneo FP1-2001-0434, ya que se localizaron a pocos centímetros por debajo del mismo, pudiéndose haber desprendido durante la putrefacción del cadáver. El cráneo en cuestión conserva premaxilares, maxilares, nasales, frontal, parietales, occipital, bullas timpánicas, esfenoides, pterigoides, vómer y palatino. No se conserva, sin embargo, el arco zigomático del lado derecho, aunque sí se encuentra la región posterior del mismo formando parte del hueso escamoso, en donde se sitúan los cóndilos para la articulación con la mandíbula.

En el esplanocráneo se observa un orificio nasal amplio, unos premaxilares en forma de cuña cuyo margen caudal finaliza a la altura del segundo premolar, unos maxilares en los que se abren sendos forámenes infraorbitarios de contorno ovalado situados por encima de P³, unos nasales cuyo margen caudal sobrepasa netamente la sutura maxilo-frontal y unos frontales ligeramente convexos con una suave depresión longitudinal central entre ellos y provistos de una apófisis orbitaria muy pronunciada, de la cual parten fuertes crestas frontales. En el neurocráneo se observan unos parietales globosos muy deformados por la compresión, separados entre sí por una cresta sagital levemente pronunciada que alcanza su máximo desarrollo en la zona caudal, donde entra en contacto con una cresta occipital bien desarrollada (Fig. 1 A y B).

Ventralmente se observa un paladar muy largo y estrecho que se dilata progresivamente tras el margen distal de P² hasta alcanzar su anchura máxima entre el límite distal de las carniceras, para volver a estrecharse ligeramente (Fig. 1C). Las fisuras palatinas son de contorno elíptico y muy alargadas en dirección antero-posterior. Los forámenes palatinos principales se abren a la altura de la zona media de P⁴. Se observan además forámenes palatinos secundarios. En la depresión presente en el palatino entre P⁴ y M¹ aparece una profunda oquedad próxima a la cara lingual del metacono de P⁴ en la cual entraría un protocónido de M₁ muy agudo en posición de oclusión total de la mandíbula. El aliesfenoides se encuentra muy comprimido, por lo que no es posible precisar su morfología. Los cóndilos articulares se conservan íntegros, son profundos y presentan el contorno elíptico típico de la familia. Las bullas timpánicas se encuentran bien conservadas, son ovaladas y sus dimensiones en los ejes principales son 19,83 x 16,9 mm. Es posible observar, pese a la compresión que presenta, un *foramen magnum* de contorno elíptico.

El hemimaxilar izquierdo conserva I¹-I³, P¹-P⁴ y M¹-M², faltando el canino (Fig. 1, tabla 2). En el hemimaxilar derecho únicamente se ha conservado P¹, muy deformado por compresión, y M¹-M². La implantación de P¹ y P² es prácticamente paralela al eje antero-posterior del cráneo, curvándose hacia la zona externa en P³ y P⁴ y hacia la zona interna en los molares. Se observan respectivos diastemas entre I³ y el alvéolo de C, entre éste alvéolo y P¹, entre P¹ y P², entre P² y P³ y entre P³ y P⁴, disminuyendo ligeramente de tamaño desde el primero hasta el último (Fig. 1 A y C).

Los incisivos aumentan de tamaño desde I¹ a I³. I¹ e I² muestran un denticulo lateral externo y un fuerte cíngulo lingual. I³ es caniniforme, aparece recorrido por dos aristas situadas mesio-lingual y distalmente y muestra un grueso cíngulo lingual. P¹ es un diente simple y uniradiculado, de corona cónica muy aguda recorrida por dos aristas (mesio-lingual y distal), presenta un suave cíngulo lingual y carece de plataforma distal. P² presenta un protocono agudo provisto de aristas en posición mesio-lingual y distal, y un cíngulo linguo-distal débil. El talón forma una pequeña superficie aplanada recorrida por la arista distal, siendo ésta última muy afilada. No se observan trazas de c.a.p. P³ presenta una arista mesio-lingual y otra distal que recorre el talón, el cual forma una plataforma ligeramente mayor que en P². Es posible observar un esbozo de c.a.p. adosada a la cara distal del protocono y un cíngulo distal que se recurva ligeramente formando otro pequeño denticulo, por lo que la porción distal del diente no se presenta con forma de plataforma plana y tendida, sino inclinada. P⁴ presenta un paracono agudo con una arista mesio-lingual que se une en su base con un cíngulo mesial. En la base del paracono aparece una segunda cresta de

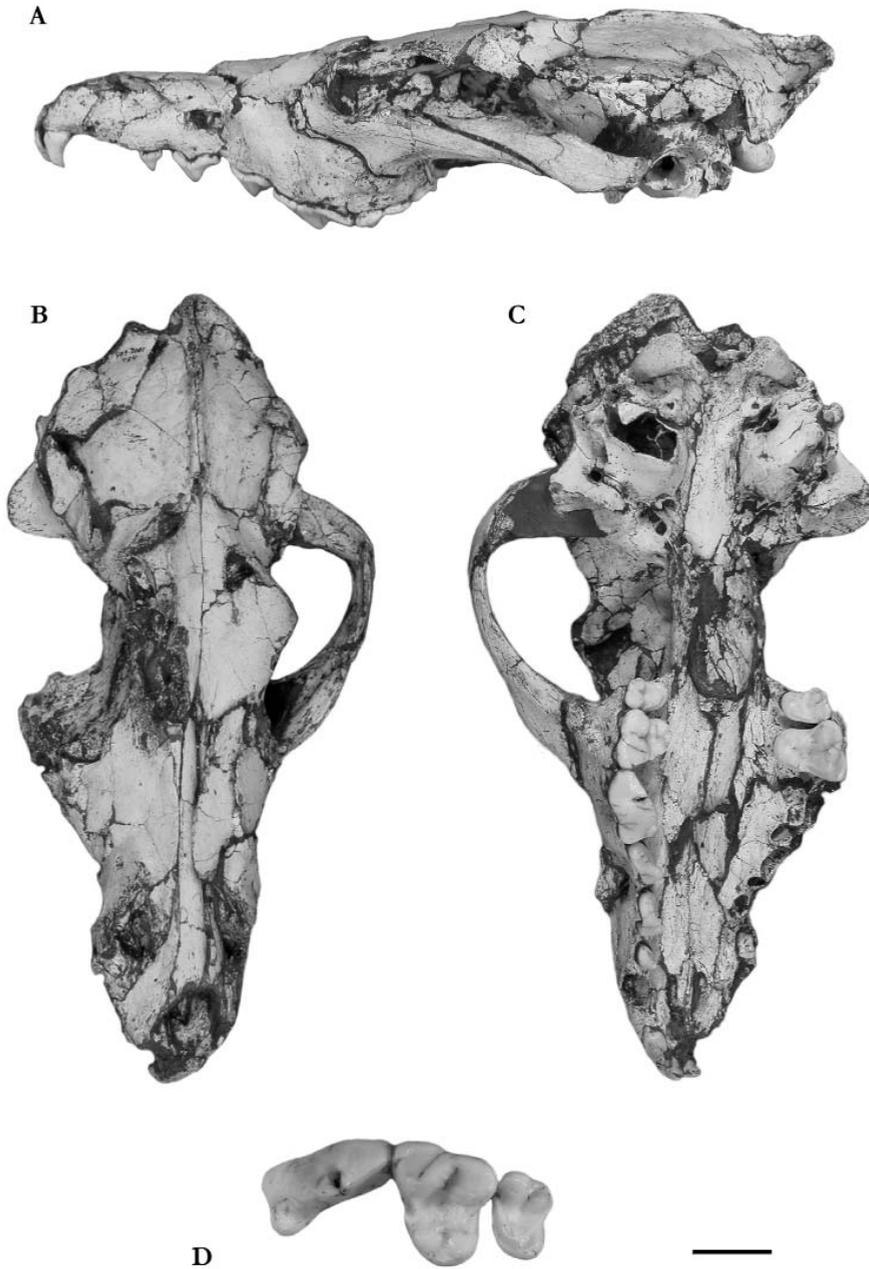


Figura 1. Cráneo de *Canis accitanus* (Holotipo, FP1-2001-0434). **A:** vista lateral; **B:** vista sagital; **C:** vista ventral; **D:** detalle en vista oclusal de P⁴, M¹-M² izquierdos. Escala gráfica para A, B y C: 2 cm. Escala gráfica para D: 1 cm.

	FP1-2001-0434
Longitud total (acrocranión-prostión)	182
Longitud condilobasal (borde aboral de los cóndilos occipitales-prostión)	168
Longitud basal (basión-prostión)	160
Longitud dorsal del neurocráneo	80,14
Longitud del esplacnocráneo (nasión-prostión)	84,72
Longitud facial	102,47
Longitud máxima de los nasales (nasión-rhinión)	63,93
Longitud del hocico (borde oral de la órbita-prostión)	76,26
Longitud palatal mediana (estafilión-prostión)	*90,02
Longitud mesio-distal del palatino	28,74
Anchura máxima entre los cóndilos occipitales	35,30
Anchura del <i>foramen magnum</i>	16,20
Altura del <i>foramen magnum</i> (basión-opistión)	12,95
Anchura mínima del cráneo (anchura de la constricción postorbital)	31,20
Anchura máxima del paladar (desde el margen labial de M ¹)	*47,11
Anchura mínima del paladar (medida desde el margen labial entre P ¹ y P ²)	27,61
Anchura entre el borde labial de los alvéolos de los caninos	30,10

Tabla 1. Dimensiones craneales (en mm) de *Canis accitanus* (según Driesch, 1976). Los valores precedidos de un asterisco (*) podrían verse ligeramente condicionados por la deformación producida por compresión fosildiagenética.

pocos milímetros que parte del protocono. El protocono es muy agudo, se encuentra poco individualizado y levemente proyectado hacia la región mesial con respecto al margen mesial del paracono, formando un continuo con la cara lingual del mismo (Fig. 1D). La región distal del paracono presenta una cresta muy afilada que termina en un valle en forma de V abierta, el cual origina en la cara labial una pequeña oquedad en la zona de contacto con el metacono. El metacono presenta una arista oclusal unilobulada y afilada, cuyo margen posterior entra en contacto con el cíngulo distal. Este cíngulo continúa por la cara lingual del metacono y la zona distal del paracono.

M¹ presenta un paracono muy alto y agudo, de sección subtriangular, recorrido por una arista mesio-labial muy marcada, una arista lingual más prominente en su base y una arista distal que termina en el valle que hay entre paracono y metacono. En la región mesio-labial del paracono se observa un incremento de tamaño del cíngulo labial que forma un parastilo. El metacono también se encuentra muy desarrollado, aunque su altura no llega a alcanzar la del paracono. Esta cúspide presenta una arista afilada en posición mesial hasta llegar al valle que lo conecta con el paracono, y otra distal que se termina uniendo al cíngulo basal formando un minúsculo esbozo de metastilo. El protocono muestra una sección subtriangular, siendo una cúspide muy prominente y aguda, con una arista en posición mesio-labial que continúa por la cara mesial del diente hasta el metastilo y otra arista distal que lo conecta con el entocono, dejando en medio una suave depresión en forma de U. Próxima a la cara mesial del protocono, y recorrida por la arista mesio-labial del mismo, aparece una pequeña cúspide supernumeraria: el protocónulo (Fig. 2). El talón aparece

		FP1-2001-0434	FP1-2001-0175	FP1-2001-0605	FP1-2001-0531	FP1-2002-1486	FP1-2001-0156
P ¹	DMD	5,41	-	-	-	-	-
	DBL	3,75	-	-	-	-	-
P ²	DMD	10,91	9,87	10,15	-	-	-
	DBL	4,20	4,21	4,07	-	-	-
P ³	DMD	11,64	-	-	11,56	11,72	-
	DBL	4,46	-	-	4,56	4,40	-
P ⁴	DMD	18,48	-	-	-	-	18,91
	DBL	8,63	-	-	-	-	8,58
M ¹	DMD	12,49	-	-	-	-	-
	DBL	14,41	-	-	-	-	-
M ²	DMD	7,20	-	-	-	-	-
	DBL	9,54	-	-	-	-	-
Serie dentaria	DMD	66,98	-	-	-	-	-
Serie premolar	DMD	51,32	-	-	-	-	-
Serie molar	DMD	19,89	-	-	-	-	-

Tabla 2. Dimensiones (en mm) de la dentición yugal superior de *Canis accitanus*.

ligeramente curvado hacia la región distal, aunque esta curvatura no es muy acusada si la comparamos con la que aparece en otros miembros de este género. El entocono está bien desarrollado, aunque es de menor tamaño que el protocono. Además de la arista que lo une al protocono, del entocono parten dos aristas más: una segunda arista en posición labio-distal que termina uniéndose con el cingulo basal a la altura del metacono, y una tercera, de dirección labio-lingual, que une dicha cúspide con la base del metacono en su punto medio. Entre estas cuatro cúspides descritas (paracono, metacono, protocono y entocono) queda una amplia depresión de contorno subcircular. El hipocono es prominente y presenta una característica muy singular, ya que aparece bilobulado debido a la presencia de una escotadura mediana. Esta escotadura divide dos cúspides, la de mayor tamaño situada en posición linguo-distal (hipocono propiamente dicho) y otra cúspide de menor tamaño en posición lingual (Fig. 2). Se observa además un cingulo muy marcado en las caras labial y mesial de la base del diente.

M² es un diente pequeño y bien desarrollado, cuyo talón se encuentra levemente curvado hacia la región posterior del cráneo. Presenta un paracono ligeramente mayor que el metacono, y ambas cúspides alcanzan aproximadamente la misma altura. El protocono es una cúspide aguda y bien desarrollada que aparece unida por dos fuertes crestas al cingulo basal, una situada en posición mesio-labial y otra que transcurre hacia el margen distal pasando por un entocono apenas visible. El hipocono aparece como una fuerte cresta lingual sin observarse indicios de cúspide alguna (Fig. 2).

La hemimandíbula se encuentra incluida en un gran bloque de limos cementados que cubren la cara labial de la misma, impidiendo por el momento observar su morfología (Fig. 3). Esta hemimandíbula conserva gran parte de la rama horizontal, en la que se implantan I_3 , C, P_1 - P_2 , P_4 y M_1 - M_3 incluidos en sus alvéolos dentarios correspondientes (Tabla 3). El proceso angular y el cóndilo articular aparecen fracturados. La altura de la rama horizontal bajo P_4 y bajo M_2 es de 19,14 y 20,97 mm, respectivamente. Es importante destacar que no se observa diastema alguno entre los premolares. La dentición conservada presenta la morfología característica del género *Canis*, con un I_3 provisto de un pequeño denticulo lateral y cingulo basal lingual; un canino curvo con una suave arista mesial y un pequeño cingulo lingual; P_1 simple y uniradiculado, con cingulos basales en las caras lingual y distal; P_2 con protocónido alto y agudo y un suave cingulo lingual y distal, sin trazas de c.a.p.; P_4 de protocónido alto y agudo, provisto de una fuerte c.a.p. muy desarrollada en altura y un fuerte cingulo basal en posición mesial, lingual y distal, éste último recurvado formando una segunda c.a.p.

M_1 muestra un trigónido de paracónido bajo y muy agudo, protocónido alto y puntiagudo, metacónido muy prominente, recto, agudo y muy bien individualizado del protocónido (Fig. 3), proyectándose ligeramente hacia la cara lingual del diente, y talónido con entocónido e hipocónido bajos y agudos, unidos por una cresta transversal. Resulta imposible observar la morfología oclusal de M_2 y M_3 ya que se encuentran cubiertos por el agregado de limos cementados anteriormente mencionado.

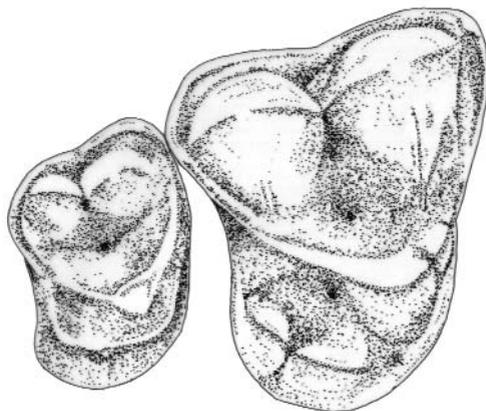


Figura 2. Molares superiores derechos de *Canis accitanus* pertenecientes al cráneo FP1-2001-0434, en donde se observa la presencia de un protocónulo y un hipocónulo bilobulado en M^1 .

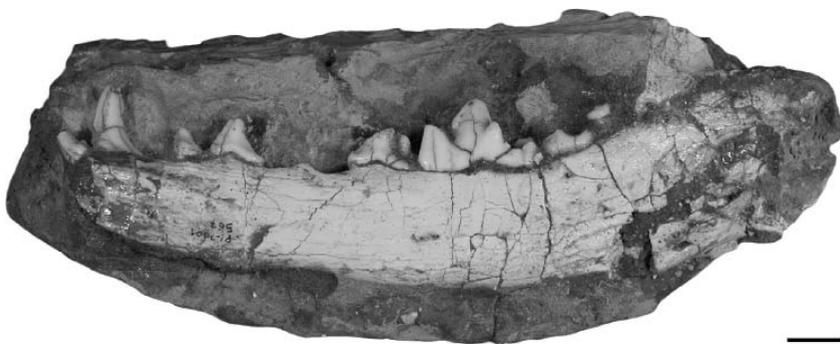


Figura 3. Rama horizontal de hemimandíbula derecha de *Canis accitanus* (FP1-2001-0567). Escala gráfica: 1 cm.

En cuanto al esqueleto postcraneal se registra un radio completo ligeramente comprimido y fracturado, aunque conserva sus dimensiones originales (L. Total: 144,96 mm; DT prox: 15,29 mm; DAP prox: 11,02 mm; DT distal: 20,26 mm y DAP distal: 10,60 mm) y sus epífisis íntegras. La diáfisis es prácticamente rectilínea, de sección ovalada y constitución muy grácil. La cara dorsal de la diáfisis es convexa, mientras

la cara plantar es más aplanada, estando recorrida por una larga cresta longitudinal para la inserción del ligamento interóseo que une el radio con la ulna. La epífisis proximal presenta un contorno arriñonado, de superficie cóncava, recorrida por una suave cresta oblicua. La diáfisis se ensancha en su extremo distal para dar lugar a una epífisis distal alargada transversalmente, con una apófisis estiloides muy desarrollada.

DISCUSIÓN

La arquitectura general del cráneo y de la mandíbula del pequeño cánido de Fonelas P-1 y la asociación de caracteres anatómicos que presenta, entre los cuales destacan la presencia de parietales lisos (en lugar de rugosos), la nula proyección del lóbulo subangular de la mandíbula y la desproporción existente entre los diámetros buco-lingual (DBL) y mesio-distal (DMD) en M_1 , permiten excluir de la determinación taxonómica al género *Nyctereutes*. Por otra parte, la ausencia de la típica depresión vulpina en el proceso zigomático del frontal, la presencia de un M_1 con un paracono mayor que el metacono y de cíngulo labial poco desarrollado, una rama mandibular alta y robusta, y una arista que une entocónido e hipocónido en M_1 permiten excluir que se trate de un representante de los géneros *Eucyon* o *Vulpes*, los cuales presentan a su vez dimensiones sustancialmente menores que las del nuevo cánido de Fonelas P-1. No obstante, la proyección mesial del protocono de P^4 en relación al margen mesial del paracono aproxima anatómicamente a este cánido fósil a *Vulpes*, dado que los vulpinos presentan una fuerte proyección mesial del protocono en este elemento dentario (el posible significado de esta similitud se explica más adelante). En esencia, tanto los caracteres anatómicos craneales como dentarios son afines a aquellos descritos para el género *Canis*.

A primera vista parece que el cráneo del representante del género *Canis* de menor tamaño registrado en Fonelas P-1 presenta una serie de caracteres anatómicos afines a la especie del Plioceno-Pleistoceno *Canis arnensis*, cuya dentición superior se caracteriza por presentar los siguientes caracteres anatómicos (Koufos, 1987; Koufos y Kostopoulos, 1997): amplio diastema entre los premolares superiores, P^2 sin c.a.p., P^3 con una débil c.a.p., P^4 con protocono pequeño y molares superiores tricuspidados. Sin embargo, es posible constatar que estos caracteres mencionados para la dentición superior son muy generales, ya que se encuentran presentes en la mayoría de las especies del género *Canis*. Además, la presencia de diastema entre los premolares o la presencia/ausencia de c.a.p. en estos mismos elementos son caracteres muy variables. Se deduce por tanto que la mayoría de determinaciones de este taxón están fundamentadas en criterios meramente métricos, y que la diagnosis específica de *C. arnensis* debería ser elaborada de nuevo, explorando caracteres menos comunes.

		FP1-2001-0567
P_1	DMD	5,25
	DBL	-
P_2	DMD	8,89
	DBL	-
P_4	DMD	12,03
	DBL	-
M_1	DMD	20,67
	DBL	-
	DMD trigónido	14,53
M_2	DMD	9,56
	DBL	-
M_3	DMD	5,02
	DBL	-
Serie premolar	DMD	41,39
Serie molar	DMD	33,66

Tabla 3. Dimensiones (en mm) de la dentición yugal inferior de *Canis accitanus*. [Nota: la toma de dimensiones buco-linguales de los elementos dentarios resulta imposible debido a que éstos se encuentran parcialmente cubiertos por limos cementados (Fig. 3)].

Si tenemos en cuenta la diagnosis vigente de *C. arnensis*, la presencia de una región maxilofacial estrecha, el diastema presente entre los premolares superiores, la ausencia de c.a.p. en P², así como la presencia de una pequeña c.a.p. en P³, relacionarían anatómicamente el cráneo FP1-2001-0434 con *C. arnensis*. Sin embargo, con esos mismos caracteres mencionados encontramos las especies *C. apolloniensis* (Koufos y Kostopoulos, 1997; fig. 1-3), *C. latrans* (MGM-AC-8), *C. simensis* (material gráfico cedido por el Dr. Sillero-Zubiri), *C. adustus* (MGM-AC-17) o *C. mesomelas* (MGM-AC-16), entre otros. Por tanto, la diagnosis específica de *C. arnensis* nada aporta sobre la identidad específica de este taxón.

Lo mismo sucede al examinar la diagnosis específica de *C. apolloniensis* realizada por Koufos y Kostopoulos en 1997, la cual sorprende por su brevedad: "*Pequeño tamaño; ausencia de diastema entre los premolares; protocono fuerte y bien individualizado; M₁ largo con trigónido relativamente corto*". Ciertamente, la mayoría de las especies de cánidos descritas hasta la actualidad encajarían perfectamente en esta diagnosis.

Por tanto, y una vez aceptada la ambigüedad existente en este grupo de pequeños cánidos, el cráneo registrado en Fonelas P-1 ha sido comparado anatómicamente con especímenes fósiles figurados por Del Campana (1913), Torre (1967), Rook (1993) y Koufos y Kostopoulos (1997). Se observa entonces que, pese a la homogeneidad morfológica de este grupo de animales, el ejemplar FP1-2001-0434 presenta un mosaico de caracteres anatómicos que no se advierten en el resto de taxones estudiados. Estos caracteres únicos son la presencia de un protocónulo bien desarrollado y un hipocono dividido por una escotadura mediana.

Además, el ejemplar de Fonelas P-1 muestra una región maxilofacial extremadamente estrecha, un P¹ de corona cónica muy aguda, y unas fisuras palatinas muy alargadas y estrechas. Al comparar el cráneo en cuestión con especímenes actuales de *C. lupus*, *C. latrans*, *C. adustus*, *C. mesomelas* y *C. simensis* se observa que comparte ciertos caracteres con alguna de estas especies. Así, además de los caracteres comunes anteriormente mencionados, coincide con *C. simensis* en la presencia de una región maxilofacial muy estrecha, unas fisuras palatinas estrechas y muy alargadas y un hipocono dividido por una escotadura lingual. Este último carácter ha sido también observado en algunos ejemplares de *C. lupus* y en uno de los M¹ de *C. latrans*, mientras la serie contraria del mismo individuo mostraba un hipocono continuo.

La presencia de protocónulo no ha sido observada por el momento en ninguno de los cánidos estudiados, tanto fósiles como actuales, mientras que la presencia conjunta de un hipocono bilobulado y de una arista entre entocono y metacono no ha sido descrita en ninguno de los taxones fósiles euroasiáticos descritos hasta la actualidad. En definitiva, ninguna especie del género *Canis* muestra esta asociación de caracteres en el primer molar superior.

En cuanto a la dentición inferior, a diferencia de las especies fósiles *C. arnensis* y *C. apolloniensis* y de las actuales *C. latrans* y *C. simensis*, en las cuales se observa un diastema entre los premolares inferiores, el ejemplar FP1-2001-0567 no presenta entre sus premolares diastema alguno, al igual que ocurre en *C. etruscus*. Pese a que Koufos y Kostopoulos (1997) citan la ausencia de diastema en los premolares de *C. apolloniensis*, este espacio resulta patente en la lámina III (fig. 1-3) presentada por estos autores. El ejemplar FP1-2001-0567 muestra además un fuerte desarrollo de la c.a.p. en P_{4r} y un M₁ de cúspides muy agudas y un metaconido muy prominente, recto e individualizado del protocónido. Esta combinación de caracteres morfológicos no ha sido descrita por el momento en el registro fósil conocido.

Métricamente, es posible observar que se trata del cánido extinto del género *Canis* más pequeño registrado hasta la actualidad, menor incluso que los ejemplares más pequeños de *Canis arnensis*, incluyendo en dicho taxón como sinónimo posterior el espécimen determinado por Martin (1973) como *Canis senezensis* (Figs. 4 y 5).

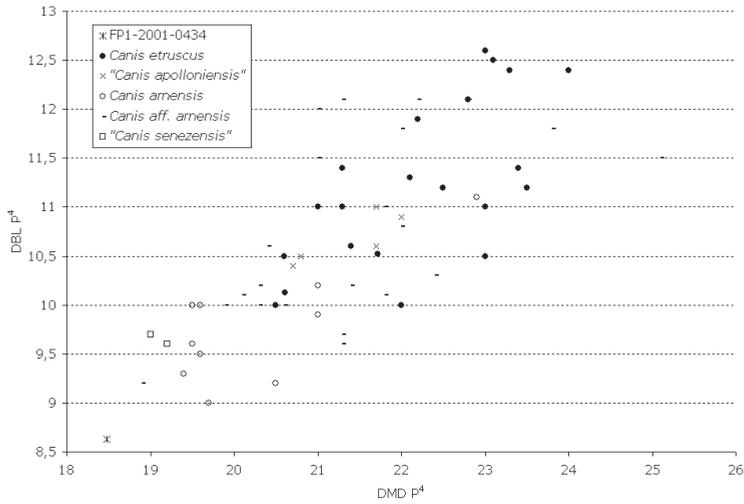


Figura 4. Representación bivalente de los diámetros mesio-distal (DMD) y buco-lingual (DBL) de la carnecera superior en diferentes especies de cánidos fósiles de talla pequeña y media. Datos tomados de tabla 2, Pons-Moyà (1987), Koufos (1987), Rook (1993), Vekua (1996) y Koufos y Kostopoulos (1997).

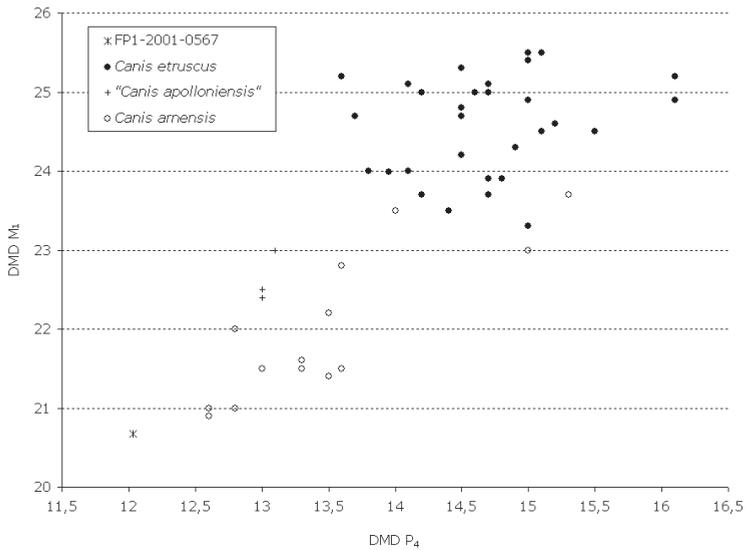


Figura 5. Representación bivalente del diámetro mesio-distal (DMD) del cuarto premolar y la carnecera inferiores en diferentes especies de cánidos fósiles de talla pequeña y media. Datos tomados de tabla 3, Koufos, (1992), Rook (1993) y Koufos y Kostopoulos (1997).

En lo que se refiere al esqueleto postcraneal, el radio hallado en Fonelas P-1 presenta caracteres anatómicos típicos del género, de tamaño sustancialmente menor que los ejemplares que cita Bonifay (1971) procedentes de L'Escale identificados originalmente como *C. etruscus*, posteriormente reclasificados por Rook (1993) como *C. aff. arnensis* y considerados en este trabajo como pertenecientes a la especie *C. mosbachensis*. En este yacimiento francés aparecen tres radios completos cuyas longitudes totales son 168,9, 155 y 156 mm. El DT de la epífisis proximal comprende un intervalo entre 15,3 y 19,9 mm. El DT de la epífisis distal comprende un rango entre 20,5 y 24,6 mm. FP1-2001-0069, como se apunta en su descripción, presenta dimensiones menores, tanto en su longitud total (144,96 mm) como en el diámetro transversal (DT) de sus epífisis (15,29 y 20,26 mm, respectivamente). A su vez, FP1-2001-0069 presenta longitudes sustancialmente mayores que *Vulpes vulpes* actual (129,66 mm de longitud total; 13,25 mm de DT proximal y 16,86 mm de DT distal), lo que ha conducido a atribuir este elemento al representante del género *Canis* de menor tamaño registrado en el yacimiento granadino.

CONCLUSIONES

Tanto los caracteres anatómicos como biométricos presentados en este trabajo apuntan a que el representante del género *Canis* de menor tamaño registrado en Fonelas P-1 pertenece a una especie desconocida hasta el momento en el registro fósil, *Canis accitanus* (Garrido y Arribas, 2008).

Este nuevo cánido muestra una talla menor que *Canis arnensis*, presentando, tal y como se mencionó anteriormente, una combinación de caracteres comunes a dicha especie fósil junto con una serie de caracteres propios, nunca antes descritos en representantes de este género (p. ej. en P⁴ y en M¹), además de algunos caracteres afines a *Vulpes* no presentes en otras especies del género *Canis* (*C. etruscus*, *C. arnensis*, *C. lupus* y *C. latrans*), tales como la forma general de P¹ o la proyección mesial del protocono en P⁴. Este nuevo cánido comparte además ciertos caracteres con *C. etruscus* y *C. lupus* (distintos en *C. arnensis* y *C. latrans*), como un reducido desarrollo longitudinal de la plataforma distal en P³ debido a la presencia de una c.a.p. en el margen distal del protocono, lo que configura una plataforma distal inclinada en lugar de plana.

Por otra parte, conviene recalcar que tanto la estructura general de M¹, como el número y la distribución de cúspides en este diente, es homogénea en las especies *C. etruscus*, *C. arnensis*, *C. lupus* y *C. latrans*, distinta a la observada en el género *Vulpes* (caracterizado por el desarrollo linguo-distal del talón y por el fuerte engrosamiento del cíngulo labial), siendo ambos patrones diferentes de aquel descrito para *Canis accitanus* de Fonelas P-1.

Esta nueva especie del género *Canis* parece manifestar, esencialmente en su dentición yugal, un mosaico de caracteres autoapomórficos junto a caracteres plesiomórficos presentes en los posibles linajes de *Canis etruscus* y *Canis arnensis*. Probablemente, los representantes de esta nueva especie deriven de una población ancestral del linaje de *Canis arnensis*, adaptada a una dieta más omnívora. Esto se infiere tanto por la presencia de determinadas afinidades anatómicas con los vulpinos (convergencia adaptativa para la alimentación), como por presentar el conjunto de caracteres autoapomórficos previamente descritos, los cuales se traducen en el desarrollo de una superficie oclusal con mayor poder de abrasión. Estos cánidos omnívoros primitivos podrían haber dado lugar a los típicos *Canis* aff. *arnensis* (o *C. mosbachensis*) del Pleistoceno inferior, mejor adaptados a la carnivoridad. El futuro hallazgo de nuevos materiales de este taxón y de fósiles de cánidos más antiguos en los registros del área de Fonelas permitirán verificar estas impresiones.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es financiado por los proyectos de investigación IGME 2001-016, IGME 2005-009, y por la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía (proyecto: "*Estudio estratigráfico, taxonómico, tafonómico y paleoecológico del yacimiento de macromamíferos de Fonelas (Granada) en el marco faunístico y ambiental del Plio-Pleistoceno europeo*"). Agradecemos al resto del equipo del *Proyecto Fonelas* su esfuerzo y entusiasmo durante las arduas campañas de excavación paleontológica sistemática. Los Dres. Claudio Sillero-Zubiri y Ruth Dalton nos cedieron amablemente documentación gráfica y datos métricos de la especie etiope *Canis simensis*.

REFERENCIAS

- Arribas, A., Baeza, E., Bermúdez, D., Blanco, S., Durán, J.J., Garrido, G., Gumiel, J.C., Hernández, R., Soria, J.M., y Viseras, C. 2004a. Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plio-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3), 567-581.
- Arribas, A., Baeza, E., Carrión, J.S., Cortés, M., De Renzi, M., Durán, J.J., Esquivel, J.A., Garrido, G., Gumiel, P., Gumiel, J.C., Hernández, R., Laplana, C., López-Martínez, J., Lozano, R.P., Martín-Lagos, I., Martínez, A., Palmqvist, P., Pérez-Claros, J.A., Riquelme, J.A., Robles, F., Soria, J.M., Torregossa, V. y Viseras, C. 2004b. El yacimiento villafranquiense de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada): resultados de la primera campaña de investigación (2001). *Anuario Arqueológico de Andalucía*. Dirección General de Bienes Culturales. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, 15-23.
- 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.
- Bonifay, M.F. 1971. Carnivores quaternaires du Sud est de la France. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, n.s., Sér. C*, 21 (2), 1-377.
- Del Campana, D. 1913. I cani Pliocenic di Toscana. *Palaeontographia Italica*, 19, 189-254.
- Driesch, A. von den. 1976. A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites. Peabody Museum Bulletin 1, 1-137.
- Garrido, G. 2002. *El registro del género Canis (Canidae, Carnívora, Mammalia) en el yacimiento villafranquiense de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada, España)*. Trabajo de Investigación del Doctorado Interuniversitario en Paleontología para la obtención del Diploma de Estudios Avanzados. Universidad Complutense de Madrid, 127 pp.
- 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.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2002. Nuevos registros del género *Canis* en el Villafranquiense Ibérico: Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada). *Libro de Resúmenes de las XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología - II Congreso Ibérico de Paleontología*, 50-51.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2008. *Canis accitanus* nov. sp., a new small dog (Canidae, Carnívora, Mammalia) from the Fonelas P-1 Plio-Pleistocene site (Guadix basin, Granada, Spain). *Geobios*, en prensa.
- Koufos, G.D. 1987. *Canis arnensis* DEL CAMPANA, 1913 from the Villafranchian (Villanyan) of Macedonia (Greece). *Paleontología i Evolució*, 21, 3-10.
- Koufos, G.D. 1992. The Pleistocene Carnivores of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Annales de Paléontologie*, 78 (4), 205-257.

- Koufos, G.D. y Kostopoulos, D. 1997. New Carnivore material from the Plio-Pleistocene of Macedonia (Greece) with a description of a new canid. *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen*, 34, 33-63.
- Martin, R. 1973. Trois nouvelles espèces de Caninae (Canidae, Carnivora) des gisements Plio-Villafranchiens d'Europe. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 57, 87-96.
- Pons-Moyà, J. 1987. Los carnívoros (Mammalia) de Venta Micena (Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, mem. esp. 1, 109-128.
- Rook, L. 1993. *I cani dell'Eurasia dal Miocene superiore al Pleistocene medio*. Tesis Doctoral. Universidad "La Sapienza", Florencia, 154 pp.
- Torre, D. 1967. I cani villafranchiani della Toscana. *Palaeontographia Italica*, 63, 113-138.
- Vekua, A. 1996. Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Jahrbuch des Römisch-Deutschen Zentralmuseums Mainz*, 42, 77-180.

