

EL REGISTRO DE *VULPES ALOPECOIDES* (FORSYTH-MAJOR, 1877), *CANIS ETRUSCUS* FORSYTH-MAJOR, 1877 Y *CANIS CF. FALCONERI* FORSYTH-MAJOR, 1877 (CANIDAE, CARNIVORA, MAMMALIA) EN FONELAS P-1 (CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

THE FOSSIL RECORD OF *VULPES ALOPECOIDES* (FORSYTH-MAJOR, 1877), *CANIS ETRUSCUS* FORSYTH-MAJOR, 1877 AND *CANIS CF. FALCONERI* FORSYTH-MAJOR, 1877 (CANIDAE, CARNIVORA, MAMMALIA) AT THE FONELAS P-1 SITE (GUADIX BASIN, GRANADA)

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. g.garrido@igme.es

RESUMEN

Se presentan los materiales fósiles, localizados en el yacimiento de Fonelas P-1 (zona MNQ18), de tres especies de cánidos previamente conocidos en Eurasia. Las tres especies son características del Plioceno superior y del tránsito Plioceno-Pleistoceno: un vulpino representado por *Vulpes alopecoides*, un cánido primitivo característico del Plioceno superior terminal (*Canis etruscus*) y un cánido de gran talla afín a la especie hipercarnívora *Canis falconeri*. Esta asociación de tres cánidos ha sido verificada previamente en los significativos afloramientos italianos del Valdarno superior. El yacimiento Fonelas P-1 contiene el registro más moderno conocido de *V. alopecoides* en la Península Ibérica, la única población verificada de *C. etruscus* en este ámbito geográfico y, probablemente, la cita más antigua en Iberia de *C. falconeri*.

PALABRAS CLAVE: *Vulpes alopecoides*, *Canis etruscus*, *Canis cf. falconeri*, Plioceno superior terminal, España.

ABSTRACT

This work reports fossil materials of three canid species, previously known for Eurasia, discovered at the Fonelas P-1 site (zone MNQ18). All three species are characteristic of the Upper Pliocene and the Pliocene-Pleistocene transition: a fox represented by *Vulpes alopecoides*, *Canis etruscus* (a primitive canid characteristic of the late Upper Pliocene), and a large canid similar to the hypercarnivorous species *Canis falconeri*. This same association of canids has been previously cited for the Upper Valdarno outcrops in Italy. The Fonelas P-1 site is home to the youngest record of *V. alopecoides* in the Iberian Peninsula, the territory's only verified population of *C. etruscus*, and probably its most ancient example of *C. falconeri*.

KEYWORDS: *Vulpes alopecoides*, *Canis etruscus*, *Canis* cf. *falconeri*, late Upper Pliocene, Spain.

INTRODUCCIÓN

Los fósiles de cánidos son relativamente frecuentes en el yacimiento Fonelas P-1 (zona MNQ18), siendo los carnívoros mejor representados hasta el momento tanto por número de restos como por número mínimo de individuos. Tal es así que se contaba con elementos fósiles recogidos en superficie recuperados de distintas torrenteras antes de la primera campaña de excavación paleontológica sistemática. En este trabajo se presentan y discuten los fósiles de cánidos, recuperados en Fonelas P-1 durante las campañas de 2001 y 2002, pertenecientes a vulpinos (*Vulpes alopecoides*) y, dentro de los representantes del género *Canis*, al "lobo" etrusco (*Canis etruscus*) y al posible ancestro del licaón (*Canis* cf. *falconeri*). En este yacimiento se han identificado distintos restos fósiles asignables a un nuevo taxón perteneciente a esta familia, materiales que son objeto de otro estudio independiente en esta monografía (ver Garrido y Arribas, 2008a).

REGISTRO DE *Vulpes alopecoides* (Forsyth-Major, 1877)

Los zorros del Plioceno superior y del límite Plioceno-Pleistoceno en Europa están representados por *Vulpes alopecoides*, la especie de menor tamaño conocida del género. El ejemplar tipo de *V. alopecoides* procede del yacimiento de Il Tasso, en el Valdarno superior italiano, donde se localizó un maxilar que conserva ambos molares, el cual fue identificado en 1877 por Forsyth Major como una nueva especie de cánido a la que nominó *Canis alopecoides*, sin incluir descripción alguna de dicho ejemplar. El primero en describir estos elementos fue Del Campana en 1913, quien incluye además parte del material que posteriormente ha sido atribuido a *Nyctereutes*. Finalmente, son Stehlin y Dubois (1933) quienes reclasifican estos materiales en el género *Vulpes*.

Sinonimias

- 1877. *Canis alopecoides* - Forsyth-Major
- 1913. *Canis alopecoides* - Del Campana (*pro parte*)
- 1933. *Vulpes alopecoides* - Stehlin y Dubois
- 1952. *Vulpes alopecoides* - Villalta
- 1954. *Vulpes alopecoides* - Viret
- 1964. *Vulpes alopecoides* - Crusafont-Pairó *et al.*
- 1977. *Vulpes alopecoides* - Kurtén y Crusafont
- 1992. *Vulpes alopecoides* - Koufos
- 1993. *Vulpes alopecoides* - Koufos
- 1993. *Vulpes alopecoides* - Symeonidis
- 1997. *Vulpes alopecoides* - Koufos y Kostopoulos
- 2003. *Vulpes alopecoides* - Radulescu *et al.*
- 2004a. *Vulpes* sp. cf. *Vulpes alopecoides* - Arribas *et al.*
- 2004. *Vulpes alopecoides* - Tsoukala y Bonifay
- 2005. *Vulpes alopecoides* - Jashashvili
- 2006. *Vulpes alopecoides* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

Villarroya (Villalta, 1952)

La Puebla de Valverde (Crusafont-Pairó *et al.*, 1964; Kurtén y Crusafont, 1977)

Saint Vallier (Viret, 1954)

La Pietris (Radulescu *et al.*, 2003)

? San Giacomo (*Vulpes* cf. *alopeoides*; Kotsakis, 1986)

Dafnero 1 (Koufos, 1993; Koufos y Kostopoulos, 1997)

Sesklo (Symeonidis, 1993)

Dmanisi (Jashashvili, 2005)

Il Tasso (Del Campana, 1913)

Ceyssaguet (Tsoukala y Bonifay, 2004)

? Pirro Nord (Cf. *Vulpes alopeoides*; De Giuli *et al.*, 1986)

Apollonia-1 (Koufos, 1992)

L'Inferno (Stehlin y Dubois, 1933)

Materiales

FP1-2002-1263.- Fragmento de hemimaxilar derecho con P⁴ incluido en su alvéolo correspondiente.

Número mínimo de individuos: 1 adulto.

Descripción

El único elemento registrado hasta el momento corresponde a un fragmento de maxilar derecho, el cual conserva la carnífera superior en su alvéolo (Fig. 1). Además, es posible observar los alvéolos del canino, P², P³ y M¹. En la cara externa del maxilar se abre un foramen infraorbitario pequeño y alargado dorso-ventralmente, el cual se sitúa sobre el contacto entre los alvéolos de P³ y P⁴ (Fig. 1A). El único elemento dentario conservado, la carnífera superior derecha (DMD: 11,56 mm, DBL: 5,39 mm), presenta un protocono muy agudo proyectado sobre el resto del diente hacia la zona mesial y muy bien individualizado del paracono por un valle en V recorrido por una arista cortante (Fig. 1B). El paracono es una cúspide alta y aguda, típica de los representantes de esta familia. El metacono forma una arista distal cortante bilobulada. Este diente presenta además un suave cíngulo mesial. Otro cíngulo bien desarrollado recorre lingualmente el metacono y parte del paracono hasta entrar en contacto con el protocono.

Discusión

La morfología de la carnífera superior presenta el patrón anatómico típico de la tribu Vulpini. La proyección mesial del protocono en relación al margen mesial del paracono, el pequeño tamaño que muestra el fósil y la secodoncia e individualización de las cúspides del elemento dentario conservado permiten determinar el género *Vulpes*, descartando la posibilidad de que se trate de un representante del género *Nyctereutes*, ya que en ocasiones estos géneros han sido confundidos (Del Campana, 1913). Por poner un ejemplo reciente, Jiménez *et al.* (1999; fig. 7) figuran un cráneo de cánido procedente de Villarroya (nº de inventario: 13839) que atribuyen a la especie *V. alopeoides*, un taxón identificado en este yacimiento por Villalta en 1952. Los caracteres anatómicos observados en la lámina que presentan los autores son afines al género *Nyctereutes*, tales como un neurocráneo corto, una cresta sagital muy pronunciada, unos arcos zigomáticos de contorno subtriangular, unos procesos zigomáticos del frontal

lateralmente muy proyectados y unos molares de superficie oclusal cuadrangular, donde el diámetro buco-lingual (DBL) es similar al diámetro mesio-distal (DMD). Por tanto, este ejemplar no será tenido en cuenta en este trabajo como representante de *Vulpes* ya que su determinación taxonómica es controvertida.

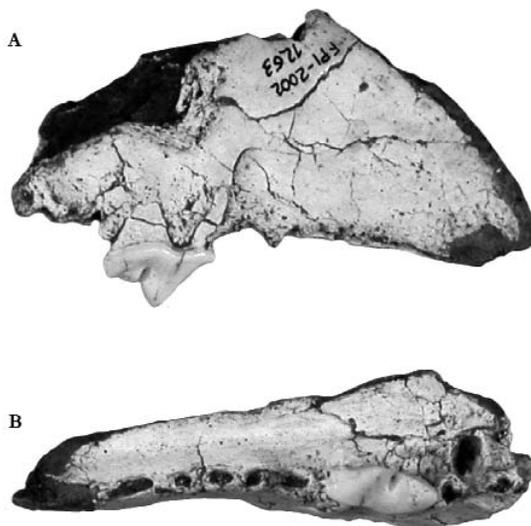


Figura 1. Hemimaxilar derecho de *Vulpes alopecoides* (FP1-2002-1263). **A:** Vista lateral; **B:** Vista ventral. Escala gráfica: 1 cm.

El carácter más evidente que permite descartar que el espécimen registrado en Fonelas P-1 pertenezca al género *Nyctereutes* es la forma general que presenta el hemimaxilar, ya que conserva la sutura mediana, lo que permite inferir una forma alargada típica de la región maxilofacial vulpina, mucho más ancha en *Nyctereutes*¹. Otro carácter que no deja lugar a dudas es el foramen infraorbitario, ya que en *Nyctereutes* presenta, a diferencia de FP1-2002-1263, un contorno circular, y se abre a mayor distancia de la serie dentaria de lo que se observa tanto en el fósil como en otros representantes del género *Vulpes*. Por otra parte, en *Nyctereutes procyonoides* el protocono de P⁴ no se proyecta mesialmente, es más bajo y se encuentra menos individualizado del paracono. El cingulo lingual, aunque presente, se encuentra menos desarrollado que en los vulpinos. La relación entre el DMD de P⁴ y el DMD de M¹ es netamente mayor en *Vulpes* que en *Nyctereutes*, tal como se observa en el espécimen fósil con los alvéolos correspondientes a las raíces labiales de M¹. Por último, cabe mencionar la forma que presenta M¹ en *Nyctereutes*, de DMD y DBL semejantes, mientras en *Vulpes* el DBL supera netamente el DMD, carácter que es posible observar en el espécimen fósil con los alvéolos conservados para M¹, los cuales permiten apreciar la existencia de un diente cuyo DBL fue mayor que su DMD.

¹ El material de Fonelas P-1 ha sido directamente comparado con un cráneo de la especie actual *Nyctereutes procyonoides*, procedente de la Colección de Anatomía Comparada del Museo Geominero (MGM-AC-6), y con especímenes fósiles figurados de *Nyctereutes megastoides* procedentes de Saint Vallier (Viret, 1954).

Pese a que la mayoría de los caracteres diagnósticos de la dentición superior de los vulpinos se concentran en las tuberculosas, ausentes de momento en el registro fósil de Fonelas P-1, con el material recuperado y los caracteres discutidos es posible identificar el género *Vulpes*. El vulpino registrado en Fonelas P-1 ha sido a su vez comparado con ejemplares actuales de *Vulpes vulpes* y *Alopex lagopus* (Colección personal), los cuales, además de mostrar un tamaño sustancialmente mayor que el espécimen fósil, presentan carnicerías superiores con protocono muy proyectado lingualmente en el primer caso, y una gran escotadura mesial entre paracono y protocono en el segundo.

Dentro de los vulpinos fósiles, la asignación específica del material de Fonelas P-1 a *Vulpes alopecoides* está fundamentada principalmente en caracteres biométricos, ya que el fragmento conservado no permite realizar una comparación anatómica resolutive con *Vulpes praeglacialis*, más aún cuando se ha constatado el gran polimorfismo existente en la dentición del género *Vulpes* (Szuma, 2002). La representación bivariante de las dimensiones del único elemento dentario conservado frente a las de otros vulpinos conocidos, tanto fósiles como actuales, indica la proximidad métrica entre el ejemplar de Fonelas P-1 y *Vulpes alopecoides* procedente de los yacimientos del Valdarno (L'Inferno), Villarroya, y Saint Vallier (Fig. 2). En esta representación se observa además que las dimensiones de la especie *V. praeglacialis* son mayores que aquellas tomadas en los especímenes identificados como *V. alopecoides* y que los elementos representados de la especie *V. vulpes* son a su vez netamente mayores que aquellos de las dos especies fósiles anteriores.

Conclusiones

Dado que los caracteres anatómicos observables en el único elemento conservado coinciden con aquellos presentes en el género *Vulpes* y presenta unas dimensiones afines a la especie villafranquiense *Vulpes alopecoides*, se identifica la presencia de esta especie en Fonelas P-1, constituyendo la cita más moderna conocida de este taxón en la Península Ibérica.

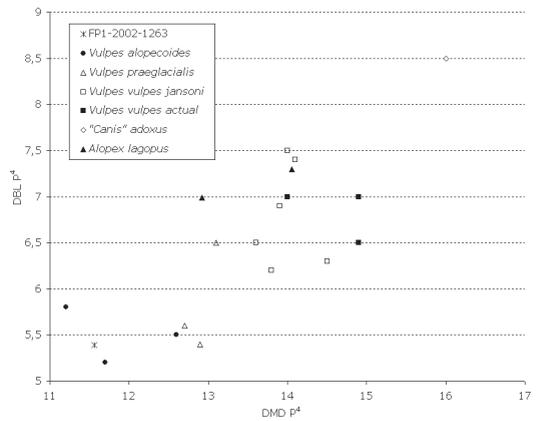


Figura 2. Representación de los diámetros mesio-distal (DMD) y buco-lingual (DBL) de la carnicería superior de *Vulpes alopecoides* procedente de Fonelas P-1 y algunos cánidos de pequeño tamaño.

Los datos métricos comparativos han sido obtenidos de ejemplares procedentes de las colecciones del Museo Geominero [*Alopex lagopus*] y de Villalta (1952), Bonifay (1971), Martín (1973), Koufos (1987, 1993) y Rook (1993).

REGISTRO DE *Canis etruscus* Forsyth-Major, 1877

El cánido del Plioceno superior y tránsito Plioceno-Pleistoceno - *Canis etruscus* - presenta un registro fósil bien conocido en el Villafranquiense italiano, donde aparece gran cantidad de material en el yacimiento de Olivola y en varias localidades del Valdarno superior. Forsyth-Major (1877) es el primero en estudiar los fósiles registrados en estos yacimientos distinguiendo dos cánidos diferentes en tamaño, ambos pertenecientes al género *Canis*. La primera de ellas, de mayor tamaño, presentaba cúspides

accesorias posteriores (c.a.p.) en P_2 y P_3 y un ligero diastema aparecía separando los premolares, mientras la otra especie, de menor tamaño, carecía tanto de c.a.p. en dichos premolares como de diastema. Además, este autor menciona la existencia de formas de transición entre ambas especies.

Unos años más tarde, los cánidos del Valdarno son revisados por Del Campana (1913) quien, basándose principalmente en diferencias de tamaño y en las c.a.p. de los premolares inferiores, identifica cinco especies: *Canis etruscus*, con c.a.p. únicamente en P_4 ; *Canis olivolanus*, de menor tamaño que *C. etruscus* y con c.a.p. en P_3 y P_4 ; *Canis majori*, de talla ligeramente mayor que *C. etruscus* y con c.a.p. en P_2 , P_3 y P_4 ; *Canis arnensis*, de menor tamaño que las anteriores y *Canis falconeri*, con una talla superior a las demás.

En 1967 Torre vuelve a revisar estos mismos materiales y reconoce únicamente tres especies: una de tamaño medio, *C. etruscus* (en donde incluye a *C. majori* y *C. olivolanus*); otra de gran tamaño, *C. falconeri*; y una última especie de pequeño tamaño, con una posición intermedia entre lobos y chacales, *Canis arnensis*. Las sinonimias de *C. majori* y *C. olivolanus* con *C. etruscus* ya habían sido reconocidas anteriormente tanto por Teilhard de Chardin y Piveteau (1930) como por Stehlin (1932), aunque es Torre el primero en hacer mención a la elevada variabilidad existente en el desarrollo de c.a.p. en los premolares inferiores de los miembros del género *Canis*, tanto actuales como fósiles.

En 1971 M.F. Bonifay reduce las especies descritas por Del Campana a dos: *C. etruscus* (en donde incluye *C. majori*, *C. olivolanus* y *C. arnensis*) y *C. falconeri*. En nuestra opinión, los especímenes registrados en la cueva de L'Escaley y clasificados por Bonifay (1971) como *C. etruscus* no guardan relación con el cánido del tránsito Plioceno-Pleistoceno, y deberían ser reclasificados como *Canis mosbachensis*, el cual parece guardar una estrecha relación con el linaje de *Canis arnensis*.

El trabajo de Bonifay (1971) y la ausencia de una cuidadosa revisión taxonómica posterior del género, ha provocado que muchos de los cánidos del Pleistoceno inferior y medio hayan sido determinados como *C. etruscus* (Morales y Soria, 1979; Bonifay, 1986; Alcalá y Morales, 1989; Martínez-Navarro, 1991; Turner, 1992), *Canis etruscus mosbachensis* (Pons-Moyà, 1987; Agustí y Moyà-Solà, 1992) o *Canis lupus mosbachensis* (Haas, 1966; Kurtén y Poulianos, 1977; Lumley *et al.*, 1988; Tsoukala, 1989). Probablemente *C. etruscus* se extinguió a inicios del Cuaternario sin dejar descendencia conocida, y el lobo de Pleistoceno medio, *Canis mosbachensis*, derive de poblaciones de *Canis arnensis* que habitaron el continente europeo durante el Pleistoceno inferior. Por tanto, los registros posteriores a la transición Plioceno-Pleistoceno identificados en origen como *C. etruscus* deberían ser reclasificados.

Sinonimias

- 1877. *Canis etruscus* - Forsyth-Major
- 1880. *Canis cautleyi* - Bose
- 1913. *Canis etruscus* - Del Campana
- 1913. *Canis majori* - Del Campana
- 1913. *Canis olivolanus* - Del Campana
- 1914. *Canis etruscus* - Freudenberg
- 1917. *Canis olivolanus* - Del Campana
- ? 1924. *Canis chihliensis* - Zdansky
- 1924. *Canis olivolanus* - Del Campana
- 1924. *Canis etruscus* - Del Campana
- 1930. *Canis chihliensis palmidens* - Teilhard de Chardin y Piveteau
- 1967. *Canis etruscus* - Torre

1970. *Canis etruscus* - Beden y Guth
? 1974. *Canis etruscus* - Martí y Villalta
1979. *Canis etruscus* - Torre
1980. *Canis etruscus* - Borselli *et al.*
1986. *Canis etruscus* - De Giuli
1986. *Canis etruscus* - De Giuli y Masini
1989. *Canis etruscus* - Dzaparidze *et al.*
1990. *Canis etruscus* - Masini y Torre
1990. *Canis etruscus* - Radulesco y Samson
1992. *Canis etruscus* - Koufos
1993. *Canis etruscus* - Rook
1996. *Canis etruscus* - Vekua
1997. *Canis etruscus* - Koufos y Kostopoulos
1997. *Canis etruscus* - Spassov
1998. *Canis etruscus* - Spassov
2001. *Canis etruscus* - Arribas *et al.*
2002. *Canis etruscus* - Garrido
2002. *Canis etruscus* - Garrido y Arribas
2004. *Canis etruscus* - Mazza *et al.*
2004a. *Canis etruscus* - Arribas *et al.*
2004b. *Canis etruscus* - Arribas *et al.*
2006. *Canis etruscus* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

- ? Etouaires (Kurtén, 1963; *C. aff. etruscus*, Heintz *et al.*, 1974)
? Vialette (*C. aff. etruscus*; Heintz *et al.*, 1974)
Gerakarou (Koufos, 1992)
Vacchereccia (Del Campana, 1913; Torre, 1967; Rook, 1993)
Peccioli (Del Campana, 1913; Torre, 1967; Rook, 1993)
Olivola (Del Campana, 1913; Torre, 1967; Rook, 1993)
Matassino (Rook, 1993)
Slivnitsa (Spassov, 1997, 1998)
Dmanisi (Dzaparidze *et al.*, 1989; Vekua, 1996)
Fonelas SCC-1 (Arribas *et al.*, 2004a)
Blassac (Beden y Guth, 1970)
Fíntina Alortitei y La Seci (Radulesco y Samson, 1990)
Poggio Rosso (Mazza *et al.*, 2004)
Tasso (Rook, 1993)
Casa Frata (Borselli *et al.*, 1980 ; De Giuli y Masini, 1986)
Selvella (De Giuli, 1986)
Erpfingen (Lehmann, 1957; Torre, 1967)
Apollonia-1 (Koufos y Kostopoulos, 1997)
? Bagur (Martí y Villalta, 1974)

Montecarlo (Torre, 1967; Rook, 1993)
 Ostine (Del Campana, 1913; Torre, 1967; Rook, 1993)
 Le Ville (Torre, 1967; Rook, 1993)
 L'Inferno (Torre, 1967; Rook, 1993)

NOTA: *Canis etruscus* ha sido además citado en los yacimientos de Venta Micena (Moyà-Solà *et al.*, 1981; Agustí *et al.*, 1985; Pons-Moyà, 1987), Cueva Victoria (Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1978), L'Escale (Bonifay, 1971), Huéscar-1 (Alcalá y Morales, 1989; Sesé *et al.*, 2001) y Cúllar de Baza-1 (Alcalá y Morales, 1989; Sesé *et al.*, 2001). Estos materiales son identificados por Rook (1993) como *Canis* aff. *arnensis*. Probablemente, registros como los de Venta Micena o Cueva Victoria representen las primeras poblaciones conocidas de *Canis mosbachensis*, ya que las poblaciones verdaderas de *C. etruscus* parecen haberse extinguido a inicios del Cuaternario.

Materiales

- FP1-2002-1100.- Esplacnocráneo con serie dentaria derecha completa y I¹-I³, P²-P⁴ y M¹ izquierdos.
- FP1-2001-0849.- Fragmento de cráneo con P⁴ derecho.
- FP1-2001-0481.- Fragmento de cráneo con metacono de P⁴ y M¹ derechos.
- FP1-2001-0752.- Canino superior derecho.
- FP1-2001-0496.- I³ derecho.
- FP1-2001-0495.- P¹ derecho.
- FP1-2001-0474.- P² derecho.
- FP1-2001-0044.- M¹ izquierdo.
- FP1-2001-0068.- Hemimandíbula derecha con I₂-I₃, C, P₁-M₂.
- FP1-2001-0266.- Húmero derecho.
- FP1-2001-0576.- Fragmento distal de húmero izquierdo.
- FP1-2001-0933.- Fragmento proximal de radio izquierdo.
- FP1-2002-1526.- Fragmento proximal de radio derecho.
- FP1-2001-0562.- Fragmento distal de fémur, patella y fragmento proximal de tibia en conexión anatómica.
- FP1-2001-0734.- Tibia derecha.
- FP1-2002-1300.- Navicular derecho.
- FP1-2001-0741.- Conjunto de Mt II, III, IV y V y parte del acrópodo posterior izquierdo.

Número mínimo de individuos: 3 adultos (Fragmentos de cráneo).

Descripción

Los fragmentos de cráneo conservados se encuentran, en general, algo deteriorados para su descripción, tanto por las abundantes marcas de mordisqueo de carnívoros carroñeros como por la fuerte compresión fosildiagenética que presentan (Figs. 3-5). En el ejemplar FP1-2002-1100 es posible apreciar una región maxilofacial alargada y estrecha, un margen orbital anterior a la altura del metacono de P⁴ y un forámen infraorbitario a la altura de la raíz posterior de P³ (Fig. 3). En el espécimen FP1-2001-0849 se observa una fuerte cresta sagital y crestas frontales prominentes (Fig. 4A). No se incluyen dimensiones de los fragmentos de cráneo registrados debido al alto grado de compresión y fragmentación que presentan los fósiles.

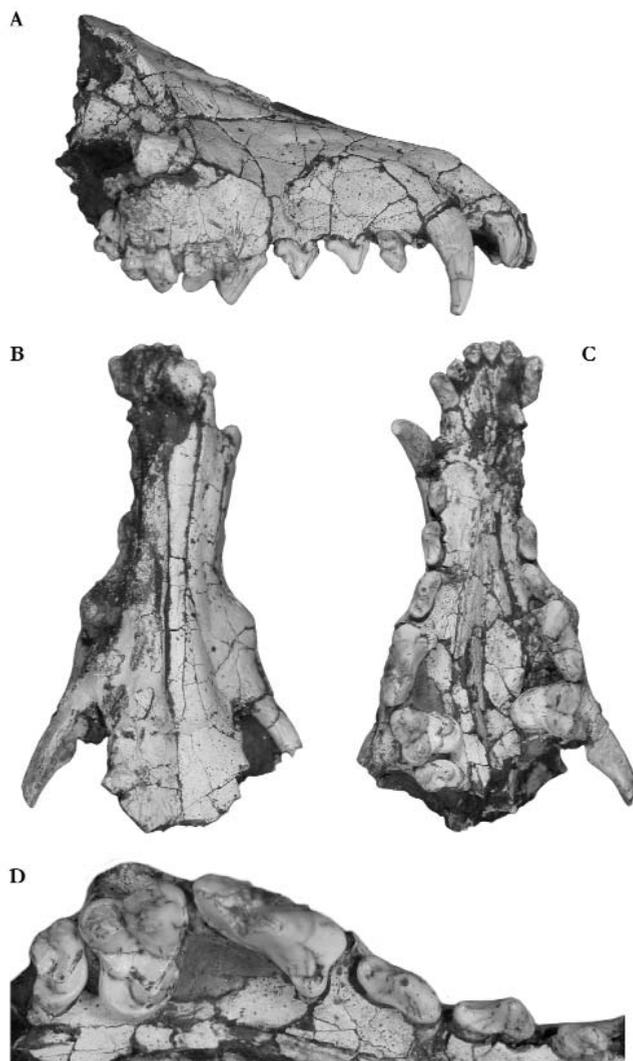


Figura 3. Esplacnocráneo de *Canis etruscus* (FP1-2002-1100). **A:** vista lateral; **B:** vista sagital; **C:** vista ventral; **D:** detalle de la serie yugal derecha. Escala gráfica para A, B y C: 2 cm. Escala gráfica para D: 1 cm.

La dentición superior (Tabla 1) muestra los caracteres típicos observables en el género *Canis*, presentando I¹ e I² con un marcado dentículo lateral y un fuerte cíngulo lingual. I³ es un diente caniniforme, cuya corona aparece recorrida por dos aristas, situadas distal y mesio-lingualmente, y presenta un fuerte cíngulo basal que recorre las caras lingual y distal del diente. El canino superior se encuentra separado por un diastema del resto de elementos dentarios, siendo sustancialmente mayor aquel que lo distancia de I³ que el que aparece entre el canino y P¹ (8,49 frente a 6,55 mm en FP1-2002-1100). El canino es afilado, de corona curva, la cual se haya recorrida por dos aristas: una muy aguda distal y otra más suave situada

en posición mesio-lingual. Entre los premolares se observa un pequeño diastema, existente entre P¹ y P², P² y P³ y entre P³ y P⁴. Sin embargo no se observa diastema alguno entre P⁴ y M¹ o entre M¹ y M² (Fig. 3D).

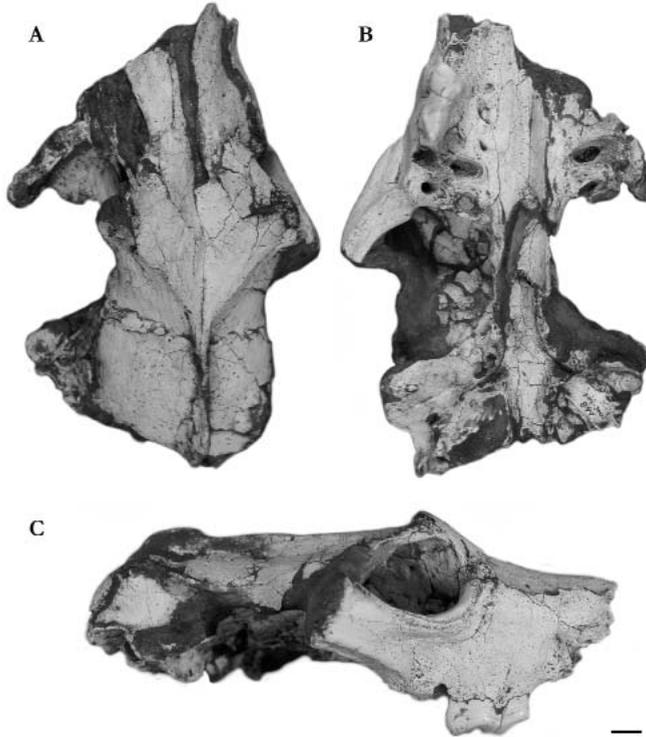


Figura 4. Fragmento de cráneo de *Canis etruscus* (FP1-2001-0849). **A:** vista sagital; **B:** vista ventral; **C:** vista lateral. Escala gráfica: 1 cm.

P¹ es un diente simple, unicuspidado, cuya corona se encuentra recorrida por una aguda arista distal y otra mucho más suave situada mesio-lingualmente, delimitada en su base por un grueso cíngulo lingual y distal que forma una pequeña plataforma. P² presenta un protocono alto y agudo provisto de una arista mesial que discurre hacia la zona lingual y una aguda arista distal que desciende suavemente hacia una pequeña plataforma distal en la que se observa un minúsculo dentículo. En la cara lingual de la base de la corona es posible apreciar un suave cíngulo. P³ muestra el mismo patrón general que P², aunque posee una c.a.p. bien desarrollada y la porción distal del cíngulo se encuentra elevada para formar una segunda cúspide distal. P⁴ presenta un paracono alto, unido mesio-lingualmente a un protocono bajo y agudo, poco individualizado del paracono. En vista oclusal el protocono no se proyecta mesialmente sobre el borde anterior del paracono. Existe una arista mesial aguda que recorre el margen anterior del paracono y se bifurca en su base para delimitar un cíngulo mesial. El protocono se encuentra a su vez recorrida por una arista aguda que se dirige hacia la arista mesial del paracono aunque no llega a fusionarse con la misma. El metacono se encuentra separado del paracono por una fuerte escotadura. Lingualmente, el metacono y la zona distal del paracono se encuentran recorridos por un cíngulo basal prominente.

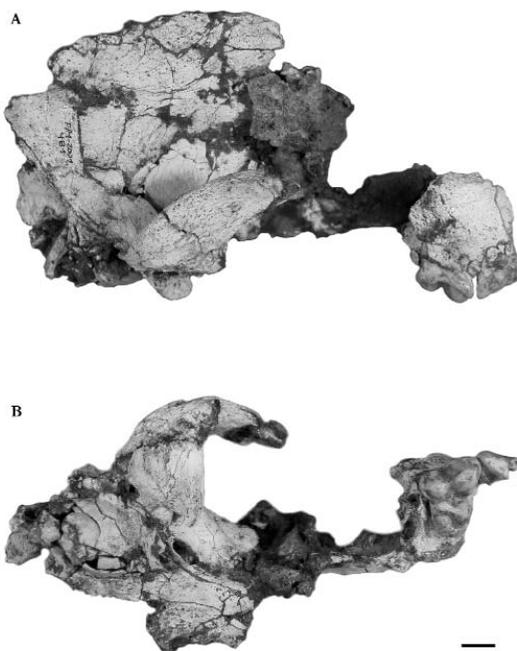


Figura 5. Fragmento de cráneo de *Canis etruscus* (FP1-2001-0481). **A:** vista lateral; **B:** vista ventral. Escala gráfica: 1 cm.

M¹ es un diente de contorno oclusal subtriangular, con una zona lingual ligeramente curvada hacia la región posterior. En el trigono se observa un paracono grande, de contorno romboidal, que destaca netamente en tamaño sobre el metacono, quedando entre ambos un valle en forma de V que se prolonga hacia las caras labial y lingual del diente. Este paracono se encuentra recorrido por tres aristas: una muy fuerte situada en posición mesio-labial que une esta cúspide con el cíngulo basal, el cual aparece elevado en el margen mesio-labial para formar un paracónulo bien visible; otra más suave en posición lingual, que se acentúa considerablemente en la base de la cúspide; y otra fuerte que discurre distalmente al paracono, uniendo la zona más elevada del mismo con el valle que lo separa del metacono. El metacono es una cúspide más baja, recorrida por dos pequeñas aristas, mesial y distal. El metacónulo es visible aunque está muy poco desarrollado. El protocono es una cúspide bien desarrollada que aparece unida por una cresta al cíngulo mesial que bordea el paracono, continuando con este último. Otra cresta aparece uniendo el protocono al entocono, la cual marca un valle poco profundo entre protocono y entocono y separa la gran depresión central del hipocono. El entocono es bien visible, aunque de menor tamaño que el protocono, y se encuentra recorrido por una fuerte cresta que mesialmente lo comunica con el protocono y distalmente lo conecta con la región distal del cíngulo basal que bordea el metacono. Delimitada por el cuerpo del paracono, metacono, protocono y entocono, queda una depresión central de contorno subcircular en la que se integra otra minúscula depresión elipsoidal. El talón está formado por una fuerte cresta curva separada del trigono por una depresión profunda de recorrido sinusoidal. Esta línea sinusoide forma un ángulo de unos 45° con el eje mesio-distal del diente. La cresta que recorre el talón se extiende desde el margen distal del entocono hasta el margen mesial del protocono. En la zona lingual esta cresta aparece

ligeramente replegada, dándole una forma convexa al borde lingual del diente. El hipocono aparece, en esta misma cresta, como una pequeña cúspide linguo-distal. El cingulo que recorre la región basal del diente es muy prominente en las caras labial, mesio-labial y labio-distal del diente, donde aparece bordeando la base del paracono y metacono. Como ya se comentó, este cingulo se eleva a la altura del paracono, donde forma una pequeña cúspide en posición mesio-labial (paracónulo). Es posible percibir otra pequeña elevación labio-distal, donde se observa un pequeño esbozo de metacónulo.

M² presenta un patrón de distribución de cúspides similar a M¹, aunque el talón se proyecta hacia la región distal más fuertemente que en M¹. El paracono es mayor que el metacono, el protocono se encuentra bien desarrollado. El entocono y el hipocono apenas son visibles, aunque la cresta lingual donde se alojaría el hipocono es muy prominente. La cara labial de este diente aparece recorrida en su base por un fuerte cingulo.

La hemimandíbula FP1-2001-0068 presenta los elementos dentarios I₂₋₃, C y P₁-M₂ en sus alvéolos correspondientes (Tabla 2). No conserva sin embargo M₃ aunque sí es posible observar el alvéolo para el mismo, el cual albergaría un tercer molar botoniforme y unirradiculado.

La rama horizontal muestra, en su cara lateral, un par de forámenes mentonianos de contorno circular situados hacia la mitad de la altura de esta rama (Fig. 6A). Ambos forámenes se encuentran separados entre sí por un espacio de 10 mm. El foramen situado mesialmente es de mayor tamaño y se abre bajo el límite entre P₁ y P₂. El segundo foramen, menor, se abre bajo la raíz anterior de P₃. La altura de la rama horizontal bajo P₄ y bajo M₂ es de 21,87 y 23,43 mm, respectivamente.

En cuanto a la rama ascendente, la apófisis angular es aguda y sobresale de la línea imaginaria trazada desde el cóndilo y perpendicular a la rama horizontal de la mandíbula. Esta apófisis presenta una arista longitudinal en su cara interna que recorre su parte media. La fosa pterigoidea contiene el foramen mandibular, del cual parte una arista hacia el cóndilo articular para la inserción del músculo pterigoideo (Fig. 6B). El cóndilo articular en vista caudal es oblicuo al resto de la mandíbula. La apófisis coronoides es relativamente estrecha y alta, presentando en su parte superior un reborde óseo bien visible.

En vista oclusal la implantación de los premolares es rectilínea, estando a su vez alineados con el eje principal de la mandíbula, mientras que M₁ y M₂ quedan levemente desplazados hacia el margen lingual

		FP1-2002-1100	FP1-2001-0849	FP1-2001-0481	FP1-2001-0496	FP1-2001-0752	FP1-2001-0495	FP1-2001-0474	FP1-2001-0044
I ³	DMD	7,12	-	-	6,99	-	-	-	-
	DBL	5,93	-	-	5,37	-	-	-	-
C/	DMD	9,83	-	-	-	9,84	-	-	-
	DBL	6,32	-	-	-	6,38	-	-	-
P ¹	DMD	6,8	-	-	-	-	6,16	-	-
	DBL	4,13	-	-	-	-	4,43	-	-
P ²	DMD	11,02	-	-	-	-	-	10,9	-
	DBL	4,58	-	-	-	-	-	4,49	-
P ³	DMD	12,53	-	-	-	-	-	-	-
	DBL	5,06	-	-	-	-	-	-	-
P ⁴	DMD	21,72	20,61	-	-	-	-	-	-
	DBL	10,52	10,13	-	-	-	-	-	-
M ¹	DMD	14,41	-	14,28	-	-	-	-	14,00
	DBL	17,11	-	16,67	-	-	-	-	17,10
M ²	DMD	8,28	-	-	-	-	-	-	-
	DBL	10,33	-	-	-	-	-	-	-
serie premolar	DMD	57,62	-	-	-	-	-	-	-
serie molar	DMD	22,99	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 1. Dimensiones (en mm) de la dentición superior de *Canis etruscus*.

(Fig. 6C). P_4 y M_1 están ligeramente solapados, encontrándose P_4 en posición más labial. No se observa diastema alguno entre los premolares.

A continuación se describen de forma individual las piezas dentarias implantadas en la mandíbula (Fig. 6). Los incisivos presentan un denticulo externo (mayor en I_3) y un marcado cingulo lingual. El canino es relativamente grácil, presenta dos aristas que ocupan una posición mesial y linguo-distal, respectivamente, siendo esta última la más prominente. Se observa además un cingulo lingual estrecho. Entre el canino y P_1 aparece un diastema de 5,9 mm.

P_1 es un diente pequeño, unicuspidado, de contorno oclusal circular, con un pequeño cingulo linguo-distal y una suave arista en posición distal. El resto de los premolares presentan contornos oclusales más o menos elípticos. P_2 se encuentra en contacto directo con los premolares adyacentes, presentando una corona alta formada por el protocónido provista de dos aristas en posición mesial y distal respectivamente, paralelas al eje longitudinal de la mandíbula. En este diente se observa además

un cingulo bien desarrollado que recorre las caras linguo-distal y distal de la base del diente. P_3 presenta a su vez un protocónido alto y agudo, provisto de aristas bien desarrolladas en posición mesial y distal. Este diente muestra además una pequeña cúspide accesoria posterior (c.a.p.) poco individualizada del protocónido aunque bien visible. El cingulo distal se encuentra mucho más proyectado que en P_2 , formando una pequeña plataforma horizontal ligeramente elevada en su punto medio. P_4 es un diente robusto, con protocónido provisto de aristas bien desarrolladas situadas mesial y distalmente, y una c.a.p. prominente y más individualizada del protocónido que en P_3 . El cingulo distal es a su vez muy prominente, recurvándose hacia el ápice para formar un denticulo cortante. En vista oclusal se observa además que este diente queda ligeramente superpuesto a M_1 por la cara labial.

M_1 es un diente robusto de grandes dimensiones, con un contorno oclusal subrectangular. El trigónido presenta un paracónido provisto de una arista mesial muy débil y unido al protocónido por una cresta afilada. Entre ambos queda un valle que termina en una pequeña cavidad lingual redondeada. La altura del paracónido no sobrepasa netamente la altura del protocónido de P_4 . El protocónido de la carniceira forma una cúspide alta y muy robusta, con una cresta mesial aguda y otra linguo-distal más débil que lo une al metacónido, quedando entre ambos un valle en forma de V. El metacónido se encuentra bien desarrollado y ligeramente proyectado hacia la cara lingual. Presenta, en vista lingual, una forma triangular, y aparece en su margen oclusal bien individualizado del protocónido. El metacónido queda unido al talónido por una suave arista distal situada en el margen lingual del diente. En el talónido, el hipocónido forma una cúspide bien desarrollada y presenta un contorno oclusal romboédrico marcado por tres aristas: una mesial, que termina en la depresión que separa el trigónido del talónido; otra lingual, que

		FP1-2001-0068
I_C	DMD	9,66
	DBL	6,48
P_1	DMD	4,90
	DBL	3,96
P_2	DMD	10,48
	DBL	5,20
P_3	DMD	12,03
	DBL	5,83
P_4	DMD	13,95
	DBL	6,63
M_1	DMD	23,99
	DBL	9,97
	DMD trigónido	17,03
M_2	DMD	9,89
	DBL	7,33
Serie premolar	DMD	41,95
Serie molar	DMD	~37,89

Tabla 2. Dimensiones (en mm) de la dentición inferior de *Canis etruscus*.

lo une al entocónido dejando un valle en forma de V abierta entre ambos; y otra distal que lo conecta con el hipoconúlido. El entocónido se encuentra menos desarrollado que el hipocónido y queda unido con éste mediante una arista labial. En el margen mesial del entocónido aparece otra pequeña cúspide lingual asociada a la base del entocónido.

M₂ se encuentra ligeramente separado de M₁ debido a una fractura fosildiagenética de la rama horizontal de la mandíbula. El trigónido presenta un paracónido y un protocónido de dimensiones similares, ambos bien desarrollados y unidos entre sí por una arista aguda, quedando un valle en V entre

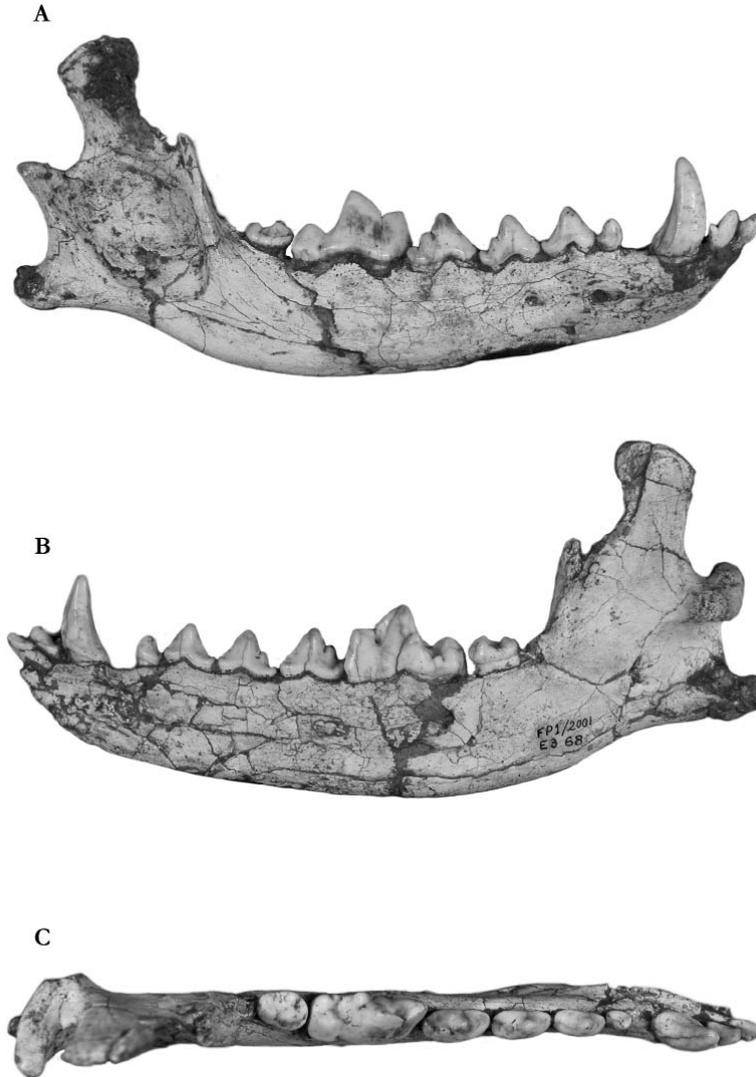


Figura 6. Hemimandíbula derecha de *Canis etruscus* (FP1-2001-0068). **A:** vista labial; **B:** vista lingual; **C:** vista oclusal. Escala gráfica: 1 cm.

las dos cúspides. El metaconídeo está reducido a un pequeño lóbulo de esmalte apenas visible. El talónido presenta un hipocónido ligeramente más desarrollado que el entocónido. Entre el talónido y el trigónido queda una depresión de contorno romboidal. En la cara labial del diente se observa un cíngulo muy desarrollado, sobre todo en el margen labial que rodea el trigónido. M₃ no se ha conservado.

El esqueleto postcraneal identificado (Tabla 3) muestra el patrón anatómico típico de los representantes fósiles y actuales del género *Canis* (Fig. 7), y no presenta caracteres diagnósticos específicos que permitan realizar una discusión taxonómica concluyente, por lo que no serán descritos en detalle en este trabajo.

	TIBIA FP1-2001-0734	HÚMERO FP1-2001-0266	RADIO FP1-2001-0933	RADIO FP1-2002-1526
Longitud total	164	147	-	-
DT proximal	28,28	-	16,12	16,94
DAP proximal	22,86	-	10,63	11,29
DT distal	21,42	-	-	-
DAP distal	13,48	-	-	-

Tabla 3. Dimensiones (en mm) de algunos elementos del esqueleto postcraneal de *Canis etruscus*.

Discusión

La presencia del género *Canis* en Fonelas P-1 queda evidenciada por el registro de elementos tales como fragmentos de cráneo pertenecientes a un carnívoro de talla media, con una fuerte cresta sagital, una región maxilofacial alargada y una fórmula dentaria 3-1-4-2/3-1-4-3, con elementos dentarios característicos de este género.

Es importante destacar en este punto la gran homogeneidad morfológica que muestra el esqueleto postcraneal de los representantes del género *Canis*, lo cual exige elaborar una discusión basada principalmente en caracteres presentes en la dentición.

Por otra parte, la enorme similitud observada en la dentición de los representantes de este género, tanto fósiles como actuales, junto con la gran variabilidad observada en ciertos caracteres que han sido utilizados históricamente para establecer diferencias entre una y otra especie (véase presencia/ausencia de c.a.p. en premolares, Del Campana, 1913; Torre, 1967), han conducido desde tiempos históricos a la elaboración de diagnósticos específicos muy imprecisos, cuyos caracteres anatómicos apenas permiten distinguir un taxón de otro. El criterio más consistente a la hora de identificar un representante extinto de este género ha sido, principalmente, aquel fundamentado en caracteres métricos, ya sea directamente o en función de índices cráneo-dentales. Por tanto, aunque a continuación se citan ciertos caracteres morfológicos afines a otros especímenes europeos de la especie *C. etruscus*, y permiten distinguir la misma de otras especies coetáneas, la identificación de este taxón en Fonelas P-1 se encuentra validada por variables biométricas.

Los caracteres anatómicos que permiten identificar la especie *Canis etruscus* en Fonelas P-1 son los siguientes²:

² Los fósiles de *Canis etruscus* presentados en este trabajo han sido comparados con los especímenes figurados por Del Campana (1913), Torre (1967), Bonifay (1971), Pons-Moyà (1987), Koufos (1992), Vekua (1996), Koufos y Kostopoulos (1997) y con ejemplares actuales de las especies *Canis lupus* (MGM-AC-9), *Canis latrans* (MGM-AC-8), *Canis mesomelas* (MGM-AC-16), *Canis adustus* (MGM-AC-17), *Cuon alpinus* (MGM-AC-11) y *Lycaon pictus* (MGM-AC-10) procedentes de la Colección de Anatomía Comparada del Museo Geominero.

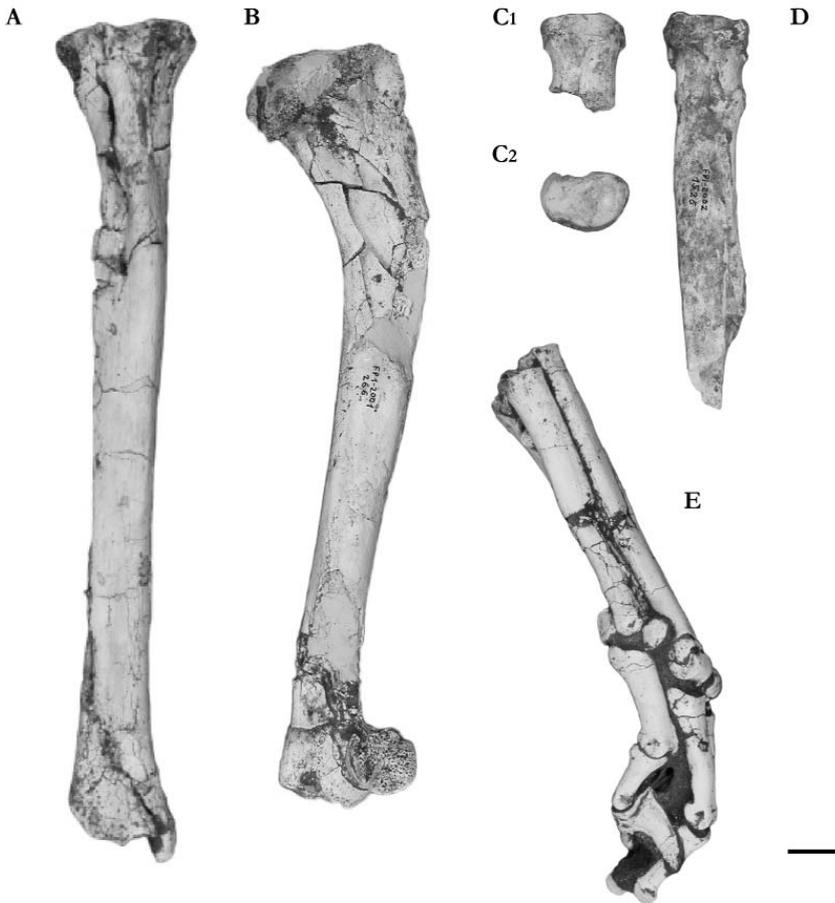


Figura 7. Elementos del esqueleto postcraneal de *Canis etruscus*. **A:** tibia derecha (FP1-2001-0734); **B:** húmero derecho (FP1-2001-0266); **C:** fragmento proximal de radio izquierdo (FP1-2001-0933) (**C₁:** vista dorsal; **C₂:** vista proximal); **D:** Fragmento proximal de radio derecho (FP1-2002-1526); **E:** Metatarsianos y parte del acrópodo posterior izquierdo (FP1-2001-0741). Escala gráfica: 1 cm.

P² y P³ de tamaño similar, comprimidos lateralmente, con c.a.p. ausente en P² y presente en P³. Carnicera superior con protocono desarrollado y bien individualizado. Molares superiores con un cíngulo labial muy desarrollado y una fuerte torsión hacia la región distal. M¹ con un paracono de mayor tamaño que el metacono; protocono robusto; entocono reducido; hipocono muy replegado y dirigido hacia la parte posterior del diente formando una cúspide de pequeño tamaño; indicios de parastilo y metastilo. M² con un paracono mayor que el metacono, aunque la desproporción entre ambas cúspides es menor que en M¹; el hipocono se encuentra tan elevado como el protocono; margen distal cóncavo. Cabe mencionar en este punto que la presencia de diastema entre los premolares superiores es común entre los representantes del género *Canis*, observándose en *C. etruscus* procedente de Olivola (Torre, 1967), Apollonia-1 (Koufos y Kostopoulos, 1997) y Dmanisi (Vekua, 1996); *Canis mosbachensis* de Untermassfeld (Sotnikova, 2001) y

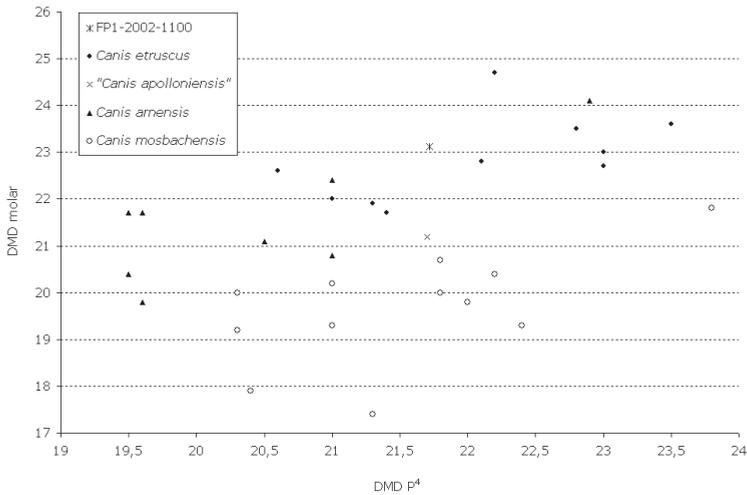


Figura 8. Representación bivalente del diámetro mesio-distal (DMD) de la carnecera superior frente a la longitud de la serie molar superior en diferentes especies de cánidos fósiles de talla media. Datos tomados de tabla 1, Koufos (1987), Rook (1993), Vekua (1996) y Koufos y Kostopoulos (1997). Los ejemplares representados de *Canis etruscus* proceden de Olivola, Valdarno superior, Apollonia-1 y Dmanis; "*Canis apolloniensis*" de Apollonia-1; *Canis amensis* de Gerakarou, Il Tasso, Bucine y Valdarno superior; y *Canis mosbachensis* de L'Escale.

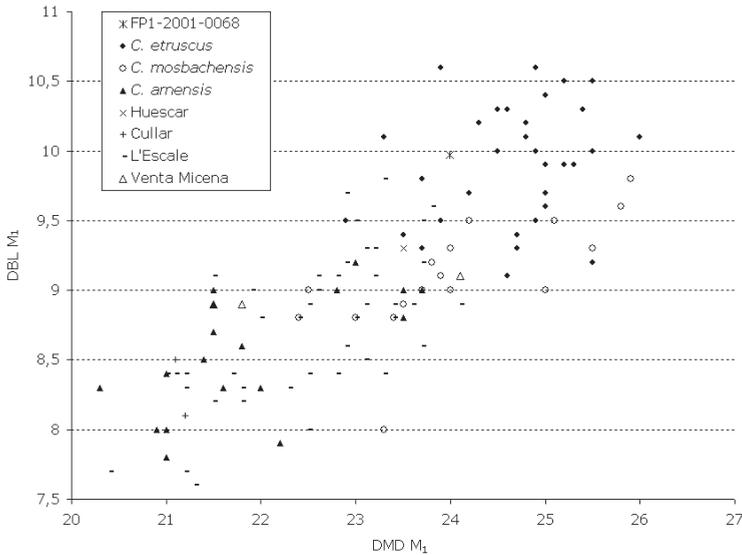


Figura 9. Representación bivalente del diámetro mesio-distal (DMD) frente al diámetro buco-lingual (DBL) de la carnecera inferior en diferentes representantes del género *Canis*. Datos tomados de tabla 2, Koufos (1992), Martínez-Navarro (1992), Rook (1993), Koufos y Kostopoulos (1997) y Sotnikova (2001). Los ejemplares representados de *Canis etruscus* proceden de los yacimientos de Peccioli, Olivola, Matassino, Ostine, Le Ville, L'Inferno, Casa Frata, Valdarno superior, Selvella y Gerakarou; los datos de *Canis mosbachensis* proceden de Untermaassfeld; y aquellos representados para *Canis amensis* proceden de Il Tasso, Sainzelles, Gerakarou y Valdarno superior. Los especímenes procedentes de Venta Micena, Huéscar, Cullar de Baza y L'Escale, identificados anteriormente como *C. etruscus* o *C. aff. amensis* son considerados en este trabajo representantes de la especie *C. mosbachensis*.

en las especies actuales *Canis lupus*, *Canis latrans*, *Canis mesomelas*, *Canis adustus* y *Canis simensis*. No obstante, se han examinado especímenes de *C. lupus* que carecen de dicho diastema entre P²-P³ y P³-P⁴, por lo que podría ser un carácter bastante variable.

En cuanto a la dentición inferior, los caracteres que aproximan estos materiales a *C. etruscus* son: P₂ con protocónido alto y agudo, desprovisto de c.a.p. P₃ con c.a.p. bien visible. P₄ robusto, con una c.a.p. muy desarrollada y un cóngulo distal replegado hacia la superficie oclusal para formar un segundo denticulo distal, el cual se superpone a la carnífera. La presencia de un M₁ con metacónido robusto e individualizado del protocónido ha sido observada en los ejemplares de *C. etruscus* procedentes del Valdarno, encontrándose menos desarrollado e individualizado en ejemplares del género procedentes de yacimientos más modernos (Cueva Victoria, Venta Micena, L'Escale), los cuales fueron en algún momento clasificados como *C. etruscus* e identificados en este trabajo como *C. mosbachensis*. Por tanto, tras esta revisión se concluye que la especie del Plioceno superior terminal, *Canis etruscus*, se caracteriza por la presencia de un metacónido en M₁ robusto y muy individualizado. Por otra parte, el hipocónido domina claramente sobre el entocónido. M₂ muestra un protocónido y un metacónido prácticamente alineados, un hipocónido situado labio-distalmente y un entocónido linguo-distal. M₃ presente y unirradiculado.

Existen además una serie de caracteres afines a otros ejemplares descritos de *C. etruscus* los cuales han de ser tomados con cierta cautela debido a la variabilidad observada en otras especies del género, tales como la ausencia de diastema entre los premolares inferiores, la ausencia de c.a.p. en P₂ o la presencia de c.a.p. en P₃, caracteres que, según algunas diagnósis examinadas, permitirían discriminar entre *C. arnensis*, *C. apolloniensis* y *C. etruscus* (ver Koufos y Kostopoulos, 1997). Como ya se avanzó previamente, la elevada variabilidad existente en el desarrollo de c.a.p. de los premolares, tanto superiores como inferiores, en los representantes descritos de *Canis etruscus* (Torre, 1967; Pons-Moyà, 1987), conlleva a considerar el valor de estos caracteres con mucha precaución.

Por otra parte, el esqueleto postcraneal registrado en Fonelas P-1 presenta caracteres atribuibles a un cánido de talla media perteneciente al género *Canis* y, aunque no muestra caracteres diagnósticos específicos que permitan atribuirlo a una especie concreta, es clasificado como *Canis etruscus* por su tamaño (Tabla 3).

La gran mayoría de las identificaciones de *C. etruscus* en el registro fósil se encuentran basadas en caracteres métricos dentarios, tal como se observa en Torre (1967), Bonifay (1971), Koufos (1992), Rook (1993), Vekua (1996) y Koufos y Kostopoulos (1997), entre otros.

En cuanto al material registrado en Fonelas P-1, a primera vista se constata la presencia de un cánido de talla media (Tablas 1 y 2), algo mayor que un coyote actual (*Canis latrans*) y bastante menor que un lobo (*Canis lupus*). En las figuras 8 y 9 es posible apreciar la afinidad métrica entre el cánido de talla media registrado en Fonelas P-1 y *Canis etruscus*, tanto en la dentición superior como en la inferior.

Conclusiones

Tanto las características morfológicas como las variables métricas analizadas, sugieren que el material anteriormente descrito procedente de Fonelas P-1 corresponde a típicos representantes del género *Canis* atribuibles a la especie *Canis etruscus* (Garrido, 2002, 2006; Garrido y Arribas, 2002).

Como se ha expuesto anteriormente (Garrido y Arribas, 2008b), durante el Mioceno superior y el Plioceno inferior existen dos citas en Europa del género que presentan ciertas dudas en cuanto a su posición sistemática. Estas citas corresponden a las especies "*Canis*" *cipio* y "*Canis*" *michauxi* de la Península Ibérica y Francia, respectivamente. Ambos taxones están fundamentados en un material

extremadamente escaso, por lo que de momento no serán incluidas como representantes primitivos del género ya que se ciernen dudas sobre si pertenecen o no al mismo. De confirmarse su posición sistemática incluyéndose definitivamente en el género *Canis*, supondría la existencia de un hiato en el registro de este género desde el final del Mioceno (Turoliense) - Plioceno basal hasta finales del Plioceno, momento en el cual se produce la llegada a Europa de *Canis arnensis* (sin. *Canis senezensis*) y *Canis etruscus*. Si "*Canis*" *cipio* y "*Canis*" *michauxi* no se tienen en consideración como pertenecientes al género *Canis*, el representante europeo más antiguo registrado correspondería entonces al espécimen de *Canis*, procedente del yacimiento francés de Senèze, de unos 2 Ma de antigüedad. Este espécimen (nominado inicialmente como *Canis senezensis*) no difiere sustancialmente de la especie descrita en Italia, *Canis arnensis*, por lo que se ha planteado su sinonimia (Garrido, 2002, 2006; Garrido y Arribas, 2002). La determinación de *Canis arnensis* en Senèze adelantaría la llegada al continente europeo de dicha especie, cifrada hasta la actualidad en - 1,7 Ma en el yacimiento italiano de Il Tasso. Diversos autores han relacionado estos pequeños cánidos con *Canis lepophagus* (Kurtén y Anderson, 1980; Rook, 1993), un antepasado del coyote actual registrado en el continente americano. Estas dos especies (*C. lepophagus* y *C. arnensis*) probablemente representarían los extremos de una única población holártica de coyotes primitivos.

El linaje de *Canis etruscus* parece tener su centro de dispersión en el continente americano, desde el cual se desplazaría hacia Eurasia, a través del estrecho de Bering, hace unos 3,5 Ma. Existe un continuo geográfico que atraviesa Eurasia para las formas del grupo de *Canis etruscus* que ya sugiere Torre en 1967 refiriéndose a *Canis chihliensis*, *C. chihliensis palmidens* de Nihowan (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930) y *C. cautleyi* (Bose, 1880) de la India (Siwaliks) en depósitos aproximadamente coetáneos del Villafranchiense superior. Las primeras poblaciones de *Canis etruscus* llegan a Europa occidental desde Asia en el conocido como *Wolf event*, encontrándose sus primeros registros fósiles conocidos hasta el descubrimiento de Fonelas P-1 en el Valdarno superior dentro de la unidad faunística Olivola (Italia), en cronologías próximas a -1,9 Ma.

El registro fósil del género *Canis* en yacimientos ibéricos está representado principalmente por especies que poblaron la península durante el Pleistoceno. No se conocía hasta la actualidad ningún resto del género anterior al Pleistoceno inferior, a excepción del anteriormente mencionado "*Canis*" *cipio* de finales del Mioceno (Crusafont, 1950). A principios del Pleistoceno, la región mediterránea está habitada por especies de pequeño tamaño como *C. arnensis* o especies de gran talla del grupo de *Canis* (*Xenocyon*) *falconeri*. En la Península Ibérica *Canis etruscus* había sido citado en dos yacimientos del Pleistoceno inferior, Venta Micena y Cueva Victoria (aproximadamente unos 1,3 y 1,1 Ma de antigüedad respectivamente), ejemplares que Rook (1993) revisa y atribuye a la especie *Canis* aff. *arnensis*. En este trabajo estos registros se consideran pertenecientes a la especie *Canis mosbachensis* por lo que el registro de Fonelas P-1 sería, además del más antiguo en Europa occidental, el primer registro fidedigno conocido de *Canis etruscus* en la Península Ibérica.

Independientemente, la especie erigida en 1997 por Koufos y Kostopoulos en el yacimiento de Apollonia-1, *Canis apolloniensis*, requiere en nuestra opinión de una profunda revisión taxonómica, debido a que su diagnosis se encuentra fundamentada en caracteres que se han observado muy variables, tales como el desarrollo de c.a.p. en premolares y la presencia/ausencia de diastema entre los mismos. Parece probable que los especímenes atribuidos a *Canis apolloniensis* representen una de las primeras poblaciones conocidas de *Canis mosbachensis*.

REGISTRO DE *Canis* cf. *falconeri* Forsyth-Major, 1877

En 1877, Forsyth-Major identifica, entre los fósiles registrados en el Valdarno superior, un maxilar perteneciente a un gran cánido (IGF 883), al cual nomina *Canis falconeri*, sin incluir diagnosis alguna de los materiales. En 1913 Del Campana atribuye a este mismo taxón una mandíbula registrada en Il Tasso. Torre (1967) realiza la primera diagnosis conocida de *Canis falconeri*, anotando la similitud entre los fósiles europeos de este taxón y aquellos registrados en Asia atribuidos a la especie *Canis antonii*. En 1978 Pons-Moyà y Moyà-Solà identifican en el yacimiento de Cueva Victoria dos fragmentos mandibulares que atribuyen a una nueva especie de cánido a la que nominan *Cuon rosi*, que más tarde es reclasificado en el género *Xenocyon* (Pons-Moyà, 1987), identificando este mismo género en el yacimiento de Venta Micena. Con posterioridad *Xenocyon* pasa a considerarse un subgénero de *Canis* (Torre *et al.*, 1992). Rook (1993, 1994) propone una estrecha relación entre la especie africana *Canis (Xenocyon) africanus*, la asiática *Canis (Xenocyon) antonii* y la europea *Canis (Xenocyon) falconeri*, conservando una terminología específica para cada taxón. Recientemente, Martínez-Navarro y Rook (2003) proponen incluir estos grandes cánidos en el género *Lycaon*.

Sinonimias

- 1877. *Canis falconeri* - Forsyth-Major
- 1913. *Canis falconeri* - Del Campana
- 1967. *Canis falconeri* - Torre
- 1978. *Cuon rosi* - Pons-Moyà y Moyà-Solà
- 1979. *Canis falconeri* - Torre
- 1986. *Canis falconeri* - De Giuli *et al*
- 1986. *Canis falconeri* - De Giuli y Masini
- 1987. *Xenocyon rosii* - Pons-Moyà
- 1987. *Xenocyon* sp - Pons-Moyà
- 1990. *Canis falconeri* - Masini y Torre
- 1991. *Xenocyon falconeri* - Ficarelli y Silvestrini
- 1991. *Canis falconeri* - Martínez-Navarro
- 1992. *Canis (Xenocyon) falconeri* - Torre *et al.*
- 1993. *Canis (Xenocyon) falconeri* - Rook
- 1994. *Canis falconeri* - Rook
- 1997. *Canis (Xenocyon)* sp. - Koufos y Kostopoulos
- 2001. *Canis* sp. cf. *Canis (Xenocyon) falconeri* - Arribas *et al.*
- 2002. Cf. *Canis (Xenocyon) falconeri* - Garrido
- 2002. *Canis (Xenocyon) falconeri* - Garrido y Arribas
- 2003. *Lycaon falconeri* - Martínez-Navarro y Rook
- 2003. *Lycaon lycaonoides* - Martínez-Navarro y Rook (parte)
- 2004a. *Canis (Xenocyon)* sp. cf. *Canis falconeri* - Arribas *et al.*
- 2004b. *Canis* sp. cf. *Canis (Xenocyon) falconeri* - Arribas *et al.*
- 2006. *Canis* sp. cf. *Canis (Xenocyon) falconeri* - Garrido

Otros yacimientos con registro fósil

- ? La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977)
- Valdarno superior (Forsyth-Major, 1877)
- Tasso (Del Campana, 1913)
- Casa Frata (De Giuli y Masini, 1986)
- Venta Micena (Pons-Moyà, 1987)
- Pirro Nord (De Giuli *et al.*, 1986)
- Colle Curti (Ficcarelli y Silvestrini, 1991)
- Cueva Victoria (Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1978)

NOTA: Martínez-Navarro y Rook (2003) clasifican los materiales procedentes del Valdarno superior como *Lycaon falconeri*, junto con aquellos procedentes del continente asiático atribuidos previamente a *Canis (Xenocyon) antonii*. Sin embargo, los fósiles procedentes del Pleistoceno inferior de Venta Micena, Cueva Victoria, Pirro Nord y Colle Curti, son identificados por estos autores como *Lycaon lycaonoides*, junto con los materiales de varios yacimientos euroasiáticos y africanos del Pleistoceno inferior final y medio, previamente atribuidos a *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, *Canis (Xenocyon) africanus* o *Xenocyon* sp.

Materiales

- FP1-2001-0143.- Mt IV izquierdo.
- FP1-2002-1291.- Falange segunda izquierda.

Número mínimo de individuos: 1 adulto.

Descripción

El metatarsiano IV (Fig. 10, tabla 4) presenta una epífisis proximal convexa formada por dos facetas articulares, una dorso-lateral grande y alargada en dirección dorso-plantar para su articulación con el hueso cuboides del tarso, la cual se encuentra fracturada en su región medial, y una segunda faceta estrecha y alargada en dirección dorso-plantar que discurre por el margen medial de la epífisis para su articulación con el metatarsiano III. En la cara lateral de la epífisis proximal se observa una depresión en la cual aparecen otras dos pequeñas facetas circulares, una situada proximal al margen dorsal del hueso y otra próxima al margen plantar, ambas para la articulación con el metatarsiano V. En la cara medial de esta epífisis se observa que la faceta proximal se prolonga por la cara lateral en los márgenes latero-plantar y latero-dorsal del hueso, donde articula con el metatarsiano III. La diáfisis es muy grácil y alargada, de sección subtriangular, con una cara dorsal aplanada y unas caras lateral y medial convexas que convergen en una elevación plantar, la cual muestra en la mitad proximal una arista de inserción muscular. Esta diáfisis presenta una ligerísima curvatura hacia la zona lateral. Distalmente la diáfisis se ensancha levemente, donde se encuentra una epífisis distal de contorno subcuadrangular (Fig. 10A).

La segunda falange es anatómicamente típica de cánido y no presenta caracteres morfológicos que permitan diferenciar esta especie de otros cánidos (Fig. 11), aunque es posible constatar su gran tamaño (Tabla 5).

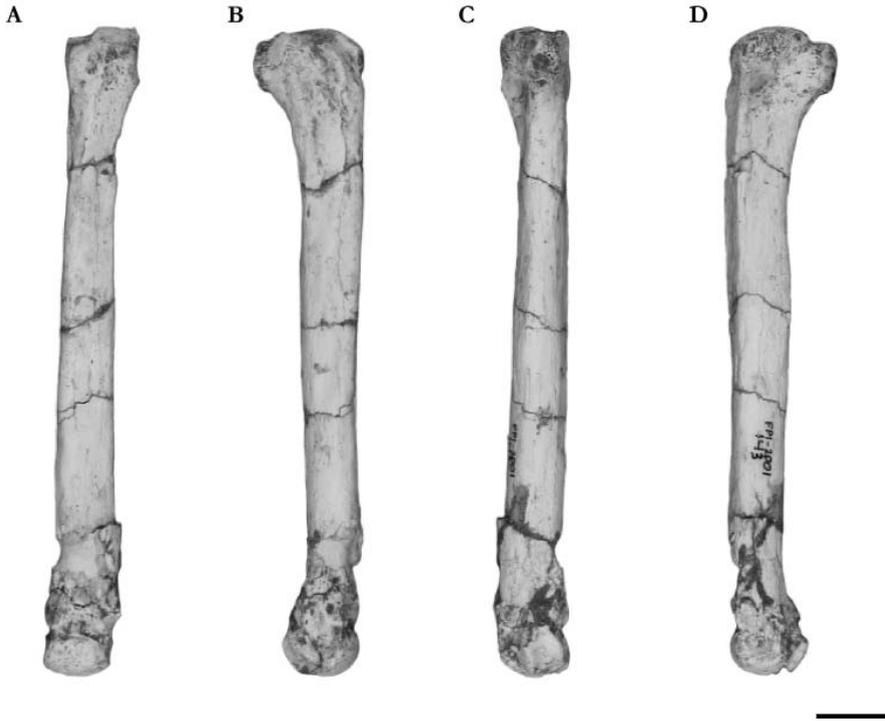


Figura 10. Metatarsiano IV izquierdo de *Canis cf. falconeri* (FP1-2001-0143). **A:** vista dorsal; **B:** vista medial; **C:** vista plantar; **D:** vista lateral. Escala gráfica: 1cm.

Discusión

La morfología del metatarsiano conservado permite atribuir este elemento a Canidae, ya que presenta los caracteres observables en esta familia, tales como una epífisis proximal ligeramente convexa, alargada en dirección dorso-plantar, provista de un proceso plantar bien desarrollado; una diáfisis grácil y alargada, de sección subtriangular con una cara dorsal plana, y que diverge distalmente hacia la región lateral, y una epífisis distal de contorno subcuadrangular. El espécimen FP1-2001-0143 ha sido directamente comparado con el elemento homólogo de *Canis lupus*, con el cual presenta ciertas diferencias, tales como una epífisis proximal de convexidad más acusada, la presencia de una segunda faceta

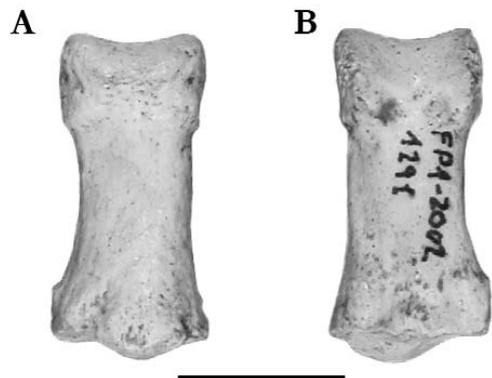


Figura 11. Falange segunda de *Canis cf. falconeri* (FP1-2002-1291). **A:** vista dorsal; **B:** vista plantar. Escala gráfica: 1cm.

proximal medial para la articulación del Mt III que en *C. lupus* no se observa, una depresión latero-proximal menos pronunciada y una arista dorsal de inserción muscular menos pronunciada, entre otras. Las diferencias existentes en la faceta articular proximal principal son difíciles de precisar ya que esta región aparece fracturada en el ejemplar de Fonelas P-1.

El gran tamaño de los fósiles nos conduce a relacionarlos preliminarmente con los cánidos plio-pleistocenos de mayor talla, del grupo de *Canis (Xenocyon) falconeri*. Los únicos Mt IV figurados en la bibliografía de *Canis falconeri* proceden de Pirro Nord (Rook, 1993, 1994). En las láminas de este trabajo es posible estimar una longitud total para este elemento de 83,38 mm, un tamaño afín, aunque ligeramente menor, que el ejemplar registrado en Fonelas P-1, cuya longitud total es de 88,65 mm. La dentición del *C. falconeri* de Pirro Nord a su vez presenta unas dimensiones menores que aquellos especímenes procedentes del Valdarno superior (Koufos y Kostopoulos, 1997), por lo que es lógico deducir que su esqueleto postcraneal presentara unas dimensiones también menores. Desgraciadamente no se poseen datos sobre elementos homólogos procedentes del Valdarno. Por otra parte, la longitud total del Mt IV de *Lycaon pictus* actual dada por Walker (1985) es de 93 mm, dimensión ligeramente mayor que aquella que muestra el material de Fonelas P-1, tal como cabría esperar.

La falange segunda presenta la simetría y la sección trapezoidal típica de los representantes de la familia Canidae (Arribas, 1991) y su asignación taxonómica específica está fundamentada en criterios métricos. La longitud estimada de Rook (1993) para una falange segunda del dedo II anterior de *C. falconeri* procedente de Pirro Nord es de 23,58 mm, una dimensión afín, aunque ligeramente mayor, que ejemplar FP1-2002-1291, ya que se trata de un dedo de la extremidad anterior. La longitud total dada por Walker (1985) para una falange segunda del dedo III de *Lycaon pictus*, es de 18 mm para la extremidad anterior y de 20 mm para la posterior.

Conclusiones

Se encuentran registrados en el yacimiento de Fonelas P-1 escasos elementos pertenecientes a un cánido de gran tamaño, los cuales se relacionan métricamente con la especie del Plioceno-Pleistoceno *Canis falconeri*. La determinación de este tercer cánido permanece de momento abierta hasta que sea posible su confirmación con material más diagnóstico. De confirmarse esta identificación, estos materiales constituirían la cita más antigua de este taxón en la Península Ibérica, ya que las citas previas de *Canis*

	FP1-2001-0143
Longitud total	88,65
DAP epifisis proximal	15,83
DT epifisis proximal	9,40
DAP punto medio diáfisis	7,97
DT punto medio diáfisis	7,69
DAP epifisis distal	10,66
DT epifisis distal	10,91

Tabla 4. Dimensiones (en mm) del Mt IV de *Canis cf. falconeri*.

	FP1-2002-1291
Longitud total	19,14
DAP epifisis proximal	7,61
DT epifisis proximal	8,98
DAP punto medio diáfisis	5,89
DT punto medio diáfisis	6,68
DAP epifisis distal	6,34
DT epifisis distal	8,38

Tabla 5. Dimensiones (en mm) de la falange segunda de *Canis cf. falconeri*.

falconeri en La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977) y en Villarroya (Agustí y Moyà-Solà, 1992) no están actualmente reconocidas (Masini y Torre, 1990; Rook, 1993, 1994), puesto que no se han localizado posteriormente los materiales en los cuales se basó dicha identificación.

Por último, la reciente clasificación propuesta por Martínez-Navarro y Rook (2003) para estos grandes cánidos no ha sido adoptada en este trabajo debido a la mayor afinidad morfológica que muestra *Canis falconeri* con el resto de especies del género *Canis*. Posteriores trabajos y nuevos materiales paleontológicos permitirán precisar con más detalle las relaciones filogenéticas entre estos carnívoros y los lícaones actuales.

CONCLUSIONES GENERALES

La muestra fósil del yacimiento de Fonelas P-1 (colecciones de los años 2001 y 2002) ha permitido identificar hasta el momento cuatro especies de cánidos, tres de las cuales se estudian en este trabajo: *Vulpes alopecoides*, vulpino característico del Plioceno superior representado tan sólo por un elemento craneal; *Canis etruscus*, el carnívoro más abundante en el yacimiento; y *Canis* cf. *falconeri*, determinado provisionalmente a partir de elementos del esqueleto postcraneal. Las implicaciones bioestratigráficas de la presencia de *Canis etruscus* en Fonelas P-1 son, indudablemente, muy significativas, permitiendo la identificación de testimonios fósiles del *Wolf event* por primera vez en la Península Ibérica en el Plioceno superior terminal.

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. Christine Lefèvre, del *Muséum National d’Histoire Naturelle* de París, nos cedió amablemente un excelente material gráfico del esqueleto postcraneal de *Lycaon pictus*.

REFERENCIAS

- Agustí, J. y Moyà-Solà, S. 1992. Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 69-77.
- Agustí, J., Anadón, P., Gibert, J., Julià, R., Martín-Suárez, E., Menéndez, E., Moyà-Solà, S., Pons-Moyà, J., Rivas, P. y Toro, I. 1985. Estratigrafía y paleontología del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Depresión de Guadix-Baza, Granada). Resultados preliminares. *Paleontología i Evolució*, 18, 19-38.
- Alcalá, L. y Morales, J. 1989. Los carnívoros del Pleistoceno medio de Cúllar de Baza-1 y Huéscar-1 (Cuenca de Guadix-Baza). *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, 215-223.
- Arribas, A. 1991. *Estudio del yacimiento de vertebrados del Pleistoceno medio de Villacastín (Segovia)*. Tesis de Licenciatura (Inédita), Universidad Complutense de Madrid, 197 pp.
- 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.
- Beden, M. y Guth, C. 1970. Un nouveau gisement de vertébrés du Villafranchien de la vallée de l'Allier. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, sér D, 271, 168-171.
- 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.
- Bonifay, M.F. 1986. Intérêt des études taphonomiques au Pléistocène ancien, Soleilhac et Ceyssegauet (Blanzac, Haute Loire). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, sér. 4, C*, 8 (2), 269-281.
- 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.
- Crusafont, M. 1950. El primer representante del género *Canis* en el Pontense Euroasiático (*Canis cipio* n. sp.). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 48, 43-51.
- Crusafont-Pairó, M., Hartenberger, J.L. y Heintz, E. 1964. Un nouveau gisement de Mammifères fossiles d'âge villafranchien à la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 258 (9), 2869-2871.
- De Giuli, C. 1986. Late Villafranchian faunas of Italy: the Selvella Local Fauna in the southern Chiana Valley - Umbria. *Palaeontographia Italica*, 74, 11-50.
- De Giuli, C. y 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.
- Del Campana, D. 1913. I cani Pliocenici di Toscana. *Palaeontographia Italica*, 19, 189-254.
- Dzaparidze, V., Bosinski, G., Bugianisvili, T., Gabunia, L., Justus, A., Klopotovskaja, N., Kvavadze, E., Lordkipanidze, D., Majsuradze, G., Mgeladze, N., Nioradze, M., Pavlenisvili, E., Schmincke, H.U., Sologasvili, D., Tusabramisvili, D., Tvalcrelidze, M. y Vekua, A. 1989. Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi in Georgien (Kaukasus). *Jahrbuch des Römisch-Deutschen Zentralmuseums Mainz*, 36, 67-116.
- Ficarelli, G. y Silvestrini, M. 1991. Biochronologic remarks on the Local Fauna of Colle Curti (Colfiorito Basin, Umbrian-Marchean Apennine, Central Italy). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 33 (1), 71-82.
- Forsyth-Major, C.J. 1877. *Considerazioni sulle faune dei mammiferi pliocenici e postpliocenici della Toscana*, 82 pp.
- 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 Villafranchiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Tesis Doctoral (Inédita). Universidad Complutense de Madrid, 726 pp.
- Garrido, G. y Arribas, A. 2002. Nuevos registros del género *Canis* en el Villafranchiense 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. 2008a. *Canis accitanus*: una nueva especie de cánido (Canidae, Carnivora, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). Este volumen
- Garrido, G. y Arribas, A. 2008b. Generalidades sobre los carnívoros del Villafranchiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. En este volumen.
- Haas, G. 1966. *On the vertebrate fauna of the Lower Pleistocene site 'Ubeidiya. The Lower Pleistocene of Central Jordan valley. The excavation at 'Ubeidiya 1960-1963*. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem Central Press, 68 pp.
- Heintz, E., Guérin, C., Martin, R. y Prat, F. 1974. Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 78 (1), 169-182.
- Jashashvili, T. 2005. Hominid upper limb remains from the Paleolithic site of Dmanisi, a morphometrical comparison of taxonomic units and functional interpretations. Tesis Doctoral, Università degli Studi di Ferrara.
- Jiménez, S., Martín, S. y Jiménez, E. 1999. Primeros resultados de las excavaciones "Villarroya 88-89" (La Rioja, España). *Studia Geológica Salmanticensis*, 35, 41-56.
- Kotsakis, T. 1986. Elementi di paleobiogeografia dei mammiferi treziari. *Hystrix*, 1, 25-68.
- Koufos, G.D. 1987. *Canis arnensis* DEL CAMPANA, 1913 from the Villafranchian (Villanyan) of Macedonia (Greece). *Paleontologia 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. 1993. Late Pliocene carnivores from Western Macedonia (Greece). *Paläontologische Zeitschrift*, 67 (3/4), 357-376.
- 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.
- Kurtén, B. y Anderson, E. 1980. *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press, New York, 442 pp.
- Kurtén, B. y Crusafont, M. 1977. Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentationes Biologicae*, 85, 1-39.
- Kurtén, B. y Poulianos, A.N. 1977. New stratigraphic and faunal material from Petralona Cave, with special reference to the Carnivora. *Anthropos*, 4 (1-2), 47-130.
- Lehmann, U. 1957. Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb.). *Mitteilungen der Geologischen Staatsinst. Hamburg*, 26, 60-99.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.D., Moigne, A.M. y Moulle, P.E. 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie*, 92 (2), 465-496.
- Martí, C.S. y Villalta, J.F. 1974. Un yacimiento mindeliense en las cercanías de Bagur (provincia de Gerona). *Acta Geológica Hispánica*, 9 (1), 4-9.
- Martin, R. 1973. Trois nouvelles espèces de Caninae (Canidae, Carnivora) des gisements Plio-Villafranchiens d'Europe. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 57, 87-96.
- Martínez-Navarro, B. 1991. *Revisión sistemática y estudio cuantitativo de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada)*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona, 264 pp.
- Martínez-Navarro, B. y Rook, L. 2003. Gradual evolution in the African hunting dog lineage. Systematic implications. *Comptes Rendus Palevol*, 2, 695-702.
- Masini, F. y Torre, D. 1990. Large mammals dispersal events at the beginning of the late Villafranchian. En: *European Neogene Mammal Chronology* (Eds. E. H. Lindsay, V. Fahlbusch y P. Mein). Plenum Press New York, 131-138.

- 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.
- Morales, J. y Soria, D. 1979. Nuevos datos sobre los carnívoros del área de Teruel: Síntesis y bioestratigrafía. *Estudios Geológicos*, 35, 497-540.
- Moyà-Solà, S., Agustí, J., Gibert, J. y Pons-Moyà, J. 1981. El yacimiento cuaternario de Venta Micena (España) y su importancia dentro de las asociaciones faunísticas del Pleistoceno inferior europeo. *Paleontología i Evolució*, 16, 39-53.
- Pons-Moyà, J. 1987. Los carnívoros (Mammalia) de Venta Micena (Granada, España). *Paleontología 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.
- Radulesco, C. y Samson, P. 1990. The Plio-Pleistocene mammalian succession of the Oltet Valley, Dacic Basin, Romania. *Quartärpaläontologie*, 8, 225-232.
- Radulescu, C., Samson, P.M., Petculescu, A. y Stiuca, E. 2003. Pliocene large mammals of Romania. *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. 1, 549-558.
- Rook, L. 1993. *I cani dell'Eurasia dal Miocene superiore al Pleistocene medio*. Tesis Doctoral. Universidad "La Sapienza", Florencia, 154 pp.
- Rook, L. 1994. The Plio-Pleistocene Old World *Canis* (*Xenocyon*) ex gr. *falconeri*. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 33 (1), 71-82.
- Sesé, C., Alberdi, M.T., Mazo, A. y Morales, J. 2001. Mamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la Cuenca de Guadix-Baza (Granada, España): revisión de las asociaciones faunísticas más características. *Paleontología i Evolució*, 32-33, 31-36.
- Sotnikova, M.V. 2001. Remains of Canidae from the Lower Pleistocene site of Untermassfeld. En: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, 2. (Ed. R.D. Kahlke). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, 607-632.
- Spassov, N. 1997. Villafranchian succession of mammalian megafaunas from Bulgaria and the biozonation of South-East Europe. *Mémoires et Travaux E.P.H.E de l'Institut de Montpellier*, 21, 669-676.
- Spassov, N. 1998. A new Late Villafranchian locality of vertebrate fauna – Slivnitsa (Bulgaria) and the carnivore dispersal events in Europe on the Pliocene/Pleistocene boundary. *Historia Naturalis Bulgarica*, 9, 101-113.
- Stehlin, H.G. 1932. La grotte de Cotencher, station moustérienne. 1^{re} partie. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 1-178.
- Stehlin, H.G. y Dubois, A. 1933. La grotte de Cotencher, station moustérienne. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 52-53.
- Symeonidis, N. 1993. Lower Pleistocene (Villafranchian) mammalian fossils from the basin of Sesklon (Volos). *Annales Géologiques des Pays Helleniques*, 35, 1-41.
- Szuma, E. 2002. Dental polymorphism in a population of the red fox (*Vulpes vulpes*) from Poland. *Journal of Zoology*, 256, 243-253.
- Teilhard de Chardin, P. y Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19, 3-134.
- Torre, D. 1967. I cani villafranchiani della Toscana. *Palaeontographia Italica*, 63, 113-138.
- Torre, D., Ficcarelli, G., Masini, F., Rook, L. y Sala, B. 1992. Mammal dispersal events in the Early Pleistocene of Western Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 51-58.
- Tsoukala, E. S. 1989. Contribution to the study of the Pleistocene fauna of large mammals (Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla) from Petralona Cave, Chalkidiki (N. Greece). *Aristotle University of Thessaloniki, School of Geology, Scientific Annals*, 1, 360 pp.

- Tsoukala, E. y Bonifay, M.F. 2004. The Early Pleistocene carnivores (Mammalia) from Ceysaguet (Haute-Loire). *Paléo*, 16, 193-242.
- Turner, A. 1992. Villafranchian-Galerian larger carnivores of Europe: dispersions and extinctions. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 153-160.
- Vekua, A. 1996. Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, 42, 77-180.
- Villalta, J.F. 1952. Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villarroya (Logroño). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 64, 3-204.
- 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.
- Walker, R. 1985. *A guide to post-cranial bones of East African Animals*. Hylochoerus Press. 285 pp.