

HIÉNIDOS [*PACHYCROCUTA BREVIROSTRIS* (AYMARD, 1846) Y *HYAENA BRUNNEA* THUNBERG, 1820] DEL YACIMIENTO DE FONELAS P-1 (CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

HYAENIDS [*PACHYCROCUTA BREVIROSTRIS* (AYMARD, 1846) AND *HYAENA BRUNNEA* THUNBERG, 1820] FROM THE FONELAS P-1 SITE (GUADIX BASIN, 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

Se presentan los fósiles de dos especies de hiénidos identificadas en la asociación del yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18). Las hienas características hasta el momento de los ecosistemas continentales europeos del Plioceno superior eran otras dos: *Chasmaporthetes lunensis* y *Pachycrocuta perrieri*. Frente a este registro clásico destacan los fósiles del yacimiento granadino, pues no se han identificado ninguna de estas especies previamente conocidas para este periodo de tiempo, mientras que sí existen en Fonelas P-1 fósiles de las especies *Pachycrocuta brevirostris* y *Hyaena brunnea*. Esta asociación de hiénidos es única en el Plioceno superior terminal de Eurasia y África, presentando Fonelas P-1 la población europea más antigua de *Pachycrocuta brevirostris* y la única población conocida hasta el momento fuera de África de *Hyaena brunnea*.

PALABRAS CLAVE: *Pachycrocuta brevirostris*, *Hyaena brunnea*, Plioceno superior terminal, Cuenca de Guadix, España.

ABSTRACT

This work reports fossils of two species of hyaenids (*Pachycrocuta brevirostris* and *Hyaena brunnea*) from the late Upper Pliocene Fonelas P-1 site (MNQ18 zone). To date the typical hyaenids reported for the late Upper Pliocene ecosystems of continental Europe have been *Chasmaporthetes lunensis* and *Pachycrocuta perrieri*. The reported association of hyaenids has never before been cited for this epoch in Eurasia. Fonelas P-1 is therefore home to the oldest known European population of *Pachycrocuta brevirostris*, and is the only known population of *Hyaena brunnea* outside Africa.

KEYWORDS: *Pachycrocuta brevirostris*, *Hyaena brunnea*, late Upper Pliocene, Guadix Basin, Spain.

INTRODUCCIÓN

Desde el inicio de la excavación del yacimiento Fonelas P-1 (zona MNQ18) en el año 2001 se han recuperado escasos fósiles de hiénidos, pertenecientes tanto a individuos inmaduros como a adultos. Una primera aproximación anatómica y métrica a los mismos permitiría identificar en el registro especímenes anómalos de la especie *Pachycrocuta perrieri*, uno de los taxones esperables en un yacimiento tan antiguo como Fonelas P-1. Sin embargo, un posterior y estricto análisis taxonómico permite identificar en este yacimiento dos especies inesperadas en este contexto cronológico y paleobiogeográfico: *Pachycrocuta brevisrostris* (la hiena gigante netamente carroñera del límite Plioceno-Pleistoceno y Pleistoceno inferior), identificada en función de elementos dentales de individuos inmaduros; y *Hyaena brunnea* (la actual hiena parda sudafricana), determinada gracias a la recuperación de elementos craneales excepcionales de individuos adultos.

REGISTRO DE *Pachycrocuta brevisrostris* (Aymard, 1846)

Pachycrocuta brevisrostris o hiena gigante de rostro corto representa el hiénido de mayores dimensiones conocido hasta el momento, de proporciones algo diferentes a las hienas que habitan el planeta en la actualidad, constituyendo un predador de hábitos similares a la hiena manchada africana con capacidad para abatir presas de mayor tamaño que la especie actual (Turner y Antón, 1996) y consumir grandes cantidades de carroña (Arribas y Palmqvist, 1998). Las regiones distales de sus miembros son relativamente cortas con respecto a otros representantes de la familia, lo que sugiere unos hábitos menos cursoriales y una mayor potencia a la hora de desmembrar y transportar los cadáveres carroñeados (Turner y Antón, 1996). *P. brevisrostris* es considerada un agente tafonómico concentrador de grandes cantidades de huesos y formador, por tanto, de importantes yacimientos paleomastológicos (Arribas y Palmqvist, 1998, 2001; Arribas, 1999; Boaz *et al.*, 2000; Palmqvist y Arribas, 2001; Mazza *et al.*, 2004).

En cuanto a la taxonomía de este gran hiendo, en 1846 Aymard cita la presencia de una nueva especie en el yacimiento francés de Sainzelles, *Hyaena brevisrostris*. Unos años más tarde estos materiales son descritos por Boule (1893). En 1938 Kretzoi propone el nuevo género *Pachycrocuta* para los fósiles clasificados anteriormente como *Hyaena brevisrostris*.

En el continente asiático, los especímenes de *Hyaena sinensis* descritos en Nihowan por Teilhard de Chardin y Piveteau (1930) y aquellos clasificados como *Hyaena licenti* por Pei (1934) en Choukoutien, son sinonimizados y atribuidos por Ficarelli y Torre (1970) a la especie *Pachycrocuta sinensis* o considerados representantes orientales de la especie europea *Pachycrocuta brevisrostris* (Werdelin y Solounias, 1991; Werdelin, 1999). Howell y Petter (1980) clasifican los ejemplares asiáticos como subespecies de *P. brevisrostris*, reconociendo los taxones *P. brevisrostris sinensis* y *P. brevisrostris licenti*. Anteriormente, Kurtén (1956) había propuesto la sinonimia entre la especie europea *P. brevisrostris*, la asiática *P. sinensis* y la especie descrita por Dubois (1908) en Java, *Hyaena bathygnatha*.

En el continente africano, Ewer describe en 1954 la especie *Hyaena bellax* en el yacimiento de Kromdraai A. Este nuevo taxón es posteriormente incluido en el género *Pachycrocuta* (Ficarelli y Torre, 1970; Howell y Petter, 1980; Turner, 1986). *Pachycrocuta bellax* podría agrupar a su vez los ejemplares asiáticos descritos como *Hyaena felina* Bose, 1880 en Siwaliks y *Hyaena arambourgi* Ozansoy, 1965 en el yacimiento turco de Yassioren, habiendo sido posteriormente relacionada con la especie euroasiática *P. brevisrostris* (Howell y Petter, 1980; Randall, 1981; Turner, 1987, 1990; Turner y Antón, 1996; Werdelin y

Solounias, 1991; Werdelin y Turner, 1996; Werdelin, 1999). En este trabajo *Pachycrocuta bellax* es considerada un sinónimo reciente de *P. brevirostris*.

Sinonimias

- 1846. *Hyaena brevirostris* - Aymard
- 1870. *Hyaena sinensis* - Owen
- 1880. *Hyaena felina* - Bose
- 1884. *Hyaena felina* - Lidekker
- 1889. *Hyaena robusta* - Weithofer
- 1893. *Hyaena brevirostris* - Boule
- 1908. *Hyaena bathygnatha* - Dubois
- 1925. *Hyaena sinensis* - Zdansky
- 1928. *Hyaena sinensis* - Zdansky
- 1930. *Hyaena sinensis* - Teilhard de Chardin y Piveteau
- 1932. *Crocuta sivalensis* - Pilgrim
- 1934. *Hyaena licenti* - Pei
- 1934. *Hyaena sinensis* - Pei
- 1934. *Hyaena zdanskyi* - Pei
- 1938. *Pachycrocuta brevirostris* - Kretzoi
- 1952. *Crocuta* cf. *brevirostris* - Toerien
- 1954. *Hyaena bellax* - Ewer
- 1956. *Hyaena brevirostris* - Kurtén
- 1965. *Hyaena arambourgi* - Ozansoy
- 1970. *Pachycrocuta brevirostris* - Ficarelli y Torre
- 1970. *Pachycrocuta sinensis*. Ficarelli y Torre
- 1970. *Pachycrocuta felina* - Ficarelli y Torre
- 1970. *Pachycrocuta bellax* - Ficarelli y Torre
- 1974. *Hyaena (Parahyaena) brevirostris* - Hende y
- 1974. *Hyaena (Parahyaena) bellax* - Hende y
- 1978. *Hyaena brevirostris* - Pons-Moyà y Moyà-Solà
- 1979. *Hyaena brevirostris bathygnatha* - Geraads
- 1980. *Pachycrocuta brevirostris* - Howell y Petter
- 1980. *Pachycrocuta brevirostris sinensis* - Howell y Petter
- 1980. *Pachycrocuta brevirostris licenti* - Howell y Petter
- 1980. *Pachycrocuta bellax* - Howell y Petter
- 1986. ?*Pachycrocuta bellax* - Turner
- 1987a. *Pachycrocuta brevirostris* - Turner
- 1987. *Pachycrocuta brevirostris ruizi* - Pons-Moyà
- 1987. *Pachycrocuta brevirostris* - Vos et al.
- 1987. *Pliohyaena brevirostris* - Qiu
- 1989. *Hyaena brevirostris* - Kurtén y Garevski
- 1989. *Pachycrocuta licenti* - Huang
- 1989. *Pachycrocuta sinensis* - Huang
- 1990a. *Pachycrocuta brevirostris* - Turner

1991. *Pachycrocuta brevirostris* - Werdelin y Solounias
1992. *Pachycrocuta brevirostris* - Martínez-Navarro
1996. *Pachycrocuta brevirostris* - Turner y Antón
1996c. *Pachycrocuta brevirostris* - Crégut-Bonnoure
1999. *Pachycrocuta brevirostris* - Werdelin
2001. *Pachycrocuta brevirostris* - Turner
2004. Cf. *Pachycrocuta brevirostris* - Arribas *et al.*
2006. *Pachycrocuta brevirostris* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

- Hadar (Howell y Petter, 1979)
Makapansgat 3 (Randall, 1981)
Sterkfontein 4 y 5 (Turner, 1987)
Gladysvale (Mutter *et al.*, 2001)
Yassioren (Ozansoy, 1965)
Siwaliks (Bose, 1880; Vos *et al.*, 1987)
Kromdraai A (Ewer, 1954; Turner, 1987)
Olivola (Kurtén, 1968; Azzaroli, 1983; Azzaroli *et al.*, 1988)
Valdarno (Kurtén, 1968)
Fonelas SCC-1 (Arribas *et al.*, 2004)
Nihowan (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930)
Turkana (Werdelin, 1999)
Casablanca 1 (Soto y Morales, 1985)
Poggio Rosso (Mazza *et al.*, 2004)
Casa Frata (Borselli *et al.*, 1980; De Giuli y Masini, 1986)
Java (Dubois, 1908; Schütt, 1972; Geraads, 1979)
Sainzelles (Aymard, 1846; Boule, 1893)
Venta Micena (Pons-Moyà, 1987; Martínez-Navarro, 1992)
Ceysaguet (Turner y Antón, 1996)
Pirro Nord (De Giuli *et al.*, 1986)
Untermassfeld (Turner, 2001)
Saint Prest (Guérin *et al.*, 2003)
Vallonet (Lumley *et al.*, 1988)
Cueva Victoria (Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1978)
Incarcal (Galobart *et al.*, 2003)
Pontón de la Oliva (Cabra *et al.*, 1983)
Slivia (Ambrosetti *et al.*, 1979)
Strånska Skåla (Kurtén, 1972)
Tiraspol (Turner y Antón, 1996)
Süssenborn (Kurtén, 1968; Schaefer, 1969; Howell y Petter, 1980)
Lakhuti (Turner y Antón, 1996)
Gombasek (Kurtén, 1968; Howell y Petter, 1980)
Gombaszog (Turner y Antón, 1996)
Choukoutien (Pei, 1934)

Forest Bed (Howell y Petter, 1980)
Petralona (Turner y Antón, 1996)
Wurzburg-Schalksberg (Mauser, 1987)

Foggia (Beaumont, 1979)
Manastirec (Kurtén y Garevski, 1989)
Nalaicha (Turner y Antón, 1996)

Materiales

FP1-2001-0109.- Premaxilar derecho infantil con DI^2 - DI^3 en sus correspondientes alvéolos, localizado junto a DI^1 y gérmenes de I^1 , I^2 e I^3 derechos.

FP1-2001-0866.- DP^1 izquierdo.

FP1-2001-0291.- DP^2 derecho.

FP1-2002-1482.- Fragmento mesial de DP^3 derecho (carnicera superior decidua).

FP1-2001-0089.- DP_3 izquierdo.

FP1-2001-0861.- Fragmento de germen de corona de P_{3-4} .

Número mínimo de individuos: 2 infantiles (distintos grados de desgaste en DP^2).

Descripción

El análisis de los materiales pertenecientes a este taxón se centrará en los elementos dentales deciduos (Fig. 1), ya que los gérmenes de dentición definitiva conservados son poco resolutivos desde el punto de vista taxonómico, aunque presentan una gran talla, tal como ocurre con la dentición de leche (Tabla 1).

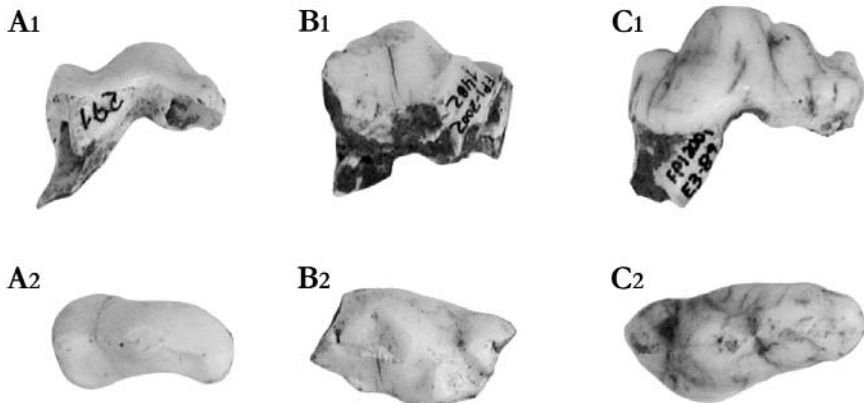


Figura 1. Dentición decidua de *Pachycrocuta brevirostris*. **A:** DP^2 derecho (FP1-2001-0291), A_1 : vista labial, A_2 : vista oclusal; **B:** Fragmento de DP^3 derecho (FP1-2002-1482), B_1 : vista lingual, B_2 : vista oclusal; **C:** DP_3 izquierdo (FP1-2001-0089), C_1 : vista labial, C_2 : vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

DP² es un diente largo y estrecho en su porción media (en la base del protocono), carece de cingulo y presenta un contorno ameboide en vista oclusal. El protocono es bajo y muestra una fuerte arista anterior dirigida hacia la región mesio-lingual del elemento, porción del diente fuertemente recurvada en sentido lingual (Fig. 1A). Carece de cúspide accesoria anterior (c.a.a.), mientras que presenta una cúspide accesoria posterior fuerte, alta y aguda, situada en posición central. No se observa esbozo alguno de plataforma distal.

El fragmento de DP³ conserva el paracono, estando fracturada la porción anterior al mismo. A pesar de no conservar íntegra la zona mesial del diente, en ella destacan dos cúspides: una mesio-labial de gran tamaño, alta, ancha y de sección circular que se sitúa sobre una proyección mesio-labial del trígono, y una segunda cúspide lingual (c.a.a. o parastilo) de sección triangular, más pequeña que la anterior y situada entre la cúspide mesio-labial y el paracono (Fig. 1B). El protocono, con su raíz, estaría localizado en la base del paracono, aunque esta región no se ha conservado.

| | | FP1-2001-0866 | FP1-2001-0291 | FP1-2001-0089 |
|-----------------|-----|---------------|---------------|---------------|
| DP ² | DMD | 14,60 | 14,71 | - |
| | DBL | 7,07 | 7,52 | - |
| DP ₃ | DMD | - | - | 19,26 |
| | DBL | - | - | 8,41 |

Tabla 1. Dimensiones (en mm) de la dentición decidua de *Pachycrocuta brevisstris*.

DP₃ es un diente fuerte y robusto que presenta su anchura máxima en la base de la corona, entre la c.a.a (paracónido) y el protocónido. La c.a.a es muy robusta y alta, de sección circular, estando situada en el margen mesio-lingual del elemento. El protocónido es alto y se encuentra ligeramente tendido en sentido distal. Tras el protocónido se encuentra una potente c.a.p. (primera cúspide accesoria posterior) en posición central, ligeramente más pequeña que la c.a.a., y tras ella se desarrolla una potente plataforma distal en la que destaca una pequeña, pero bien desarrollada, cúspide lingual (segunda cúspide accesoria posterior). Las cuatro cúspides de este diente se disponen alineadas en sentido mesio-distal (Figs. 1C y 2), estando protocónido, primera cúspide accesoria posterior y segunda cúspide accesoria posterior contenidas en el mismo plano.

Discusión

Las estructuras descritas son, en general, características tanto de la dentición decidua de hiénidos como de félidos, separándose de aquella presente en félidos en la morfología de DP² y en el desarrollo y la secodancia de las cúspides accesorias. Además, estos dientes son de tamaño sustancialmente mayor que aquellos presentes en Felidae, ajustándose a la morfología y talla observada en Hyaenidae.

Dentro de esta familia, la dentición decidua de Fonelas P-1 es perfectamente distinguible anatómicamente de la observada en *Crocuta* o en las formas "crocutoides", ya que éstas últimas presentan un DP² de sección oclusal trapezoidal sin proyección mesio-lingual del diente y un cingulo linguo-distal desarrollado, un DP³ que carece de cúspide mesio-labial o se encuentra muy reducida, y un DP₃ muy reducido que presenta esbozos de paracónido y de primera cúspide accesoria posterior, estando ésta última en el mismo plano labio-lingual que el esbozo de la segunda cúspide accesoria posterior (Fig. 2B).

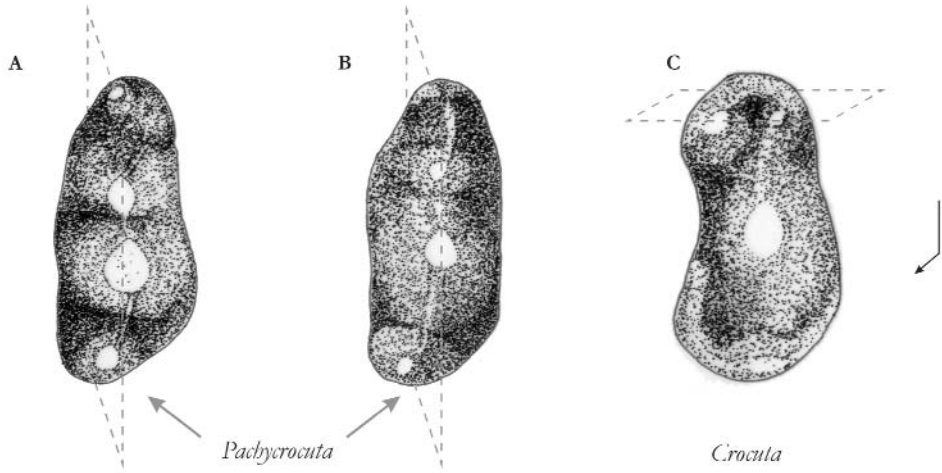


Figura 2. Vista oclusal de DP₃ izquierdos en distintos hiénidos. **A:** *Pachycrocuta brevirostris* de Fonelas P-1; **B:** *Pachycrocuta perrieri* procedente de Villarroya; **C:** *Crocuta crocuta spelaea* de la asturiana Cueva de las Hienas. Los especímenes figurados no se encuentran a escala. Nótese la afinidad anatómica entre los elementos de las especies pertenecientes al género *Pachycrocuta* así como las diferencias topológicas en la distribución de sus cúspides.

Métricamente, las dimensiones del ejemplar de Fonelas P-1 son mayores que en *C. crocuta*, así como en sus variedades fósiles *C. c. intermedia* y *C. c. spelaea* (Fig. 3). De la misma manera, los elementos de Fonelas P-1 se pueden diferenciar métricamente de los representantes del género *Hyaena* [la media del DMD en DP₃ es en *C. crocuta* de 13,4 mm (n=4), en *H. hyaena* de 14,8 mm (n=9), y en *H. brunnea* de 16,7 mm (n=2), datos tomados de Bonifay (1971)].

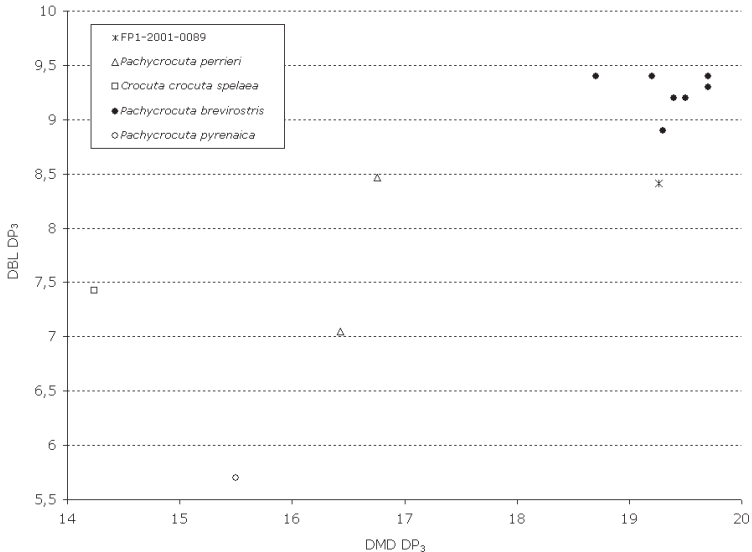


Figura 3. Representación bivariante de las dimensiones de DP₃ en varios taxones de hienas fósiles. Datos tomados de tabla 1, ejemplares depositados en el Museo Geominero (*C. crocuta spelaea* y *P. perrieri* de Villarroya), Alcalá (1994) y Turner (2001).

Conclusiones

La anatomía descrita para los dientes deciduos de Fonelas P-1 es la misma que muestran los elementos homólogos de los representantes del género *Pachycrocuta* (p. ej. *P. perrieri* de Villarroja y *P. brevisrostris* de Untermassfeld), presentando los materiales de Fonelas P-1 mayor robustez y talla que *P. perrieri* y un tamaño semejante a *P. brevisrostris* (Fig. 3). Por tanto, tras la comparación de los datos anatómicos y métricos se confirma la presencia de *Pachycrocuta brevisrostris* en la asociación faunística de Fonelas P-1, en base a elementos dentales de individuos infantiles.

Estudios comparativos con las actuales hienas manchadas (*Crocuta crocuta*) y hienas pardas (*Hyaena brunnea*) sugieren el final del reemplazo de la dentición decidua por los elementos definitivos hacia los 15 meses de edad (Kruuk, 1972; Mills, 1990). Asumiendo un desarrollo similar en la especie fósil, tal como hace Turner (2001) para los ejemplares de Untermassfeld, los individuos FP1-2001-0109 y FP1-2001-0861 no sobrepasarían este periodo en el momento de su muerte. Por el contrario, el resto de elementos deciduos registrados en Fonelas P-1 bien podrían pertenecer a individuos infantiles muertos o simplemente a dentición decidua caída tras el reemplazo por elementos definitivos. Las raíces de los elementos FP1-2001-0089, FP1-2001-0291, FP1-2001-0866 y FP1-2001-1482 presentan roturas y facetas de desgaste producidas por disolución en ácidos estomacales, por lo que muy probablemente se trate de dientes deciduos reemplazados en vida, digeridos y defecados con posterioridad por las propias crías de hiénidos en el ámbito espacial del yacimiento.

El registro fósil de *Pachycrocuta brevisrostris* abarca un intervalo cronológico aproximado de 3-0,5 Ma en Asia y 3-1,5 Ma en África (Turner y Antón, 1996). En Europa, el registro más antiguo conocido de esta especie procede de Olivola y el más moderno de Süssenborn. Turner y Antón (1996) proponen un intervalo cronológico de 1,6-0,5 Ma, pese a que los registros de Olivola y Fonelas P-1 amplían ese rango hasta 1,9 Ma y 2,0 Ma, respectivamente (Arribas *et al.*, 2004). La determinación de *P. brevisrostris* en Fonelas P-1 constituye la cita más antigua para este taxón en Europa¹.

REGISTRO DE *Hyaena brunnea* Thunberg, 1820

La hiena parda es descrita en 1820 por Thunberg en el Cabo de Buena Esperanza (Sudáfrica). Pocock (1934) distingue dos subespecies diferentes en base al patrón de coloración en las extremidades: *Hyaena brunnea brunnea* y *Hyaena brunnea melampus*. En la actualidad el criterio empleado por Pocock se considera taxonómicamente insuficiente, por lo que no se reconocen subespecies de hiena parda (Jenks y Werdelin, 1998).

La terminología empleada para designar a la actual hiena parda africana difiere según los autores, ya que mientras algunos la clasifican en un género independiente denominado *Parahyaena* (Werdelin y Solounias, 1991; Nowak, 1999; Werdelin, 2003), en ocasiones interpretado como subgénero (Hendey, 1974a, b y c; Mills y Hofer, 1998), otros optan por incluir esta especie en el género extinto *Pachycrocuta* (McKenna y Bell, 1997). Hendey (1978b) sugirió que la especie actual *Hyaena brunnea* guarda demasiadas semejanzas morfológicas con la especie africana *Hyaenichtitherium namaquense*, por lo que sería más apropiado incluir la especie actual en el género *Hyaenichtitherium* que en el género *Hyaena*. Esta propuesta no parece haber tenido posteriormente demasiada aceptación.

¹ *Pachycrocuta brevisrostris* ha sido identificada (hemimandíbula de un subadulto con P₄-M₁) en otro de los nuevos yacimientos localizados en el marco del Proyecto Fonelas: Fonelas SCC-1 (Arribas *et al.*, 2004).

No obstante, en este trabajo se ha preferido adoptar la nomenclatura original, seguida también por Ficarelli y Torre (1970), Howell y Petter (1980), Wozencraft (1989) o Jenks y Werdelin (1998), entre otros, los cuales clasifican la hiena parda en el género *Hyaena*.

Sinonimias

- 1820. *Hyaena brunnea* - Thunberg
- 1825. *Hyaena fusca* - St. Hillaire
- 1826. *Hyaena striata* - Smith
- 1827. *Hyaena villosa* - Smith
- 1828. *Hyaena prisca* - De Serres *et al.*
- 1828. *Hyaena monspessulana* - Christol
- 1934. *Hyaena brunnea melampus* - Pocock
- 1934. *Hyaena brunnea brunnea* - Pocock
- 1956. *Hyaena hyaena monspessulana* - Kurtén
- 1968. *Hyaena prisca* - Kurtén
- 1970. *Hyaena brunnea* - Ficarelli y Torre
- 1971. *Hyaena prisca* - Bonifay
- 1974a, b y c. *Hyaena (Parahyaena) brunnea* - Hende y
- 1976. *Hyaena brunnea* - Howell y Petter
- 1980. *Hyaena brunnea* - Howell y Petter
- 1990a. *Hyaena brunnea* - Turner
- 1991. *Parahyaena brunnea* - Werdelin y Solounias
- 1991. *Pachycrocuta perrieri* - Werdelin y Solounias (*parte*)
- 1992a. *Pachycrocuta perrieri* - Turner (*parte*)
- 1992b. *Pachycrocuta perrieri* - Turner (*parte*)
- 1996c. *Hyaena prisca* - Crégut-Bonnoure
- 1997. *Parahyaena brunnea* - Werdelin y Bathelme
- 1997. *Pachycrocuta brunnea* - McKenna y Bell
- 1997. *Hyaena prisca* - Petronio y Sardella
- 2001. *Hyaena prisca* - Mussi y Palombo
- 2001. *Hyaena (Parahyaena) cf. brunnea* - Arribas *et al.*
- 2003. *Parahyaena brunnea* - Ruitter
- 2003. *Parahyaena howelli* - Werdelin
- 2003. *Hyaena (Parahyaena) brunnea* - Arribas *et al.*
- 2004. *Hyaena brunnea* - Arribas *et al.*
- 2006. *Hyaena brunnea* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

- Kanapoi (Werdelin y Bathelme, 1997; Werdelin, 2003)
- ? Laetoli (Werdelin y Bathelme, 1997)
- ? Omo (Howell y Petter, 1976; Werdelin y Bathelme, 1997)
- Kromdraai A (Turner, 1986)
- Swartkrans 1, 2 y 3 (Ewer, 1955; Turner, 1988; Ruitter, 2003)
- ? Olduvai (Pohle, 1928; Werdelin y Bathelme, 1997)
- Fonelas SCC-1 (Arribas *et al.*, 2004)

- Magadi (Werdelin y Bathelme, 1997)
- *Ponte Galeria (Petronio y Sardella, 1997)
- *Es-taliens (Crégut-Bonnoure, 1996)
- *Lunel Viel (De Serres *et al.*, 1828)
- *Montmaurin (Crégut-Bonnoure, 1996)
- *L'Escale (Bonifay, 1971)
- *Furninha (Crégut-Bonnoure, 1996)
- *Montsaunes (Crégut-Bonnoure, 1996)
- *Greusnach (Crégut-Bonnoure, 1996)
- *Hollabrun (Crégut-Bonnoure, 1996)
- *G.R.A. (Mussi y Palombo, 2001)

NOTA: En los yacimientos precedidos por un asterisco (*) el hiénido identificado es *Hyaena prisca*, taxón del Pleistoceno medio europeo que, como se verá con posterioridad, es sinónimo de *Hyaena brunnea*.

Materiales

- FP1-2002-1062.- Cráneo completo con P¹-P⁴ y M¹ en ambas series.
- FP1-2001-0452.- Hemimandíbula derecha con C, P₂-P₄ y M₁.
- FP1-2001-0549.- Hemimandíbula izquierda con I₂-I₃, C, P₃-P₄ y fragmento mesial de M₁.
- FP1-2001-0139.- Ulna derecha.
- FP1-2001-0858.- Fragmento de ulna derecha.
- FP1-2001-0049.- Unciforme derecho.
- FP1-2001-0132.- Mc IV derecho.
- FP1-2001-0061.- Fragmento de falange primera.
- FP1-2001-0128.- 3^{er} cuneiforme izquierdo.

Número mínimo de individuos: 2 adultos (hemimandíbulas de distinto tamaño y grado de desgaste; ulna derecha).

Descripción

La caracterización taxonómica de estos materiales se centrará exclusivamente en los elementos esqueléticos craneodentales, dado que no existe bibliografía o materiales de comparación suficientes para soportar una discusión con los elementos del esqueleto postcraneal.

El cráneo FP1-2002-1062 se conserva prácticamente completo, aunque el lado izquierdo aparece muy deformado por presión de sedimento (Figs. 4 y 5; Tabla 2), por lo que la mayoría de los caracteres anatómicos citados en esta descripción se referirán principalmente al lado derecho. La región anterior del premaxilar, la región posterior del zigomático, la protuberancia occipital externa (hueso interparietal) y gran parte del occipital se encuentran fracturados. Aun así, es posible observar la mayoría de los caracteres craneales necesarios para poder elaborar una descripción detallada de su anatomía. La dentición superior se conserva íntegra e incluida en sus correspondientes alvéolos, careciendo únicamente de caninos e incisivos. El grado de desgaste que presentan los elementos dentarios indica que este cráneo perteneció a un individuo adulto.

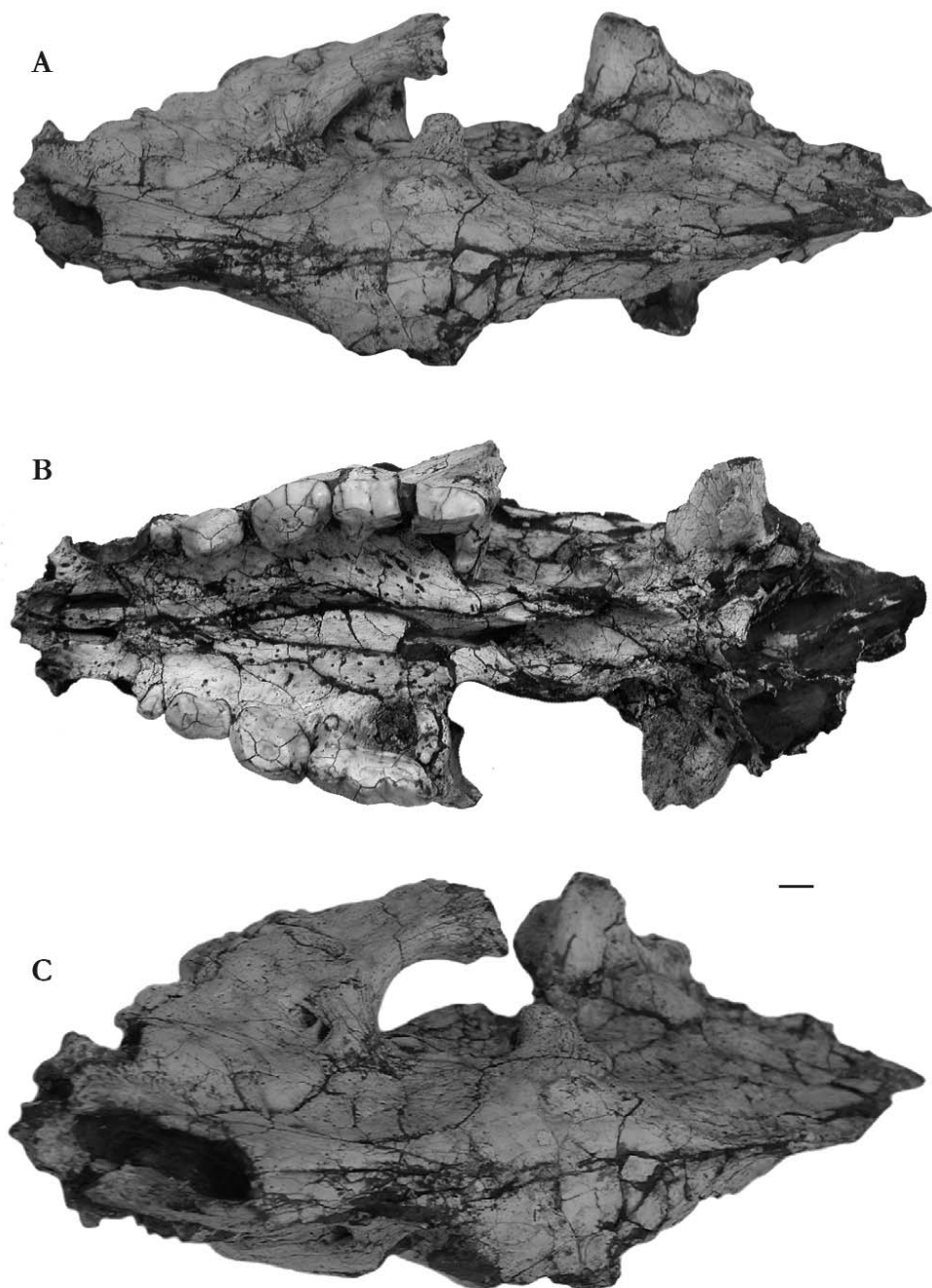


Figura 4. Cráneo de *Hyaena brunnea* (FP1-2002-1062). **A:** vista sagital; **B:** vista ventral; **C:** vista frontal. Escala gráfica: 1 cm.

El perfil de la región fronto-nasal presenta una concavidad muy poco pronunciada, cuyo punto de inflexión se sitúa a nivel del contacto posterior entre nasales y frontales. La concavidad sagital de los frontales (fosa frontal) no parece estar muy acusada, aunque este carácter podría verse ligeramente modificado por la compactación fosildiagenética que presenta el ejemplar. Los huesos frontales son de

A



B

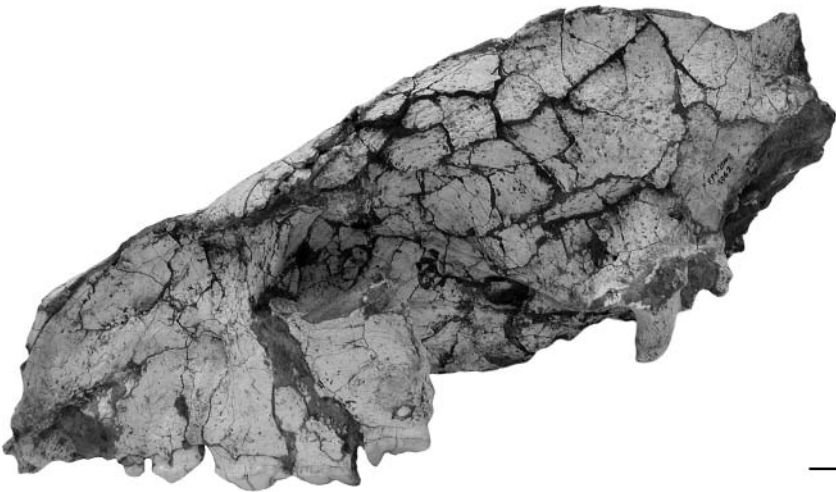


Figura 5. Cráneo de *Hyaena brunnea* (FP1-2002-1062). **A:** vista lateral derecha; **B:** vista lateral izquierda. Escala gráfica: 1 cm.

superficie fuertemente convexa y la apófisis zigomática del frontal se encuentra muy desarrollada. Ésta última únicamente se ha conservado en el lado derecho, estando fracturada en su ápice, aunque es posible observar que se encuentra proyectada y dirigida hacia la apófisis frontal del hueso zigomático, cerrando la órbita en unas $\frac{3}{4}$ partes de su recorrido (Fig. 4 A y C; Fig. 5A).

No es posible observar las suturas entre premaxilares y maxilares por encontrarse completamente obliteradas. Sí es visible, sin embargo, la sutura maxilo-frontal. Las crestas temporales del frontal son agudas, uniéndose en una cresta sagital muy desarrollada. El grado de convexidad de los temporales es imposible de percibir debido a la compresión que muestra el fósil en esta región. En los maxilares se abren unos forámenes infraorbitarios de gran tamaño, situados a 21 mm sobre el alvéolo mesial de P³. En el lado derecho es posible observar un tabique óseo horizontal que divide este foramen en dos oquedades independientes.

Ventralmente se observan unas cavidades glenoideas con unas apófisis postglenoideas mediales muy desarrolladas y un reborde anterior bastante prominente. La arcada dental se encuentra transversalmente comprimida por presión de sedimento. P² se encuentra implantado de manera oblicua al eje longitudinal del maxilar, reduciéndose esta oblicuidad en P³ y prácticamente desapareciendo en P⁴. Las fisuras palatinas son muy alargadas y estrechas (19 mm de longitud), y su recorrido es poco divergente (Fig. 4B).

En cuanto a la dentición superior (Tabla 3), P¹ es pequeño y simple, unicuspidado y unirradicado, con un cíngulo lingual desarrollado. Mientras este elemento apenas se encuentra desgastado, el resto de los dientes presentan un grado mayor de desgaste (Fig. 4B). P² es un diente de contorno subrectangular, con un cíngulo prominente que recorre las caras mesio-lingual, lingual y linguo-distal del diente, esta última muy afectada por el desgaste. Se observa además una gruesa arista mesio-lingual que parte del cíngulo basal, en donde aparece engrosada. El protocono, de forma cónica, ocupa la mayor parte del diente. Debido al acusado desgaste de la pieza no es posible apreciar la presencia de metacono y de arista distal.

| | FP1-2002-1062 |
|--|---------------|
| Longitud total estimada (acrocranión-prostión) | 260 |
| Longitud del esplacocráneo (nación-prostión) | 95 |
| Longitud facial | 117 |
| Longitud palatal mediana (estafilión-prostión) | 121 |
| Anchura mínima del paladar (medida entre P ¹ y P ²) | 49 |
| Altura interna máxima de la órbita | 33,41 |

Tabla 2. Dimensiones (en mm) del cráneo de *Hyaena brunnea*.

| | | FP1-2002-1062 |
|----------------|---------------|---------------|
| P ¹ | DMD | 6,51 |
| | DBL | 6,39 |
| P ² | DMD | 16,66 |
| | DBL | 11,25 |
| P ³ | DMD | 22,93 |
| | DBL | 15,91 |
| P ⁴ | DMD | 33,29 |
| | DBL | 17,94 |
| | DMD protocono | 8,73 |
| | DBL protocono | 7,52 |
| | DMD parastilo | 10,35 |
| | DMD paracono | 11,15 |
| | DMD metastilo | 12,04 |
| | DBL metastilo | 12,67 |
| M ¹ | DMD | 6,20 |
| | DBL | *13,12 |
| Serie dentaria | DMD | *100,99 |
| Serie premolar | DMD | 78,04 |

Tabla 3. Dimensiones (en mm) de la dentición superior de *Hyaena brunnea* (lado derecho). Las medidas precedidas por un asterisco (*) están estimadas.

P³ es de contorno ovalado con el eje mayor dispuesto oblicuo al eje longitudinal del maxilar, y con un fuerte cóngulo lingual que forma una plataforma en la zona linguo-distal de la base de la corona del diente. El parastilo, diferenciado de la porción lingual del protocono por un fuerte estrangulamiento, se encuentra fusionado al resto de la corona en este avanzado estadio de desgaste. El protocono es una cúspide cónica muy gruesa, coronada por una gran faceta de desgaste ovalada y unida distalmente al metastilo por una aguda arista. No es posible observar la presencia de arista mesio-lingual entre parastilo y protocono debido al desgaste que muestra esta zona del diente. El metastilo es estrecho, corto y bajo, y se sitúa entre el protocono y la porción distal del cóngulo. La longitud del metastilo tomada en su base es sustancialmente menor que la longitud del parastilo.

P⁴ es un diente alargado con cuatro cúspides bien diferenciadas. El desgaste, a diferencia de P³, no se dispone horizontalmente en la superficie oclusal, sino que forma un plano inclinado dirigido hacia la región lingual debido a la oclusión en cizalla con la carnice inferior. La base de este diente aparece recorrida por un fuerte cóngulo lingual, muy diferenciado. El protocono, situado en el margen mesial de la cara lingual, se encuentra individualizado del parastilo por una escotadura mesial y oclusal y se dispone en ángulo recto respecto al eje longitudinal del diente. Distalmente, el protocono presenta una arista que se une al cóngulo lingual. El parastilo, paracono y metastilo aparecerían en origen recorridos en su superficie oclusal por una cresta cortante, desgastada en este caso debido a la intensa fricción con M₁, lo que provoca que estas cúspides aparezcan afiladas a modo de cuchillas. El parastilo y el paracono son aproximadamente de la misma longitud. El metastilo, sin embargo, es ligeramente más largo que las cúspides anteriores, y en vista labial se observa la forma bilobulada que presentan las superficies oclusal y labial.

M¹ es un diente pequeño, implantado anteriormente al límite distal de P⁴, formando un ángulo prácticamente recto con el diente que le precede en la serie (Fig. 4B). De nuevo debido al elevado desgaste, no es posible observar en detalle la disposición de las cúspides de M¹, aunque se percibe la presencia de un protocono lingual bien desarrollado y un grueso cóngulo distal.

De las dos hemimandíbulas de hiénido registradas hasta el momento en Fonelas P-1, únicamente se conserva la rama horizontal, fragmentada en ambos casos en su región inferior debido probablemente al mordisqueo de carnívoros carroñeros (Figs. 6 y 7). El espécimen FP1-2001-0452 presenta, en general, proporciones menores y constitución ligeramente más grácil que el ejemplar FP1-2001-0549 (Tabla 4).

La rama horizontal es, en vista oclusal, cóncava hacia la cara lingual, con un punto de inflexión situado aproximadamente en el punto medio entre P₃ y P₄. En vista lingual se observa un engrosamiento longitudinal del hueso mandibular aproximadamente a 1 cm por debajo de la serie dentaria que se suaviza tras P₃ para acabar desapareciendo bajo P₄. En ambos casos se abre un único y amplio foramen mentoniano, a 17 mm por debajo de la mitad mesial de la corona de P₂. En ninguno de los ejemplares se ha conservado la fosa masetérica, por lo que se hace imposible apreciar el alcance de la misma. La dentición se encuentra en ambos casos en buen estado de conservación.

En el espécimen FP1-2001-0549 se observan I₂ e I₃ incluidos en sus respectivos alvéolos. I₂ es sustancialmente menor que I₃, y ambos se encuentran en contacto. I₂ presenta una corona desgastada uniformemente, de contorno oclusal rectangular, con su eje mayor dirigido mesio-distalmente. I₃, de mayor tamaño, muestra un contorno subtriangular y un pequeño cóngulo distal. El canino aparece incluido en su alvéolo en ambos ejemplares, siendo un diente robusto, de sección ovalada, cuyo eje mayor se dispone oblicuamente al eje longitudinal de la rama mandibular. En posición linguo-distal se observa una suave arista vertical y, en el ejemplar FP1-2001-0452, se observa una segunda arista más aguda a modo de cresta situada en posición linguo-mesial. En ninguno de los ejemplares aparece P₁ ni alvéolo para el

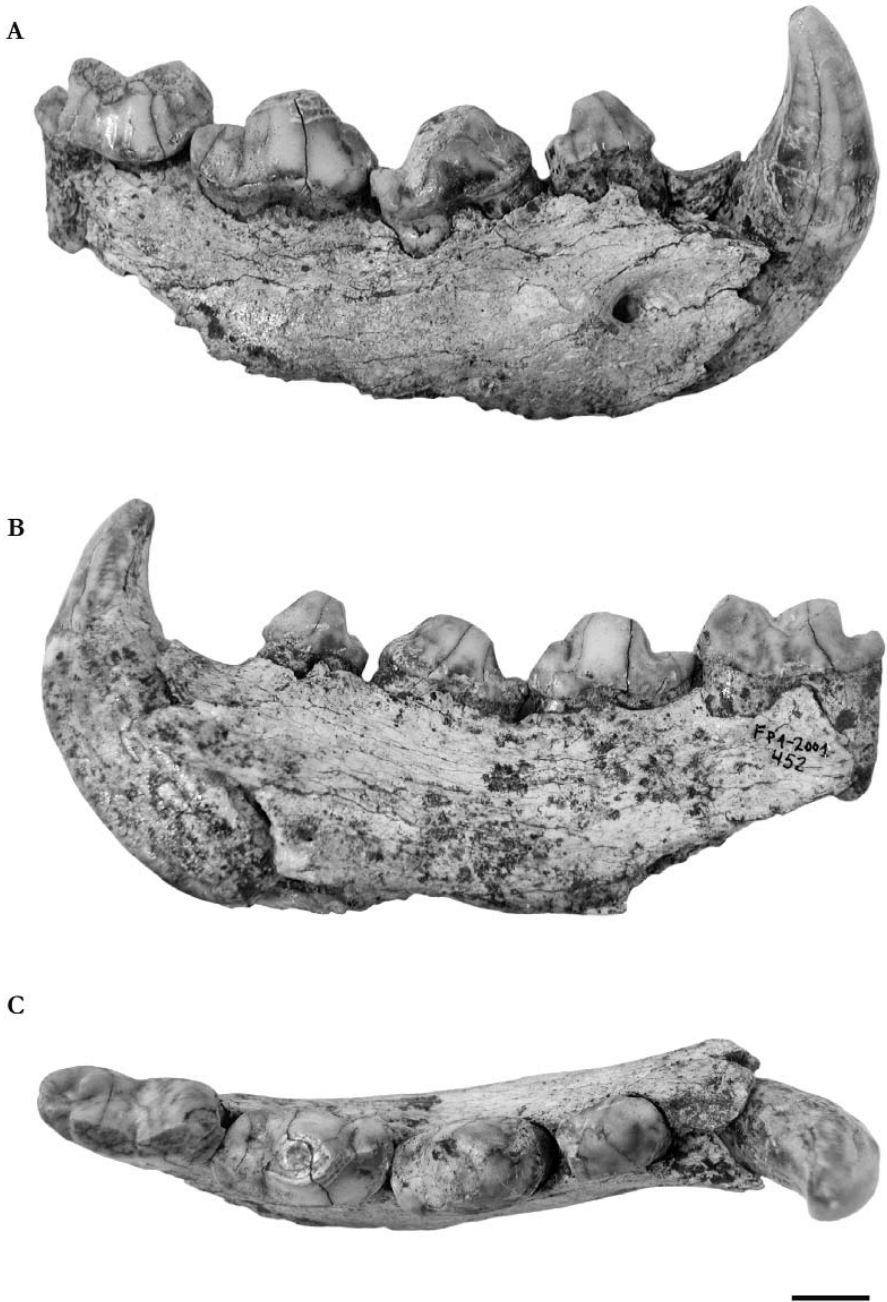


Figura 6. Fragmento de rama horizontal de hemimandíbula derecha de *Hyaena brunnea* (FP1-2001-0452). **A:** vista labial; **B:** vista lingual; **C:** vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

mismo. En ambos individuos se observa un diastema de aproximadamente 1 cm de longitud entre el canino y P_2 . Los premolares son dientes robustos, propios de un animal adaptado a romper huesos. Estos dientes se encuentran implantados de manera oblicua al eje longitudinal de la mandíbula, aunque esta oblicuidad no es homogénea en todas las piezas ya que se observa una gradación, siendo mayor en P_2 y menor en P_4 , desapareciendo totalmente en M_1 .

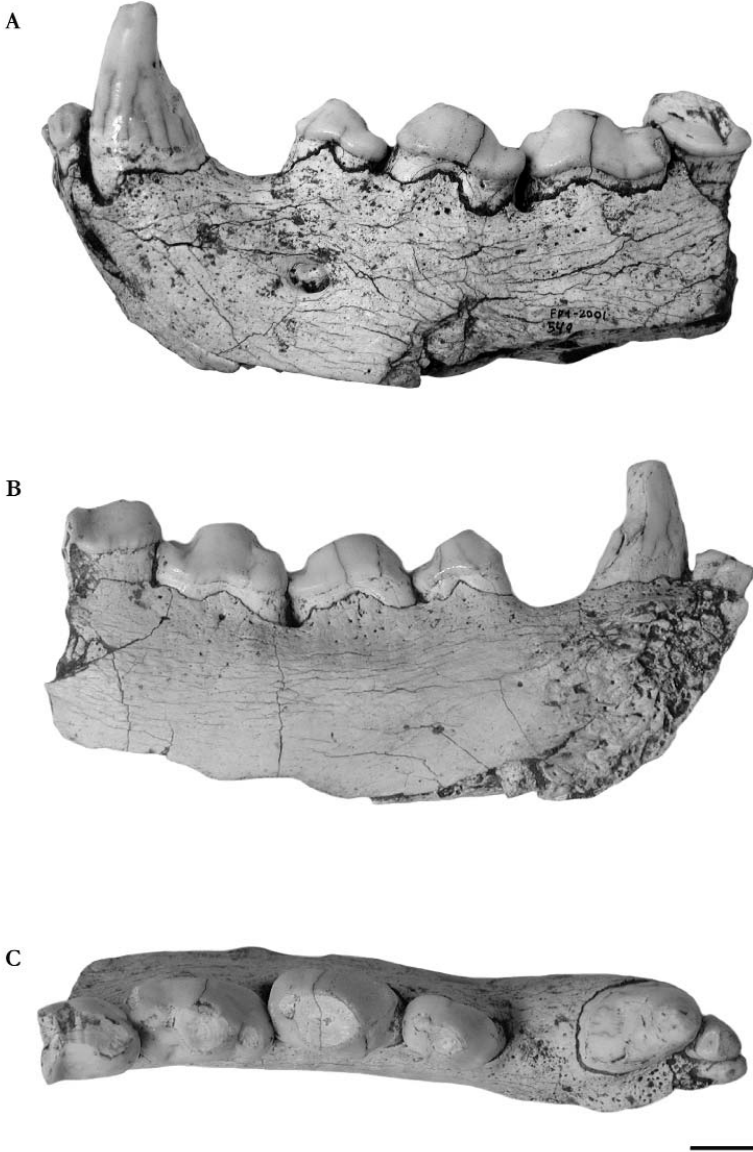


Figura 7. Fragmento de rama horizontal de hemimandíbula izquierda de *Hyaena brunnea* (FP1-2001-0549). **A:** vista labial; **B:** vista lingual; **C:** vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

P₂ presenta un contorno subrectangular, con una suave arista mesial que continúa en su base con un cingulo mesial. El protocónido es una cúspide cónica baja y compacta. No se observan vestigios de parastilido. En la región labio-distal del diente se observa una cúspide accesoria posterior baja, aunque bien desarrollada en anchura y longitud, fracturada en el ejemplar FP1-2001-0452. P₃ es de contorno subrectangular y, debido al desgaste que presentan ambos individuos en la región mesial del diente, es imposible observar la presencia de arista mesial y de parastilido, aunque el contorno homogéneo de la base de la corona parece indicar la ausencia total de esta cúspide. En ambos casos el protocónido presenta una faceta de desgaste oclusal oblicua y dirigida hacia la zona distal. Tras el protocónido aparece un grueso metastilido o c.a.p. en posición labiodistal, situado sobre una plataforma (talónido) de anchura similar a la que presenta el protocónido. El metastilido se encuentra separado del protocónido por un conspicuo valle labio-lingual. Es imposible observar la existencia de arista distal, ya que en ambos casos esta zona aparece con alto grado de desgaste. En el caso de P₄ se observa un gran parastilido mesio-lingual poco individualizado. La arista mesio-lingual es mucho más aguda que en el resto de los premolares y recorre tanto el parastilido como el protocónido. La zona oclusal del protocónido aparece horizontalmente truncada por el desgaste, aunque éste es menor que en P₃ en ambos especímenes. Tras el protocónido, aparece un metastilido desplazado labialmente y unido al protocónido por una arista oclusal. En la zona lingual del tercio distal del diente se encuentra un cingulo basal más desarrollado que en el resto del elemento, formando una cúspide linguo-distal roma separada del metastilido por una pequeña depresión. Este cingulo se observa a su vez en la región labio-distal del metastilido.

M₁ únicamente se conserva completo en FP1-2001-0452, mientras en FP1-2001-0549 este diente aparece fragmentado en la zona mesial del protocónido. El eje longitudinal de M₁ se sitúa paralelamente al eje longitudinal de la rama horizontal de la mandíbula. Presenta un contorno elíptico, con una suave escotadura lingual en la base del trigónido, entre paracónido y protocónido. El cingulo basal está presente en las zonas mesial y distal del diente. El paracónido alcanza aproximadamente la misma altura que el protocónido, es una cúspide extremadamente cortante debido a que la arista longitudinal que la recorre se encuentra muy afilada por oclusión con la carnice superior. El paracónido aparece separado del protocónido por un valle que se amplía en la cara lingual formando una suave depresión. El protocónido muestra un desgaste similar al paracónido. En la cara lingual del protocónido se observa un metacónido triangular grueso y bien desarrollado (Fig. 6 B y C), cuya región anterior nace del valle lingual situado entre paracónido y protocónido y se alza diagonalmente desde su base hasta alcanzar una altura de unos 6 mm. La zona oclusal de este metacónido es muy aguda y su cara distal desciende verticalmente hasta la base

| | | FP1-2001-0452 | FP1-2001-0549 |
|------------------|---------------|---------------|---------------|
| C | DMD | 16,12 | 17,27 |
| | DBL | 11,84 | 11,88 |
| P ₂ | DMD | *14,30 | 15,09 |
| | DBL | 9,49 | 10,14 |
| P ₃ | DMD | 19,79 | *20,30 |
| | DBL | 12,15 | 13,07 |
| P ₄ | DMD | 22,97 | 23,34 |
| | DBL | 12,51 | 13,82 |
| M ₁ | DMD | 23,80 | - |
| | DBL | 12,03 | - |
| | DMD trigónido | 18,64 | - |
| | DMD talónido | 5,28 | - |
| C-M ₁ | DMD | 105,18 | - |
| Serie premolar | DMD | 56,66 | 57,80 |

Tabla 4. Dimensiones (en mm) de la dentición inferior de *Hyaena brunnea*. Las medidas precedidas por un asterisco (*) están estimadas.

del trigónido. Esta cúspide se encuentra bien individualizada, separada en su ápice del protocónido por un valle agudo. El metacónido aparece fragmentado en FP1-2001-0549, aunque es posible observar el engrosamiento de la base mesial del mismo inmediatamente por delante de la superficie de rotura del diente, tras el valle que separa paracónido y protocónido. El talónido es ancho y largo, se encuentra muy desarrollado y aparece separado del trigónido por un valle labio-lingual. En la superficie oclusal de este talónido aparecen dos cúspides aproximadamente de la misma altura: un entocónido individualizado y situado en el borde linguo-distal, como continuación del cingulo distal, y un hipocónido labio-distal que aparece bordeado distalmente por un cingulo basal. Este hipocónido se encuentra unido en su base al trigónido por una aguda arista. Entre entocónido e hipocónido aparece una pequeña depresión.

En la colección recuperada hasta el momento se encuentran además varios elementos del esqueleto postcranial asignables a esta especie, todos ellos pertenecientes a individuos adultos. La ulna FP1-2001-0139 se conserva prácticamente completa, careciendo únicamente de la porción distal de la diáfisis y de la apófisis estiloides, la circunferencia articular y la cara articular para el carpo. La porción lateral del tubérculo del olécranon y parte de la diáfisis presentan roturas de excavación. La ulna FP1-2001-0858 se encuentra muy fragmentada debido al mordisqueo de carnívoros carroñeros, lo cual impide tomar sus dimensiones totales. El Metacarpiano IV presenta una diáfisis robusta y alargada, de sección subtriangular y recorrido rectilíneo, con una cara dorsal plana y unas caras lateral y medial ligeramente convexas que convergen en una elevación latero-plantar. La superficie articular proximal es convexa, de contorno trapezoidal, donde es posible observar en la región dorso-medial una fuerte escotadura que delimita las dos facetas articulares presentes en esta superficie: una faceta principal subtriangular para su articulación con el unciforme, y otra faceta estrecha y alargada en dirección dorso-plantar para la articulación con el Mc III, la cual se encuentra fracturada en su región medial. En la cara lateral de la epífisis proximal se observa una depresión que acogería al Mc V. En vista dorsal, la epífisis distal muestra un contorno intermedio entre subrectangular y subcircular. La única falange registrada hasta el momento presenta parte de sus epífisis fracturadas, aunque es posible observar que se trata de un elemento longitudinalmente simétrico, con una longitud total estimada en unos 32 mm. El unciforme derecho probablemente pertenece al mismo individuo, ya que articula perfectamente con el Mc IV conservado y ambos aparecieron en el yacimiento a pocos cm de distancia. El tercer cuneiforme presenta unas facetas proximal y distal de contorno ameboide para la articulación con el navicular y el Mt III respectivamente. Además, muestra una gran faceta lateral de articulación con el cuboides y una prolongación plantar pedunculada muy desarrollada.

Discusión

Los elementos anteriormente descritos muestran una morfología típica de la familia Hyaenidae², caracteres ya enumerados previamente. La anatomía del cráneo no aporta gran información taxonómica debido al elevado grado de deformación que presenta, aunque es patente el predominio de una

² Los fósiles de Foneles P-1 han sido comparados con un cráneo y mandíbula pertenecientes a una hembra actual de *Crocota crocuta* (MGM-AC-12) procedente de la Colección de Anatomía Comparada del Museo Geominero, dos fragmentos mandibulares de *Pachycrocota perrieri* procedentes de Villarroya (1764 M y 913 M) y una mandíbula completa de *Crocota crocuta intermedia* procedente de Villacastín (VC-SS), también depositados en las colecciones de dicho Museo. Además, ha sido posible acceder a un excelente material gráfico del cráneo y mandíbula de un ejemplar actual de *Hyaena brunnea* procedente de Namibia y elementos de distintos taxones figurados en varios trabajos (Viret, 1954; Ficcarelli y Torre, 1970; Bonifay, 1971; Turner, 1986; Werdelin y Solounias, 1991; Alcalá, 1994; Geraads, 1997; Werdelin, 1999; Turner 2001).

morfología “hienoidé” frente a la anatomía “crocutoidé”, inferida a partir de la presencia de una órbita cerrada en 3/4 partes de su recorrido (más abierta en *Crocuta*) y un cráneo de perfil suave, sin una concavidad pronunciada en la región fronto-nasal.

| | Órbita | Ángulo entre el protocono y el paracono de P ⁴ | Metastilo de P ⁴ | Cingulo lingual de P ⁴ | M ¹ | Parastilido de P ₄ | Cingulo mesolingual en M ₁ | Metacónido en M ₁ |
|-------------------------|-------------|---|-----------------------------------|-----------------------------------|--------------------|---|---------------------------------------|------------------------------|
| <i>H. hyaena</i> | Cerrada 3/4 | Ortogonal | Corto. Menor que el paracono | Muy desarrollado | Presente | Alto e individualizado | Suave | Presente |
| <i>H. brunnea</i> | Cerrada 3/4 | Ortogonal | Corto. Mayor que el paracono | Muy desarrollado | Presente | Bajo y fusionado | Suave | Presente |
| <i>H. prisca</i> | Cerrada 3/4 | Ortogonal | Corto. Mayor que el paracono | Muy desarrollado | Presente | Bajo y fusionado | Fuerte | Presente |
| <i>C. crocuta</i> | Cerrada 2/3 | Obtuso | Largo. Mayor que el paracono | Poco desarrollado | Reducido o ausente | Ausente (reducido a un pequeño tubérculo) | Fuerte | Ausente |
| <i>P. pyrenaica</i> | ? | Obtuso | Largo, algo mayor que el paracono | Muy desarrollado | Presente | Alto y fusionado | Fuerte | Presente |
| <i>P. perrieri</i> | Cerrada 2/3 | Ortogonal | Largo. Mayor que el paracono | Muy desarrollado | Presente | Alto e individualizado | Fuerte | Ausente |
| <i>P. brevisrostris</i> | Cerrada 2/3 | Obtuso | Largo. Mayor que el paracono | Poco desarrollado | Presente | Alto y fusionado | Fuerte | Ausente |
| FONELAS P-1 | Cerrada 3/4 | Ortogonal | Corto. Mayor que el paracono | Muy desarrollado | Presente | Bajo y fusionado | Suave | Presente |

Tabla 5. Caracteres anatómicos craneodentales de algunos hiénidos neógeno-cuaternarios

En cuanto a la dentición superior, un cingulo lingual muy desarrollado en P³ que aísla, junto con el protocono, una plataforma linguodistal; la disposición ortogonal que muestra el protocono de P⁴ frente al eje longitudinal del diente; un cingulo lingual muy desarrollado en P⁴ y la presencia de un M¹ bien desarrollado, nos permite excluir de la determinación al género *Crocuta* y a las especies *P. pyrenaica* y *P. brevisrostris* (Tabla 5).

Entre los representantes actuales del género *Hyaena* la presencia de un P⁴ con un metastilo corto, aunque más largo que el paracono, es característico de la especie *H. brunnea*, mientras en *H. hyaena* el paracono es más largo (Tabla 5). En vista lateral, este metastilo tiene en FP1-2002-1062 y *H. brunnea* una forma ligeramente bilobulada (al igual que en *Crocuta*), carácter que no se observa en *H. hyaena*. Por otra parte, los materiales de Fonelas P-1 presentan, al igual que *H. brunnea*, un gran desarrollo del talónido en la carnecera inferior y un pequeño DBL del M¹ en relación con la longitud máxima del P⁴. Métricamente, la carnecera superior del cráneo FP1-2002-1062 presenta mayor afinidad con *Hyaena* que con *Crocuta* (Tabla 3; Fig. 8).

En cuanto a la dentición inferior la debilidad generalizada de la arista mesial en los premolares inferiores, la ausencia de parastilido en P₂, el pequeño diámetro buco-lingual (DBL) de P₃ (sección subrectangular en lugar de subcuadrada), el suave desarrollo del parastilido en P₄, la semejanza en los DMD de P₄ y M₁ (Tabla 4) y la presencia en la carnecera inferior de un trigónido corto provisto de un metacónido grande e individualizado y de un talónido largo y bien desarrollado provisto de dos cúspides prominentes (entocónido e hipocónido) permiten determinar este hiénido de Fonelas P-1 como perteneciente al género *Hyaena* y excluir anatómicamente de la clasificación a *Pachycrocuta perrieri*. Por otra parte la ausencia de parastilido en P₃ relaciona estos materiales con *H. brunnea*, excluyendo la especie

H. hyaena, en la cual se observa un pequeño parastílido (Turner, 1988). Asimismo, los materiales de Fonelas P-1 muestran unas dimensiones dentarias mayores que *H. hyaena* y afines a *H. brunnea* (Fig. 9).

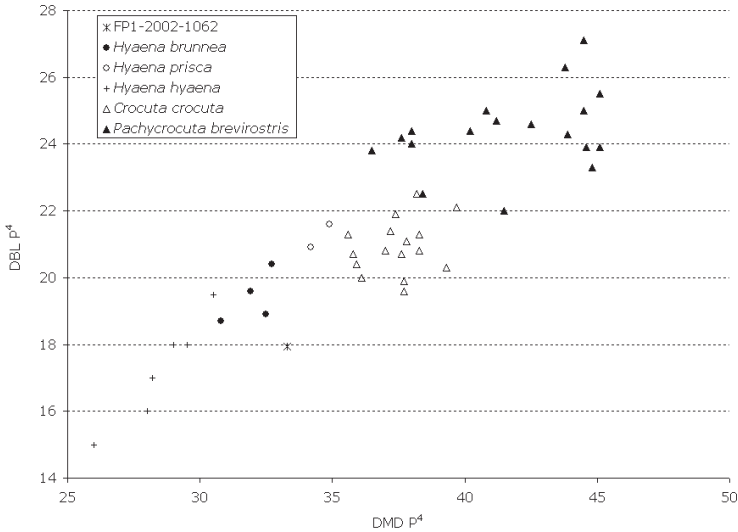


Figura 8. Representación bivariente del diámetro mesio-distal (DMD) frente al diámetro buco-lingual (DBL) de la carnecera superior en diferentes hiénidos fósiles y actuales. Datos tomados de tabla 3, Ficarelli y Torre (1970), Bonifay (1971), Howell y Petter (1980), Turner (1984, 1986, 2001) y Mutter *et al.* (2001).

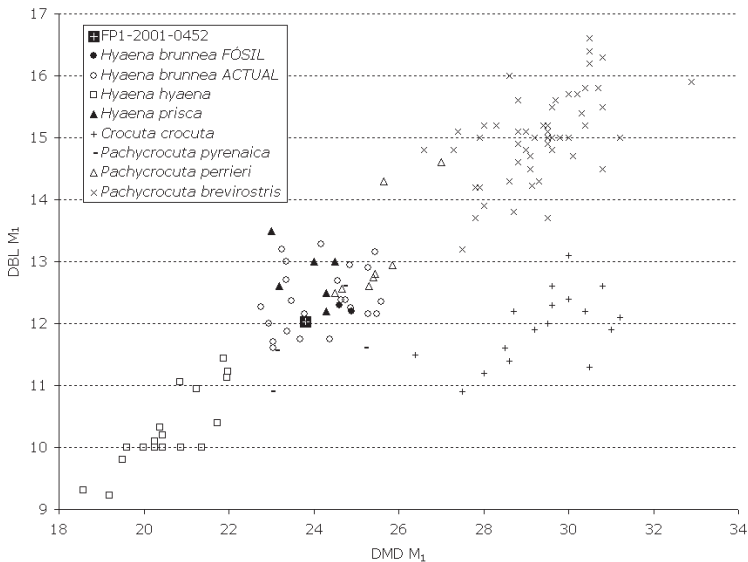


Figura 9. Representación bivariente del diámetro mesio-distal (DMD) frente al diámetro buco-lingual (DBL) de la carnecera inferior en diferentes hiénidos fósiles y actuales. Los datos de *C. crocuta* corresponden a poblaciones actuales, mientras los datos de *H. hyaena* corresponden a poblaciones fósiles. Los datos de *P. perrieri* representan valores medios de los ejemplares recuperados en los yacimientos de Etouaires, La Puebla de Valverde, Villarroya, Senèze, St. Vallier, Valdarno y Mosbach. Datos tomados de tabla 4, Bonifay (1971), Howell y Petter (1980), Turner (1984, 1986, 2001), Alcalá (1994) y Turner y Antón (1996).

Conclusiones

El segundo de los hiénidos identificado en Fonelas P-1 no pertenece a ninguna de las especies descritas previamente en el Plioceno superior, tránsito Plioceno-Pleistoceno o Pleistoceno de Eurasia, sino que se trata del primer registro euroasiático conocido de la hiena parda, *Hyaena brunnea*, la especie que ha habitado hasta la actualidad exclusivamente en el continente austral (Garrido y Arribas, 2008). Esta determinación es avalada tanto por las características anatómicas de los fósiles como por la talla de los distintos elementos analizados.

Dada la importancia del papel de los hiénidos en la formación del yacimiento de Fonelas P-1 (Arribas *et al.*, 2001; Viseras *et al.* 2006), a continuación se detallan algunos aspectos sobre la ecología de la actual *Hyaena brunnea*:

- Hoy en día, *H. brunnea* se encuentra ocupando pequeñas regiones del sur y suroeste de África, en países tales como Namibia, Sudáfrica, Botswana, Zimbabwe y Mozambique, formando un relicto de lo que fue en un tiempo su área geográfica de distribución. La población actual estimada es de unos 5.000-8.000 individuos (Mills y Hofer, 1998).
- No son muchos los autores que han estudiado la ecología de la hiena parda actual, aunque ésta ha quedado expuesta en numerosos trabajos (Owens y Owens, 1979; Skinner y van Aarde, 1981, 1991; Mills, 1982 a y b, 1983 a y b, 1984, 1987, 1989, 1990; Skinner *et al.*, 1995; Mills y Hofer, 1998). Los representantes de esta especie tienen un peso medio de unos 40 Kg, siendo los machos ligeramente más grandes que las hembras. A diferencia de las hienas manchadas, las hienas pardas actuales son de hábitos más solitarios, aunque viven en clanes compartiendo un territorio común alimentándose juntas de los grandes cadáveres. La mayor parte de su dieta está formada por carroña, aunque también se alimentan de pequeños mamíferos, insectos, huevos y aves. Su alimentación está además complementada por materia vegetal, particularmente fruta. En las poblaciones más próximas a la costa se alimentan fundamentalmente de cangrejos, peces y focas. Frecuentemente las hienas pardas guardan el exceso de comida entre los arbustos o en agujeros excavados en la tierra y recuperan los despojos en las 24 horas siguientes.
- La organización social dentro de un clan es básicamente la misma que en *C. crocuta*, aunque los clanes están formados por menor número de individuos. La diferencia más significativa entre las dos especies es el comportamiento de cría en el cubil, ya que hienas pardas transportan hasta allí fracciones de los cadáveres carroñeados, lo que no suelen hacer las hienas manchadas (Mills, 1982b). El resultado de este comportamiento es que la carne forma una parte más importante de la dieta en los cachorros de hiena parda que en las hienas manchadas. Las hienas pardas son principalmente nocturnas o crepusculares, pasando los días en guaridas rocosas, entre la vegetación o en madrigueras subterráneas (Eaton, 1976). Un mismo cubil puede ser utilizado durante años (Owens y Owens, 1979). En las zonas donde cohabitan con las hienas manchadas (*C. crocuta*), éstas últimas dominan sobre las hienas pardas, reduciendo en ocasiones su número y área de distribución (Mills y Hofer, 1998).

Comparación de *Hyaena brunnea* de Fonelas P-1 con *Pachycrocuta perrieri*

Dado que la diagnosis genérica de *Pachycrocuta* se encuentra lejos de estar esclarecida [diagnosis enmendada de *Pachycrocuta* realizada por Howell y Petter (1980): “grandes hienas distinguibles por un M_1 largo en relación con el P_4 , en las que el metacónido está reducido o ausente, el trigónido es proporcionalmente largo, y el talónido aparece acortado, con cúspides reducidas”], la comparación

anatómica del material de Fonelas P-1 quedaba limitada a estudiar diferentes aspectos de la anatomía de *P. perrieri* ya que presenta un tamaño similar o ligeramente mayor al del segundo hiénido registrado en el yacimiento granadino.

La discriminación con respecto a la especie *P. perrieri* resulta conflictiva, ya que esta especie comparte ciertos caracteres sinapomórficos en la dentición con *H. brunnea*, tales como la elongación del metastilo en P⁴ y la reducción del talónido en M₁, por lo que el trigónido presenta un tamaño similar en ambas. Estas semejanzas fueron observadas anteriormente por varios autores (Thenius, 1966; Kurtén, 1968, 1972; Howell y Petter, 1980; Turner, 1990; Werdelin y Solounias, 1991).

Los caracteres que comparten *H. brunnea* y *P. perrieri* (tabla 25) han sido interpretados bien como una retención en la especie actual de caracteres primitivos (Werdelin y Solounias, 1991), convergencia evolutiva (Howell y Petter, 1980), o como caracteres diagnósticos de un mismo linaje (Turner, 1990). Howell y Petter (1980) plantean además la posible existencia de un ancestro común, posiblemente próximo a *P. pyrenaica*, con una baja relación entre M₁/P₄, como el ejemplar 3241 procedente de Odessa Catacombs en Ucrania. La dentición de *P. pyrenaica* presentaría unos caracteres en su dentición intermedios entre *H. hyaena* y *H. brunnea* (Ficcarelli y Torre, 1970).

Como ya se comentó anteriormente, en los trabajos revisados existen sustanciales diferencias en la interpretación del valor anatómico frente al valor métrico de los fósiles. Los caracteres anatómicos diagnósticos plasmados en la bibliografía consultada están basados fundamentalmente en la dentición, donde el interés se centra en estructuras determinadas, tales como el desarrollo de cúspides accesorias en los premolares o la presencia-ausencia de metacónido en M₁. Este último carácter ha sido interpretado como variable en la especie *Pachycrocuta perrieri* (Kurtén, 1968; Cregût-Bonnoure, 1996c), ya que ciertos especímenes atribuidos tradicionalmente a esta especie presentan un metacónido bien desarrollado mientras que la mayoría de ellos carecen completamente del mismo. En 1828 Croizet y Jobert mencionan en la diagnosis original que el M₁ del espécimen tipo de *P. perrieri* (sin. *Hyaena arvernensis*) presenta en su base un metacónido desgastado. Por el contrario, otros autores citan la ausencia total de metacónido en *P. perrieri* (Werdelin y Solounias, 1991; Mutter *et al.*, 2001). Curiosamente, Werdelin y Lewis (2000) sinonimizan *P. pyrenaica* con *P. perrieri* cuando *P. pyrenaica* siempre porta metacónido en su M₁.

El estudio de las especies actuales de hiénidos nos indica que esta estructura sigue un patrón de distribución discreto, esto es, se encuentra presente y bien desarrollado en todos los ejemplares observados del género *Hyaena* (*H. hyaena* y *H. brunnea*) mientras el género *Crocuta* carece totalmente del mismo. Esto parece indicar la ausencia total de variabilidad para este carácter, al menos en las especies que han llegado hasta nuestros días, por lo que sería razonable pensar que las especies fósiles del Plioceno superior terminal tampoco se mostraran variables en cuanto al desarrollo de metacónido. Si se corrobora esta hipótesis se podría confirmar que históricamente se habrían incluido fósiles pertenecientes a más de una especie entre los materiales descritos como *P. perrieri*.

Sin embargo, Turner y Antón (1996) observan la presencia de metacónido en 4 especímenes de 29 individuos identificados como *P. brevisrostris*. Es posible que estos ejemplares representen otra especie de hiénido o, por el contrario, exista realmente variabilidad intraespecífica en lo que a este carácter se refiere. Kurtén (1970) describe a su vez un espécimen de *P. brevisrostris* procedente de Mosbach que retiene esta cúspide. Según Howell y Petter (1980) *Pachycrocuta bellax* muestra un metacónido reducido en M₁.

Otra posibilidad a evaluar es la manifestación de este carácter claramente primitivo en ciertos individuos clasificados como *P. perrieri*, de manera que el metacónido constituiría un legado filogenético que desaparecería de manera progresiva. Existe además un elemento anatómico que apoyaría esta teoría, la presencia-ausencia de M¹ en la actual hiena manchada, *Crocuta crocuta*, donde es posible observar una

clara tendencia a la desaparición de este diente, aunque todavía se encuentra presente en un gran porcentaje de individuos. Por el contrario, en los representantes actuales del género *Hyaena* este diente aparece en todos los individuos observados y se encuentra bien desarrollado. En posición de oclusión total, el metacónido de M_1 se enfrenta a M^1 , por lo que sería lógico que la desaparición de uno de estos elementos condujera con el tiempo a la desaparición del otro, ya que habría perdido su funcionalidad. Si esta hipótesis fuera válida, en los individuos más antiguos de *P. perrieri* la frecuencia de ejemplares con metacónido sería mayor, comprobación que queda por el momento pendiente ya que sobrepasa los límites prácticos de este trabajo.

Es destacable señalar que Werdelin y Solounias (1991) utilizan un sistema numérico codificado para resumir los caracteres anatómicos presentes en los diferentes representantes conocidos de la familia Hyaenidae. En lo que respecta al metacónido se observan varias incorrecciones en las tablas que presentan estos autores, los cuales atribuyen la condición de presencia al género actual *Crocota* y de ausencia en el género *Hyaena*, es decir, al contrario de lo que se observa en estos taxones. En esta memoria se ha preferido no tener en cuenta los caracteres utilizados por Werdelin y Solounias para evitar el riesgo de heredar los errores de codificación cometidos.

Por último, conviene comentar en este punto la variabilidad observada en este taxón respecto a la presencia/ausencia de M_2 . En 1988 Turner reclasifica dos fragmentos mandibulares (SK 315 y SK 316) procedentes del Miembro 1 de Swartkrans como *H. brunnea*, los cuales habían sido atribuidos previamente al género *Hyaenictis* (Brain, 1981) ya que conservan M_2 . Turner opina que la presencia de este diente es un atavismo, ya que de los 24 especímenes de *H. brunnea* estudiados por el autor, uno presentaba un alveolo para M_2 de similar tamaño que el ejemplar de Swartkrans. Bonifay (1971) describe a su vez una mandíbula de *Hyaena prisca* procedente de Lunel Viel y perteneciente a un individuo senil (LVI-5-3716) que conserva un M_2 botoniforme y uniradiculado. El ejemplar de Ahl al Oughlam atribuido por Geraads (1997) a *Hyaenictitherium ? barbarum* y posiblemente perteneciente al género *Hyaena* (Arribas *et al.*, 2001) conserva también este diente. Por tanto, vista la posible variabilidad, la presencia de este atavismo no debería constituir un criterio taxonómico principal.

Como se ha comentado en apartados anteriores, la diagnosis de *P. perrieri* es confusa, ya que los individuos clasificados en este taxón muestran una gran variabilidad de caracteres que son históricamente considerados diagnósticos en esta familia de carnívoros. Podría darse la posibilidad de que ciertos especímenes determinados previamente como *P. perrieri* representaran individuos europeos de *H. brunnea*, nunca antes identificados en este continente hasta los hallazgos de Fonelas P-1.

Desde nuestro punto de vista, no cabría duda de la identificación de individuos de *P. perrieri* entre los fósiles del Plioceno superior con una talla netamente inferior a la de *P. brevirostris* que presentasen un P_3 de sección subcuadrada ($DMD \approx DBL$; P_3 "crocutoide" típico en *Crocota* y en *Pachycrocota perrieri* y *Pachycrocota brevirostris*) y un M_1 con un DMD mayor que el de P_4 que careciese de metacónido en el trigónido y presentase un talónido corto en el que destaque una única cúspide central (hipocónido) larga (según el eje mesio-distal) y aguda (el entocónido puede no existir o aparecer de forma vestigial como una pequeña proyección oclusal del cíngulo linguo-distal).

Comparación de *Hyaena brunnea* de Fonelas P-1 con *Hyaena prisca*

Hyaena brunnea de Fonelas P-1, al igual que *H. brunnea* actual, comparte numerosos caracteres anatómicos con *H. prisca* (Tabla 5). No obstante, *H. prisca* presenta parastílido en P_3 (presente también en *Hyaena hyaena*), un fuerte cíngulo mesiolingual en M_1 y un entocónido en M_1 reducido, caracteres que no

se observan en los materiales conocidos de *H. brunnea*. Métricamente ambas especies (*H. brunnea* y *H. prisca*) son muy similares (Figs. 8 y 9), siendo la segunda generalmente mayor que la primera (ver Bonifay, 1971; fig. 34), y ambas netamente mayores que los representantes de *H. hyaena*.

Tradicionalmente, la justificación de la presencia de representantes del género *Hyaena* (bajo la especie *H. prisca*) en el Pleistoceno medio de Europa ha sido difusa, ya que no se conocían en el registro euroasiático posibles ancestros de estas poblaciones y su presencia en Europa en esas edades no podía ser justificada por fenómenos de dispersión desde África (en las que emigraran desde África u Oriente Próximo poblaciones de *H. brunnea* o de *H. hyaena*). Tanto es así que incluso distintos autores llegaron a sinonimizar erróneamente *H. prisca* con *P. perrieri*, resucitando en Europa al hiénido plioceno tras más de un millón de años sin registro en el planeta. Las similitudes anatómicas entre ambas formas son objetivamente pocas, mientras que las métricas podrían únicamente representar una cuestión de convergencia adaptativa para la alimentación. La única justificación a tal sinonimia entendemos que fue la necesidad de buscar una población europea ancestral con semejanzas métricas a *H. prisca*, población definida en la actualidad por *H. brunnea* de Fonelas P-1 y Fonelas SCC-1.

La determinación por primera vez de *Hyaena brunnea* en Plioceno superior terminal de Europa (Fonelas P-1) permite plantear la hipótesis, al haber sido identificado un ancestro euroasiático, de que las poblaciones mesopleistocenas de *Hyaena prisca* sean representantes derivados de la especie *Hyaena brunnea* adaptadas a modos de vida cavernícolas con el consiguiente aumento de talla y leves variaciones en la distribución y desarrollo de las cúspides accesorias de los premolares inferiores, como se ha verificado históricamente para la especie *Crocuta crocuta* (*Crocuta crocuta intermedia* → *Crocuta crocuta spelaea*).

Por tanto, cabe la posibilidad de que la población ibérica primitiva de *H. brunnea* hubiera dado lugar a *H. prisca*, pudiendo ésta última ser considerada como una subespecie fósil de *H. brunnea*, ya que no difiere sustancialmente de la misma ni anatómica ni biométricamente, por lo que se podrían reclasificar estos especímenes como *Hyaena brunnea prisca*, la forma mesopleistocena cavernícola del género *Hyaena* en Europa.

CONCLUSIONES GENERALES

Durante el Plioceno superior euroasiático se tenía constancia de la presencia de dos especies de hienas bien diferenciadas, mientras que el inicio del Pleistoceno se encontraba caracterizado por la presencia de un único hiénido. En los ecosistemas del Plioceno superior se hallan las hienas cazadoras por persecución *Chasmaporthetes* (= *Euryboas*) *lunensis*, adaptadas a la carrera y con una dentición muy secodonta, junto a representantes de una especie más carroñera con una dentición mejor adaptada a triturar huesos, *Pachycrocuta perrieri*. Ambas formas se extinguen entre hace aproximadamente 1,8 y 1,7 Ma, tras la incorporación a los ecosistemas del Viejo Mundo durante ese periodo de tiempo (Olivola; aprox. 1,9 Ma de antigüedad) de la hiena gigante carroñera del Pleistoceno, *Pachycrocuta brevirostris*, única especie de hiénido conocida en los ecosistemas europeos hasta el final del Villafranchiense, cuando se incorporan a los mismos los representantes del género *Crocuta* (Arribas y Palmqvist, 2001; Arribas *et al.* 2003).

Por tanto, la asociación faunística del yacimiento del Fonelas P-1 cuenta hasta la actualidad con dos hiénidos que nunca habían sido descritos coexistiendo en el registro fósil, siendo ambos taxones candidatos a ser agentes tafonómicos bioestratinómicos en la génesis de dicho yacimiento. Sin embargo, los datos indican que, hasta el momento, el único hiénido eudémico en el marco de referencia espacial del yacimiento es *P. brevirostris*.

Como se ha mencionado, la asociación de los hiénidos *H. brunnea* y *P. brevirostris* es singular y única hasta el momento, tanto en Eurasia como en África, siendo reseñable la ausencia de registro en el yacimiento de las dos formas típicamente características del Plioceno superior. Esta novedosa asociación de hiénidos ha sido identificada en otro de los nuevos yacimientos localizados en esta misma región granadina en el marco del Proyecto Fonelas, Fonelas SCC-1, donde se han recuperado dos hemimandíbulas (individuos subadulto de *P. brevirostris* y adulto de *H. brunnea*) pertenecientes a estas dos especies de carnívoros carroñeros (Arribas *et al.*, 2004), por lo que ya son dos los yacimientos euroasiáticos del Plioceno superior terminal con esta significativa asociación de carnívoros carroñeros.

Por el momento, Fonelas P-1 (los datos magnetoestratigráficos inéditos del año 2007 indican una antigüedad aproximada para el yacimiento de 2,0 Ma) aporta la población europea más antigua de *Pachyrocuta brevirostris* y la única población conocida fuera de África de *Hyaena brunnea*, siendo esta última el posible ancestro de los hiénidos mesopleistocenos pertenecientes a la forma *H. brunnea prisca*.

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. Guillermo Ortiz nos facilitó un valioso material gráfico sobre cráneos de *H. brunnea* actual de Namibia.

REFERENCIAS

- Alcalá, L. 1994. *Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses- Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 554pp.
- Ambrosetti, P., Bartolomei, G., De Giuli, C., Ficarelli, G. y Torre, D. 1979. La breccia ossifera di Slivia (Aurisina-Sistiana) nel Carso di Trieste. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 18, 207-220.
- Arribas, A. 1999. *Análisis y modelización de la tafonomía del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y su estudio comparativo con otras localidades españolas del Plio-Pleistoceno continental*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 353 pp.
- Arribas, A. y Palmqvist, P. 1998. Taphonomy and paleoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the Lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios*, 31, supplément, 3-47.
- Arribas, A. y Palmqvist, P. 2001. Hyaenids as collecting agents of bones in the Plio-Pleistocene record of Spain. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 5 (2), 211-218.
- Arribas, A., Garrido, G. y Palmqvist, P. 2003. Primera cita de *Hyaena (Parahyaena) brunnea* (Thunberg, 1820) (Mammalia, Carnivora) fuera de África: el registro del yacimiento del Plioceno superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada, España). *Geotemas*, 5, 37-39.
- Arribas, A., Baeza, E., Bermúdez, D., Blanco, S., Durán, J.J., Garrido, G., Gumiel, J.C., Hernández, R., Soria, J.M., y Viseras, C. 2004. 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., 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.
- Aymard, A. 1846. Communication sur le gisement de Sainzelles. *Annales de la Société d'Agriculture, Science, et Arts Commerce du Puy*, 13, 153-155.
- Azzaroli, A. 1983. Quaternary mammals and the "End-Villafranchian" dispersal event, A turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 44, 117-139.
- Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G. y Torre, D. 1988. Late Pliocene to early mid- Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 77-100.
- Beaumont, G. 1979. Note sur quelques carnivores (Mammifères) du Quaternaire ancien de la province de Foggia (Italie). *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 74 (335), 217-226.
- Boaz, N.T., Ciochon, R.L., Xu, Q. y Liu, J. 2000. Large mammalian carnivores as a taphonomic factor in the bone accumulation at Zhoukoudian. *Acta Anthropologica Sinica*, 19 suppl., 224-234.
- 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.
- Borselli V., De Giuli, C., Ficarelli, G. y Mazzini, M. 1980. Casa Frata: una località fossilifera del Villafranchiano Superiore presso Terranuova Bracciolini (Arezzo) nel Valdarno Superiore. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 19 (2), 245-258.
- Bose, P.N. 1880. On undescribed fossil Carnivora from the Siwalik Hills. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 36, 119-136.
- Boule, M. 1893. Description de l'*Hyaena brevirostris* du Pliocène de Sainzelles près de Le Puy (Haute-Loire). *Annales des Sciences Naturelles, sér. 8*, 15, 85-97.
- Brain, C.K. 1981. *The Hunters or the Hunted?: An Introduction to African Cave Taphonomy*. University of Chicago Press. 376 pp.
- Cabra, P., Goy, J.L., Hoyos, M. y Zazo, C. 1983. Estudio geomorfológico del Cuaternario y de las formaciones superficiales del sector meridional de la Sierra de Cabrera. *Tecniterrae*, 51, 32-42.
- Crégut-Bonnoure, E. 1996. Famille des Hyaenidae. En: *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe* (Eds. C. Guérin y M. Patou-Mathis). Masson, 215-230.
- De Giuli, C. y Masini, F. 1986. Late Villafranchian faunas in Italy: the Casa Frata Local Fauna (Upper Valdarno, Tuscany). *Palaeontographia Italica*, 74, 1-9.
- De Giuli, C., Masini, F. y Torre, D. 1986. The Latest Villafranchian Faunas in Italy: the Pirro Nord Fauna (Apricena, Gargano). *Palaeontographia Italica*, 74, 51-62.
- De Serres, M., Dubreuil, J. y Jeanjean, B. 1828. Mémoires sur des espèces d'hyènes fossiles découvertes dans les cavernes de Lunel-Viel. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 17, 269-312.
- Dubois, E. 1908. Das geologische Alter der Kendeng-oder Trinil-fauna. *Tijdschrift van het Koninklijk Nederlandsch Aardrijkskundig Genootschap*, 25, 1235-1270.
- Eaton, R.L. 1976. The brown hyena: a review of biology, status and conservation. *Mammalia*, 40, 377-399.
- Ewer, R.F. 1954. The Hyaenidae of Kromdraai. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (3), 565-585.
- Ewer, R.F. 1955a. Hyaenidae, other than *Leecyaena*, of Swartkrans and Sterkfontein. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (4), 815-837.
- Ewer, R.F. 1955b. The fossil carnivores of the Transvaal caves, Canidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 126, 97-119.
- Ewer, R.F. 1955c. The fossil carnivores of the Transvaal caves: Machairodontinae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 125, 587-615.

- Ficcarelli, G. y Torre, D. 1970. Remarks on the taxonomy of hyaenids. *Palaeontographia Italica*, 66, 13-32.
- Galobart, A., Pons-Moyà, J., Antón, M. y Maroto, J. 2003. Descripción del material de *Homotherium latidens* (Owen) de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Incarcal (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució*, 34, 99-141.
- 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. 2008. Generalidades sobre los carnívoros del Villafranquiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. En este volumen.
- Geraads, D. 1979. Nouvelles donées sur *Hyaena brevirostris bathygnatha* Dubois (Carnivora, Mammalia) du Pleistocène de Java. *Comptes Rendus Sommaires, Société Géologique de France*, 2, 80-82.
- Geraads, D. 1997. Carnivores du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 30 (1), 127-164.
- Guérin, C., Dewolf, Y. y Lautridou, J.P. 2003. Révision d'un site paléontologique célèbre : Saint Prest (Chartres, France). *Geobios*, 36, 55-82.
- Hendey, Q.B. 1974a. New fossil carnivores from the Swartkrans australopithecine site (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 29 (3), 27-51.
- Hendey, Q.B. 1974b. Faunal dating of the late Cenozoic of Southern Africa, with special reference to the Carnivora. *Quaternary Research*, 4, 149-161.
- Hendey, Q.B. 1974c. The Late Cenozoic carnivora of the south-western Cape Province. *Annals of South African Museum*, 63, 1-369.
- Hendey, Q.B. 1978a. The age of the fossils from Baard's quarry, Langebaanweg, South Africa. *Annals of South African Museum*, 75 (1), 1-24.
- Hendey, Q.B. 1978b. Late Tertiary Hyaenidae from Langebaanweg, South Africa, and their relevance to the phylogeny of the family. *Annals of South African Museum*, 76, 265-297.
- Howell, F.C. y Petter, G. 1976. Carnivora from Omo Group Formations, Southern Ethiopia. En Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac y R.E.F. Leakey (eds.): *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*. University of Chicago Press, 314-331.
- Howell, F.C. y Petter, G. 1979. Diversification et affinités des carnivores pliocènes du groupe de l'Omo et de la formation d'Hadjar (Ethiopie). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 21 (7), 289-293.
- Howell, F.C. y Petter, G. 1980. The *Pachyrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). The relationships with Miocene ictitheres: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*. *Geobios*, 13, 579-623.
- Jenks, S.M. y Werdelin, L. 1998. Taxonomy and systematics of living hyaenas (Family Hyaenidae). En: *Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*. (Eds. M.G.L. Mills y H. Hofer). IUCN/SSC Hyaena Specialist Group, IUCN, 8-17.
- Kretzoi, M. 1938. Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Pars Mineralogica, Geologica et Palaeontologica*, 31, 88-157.
- Kruuk, H. 1972. *The Spotted Hyaena: a Study of Predation and Social Behaviour*. University of Chicago Press, 335 pp.
- Kurtén, B. 1956. The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto. *American Museum Novitates*, 1764, 1-38.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London, 317 pp.
- Kurtén, B. 1972. Fossil Hyaenidae from the excavations at Strånska Skåla. *Anthropos*, 20, 113-120.
- Kurtén, B. y Garevski, R. 1989. Giant hyaena, *Hyaena brevirostris* Aymard (Mammalia, Carnivora), from the Middle Pleistocene of Manastirec, Yugoslavia. *Annales Zoologici Fennici*, 26, 145-147.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.D., Moigne, A.M. y Mouille, P.E. 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie*, 92 (2), 465-496.

- Martínez-Navarro, B. 1992. Revisión sistemática de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, España). En: *Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia* (Ed. J. Gibert). Ayuntamiento de Orce (Granada), 21-86.
- Mauser, M. 1987. *Geologische Und Palaontologische Untersuchungen an Der Altpleistozanen Saugetier-Fundstelle Wurzburg-Schalksberg*. Pfeil, 77pp.
- 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.
- McKenna, M. y Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press. 631 pp.
- Mills, M.G.L. 1982a. Factors affecting group size and territory size of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in the southern Kalahari. *Journal of Zoology*, 198, 39-51.
- Mills, M.G.L. 1982b. The mating system of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in the southern Kalahari. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10, 131-136.
- Mills, M.G.L. 1983a. Behavioural mechanisms in territory and group maintenance of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in Southern Kalahari. *Animal Behaviour*, 31, 503-510.
- Mills, M.G.L. 1983b. Mating and denning behavior of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, and comparisons with other Hyaenidae. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 63, 331-342.
- Mills, M.G.L. 1984. The comparative behavioural ecology of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, and the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*, in the southern Kalahari. *Koedoe*, 27 (suppl.), 237-247.
- Mills, M.G.L. 1987. Behavioural adaptations of brown and spotted hyaenas in the southern Kalahari. *South African Journal of Science*, 83, 595-598.
- Mills, M.G.L. 1989. The comparative behavioral ecology of hyaenas: the importance of diets and food dispersion. En: *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution* (Ed. J.L. Gittleman). Chapman y Hall. 125-142.
- Mills, M.G.L. 1990. *Kalahari Hyenas: Comparative Behavioral Ecology of Two Species*. Unwin Hyman, London. 298 pp.
- Mills, M.G.L. y Hofer, H. 1998. *Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Hyaena Specialist Group. IUCN. 154 pp.
- Mussi, M. y Palombo, M.R. 2001. Human/carnivore interaction in the Middle Pleistocene of Lantium (Central Italy): an open question. En: *The World of Elephants, Proceedings of the 1st International Congress* (Eds. G. Cavaretta, P. Giola, M. Mussi y M.R. Palombo), 67-75
- Mutter, R.J., Berger, L.R. y Schmidt, P. 2001. New evidence of the giant hyaena, *Pachycrocuta brevirostris* (Carnivora, Hyaenidae), from the Gladysvale Cave Deposit (Plio-Pleistocene, John Nash Nature Reserve, Gauteng, South Africa). *Palaeontologia Africana*, 37, 103-113.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Vols. I y II. Johns Hopkins University Press.
- Owens, D.D. y Owens, M.J. 1979. Communal denning and clan association in brown hyaenas (*Hyaena brunnea* Thunberg) of the central Kalahari Desert. *African Journal of Ecology*, 17, 35-44.
- Ozansoy, F. 1965. Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Memoires de la Société Géologique de France*, 102, 1-92.
- Palmqvist, P. y Arribas, A. 2001. Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology*, 27 (3), 512-530.
- Pei, W.C. 1934. On the Carnivora from locality 1 of Choukoutien. *Palaeontologica Sinica*, 8 (1), 166 pp.
- Petronio, C. y Sardella, R. 1997. Remarks on the biochronology of the mammal fauna from Ponte Galeria (Rome, Italy). *Geitalia*, 1(2), 258-260.
- Pocock, R.I. 1934. The races of the striped and brown hyaenas. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 104, 799-825.
- Pohle, H. 1928. Die raubtiere von Oldoway. Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition 1913. *Neue Folge Hefte*, 3, 45-54.

- Pons-Moyà, J. 1987. Los carnívoros (Mammalia) de Venta Micena (Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, mem. esp. 1, 109-128.
- Pons-Moyà, J. y Moyà-Solà, S. 1978. La fauna de Carnívoros del Pleistoceno medio (Mindel) de la cueva Victoria (Cartagena, España). *Acta Geológica Hispánica*, 13, 54-58.
- Randall, R.M. 1981. Fossil Hyaenidae from the Makapansgat limeworks deposit, South Africa. *Palaeontologia Africana*, 24, 75-85.
- Ruiter, D. J. de. 2003. Revised faunal lists for Members 1-3 of Swartkrans, South Africa. *Annals of the Transvaal Museum*, 40, 29-41.
- Schaefer, H. 1969. Carnivores from the Pleistocene of Süssenborn, Germany. *Palaeontographica Abteilung A*, 3, 757-760.
- Schütt, G. 1972. Fossils mammals of Java. IV. Zur kenntnis der Pleistozänen hyaenen Javas. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B74, 261-288.
- Skinner, J.D. y Van Aarde, R.J. 1981. The distribution and ecology of the brown hyaena *Hyaena brunnea* and spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the central Namib Desert. *Madoqua*, 12 (4), 231-239.
- Skinner, J.D. y Van Aarde, R.J. 1991. Bone collecting by brown hyaenas *Hyaena brunnea* in the central Namib Desert, Namibia. *Journal of Archaeological Science*, 18, 513-523.
- Skinner, J.D., Van Aarde, R.J. y Goss, R. 1995. Behavioural ecology of brown hyaenas *Hyaena brunnea* in the central Namib desert. *Journal of Zoology*, 237, 123-131.
- Soto, E. y Morales, J. 1985. Grandes mamíferos del yacimiento Villafraquiense de Casablanca-1, Almenara (Castellón). *Estudios Geológicos*, 41, 243-249.
- Teilhard de Chardin, P. y Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19, 3-134.
- Thenius, E. 1966. Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 31, 293-300.
- Thunberg, C.P. 1820. Beskrifning och teckning pa etr nytt species, *Hyaena brunnea*. *Kongliga Vetenskapsakademiens Handlingar för år 1820*, 59-65.
- Turner, A. 1984. The interpretation of variation in fossil specimens of spotted hyaena (*Crocuta crocuta* Erleben, 1777) from Sterkfontein Valley sites (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 33 (27), 399-418.
- Turner, A. 1986. Miscellaneous Carnivore remains from Plio-Pleistocene deposits in the Sterkfontein valley (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (8), 203-226.
- Turner, A. 1987. New fossil carnivore remains from the Sterkfontein hominid site (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (15), 319-347.
- Turner, A. 1988. On the claimed occurrence of the hyaenid genus *Hyaenictis* Gaudry at Swartkrans (Mammalia, Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (21), 523-533.
- Turner, A. 1990. The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa. *Geobios*, 23 (3), 349-368.
- Turner, A. 2001. Remains of *Pachycrocuta brevirostris* (Carnivora, Hyaenidae) from the Lower Pleistocene site of Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, 2. (Ed. R.D. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 673-690.
- Turner, A. y Antón, M. 1996. The giant hyaena *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Geobios*, 29, 455-468.
- Viret, J. 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 4, 200 pp.
- Viseras, C., Soria, J.M., Durán, J.J., Pla, S., Garrido, G., García-García, F. y Arribas, A. 2006. A Large Mammals Site in a Meandering Fluvial Context (Fonelas P-1, Late Pliocene, Guadix Basin, Spain). Sedimentological keys for its palaeoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 242, 139-168.

- Vos, J. de, Leinders, J.J.M., y Hussain, S.T. 1987. A historical review of the Siwalik Hyaenidae (Mammalia, Carnivora) and description of two new finds from Upper Siwalik of Pakistan. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B*, 90, 333-369.
- Werdelin, L. 1999. *Pachycrocuta* (hyaenids) from the Pliocene of east Africa. *Paläontologische Zeitschrift*, 73 (1/2), 157-165.
- Werdelin, L. 2003. Carnivora from Kanapoi Hominid Site, Turkana Basin, Northern Kenya. En: *Geology and Vertebrate Paleontology of the Early Pliocene Site of Kanapoi, Northern Kenya* (Eds. J.M. Harris y M.G. Leakey). Contributions in Science 498, 115-132.
- Werdelin, L. y Bathelme, J. 1997. Brown hyaena (*Parahyaena brunnea*) from the Pleistocene of Kenya. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17 (4), 758-761.
- Werdelin, L. y Lewis, M. 2000. Carnivora from the South Turkwel hominid site, Northern Kenya. *Journal of Paleontology*, 74 (6), 1173-1180.
- Werdelin, L. y Solounias, N. 1991. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*, 30, 104 pp.
- Werdelin, L. y Turner, A. 1996. The fossil and living Hyaenidae of Africa: present status. En: *Palaeoecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals: Tributes to the career of C.S. (Rufus) Churcher*. (Eds. K.M. Stewart y K.L. Seymour). Toronto University Press, 635-659.
- Wozencraft, W.C. 1989a. Phylogeny of the Recent Carnivora. En: *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution* (J.L. Gittleman). Cornell University Press, 495-535.
- Wozencraft, W.C. 1989b. Classification of the recent carnivora. En: *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution* (J.L. Gittleman). Cornell University Press, 569-593.