

**ESTUDIO DE LOS RESTOS DE MAMÍFEROS FÓSILES
DEL PLEISTOCENO MEDIO DE LA CUEVA
DE LOS HUESOS DE OBÓN (TERUEL)**



Diana Ramón del Río

ESTUDIO DE LOS RESTOS DE MAMÍFEROS FÓSILES DEL PLEISTOCENO MEDIO DE LA CUEVA DE LOS HUESOS DE OBÓN (TERUEL)*

Diana Ramón del Río**

RESUMEN

En este trabajo se estudia la asociación de mamíferos fósiles del Pleistoceno Medio presentes en la Cueva de los Huesos de Obón. Se han reconocido las siguientes especies de macromamíferos: *Crocuta crocuta*, *Canis lupus*, *Vulpes cf. vulpes*, *Felis silvestris*, *Meles meles*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Equus cf. mosbachensis*, *Bison cf. schoetensacki*, *Capra* sp. y *Cervus elaphus* ssp. Del estudio bioestratigráfico, comparando con las faunas de yacimientos de edad similar en el contexto ibérico y europeo, se estima una edad aproximada para el yacimiento en torno a los 400.000-300.000 años. Los datos tafonómicos preliminares apuntan a que las hienas tuvieron una importante participación en la concentración de restos óseos en la cueva. El estudio paleoecológico inferido a partir de la fauna muestra la existencia de un bosque abierto, alternando con zonas de grandes prados y masas de agua.

Palabras clave: Teruel, Obón, Cueva de los Huesos, Pleistoceno Medio, mamíferos, hienas.

* Resumen del trabajo realizado con una ayuda del Instituto de Estudios Turolenses en su XXIV Concurso de Ayudas a la Investigación de 2006.

** Grupo Aragosaurus. Área de Paleontología. Departamento Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. Pedro Cerbuna s/n E-50009 Zaragoza. diana@aragosaurus.com

ABSTRACT

The Middle Pleistocene mammal fossils assemblage of the "Cueva de los Huesos" from Obón (Teruel).

The mammal fossils assemblage of the Middle Pleistocene, Cueva de los Huesos from Obón (Teruel) is herein studied. The following macromammal species have been recognized: *Crocuta crocuta*, *Canis lupus*, *Vulpes* cf. *vulpes*, *Felis silvestris*, *Meles meles*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Equus* cf. *mosbachensis*, *Bison* cf. *schoetensacki*, *Capra* sp. and *Cervus elaphus* ssp. Of the biostratigraphic study, comparing this faunas with other similar aged Iberian and European faunas, there is estimated an approximate age for the site of around 400-300 ky. Preliminary taphonomic interpretation suggests that hyenas had an important contribution to the accumulation of the bony remains at the site. The palaeoecological interpretation inferred from the fauna indicate the existence of an open forest, alternating with areas of grasslands and wetlands.

Key words: Teruel, Obón, Cueva de los Huesos, Middle Pleistocene, mammals, hyenas.

INTRODUCCIÓN

El Pleistoceno Medio constituye un periodo interesante en la historia de la vida, debido principalmente a la dispersión de algunos taxones, entre estos los homínidos, siendo la especie *Homo heidelbergensis* la que presenta mayor distribución por el continente europeo, antes de la actual *Homo sapiens* (ARSUAGA *et al.*, 2001, CUENCA-BESCÓS *et al.*, 2001). Durante esta época tuvieron lugar grandes cambios climáticos que provocaron un reemplazamiento de las faunas plio-pleistocénas por las actuales. Este reemplazamiento, que parece estar ligado a cambios climáticos, tendría lugar en torno al inicio del Pleistoceno Medio, constituyendo una época importante en la historia evolutiva de los mamíferos (CUENCA-BESCÓS *et al.*, 2005a).

Los yacimientos con restos fósiles de vertebrados de esta edad son escasos, no sólo en Aragón sino también en la Península Ibérica. Se pueden citar algunos niveles de Trinchera Dolina 8b-11, Trinchera Galería y Sima de los Huesos de Atapuerca en Burgos, Cúllar Baza I en Granada y Torralba y Ambrona en Soria (PÉREZ GONZÁLEZ *et al.*, 1997 y MADE, 2001). De edad pleistocena en Teruel encontramos yacimientos como Cuesta de la Bajada, en unos niveles de terraza del río Alfambra, con industria lítica y fauna del Pleistoceno Medio alto (SANTONJA *et al.*, 1992; SANTONJA *et al.*, 1994) y algunos hallazgos puntuales, como son el caso de una defensa de *Palaeoloxodon antiquus* en Obón (BARCO *et al.*, 2001) o un cráneo de *Bos primigenius*, denominado coloquialmente Uro del Fogañan, en Ariño (CUENCA-BESCÓS y CANUDO, 2005).

Estudios iniciales de la fauna de la Cueva de los Huesos de Obón revelaron una gran diversidad de mamíferos carnívoros y herbívoros (CUENCA-BESCÓS y CANUDO, 1999; CUENCA-BESCÓS *et al.*, 2005b), que mostraban un gran interés paleontológico.

El objetivo principal de este trabajo es estudiar la asociación de mamíferos fósiles de la Cueva de los Huesos de Obón (CHO). A partir de aquí se tratará de inferir la edad del yacimiento, la causa de acumulación de los restos fósiles y la paleoecología.

El fin último de este estudio consiste en ampliar los conocimientos que se tienen de las faunas de mamíferos para el Pleistoceno Medio en la provincia de Teruel.

LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

La Cueva de los Huesos se localiza en el término municipal de Obón, dentro del Parque Cultural del Río Martín en la provincia de Teruel (fig. 1). El mejor acceso a la cueva es desde la localidad de Torre las Arcas.

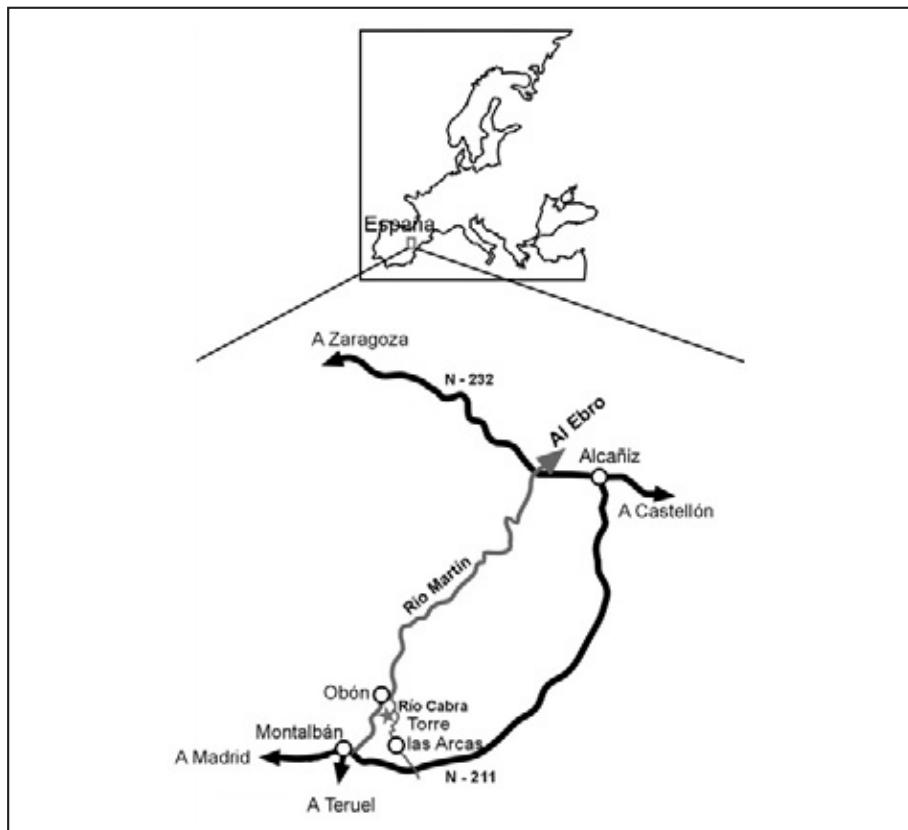


Fig. 1. Situación geográfica de la Cueva de los Huesos de Obón, Parque Cultural del Río Martín. Figura tomada de CUENCA *et al.*, 2005b.

La cueva se desarrolla en el Macizo de las Muelas, un relieve calizo de edad jurásica (AURELL *et al.*, 2001) que se encuentra aislado entre los ríos Martín y Cabra. Al barranco de las Muelas, donde se localiza la entrada de la cueva, se accede siguiendo un camino que va atravesando una zona cubierta por un denso sotobosque. A media ladera, y en su lado este, encontramos la pequeña abertura por la que se accede a la cavidad. Actualmente, debido a las evidencias de explolio, ésta se encuentra cerrada.

El sistema de cavidades de la cueva presenta un desarrollo aproximado de 100 metros de longitud en dirección norte-sur (fig. 2). La pequeña abertura por donde se accede a la cueva termina en una pequeña sala donde han sido citados restos humanos holocenos (LORENZO LIZALDE, 1993). Esta sala conecta por medio de una estrecha gatera con la Sala del Oso, cuyo nombre deriva de la presencia de abundantes marcas de zarpazos en la pared de cronología desconocida. Finalmente, a través de una corta gatera se accede a la Sala de los Huesos donde se encuentra el yacimiento.

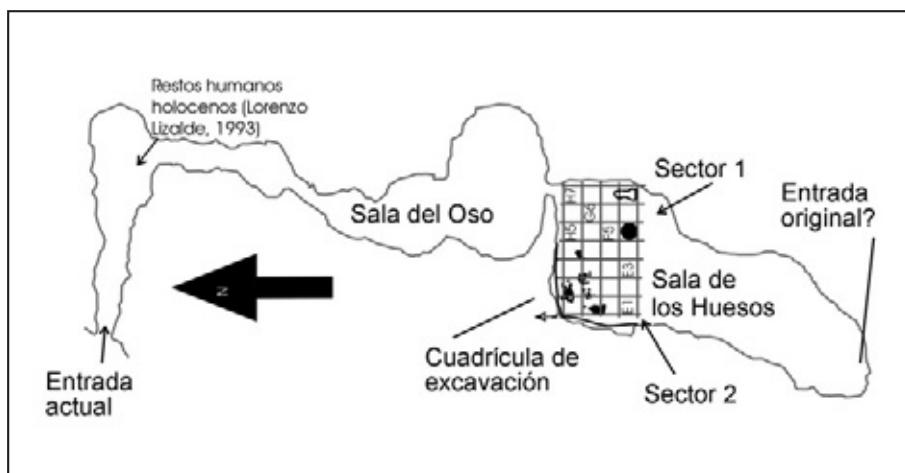


Fig. 2. Planta de la Cueva de los Huesos y cuadrícula de la excavación realizada en 1999. Topografía: Grupo Esppeleológico "El Farallón", 1994. Figura tomada de CUENCA *et al.*, 2005b.

La cueva es activa en la actualidad y presenta evidencias de flujo de aguas superficiales con transporte de sedimento hacia las cotas más bajas situadas en el Sector 1 de las Sala de los Huesos (ver punto negro en fig. 2). Este punto parece haber sido, y continúa siendo en la actualidad, el sumidero de la cavidad.

La Cueva de los Huesos presenta un relleno exocárstico formado por limos y arcillas con restos óseos y con desarrollo de espeleotemas en varias áreas. Las características del relleno determinan que la cueva debió estar abierta al exterior durante un periodo de tiempo que se desconoce.

CUENCA-BESCÓS *et al.* (2005b) indican que el relleno de la cueva presenta un espesor de 130 cm formado por siete tramos (fig. 3). Los huesos fósiles están concentrados en el tramo 2 compuesto por 30 cm de arcillas cementadas. Los restos son más abundantes en la base de este tramo, disminuyendo hacia el techo. Los tramos 3 y 4 están formados por arcillas algo carbonatadas con restos fósiles de vertebrados dispersos. El tramo 5 está constituido por un espeleotema arcilloso de 2,5 cm con fragmentos de huesos dispersos. Este espeleotema hacia techo presenta cantos angulosos de caliza del interior de la cueva.

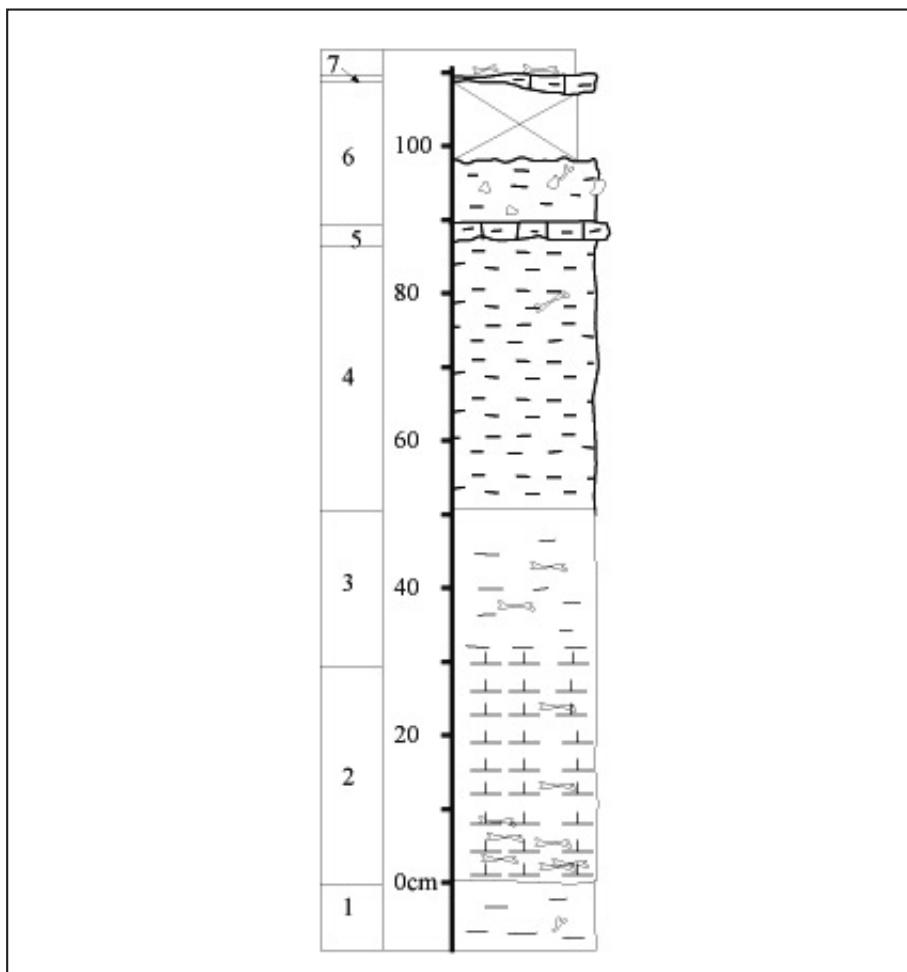


Fig. 3. Esquema estratigráfico del relleno de la Cueva de los Huesos de Obón del sector 2. Figura tomada de CUENCA *et al.*, 2005b.

ANTECEDENTES

La cueva fue descubierta antes de la Guerra Civil por un vecino de la localidad de Obón. Su ubicación permaneció oculta hasta los años setenta, cuando J.I. Lorenzo junto con un aficionado local, Javier Andreu, nieto del descubridor, reencontraron la cueva y recuperaron restos humanos de edad holocena (LORENZO LIZALDE, 1993) en la pequeña sala situada a la entrada de la cueva.

En los años noventa miembros del Grupo Espeleológico El Farallón de Montalbán y del Parque Cultural del Río Martín visitaron la cueva y redescubrieron el yacimiento de la CHO.

En 1997 miembros del Grupo Aragosaurus (Cuenca-Bescós y Canudo), junto a miembros del Grupo Espeleológico El Farallón de Montalbán y del Parque Cultural del Río Martín, realizaron una primera evaluación paleontológica de la cueva. Al constatar que los restos fósiles de la Cueva de los Huesos parecían mostrar un gran interés paleontológico decidieron comenzar con los trabajos de excavación y estudio.

En otoño de 1998 se realizó la primera excavación en la Sala de los Huesos. Se instaló una cuadrícula y se realizó una cata en el denominado sector 2 (ver fig. 2). La excavación se prolongó durante dos campañas correlativas, realizadas durante los años 1999 y 2000.

Hasta el momento sólo existe un trabajo sobre CHO, basado en un estudio paleontológico preliminar de los restos fósiles, que reveló una gran diversidad de carnívoros y herbívoros (CUENCA-BESCÓS *et al.*, 2005). En ese trabajo se dató la cueva como mesopleistocena en base a su contenido faunístico, comparable con las especies que aparecen en otros yacimientos de esta misma edad.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

El material se encuentra depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, bajo las siglas MPZ. La lista faunística con los restos encontrados en CHO y su correspondiente sigla pueden verse en la tabla 1.

Orden CARNIVORA Bowdich, 1821

Familia HYAENIDAE Gray, 1821

Género *Crocuta* Kaup, 1828

Crocuta crocuta Erxleben, 1777

LÁMINA I, figura F

Descripción

La muela carnícera inferior (*m1*) está constituida por dos cúspides principales, el paracónico y protocónico, anterior y posterior respectivamente que apenas destacan debido al gran desgaste que presenta el molar. El metacónico está presente y puede observarse en la cara lingual. Por su lado posterior presenta un reducido talónido compuesto por una única cúspide, el entocónico, que es visible en la cara labial.

TABLA 1

Lista faunística de los mamíferos de la Cueva de los Huesos (Obón) con el elemento correspondiente y siglas del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza

TAXÓN	SIGLA MPZ	ELEMENTO
Orden Carnivora		
Familia Canidae		
<i>Canis lupus</i>	2005/2	Fto. Max. s
	2005/6	M2 d
	2005/5	Fto. M1 d
	2005/1	Fto. Md. s
	2005/3	p2 d
	2007/810	c
	2007/811	c
	2005/4	i
	2005/18	Calcáneo d
<i>Vulpes cf. vulpes</i>	2005/7	M2 s
	2005/8	m1 s
	2005/10	i
Familia Felidae		
<i>Felis silvestris</i>	2007/812	Md. s (p3-m1)
	2005/12	Md. s (p3 y c)
	2005/9	Fto. m1
	2005/11	c s
Familia Hyaenidae		
<i>Crocuta crocuta</i>	2005/15	m1 s
	2005/13	p4 d
	2005/14	I 3 d
	2007/813	Fto. Mtc. II prox.
Familia Mustelidae		
<i>Meles meles</i>	2005/20	m1 s
Orden Perissodactyla		
Familia Rhinocerotidae		
<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	2007/814	Fto. cráneo
	2005/21	M12 d
	2005/22	M12 d
	2007/815	Fto. P2/P3 d

TAXÓN	SIGLA MPZ	ELEMENTO
	2005/30	Fto. diente
	2007/816	Fto. molar
	2005/27	Húmero d
	2005/28	Húmero d
	2007/817	Vértebra cervical
	2007/818	Vértebra torácica
	2007/819	Tibia d dis.
	2005/23	Astrágalo d
	2007/820	Astrágalo d
	2007/821	Astrágalo d
	2005/26	Astrágalo d juv.
	2005/24	Astrágalo s
	2005/25	Astrágalo s juv.
Familia Equidae		
<i>Equus cf. mosbachensis</i>	2005/41	DP3-4 d
	2005/32	DP3-4 d
	2007/822	Fto. P2 ó DP2 d
	2005/31	m1-2 d
	2007/823	Fto. cintura pélvica
	2007/824	Mtt. III d prox.
	2005/40	Mt. III d dis.
	2007/825	Fto. Mt. III dis.
	2007/826	Fto. Mt. III dis.
	2007/827	Mt. III s dis.
	2007/828	Mt. III dis.
	2007/829	Mtt. IV d
	2005/36	Astrágalo d
	2005/37	Astrágalo d
	2005/33	Astrágalo d
	2005/35	Astrágalo d
	2005/34	Astrágalo d
	2007/830	Astrágalo d
	2005/38	Astrágalo s
	2005/39	Astrágalo s
	2005/42	Calcáneo d
	2005/43	Calcáneo d
	2007/831	Calcáneo d
	2007/832	Fto. calcáneo

TAXÓN	SIGLA MPZ	ELEMENTO
Orden Artiodactyla		
Familia Cervidae		
<i>Cervus elaphus</i>		
2007/882		Max. s (M1-M3)
2005/45		M12 d
2005/49		M12 d
2005/50		M12 s
2005/44		M1 d
2005/46		M1 s
2007/833		M1 s
2007/834		Fto. M1-2
2005/52		P4 d
2005/47		P4 s
2005/48		P3 d
2005/51		m2 d
2005/65		p2 d
2005/54		Fto. diente
Familia Bovidae		
Subfamilia Caprinae		
<i>Capra</i> sp.		
2005/64		M3 s
2007/835		M3 d
2007/836		M1-2 d
2007/837		M1-2 d
2007/838		M1-2 d
2007/839		M1-2 s
2007/840		M1-2 s
2007/841		M1-2 s
2007/842		M1-2 s
2007/843		M1-2 s
2005/53		M1 s
2007/844		P4 d
2007/845		P4 s
2007/846		P4 s
2007/847		P3 d
2007/848		P3 d
2007/849		P3 s
2007/850		P2 d
2007/851		P2 s
2007/852		m3 d
2007/853		m2 d
2007/854		m1 d

TAXÓN	SIGLA MPZ	ELEMENTO
	2007/855	m1 s
	2005/66	m1-2 d
	2007/856	m1 s
	2007/857	m1 s
	2007/858	p4 d
	2005/68	p4 d
	2007/859	i
	2005/69	Fto. diente
	2005/70	Fto. diente
	2005/71	Fto. diente
	2005/67	Astrágalo d
	2005/19	Cuneiforme s
Subfamilia Bovinae		
<i>Bison cf. schoetensacki</i>	2005/60	M 3 s
	2005/57	M12 d
	2005/56	M12 s
	2007/860	M12 s
	2007/861	Fto. M1-2
	2005/72	M1 s
	2005/73	M1 s
	2005/59	P3 s
	2007/862	P4 s
	2005/59	P3 s
	2007/863	P3 s
	2005/58	D2-3
	2007/864	Fto. diente
	2005/29	Radio d
	2007/865	Radio s
	2007/866	Radio s
	2007/867	Mtc. III d prox.
	2007/868	Mtc. III d prox.
	2005/61	Mtc. III s dis.
	2007/869	Tibia s
	2007/870	Astrágalo d
	2007/871	Astrágalo d
	2007/872	Astrágalo d
	2007/873	Astrágalo s
	2007/874	Astrágalo s

TAXÓN	SIGLA MPZ	ELEMENTO
	2007/875	Fto. cuneiforme
	2007/876	Escafocuboides d
	2007/877	Escafocuboides d
	2007/878	Escafocuboides d
	2007/879	Mtt. III s prox.
	2007/880	Mtt. III s dis.
	2007/881	Fto. Mt dis.
Orden Eulipotyphla		
<i>Erinaceus europaeus</i>	2005/74	M1 d
Orden Chiroptera		
<i>Rhinolophus</i> sp.	2005/82	m1 s
Orden Rodentia		
<i>Allocricetus</i> sp.	2005/75	M1s
<i>Apodemus</i> sp.	2005/76	m2 s
	2005/77	m2 s
	2005/78	m2 s
	2005/79	M2 d
	2005/80	M2 d
	2005/81	M3 d

Abreviaturas utilizadas: Md.: mandíbula; Max.: maxilar; Fto.: fragmento; Mt.: metápodo; Mtt.: metatarso; Mtc.: metacarpo.

El cuarto premolar inferior (p4) está constituido por dos cúspides principales, una central de mayor tamaño y otra individualizada y grande por su cara posterior. Por su cara anterior presenta una tercera cúspide pequeña y no individualizada.

Discusión

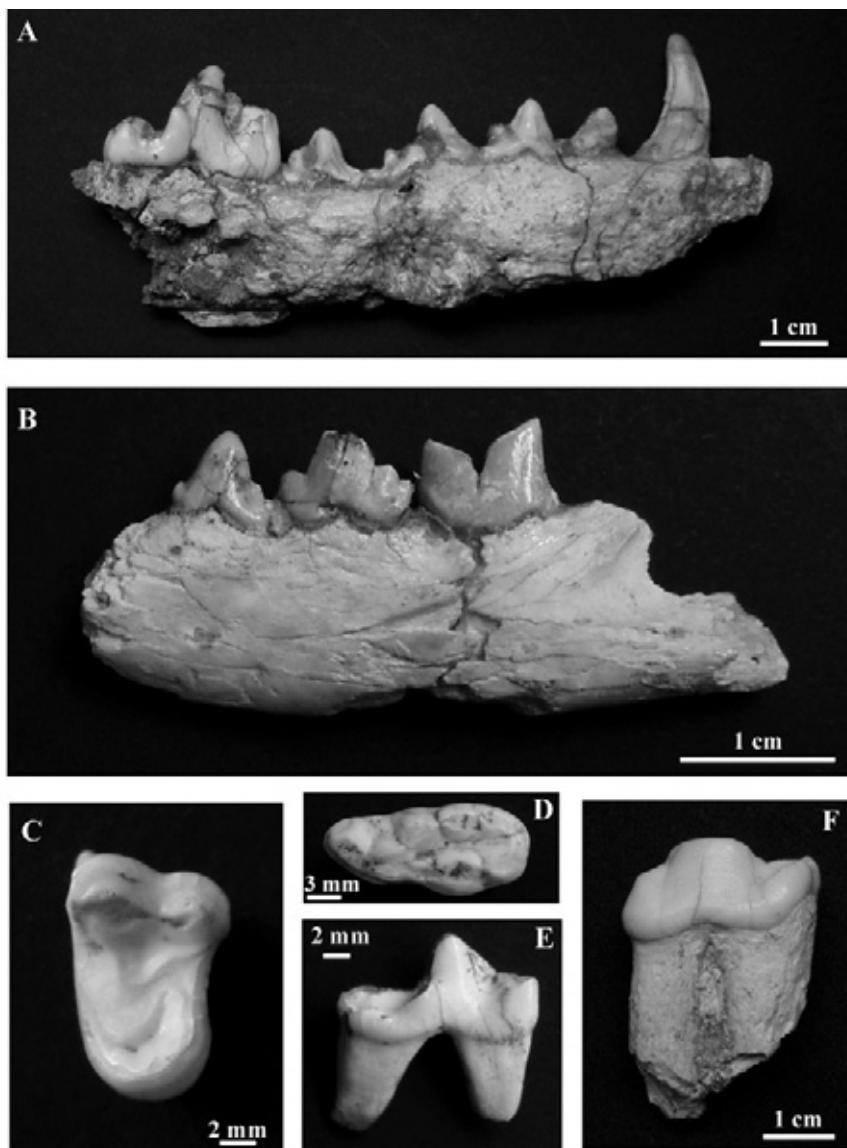
Los caracteres morfológicos descritos, siguiendo a WERDELIN y SOLOUNIAS (1991), permiten asignar estos restos a *Crocuta crocuta*.

Familia CANIDAE Gray, 1821

Género *Canis* Linnaeus, 1758

Canis lupus Linnaeus, 1758

LÁMINA I, figura A



Lám. I. A: vista lingual de mandíbula izquierda de *Canis lupus*, ejemplar MPZ 2005/1. B: vista labial de mandíbula izquierda de *Felis silvestris*, ejemplar MPZ 2007/812. C: vista oclusal de segundo molar superior izquierdo de *Vulpes cf. vulpes*, ejemplar MPZ 2005/7. D: vista oclusal de muela carnícola inferior izquierda de *Meles meles*, ejemplar MPZ 2005/20. E: vista lingual de muela carnícola inferior izquierda de *Vulpes cf. vulpes*, ejemplar MPZ 2005/8. F: vista labial de cuarto premolares inferiores derechos de *Crocuta crocuta*, ejemplar MPZ 2005/13.

Descripción

El cuarto premolar inferior (p4) presenta dos cúspides distales con respecto al protocónido y es más robusto que los otros premolares. La primera de las cúspides más próxima al protocónido está muy desarrollada, mientras que la segunda no llega a ser una cúspide totalmente independiente ya que aparentemente se une con el cíngulo posterior. Este cíngulo recorre el cuarto linguo-distal del diente. El premolar se solapa lateralmente con el primer molar de modo que en vista lingual la segunda cúspide posterior no se observa.

La muela carnícera inferior (m1) es una pieza fundamental en la diagnosis de este taxón. Presenta un protocónido redondeado, un paracónido bajo y ambas cúspides son verticales. El metacónido presenta una cúspide redondeada y llega a alcanzar el punto medio de la altura del molar. Esta cúspide parece estar ligeramente apoyada en el protocónido y algo retrasada con respecto a este último. El talónido está compuesto por dos cúspides: el hipocónido en posición labial y el entocónido en posición lingual. No presenta hipoconúlido.

Discusión

Los caracteres descritos indican que este material se puede asignar a la línea de cánidos descrita como *Canis mosbachensis-Canis lupus*. Para entender la atribución sistemática del material de CHO hay que conocer primero las características de la línea *mosbachensis-lupus* a la que se asignan estos restos.

Algunos autores consideran que a partir de un grupo ancestral surge el clado *C. mosbachensis-C. lupus*. En términos generales se acepta que *C. etruscus* evolucionaría a una forma pequeña, *C. mosbachensis*, que iría experimentando un incremento de tamaño hacia el auténtico lobo, *C. lupus*, durante el Pleistoceno Medio (KURTÉN, 1968; ROOK & TORRE, 1996). La sistemática de los lobos durante el Pleistoceno es un tema que todavía está sujeto a debate, aunque está bastante aceptada por la mayoría la especie *C. mosbachensis*, que representa una forma de "lobo pequeño" que estaría presente en Europa durante el Pleistoceno Inferior (BONIFAY, 1971 y GARCÍA, 2001).

Se han observado una serie de modelos morfológicos generales que permiten separar *C. mosbachensis* de *C. lupus* (GARCÍA, 2001) que describimos a continuación.

Estos modelos morfológicos se han observado en dos de las piezas más diagnósticas dentro del género *Canis*, la carnícera inferior (m1) y el cuarto premolar inferior (p4).

La morfología de la carnícera inferior (m1), con un protocónido redondeado paracónido bajo y ambas cúspides en posición vertical, y del cuarto premolar inferior (p4) con un protocónido redondeado (*sensu* GARCÍA, 2001), corresponde con el modelo morfológico de *Canis lupus*. Sin embargo, la ausencia del hipoconúlido (pequeña cúspide posterior que suele presentar en *C. lupus*, pero no es frecuente en *C. etruscus* y *C. mosbachensis*) en la carnícera inferior, y la presencia de una pequeña cúspide accesoria en el cuarto premolar inferior, que no llega a ser independiente pero tampoco llega a estar fusionada con el cíngulo posterior (en *C. mosbachensis* la pequeña cúspide accesoria es

independiente mientras que en *C. lupus* apenas se aprecia porque el cíngulo posterior se hace más grueso produciéndose una fusión con esta cúspide) podría ser interpretado como rasgos transicionales entre *C. mosbachensis* y *C. lupus*.

Esta forma transicional entre ambas especies ha sido reconocida en numerosos yacimientos europeos del Pleistoceno Medio. Se han llegado a definir nuevas subespecies, como *C. lupus lunensis* (BONIFAY, 1971) que se distingue de los lobos actuales por su menor talla. Anteriormente, estos pequeños lobos ya habían sido incluidos junto a otros del estadio Holstein bajo el nombre subespecífico de *Canis lupus mosbachensis* (KURTÉN, 1968).

Parece existir un gradiente de talla desde los pequeños *C. mosbachensis* hasta los "auténticos lobos" *C. lupus*. Esta menor talla también ha podido observarse en el lobo estudiado en este trabajo, y ha sido comparada con los datos de otros yacimientos donde se cita esta forma transicional (fig. 5).

El cánido de CHO presenta unas características comparables con la especie *C. lupus*, con algunas peculiaridades que difieren del lobo que encontramos en el Pleistoceno Superior que en términos generales es de mayor tamaño. Por esto último, consideramos que se trata de una de las primeras formas de lobo, *Canis lupus*, de reducida talla y con algunos rasgos transicionales, similar al que se encuentra en otros yacimientos del Pleistoceno Medio.

Género *Vulpes* Frisch, 1775

Especie *Vulpes cf. vulpes* (Linnaeus, 1758)

LÁMINA I, figuras C y E

Descripción

El segundo molar superior (M2) está muy desgastado. Por su lado labial presenta las dos cúspides principales, metacono y paracono, siendo esta última ligeramente mayor. Se observa un cíngulo que rodea a estas cúspides que se hace más débil por su lado lingual. El hipocono llega a verse ligeramente por su lado lingual como una suave cúspide, mientras que el protocono no se ve debido al desgaste que presenta el molar.

La muela carnícera inferior (m1) presenta un protocónido alto y por su lado anterior está el paracónido que forma con éste un ángulo fuerte. Por su lado interno se observa un metacónido bien desarrollado. El talónido presenta un importante desgaste, aunque se llegan a apreciar el entocónido e hipocónido. No se observa ninguna cúspide adicional por su lado interno.

Discusión

En el estudio sistemático se han considerado las dos especies de zorros que encontramos en los yacimientos pleistocenos, *Vulpes praeglacialis* Kormos, 1932, y *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758. La primera de las dos especies citadas inicialmente fue incluida dentro del género *Alopex*, principalmente por presentar una talla pequeña similar a la de los actuales zorros árticos, *Alopex lagopus*. El

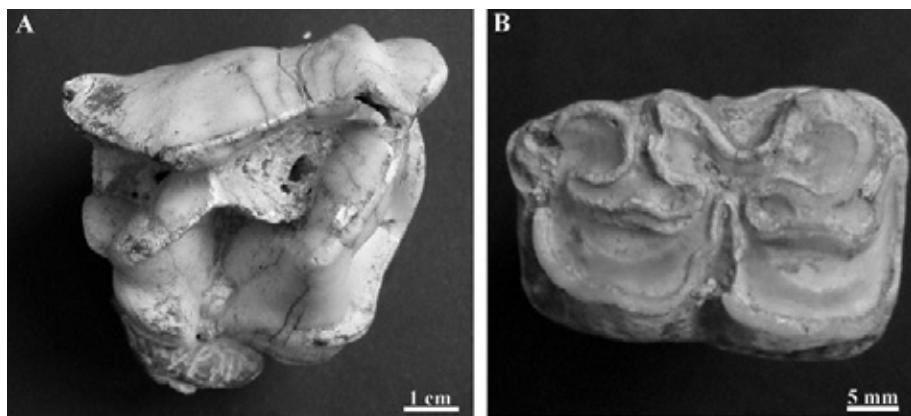


Fig. 4. A: vista oclusal de molar superior (M1-2) derecho de *Stephanorhinus hemitoechus*, ejemplar MPZ 2005/21. B: vista oclusal de molar inferior (m1-2) derecho de *Equus cf. mosbachensis*, ejemplar MPZ 2005/31.

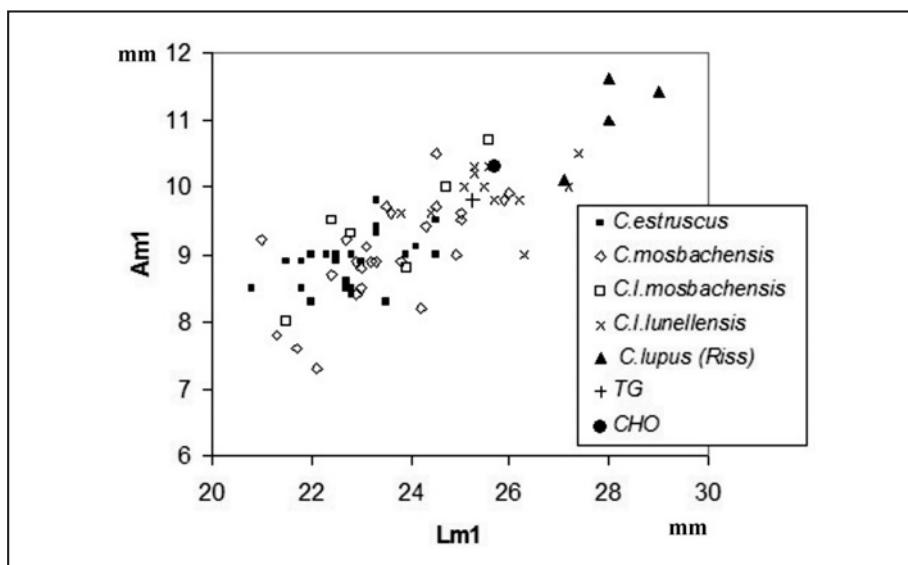


Fig. 5. Análisis bivariante entre la longitud (Lm1) y la anchura (Am1) de la muela carnícera inferior comparando diferentes especies y subespecies de cánidos del Pleistoceno. Datos de *Canis estruscus* de los yacimientos de l'Escale (BONIFAY, 1971) y Venta Micena (MARTÍNEZ-NAVARRO, 1992); *Canis mosbachensis* del yacimiento de l'Escale (BONIFAY, 1971); *Canis lupus lunellensis* del yacimiento de Lunel-Viel (BONIFAY, 1971); *Canis lupus mosbachensis* de los yacimientos de Westbury, Châtillon-Saint-Jean y Mosbach (BISHOP, 1982); *Canis lupus* (Riss, P. Superior), de los yacimientos de Châtillon-Saint-Jean, Mars y Lazaret (BONIFAY, 1971) y *Canis lupus* del yacimiento de Trinchera Galería (TG) (GARCÍA y ARSUAGA, 1997).

autor que la definió establecía una serie de rasgos que diferenciaban ambas especies. Según BONIFAY (1971) los rasgos con los que KORMOS (1932) diferenciaba *Alopex praeglacialis* de *Alopex lagopus* se podían incluir dentro del género *Vulpes*, por lo que *A. praeglacialis* pasó a incluirse dentro de este último género, manteniendo la denominación dada por el autor para el nombre de la especie.

Uno de los caracteres diagnósticos de *V. praeglacialis* es la presencia de una cúspide suplementaria entre el metacónido y el entocónido por el lado lingual del talónido de la carnícera inferior. Este rasgo no está presente en *Alopex lagopus* aunque se suele encontrar en el actual *V. vulpes*. Otro de los rasgos diagnósticos de *V. praeglacialis* es que presenta unos molares trituradores (m2, m3, M1 y M2) muy desarrollados, rasgo que es general para el género *Vulpes* y difiere del zorro ártico *Alopex lagopus*.

La carnícera inferior no presenta ninguna cúspide suplementaria entre el metacónido y el entocónido, aunque el desgaste que presenta el molar puede haber eliminado parte de esta cúspide. El único molar superior presenta un aspecto triturador al igual que los zorros actuales *V. vulpes*.

En relación con los datos de medidas, la carnícera inferior presenta unos valores bajos de longitud y anchura (MPZ 2005/8: Lm1: 13,6 mm; Am1: 5,5 mm) no llegando a alcanzar los valores mínimos para la especie *Vulpes vulpes* actual aunque se aproxima a los valores de esta misma especie en yacimientos del Pleistoceno Medio como Lunel-Viel o L'Escale. Por otro lado, el segundo molar superior presenta unos valores (MPZ 2005/7: LM2: 6 cm; AM2: 8,6 cm) que entran dentro del rango de variación de la especie *V. vulpes*.

En términos generales, tanto las características como los valores de medidas difieren de *V. praeglacialis*, siendo más comparables con la especie *Vulpes vulpes* presente en otros yacimientos del Pleistoceno Medio. Dado que el material recuperado es muy reducido y no permite una completa comparación, los restos son determinados de forma previa en vista de poder recuperar más material como *Vulpes cf. vulpes*.

Familia FELIDAE Fisher, 1817

Subfamilia FELIDAE Fisher, 1817

Género *Felis* Linnaeus, 1758

Especie *Felis silvestris* Schreber, 1775

LÁMINA I, figura B

Descripción

El tercer premolar inferior (p3) muestra una cúspide principal, el protocónido, y dos cúspides incipientes, una anterior y otra posterior.

El cuarto premolar inferior (p4) presenta una cúspide principal, el protocónido, que comparando su altura con la carnícera (m1) llega a ser considerable. A ambos lados de esta cúspide central

se observan otras dos secundarias, una por su lado anterior basal y baja, y otra en el lado posterior de menor tamaño rodeada por un ligero cíngulo basal.

La muela carnícera inferior ($m1$) es bicúspide, ya que está formada por el paracónido y el protocónido. No se observa ningún cíngulo basal ni metacónido.

Discusión

Los restos de *Felis silvestris* son comunes en depósitos cársticos del Pleistoceno Superior, pero son muy raros y aparecen de forma más esporádica en yacimientos del Pleistoceno Medio.

Existen dos formas de gatos durante el Pleistoceno en Europa. *Felis lunensis* Martelli, 1906, está presente durante el Villafranquense tardío (Pleistoceno Inferior) y se considera la especie ancestral de la que deriva la especie *Felis silvestris* Schreber, 1775 (KURTÉN, 1965).

Los rasgos distintivos entre *F. lunensis* y *F. silvestris* según KURTÉN (1965) son los siguientes:

- Diastema entre el canino y el premolar a menudo corto en *F. lunensis*, comparado con *F. silvestris*.
- El tercer premolar ($p3$) de *F. lunensis* se caracteriza por la completa ausencia de la cúspide posterior, mientras que en *F. silvestris* siempre está presente.
- El cuarto premolar ($p4$) en *F. lunensis* presenta una mayor altura del protocono en relación con el acortamiento antero-posterior del diámetro de la cúspide, un débil desarrollo de las cúspides accesorias anterior y posterior y una cúspide posterior de pequeña talla en comparación con *F. silvestris*.

La mandíbula (MPZ 2005/12) presenta un diastema largo (7,6 mm) en comparación con las medidas que presenta *F. lunensis*. El $p3$ presenta una pequeña cúspide posterior de reducido tamaño y el $p4$ presenta dos cúspides accesorias, siendo la posterior de pequeño tamaño. Las características mencionadas, siguiendo a KURTÉN (1965), indican que se trata de *F. silvestris*.

Familia MUSTELIDAE G. Fischer, 1817

Subfamilia MELINAE Bonaparte, 1838

Género *Meles* Boddaert, 1758

Especie *Meles meles* Linnaeus, 1758

LÁMINA I, figura D

Descripción

La muela carnícera inferior ($m1$) presenta el trigónido compuesto por el paracónido, protocónido y metacónido. El metacónido presenta un importante desarrollo, similar al que presenta el protocónido, sin embargo el paracónido, aunque presenta un desarrollo similar en cuanto a su an-

chura y longitud, se sitúa por debajo de las anteriores cúspides. El talónido presenta tres cúspides, el entocónido por su lado lingual, hipocónido por su lado labial y, entre ambos, el hipoconúlido con morfología subcircular y mayor desarrollo por su lado labial.

Discusión

Las características que presenta la carnícera inferior se aproximan a la especie *Meles meles* y las mediadas comparadas entran dentro del rango de variación que puede presentar esta especie.

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848

Familia RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Stephanorhinus hemitoechus (Falconer, 1868)

Figura 4A

Descripción

Esqueleto craneal

Los molares superiores (M1-2) presentan por su lado labial un perfil del ectolofo ondulado. La ondulación más fuerte es la del paracono (pliegue del paracono), que es ancho y prominente. En vista oclusal se observa un gancho (*crochet*) simple y el crista y el antiganchito (*anticrochet*) están ausentes. La foseta mesial está cerrada (comentario: en nuestro caso al estar el molar completo sin desgaste vemos la foseta cerrada, pero es un carácter que varía en función del grado de desgaste que presente el molar).

Por su lado mesial tiene un cíngulo basal muy claro y hacia la parte más lingual puede observarse el estrangulamiento del protocono que se hace más fuerte hacia la base de la corona. El valle medial se abre hacia su lado lingual y presenta una morfología en V clara. Este valle es relativamente ancho en comparación con el que muestran otras especies.

El cíngulo mesial se pierde por su lado lingual y a la salida del valle medial aparece un pequeño tubérculo.

Esqueleto post-craneal

Los húmeros están incompletos. En vista anterior la fosa coronoidea es alargada y poco profunda. En vista posterior presentan una fosa oleocraneana relativamente ancha, no muy profunda y con una morfología triangular. La diáfisis presenta sección medial triangular.

La tibia en vista distal presenta un importante desarrollo transversal. Los ejes mayores de las facetas de articulación (considerándolas como una elipse) para el maleólogo del astrágalo son cóncavas y presentan una orientación antero-posterior. La faceta articular medial presenta una morfología elipsoidal profunda, mientras que la faceta articular lateral presenta una morfología cuadrangular o trapezoidal, menos profunda en comparación con la anterior.

En vista anterior el astrágalo presenta una polea ancha y profunda. El labio lateral de la polea presenta mayor extensión que el labio medial. El borde medial de esta polea presenta mayor pendiente en comparación con el borde lateral. La articulación distal está bien separada de la polea formando un sillón profundo en su parte medial. El borde de la articulación distal es casi rectilíneo y no se observan ni la faceta navicular ni la cuboidiana debido a la pobre conservación de la mayoría de los restos. De los dos lóbulos que forman la polea se observa una clara divergencia entre ellos, siendo el medial más corto y con mayor diámetro antero-posterior que el lateral. En vista posterior de las facetas que articulan con el calcáneo se preserva la faceta articular proximal-lateral, que es ancha y corta, y la faceta medial-distal, que se alarga hacia el borde inferior externo presentando relieve en su zona más central. La faceta latero-distal presenta una forma elíptica y no parece estar en contacto con la faceta medial-distal. En vista medial se observa el tubérculo distal masivo en posición próximo al borde articular distal posterior. La superficie articular distal es ancha. En vista lateral apenas se aprecia la faceta articular debido a la pobre conservación, pero sí se observa una ligera prolongación posterior a modo de lengüeta.

Discusión

El clado considerado en este estudio es el *Stephanorhinus* y *Coelodonta*, que posiblemente sea un grupo monofilético (CERDEÑO, 1995; MADE, 2005).

Las características que presentan los molares nos indican que el rinoceronte pertenece al género *Stephanorhinus*, descartando que se trate de *Coelodonta*, que difiere de aquel en que tiene un esmalte muy rugoso y presenta mucho cemento.

El tamaño de los molares, así como el pliegue del paracono fuerte, hace descartar que se trate de *S. etruscus*, que en general es de menor tamaño, así como de *S. kirchbergensis*, que al contrario es de mayor tamaño y carece de un perfil de la muralla externa (ectolofo) fuertemente ondulado. Por el tamaño, *S. hundsheimensis* y *S. hemitoechus* son indiferenciables (LACOMBAT, 2003), presentando unas dimensiones muy próximas. Una de las características de *S. hunsheimensis* es que presenta un cíngulo lingual (LACOMBAT, 2003) que persiste para las especies del Pleistoceno Medio, y en ocasiones queda reducido a un pequeño tubérculo (GUÈRIN, 2003). En el material estudiado este tubérculo está presente a la salida del valle medial, pero estos pueden también estar presentes en algunos casos de *S. hemitoechus* en yacimientos de la Península Ibérica (CERDEÑO, 1990). La presencia de un fuerte *crochet*, pliegue del paracono ancho y prominente y estrangulamiento del protocono visible, indica que se trata de *S. hemitoechus*.

Del estudio morfológico y de la comparación de las medias con las de otros yacimientos, se deduce que en general tanto los molares como los restos del esqueleto post-craneal son de pequeño tamaño (RAMÓN DEL RÍO y CUENCA-BESCÓS, 2005), estando siempre próximas a los valores mínimos dados por GUÈRIN (1980). Este menor tamaño puede estar relacionado con un estadio evolutivo más primitivo, ya que en términos generales parece haber un aumento de anchura y de talla de las muestras más antiguas a las más modernas (GUÈRIN, 1980).

Varios autores, como AZZAROLI (1962), GUÉRIN (1980) FORTELIUS (1993) y más recientemente LACOMBAT (2003), señalan diferentes estadios en la evolución de los caracteres de *S. hemitoechus*, tanto en el grado de hipsodoncia, como en la morfología del cráneo y en la robustez de los huesos largos. En términos generales, estos autores observan un aumento de la talla cuando comparan niveles antiguos en relación con niveles más modernos. Este incremento de robustez parece haber ocurrido al final del Pleistoceno Medio (MADE, 2005). En la Península Ibérica se ha observado un aumento de robustez desde los restos más antiguos como los de Atapuerca a los del Pleistoceno Medio final – Pleistoceno Superior (CERDEÑO, 1990).

Por otro lado, hay que tener en cuenta que algunos de los restos podrían pertenecer a individuos juveniles, ya que los molares descritos apenas presentan desgaste, lo que indicaría que alguno de los individuos podría ser relativamente juvenil. Con respecto a esto último hay que añadir que en el caso de los astrágilos parece haber una relación entre la edad del individuo y la anchura de estos (MADE, 2000).

La menor talla observada en los restos de *S. hemitoechus* de CHO podría estar relacionada con un estadio evolutivo primitivo de esta especie, presente en el Pleistoceno Medio, y menos robusta que la forma del final del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior.

Familia EQUIDAE Gray, 1821

Género *Equus* Linnaeus, 1758

Equus cf. *mosbachensis* Reichenau, 1915

Figura 4B

Descripción

El molar inferior derecho (MPZ 2004/31) presenta un linguafléxido ligeramente abierto y con una morfología en "U", el ectofléxido entra en istmo sin atravesarlo del todo ni contactar con el linguafléxido y presenta una pequeña ondulación. El metacónido es redondeado y el metastílido anguloso.

Discusión

En términos generales, tanto la talla como la morfología corresponden a un *Equus* de tipo "caballino". Las características morfológicas observadas en la dentición son comparables con las que presentan los caballos del grupo "*mosbachensis*" (LANGLOIS, 2004). También el índice del linguaférido, del molar inferior, entra dentro de la variabilidad de este grupo de caballos en Europa.

Los caballos pertenecientes al gr. *E. "mosbachensis"* han sido interpretados como las primeras formas de "caballus". Estas primeras formas caballinas aparecieron al inicio del Pleistoceno Medio y en la bibliografía las encontramos con diferentes acepciones nomenclaturales, bien como *Equus caballus* tipo *mosbachensis* (BONADONNA y ALBERDI, 1987) o bien como la subespecie *Equus caballus mosbachensis* por presentar unas características y un tamaño comparable con el caballo del yaci-

miento alemán de Mosbach (AZZAROLI, 1966). Esta forma de caballo está presente en numerosos yacimientos del Pleistoceno Medio, y aunque actualmente la especie *Equus mosbachensis* parece estar aceptada por la mayoría de los autores, al igual que otras especies asociadas a estas primeras formas de caballinos, el conocimiento que se tiene de los caballos de este periodo es muy escaso y continúa siendo un tema de discusión.

Del estudio de los restos de caballos recuperados podemos concluir que se trata de una forma de *Equus* típicamente "caballina" con características morfológicas y de talla similares a *Equus mosbachensis*. Los restos se pueden identificar, siguiendo la revisión reciente de LANGLOIS (2004), como *Equus cf.* del grupo "*mosbachensis*" o bien como *Equus cf. mosbachensis*.

Orden ARTIODACTYLA

Familia BOVIDAE Gray, 1821

Subfamilia BOVINAE Gray, 1821

Género *Bison* Smith, 1827

LÁMINA II, figuras F, G, H, I

Comentario

En paleontología las diferencias entre los géneros *Bos* y *Bison* es un tema muy discutido. Esto se debe a que en muchas ocasiones no se dispone de cráneos completos que permitan analizar los rasgos diagnósticos que separan cada uno de los géneros. A la hora de realizar el estudio de los restos de grandes bóvidos hemos seguido aquellos criterios establecidos por algunos autores (BRUGAL, 1985; SALA, 1986) que consideramos son más fiables para diferenciar los géneros *Bos* y *Bison*.

El esquema general que presentan los molares superiores estudiados, con la presencia de un ligero abultamiento en la base de la corona, la morfología del esmalte interno subrectangular y en forma de "U" (cuando el desgaste es avanzado) y un aspecto menos columnar e hipsodonto son características relacionadas con el género *Bison* (SALA, 1986; MOULLÉ, 1992).

En cuanto al esqueleto post-craneal, los caracteres observados como la depresión entre las facetas articulares proximales en el radio poco profunda y ancha, la mayor anchura de los metápodos a la altura de la línea de sutura de la epífisis distal, así como muchos otros caracteres observados en diferentes elementos del esqueleto post-craneal son caracteres atribuidos al género *Bison* (SALA, 1986; MOULLÉ, 1992).

Bison cf. schoetensacki Freudenber, 1910

Descripción

El M3 se diferencia de los otros molares por una suave ala metastilaria visible por su lado posterior que se acentúa ligeramente hacia la base de la corona. Los molares superiores M2 y M3 presen-

tan un aspecto general más columnar que los M1, que a diferencia de estos últimos presentan unos bordes laterales ligeramente divergentes. Todos los molares superiores por su lado vestibulario presentan los estilos bien desarrollados. Por su lado lingual presentan un entoestilo que empieza a ser visible a partir de los dos tercios de altura de la corona. En vista oclusal la morfología general que presentan es rectangular, pasando a una morfología más cuadrangular conforme es mayor el desgaste. El dibujo que presenta el esmalte alrededor de la cavidad interna es subrectangular y los pliegues del esmalte son simples, presentando una forma en "U" que es más visible cuanto mayor es el desgaste del molar. Se observa un ligero abultamiento en la base de la corona.

Los premolares superiores están constituidos por un único lóbulo principal. El P3 y P4 presentan un metástilo muy fuerte que se introduce hacia el interior del premolar, observándose una morfología en "U" cuando presenta un avanzado desgaste. El P4 se diferencia claramente de los anteriores premolares por un mayor desarrollo transversal, siendo por tanto más ancho. La morfología general del esmalte de la cavidad interna de los premolares es subrectangular a excepción del P2, que presenta diversos pliegues dando una morfología más irregular y compleja.

El m3 está constituido por tres lóbulos. Entre los dos lóbulos principales, el protocónido y el hipocónido, está presente el ectoestílo mientras que entre el hipocono y el hipoconúlico o talónido no hay ninguna columna accesoria. El valle de entrada que forman el hipoconúlico y el hipocónido por su lado vestibulario es anguloso. En la base de la corona se observa un abultamiento que es más visible en el hipoconúlico.

Discusión

Las distintas especies que existen dentro del género *Bison* son difíciles de identificar si no se tiene una parte importante del cráneo. En términos generales, en el Pleistoceno las dos especies que están presentes son *Bison schoetensacki* y *Bison priscus*. Las principales diferencias entre ambas especies encontradas en el esqueleto post-carneal están relacionadas con la gracia. *Bison schoetensacki* es considerada una especie de pequeño tamaño y más grácil que *Bison priscus*. En el estudio comparativo de las medidas del esqueleto post-craneal se observa que los restos se aproximan a los de *B. schoetensacki*, no llegando a alcanzar en la mayoría de los casos las medidas que presenta la especie *B. priscus*.

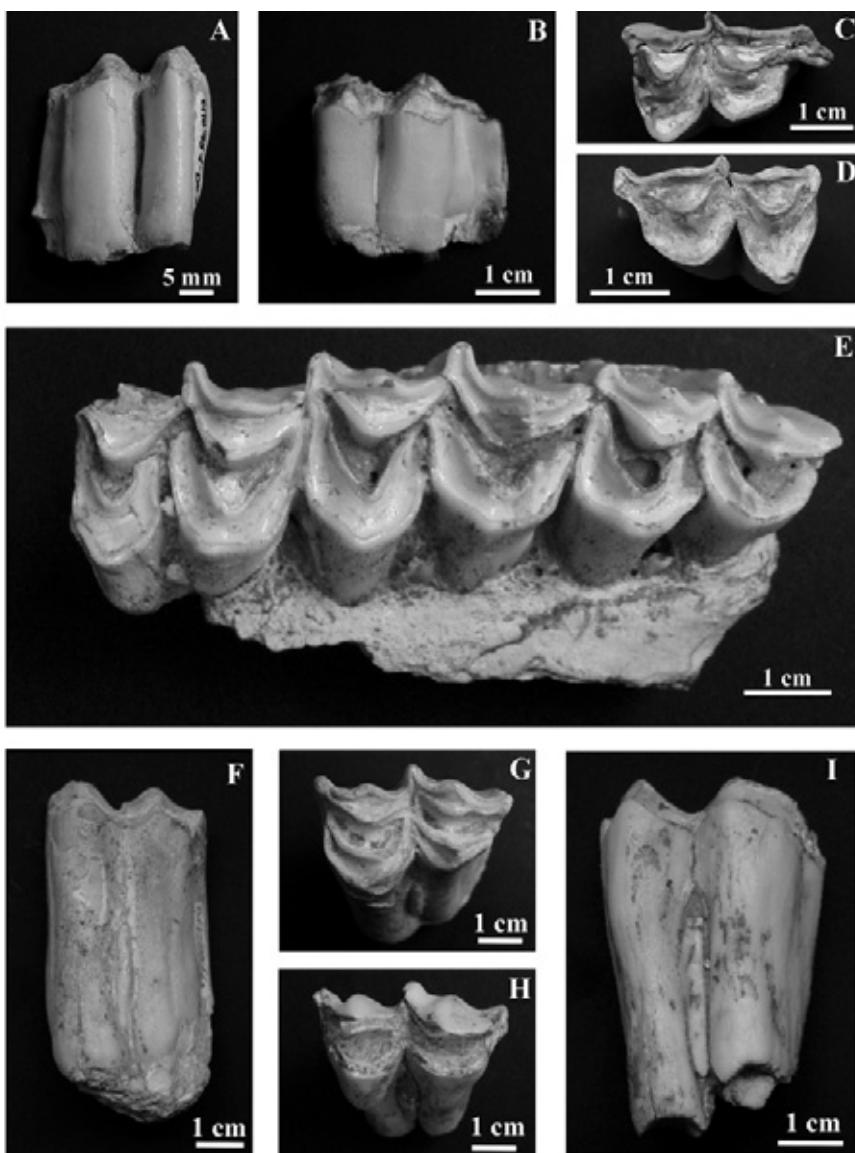
Los resultados obtenidos del estudio morfológico nos permiten asignar los restos al género *Bison*. En cuanto a la determinación específica, los datos morfométricos son comparables con *B. schoetensacki*. Al no disponer de partes del esqueleto craneal más diagnósticas decidimos asignar los restos como *Bison cf. schoetensacki*.

Subfamilia CAPRINAE Gray, 1821

Género *Capra* Linnaeus, 1758

Capra sp.

LÁMINA II, figuras A, B, C, D



Lám. II. A y D: vista lingual y oclusal respectivamente de tercer molar superior izquierdo de *Capra* sp., ejemplar MPZ 2007/835. B y C: vista lingual y oclusal respectivamente de tercer molar superior derecho de *Capra* sp., ejemplar MPZ 2005/64. E: vista oclusal maxilar izquierdo (M1-M3) de *Cervus elaphus* ssp., ejemplar MPZ 2007/882. F y G: vista lingual y oclusal respectivamente de tercer molar superior izquierdo de *Bison* cf. *schoetensacki*, ejemplar MPZ 2005/60. H e I: vista oclusal y lingual respectivamente de molar superior izquierdo de *Bison* cf. *schoetensacki*, ejemplar MPZ 2007/860.

Descripción

El tercer molar superior (M3: MPZ 2005/64) en vista vestibular presenta unos estilos salientes, las superficies interstilares desigual y un metástilo que se hace divergente hacia la base. En vista lingual el metástilo es aparentemente subvertical y el ala metastilaria muy desarrollada. En esta misma vista, el lóbulo posterior en la base y hacia el ala metastilaria presenta un importante engrosamiento, generando un abultamiento en este sector. En vista distal se observa el abultamiento del lóbulo posterior en la zona basal anteriormente y un metástilo muy extendido. En vista medial se observa una ligera torsión del lóbulo anterior en la parte basal. Por otro lado, el tercer molar superior (M3: MPZ 2007/835) presenta unas características que difieren de las del anterior descrito. Éste en vista vestibular presenta unos estilos más bien finos y un metástilo subvertical que se engorda hacia la parte basal para desdoblarse ligeramente dando un ala metastilaria poco desarrollada. En vista lingual el metástilo se ensancha hacia la base para formar un ala metastilaria poco desarrollada y en vista medial la torsión que veíamos en el caso anterior es casi inapreciable.

Discusión

El M3 es una pieza muy diagnóstica dentro del género *Capra*. En los dos M3 estudiados se han encontrado algunas diferencias morfológicas que son atribuidas a la gran variabilidad morfológica que presentan los caprinos, además de las diferencias relacionadas con el dimorfismo sexual.

La principal característica observada en el M3 relacionada con el género *Capra* es la presencia de un ala metastilaria individualizada. Por otro lado este presenta en el lóbulo anterior en vista medial una torsión que es visible en el género *Capra* y en menor medida en el género *Ovis*, pero que sin embargo no se observa en *Hemitragus* (MOULLÉ et al., 2004).

Del mismo modo en los molares superiores los estilos están bien desarrollados y presentan un aspecto menos columnar que difiere del género *Hemitragus*, donde la cara lingual permanece paralela al eje longitudinal, adquiriendo así un aspecto muy columnar (BONIFAY, 1975). La presencia de un ala metastilaria, los estilos fuertes y el aspecto no tan columnar como en el género *Hemitragus*, son rasgos característicos del género *Capra*.

La asignación de los restos al género *Capra* no presenta lugar a dudas, sin embargo la asignación específica resulta complicada si además añadimos el desconocimiento actual de las características del género *Capra* para yacimientos del Pleistoceno Medio de la Península Ibérica.

Las características que presenta el M3 (MPZ 2005/64), superficie interstilaria distal más ancha que la mesial y el ala metastilaria muy saliente, que provoca que el metástilo se ensanche mostrando una divergencia hacia la base de la corona, son comparables con la línea de *Capra i. ibex* (CRÉGUT-BONNOUR, 1992a). Sin embargo, el otro M3 analizado presenta un ala metastilaria poco desarrollada que por otro lado sería más comparable con la línea caucásica (CRÉGUT-BONNOUR, 1992b). Es por todo ello que, por el momento, se decide dejar la asignación específica en nomenclatura abierta como *Capra sp.*

Familia CERVIDAE Goldfuss, 1820

Género *Cervus* Linnaeus, 1758

Cervus elaphus ssp. Linnaeus, 1758

LÁMINA II, figura E

Descripción

Los molares superiores presentan por su lado labial un parástilo y mesóstilo muy salientes y desarrollados que se disponen perpendicularmente con respecto a la muralla externa. El pilar del paracono está más desarrollado que el del metacono. Los lóbulos están ligeramente inclinados hacia atrás. En vista lingual, el cíngulo está muy desarrollado presentando mayor desarrollo en los lados anterior y posterior pero pudiendo llegar a seguirlo a lo largo del lado lingual. En la parte interna entre los dos lóbulos está el entostilo. En vista oclusal algunos molares presentan un espolón en la foseta posterior y también se ha observado el desarrollo de un pliegue protoconal en la foseta anterior que puede llegar a estar muy desarrollado.

El P4 por su lado labial presenta un metástilo muy desarrollado que se dirige hacia delante. El parástilo en comparación con el anterior está menos desarrollado y se dirige hacia atrás. Por su lado lingual se observa hacia la mitad una estrecha ranura. En vista oclusal la foseta presenta un pliegue en su lado lingual.

Los molares inferiores m1-m2 tienen los lóbulos externos girados hacia atrás. Por el lado labial presentan un ectoestílico y el cíngulo está reducido al lado anterior y posterior.

En el cuarto premolar inferior (p4) el metacónido en vista lingual es alto en relación con el parástilo y el hipostílico. El paracónido no se observa al haber desaparecido por desgastarse. En vista oclusal el ala anterior del hipocónido se ha fusionado con el entocónido. El tercer premolar tiene una morfología similar solo que el paracónido se separa y se observa con claridad.

En vista lingual el segundo premolar (p2) tiene el parastílico más desarrollado que el hipostílico. El metacónido es más alto que los anteriores.

Discusión

Los caracteres observados en la dentición, como la ausencia de cíngulo posterior por el lado lingual y la presencia de una estrecha ranura lingual en el P4 entre otros, son característicos de *Cervus elaphus* (LISTER, 1996). Por otro lado los datos de medidas se ajustan a los que presenta esta especie en otros yacimientos europeos de edad similar a CHO.

La determinación subespecífica de los restos cuando no se disponen de astas es muy difícil y por el momento no se tienen suficientes criterios para realizar esta determinación por lo que asignamos los restos a *Cervus elaphus* ssp.

BIOESTRATIGRAFÍA

Las especies que están representadas en la CHO muestran una asociación faunística típica del Pleistoceno Medio (CUENCA-BESCÓS *et al.*, 2005b; RAMÓN DEL RÍO y CUENCA-BESCÓS, 2005).

En este apartado se ha realizado un estudio bioestratigráfico, estableciendo relaciones a partir de caracteres morfológicos y morfométricos, en aquellas especies que presentan mayor valor bioestratigráfico.

Los rinocerontes han sido durante mucho tiempo utilizados como datadores biocronológicos a partir de la bioestratigrafía propuesta por GUÈRIN (1980, 1982). En este trabajo la utilización de estas biozonas ha sido considerada como una herramienta de aproximación bioestratigráfica, ya que se considera que la utilización de una sola especie para datar bioestratigráficamente nos puede dar una aproximación de la posición estratigráfica del yacimiento, pero no es totalmente representativo.

El estudio sistemático de *Stephanorhinus hemitoechus* muestra que podría tratarse de un estadio primitivo de esta especie, lo que algunos autores denominan la subespecie *Stephanorhinus hemitoechus falconeri* (AZZAROLI, 1962) típica del Pleistoceno Medio y menos robusta que la del Pleistoceno Superior. Este estadio evolutivo según GUÈRIN (1982) abarcaría las biozonas 23 y 24 aproximadamente, y siguiendo a MADE (2005) estaría presente desde hace 500 ka hasta 250 ka, pasando posteriormente a tener una forma más robusta que *S. hemitoechus*.

En la Península Ibérica esta especie de rinoceronte está presente en los niveles del yacimiento de Trinchera Galería (GII y GIII) de Atapuerca. Estos niveles han sido asignados en base a la presencia de *S. hemitoechus* a la biozona 23 (GUÈRIN, 1980) y presentan una edad aproximada, a partir de dataciones obtenidas por U/Th y ESR asociados a la fauna de entre 350 ka y 200 ka (CARBONELL *et al.*, 1999; CUENCA-BESCÓS y GARCÍA, 2005).

La presencia más antigua en Europa de *S. hemitoechus* se cita en el yacimiento francés de L'Aragó (MIS 12), en Bilzingsleben (MIS 11) y Terra Amata (MADE, 2005; LACOMBAT, 2003). Este último yacimiento fue asignado a la biozona 23 por GUÈRIN (1980). En la Península Ibérica la presencia más antigua de esta especie está en los yacimientos de Atapuerca y de Torralba (CERDEÑO, 1990; VILLA *et al.*, 2005). Este último yacimiento presenta una cronología contemporánea o ligeramente más antigua que Orgnac 3, que presenta un mínimo de edad de 300 ka (FALGUÈRES *et al.*, 2006) y un estadio evolutivo primitivo de esta especie (MADE, 2005). Los restos de *S. hemitoechus* de CHO presentan un estadio evolutivo primitivo comparable con el presente en otros yacimientos europeos que muestran una distribución estratigráfica comprendida entre un rango de edad aproximado de 400-300 ka.

Las primeras formas de *Equus* de tipo "caballino" tendrían su aparición en Europa al inicio del Pleistoceno Medio y difieren sensiblemente de las otras formas caballinas del Pleistoceno Superior y de las actuales. Estos caballos son denominados con diferentes nombres específicos y subespecíficos, pero todos ellos son comparables con los restos de caballos del yacimiento de Mosbach (estadio Holstein) y podríamos incluirlos en el grupo denominado "mosbachensis" (LANGLOIS, 2004). Estos caballos estuvieron presentes durante el Pleistoceno Medio y posteriormente fueron reemplazados por una forma de *Equus caballus* más pequeña.

Los restos de caballos de la CHO son comparables con los que encontramos en otros yacimientos, todos ellos asignados a este grupo, como los descritos en la cueva de L'Aragó, Lunel-Viel o Westbury, entre otros. Estos últimos yacimientos presentan una edad muy próxima. El complejo medio (III) de la cueva de L'Aragó, donde encontramos una lista faunística comparable con la de CHO, presenta edad superior a 350 ka (FALGUÈRES et al., 2004) y según los datos obtenidos a partir de ESR entre 540 ± 60 ka y 520 ± 70 ka (BAHAIN et al., 1993). Del yacimiento de Lunel-Viel no existen dataciones directas pero los estudios de la fauna indican una edad próxima al interglaciar Mindel/Riss (BONIFAY, 1971). El yacimiento de Westbury representa uno de los yacimientos pleistocenos más antiguos del Reino Unido perteneciente al interglaciar Cromeriense (MIS13) (BISHOP, 1982).

El lobo presente en CHO representa una forma transicional de pequeño tamaño entre el *Canis mosbachensis* y el auténtico lobo *Canis lupus*. Esta transición entre ambas especies se piensa que tuvo lugar alrededor del estadio Holstein (aproximadamente MIS 11), ya que los lobos pre-Holstein han sido asignados a *Canis mosbachensis* (GARCÍA, 2001). El lobo de CHO es uno de los primeros representantes de *Canis lupus* al igual que el que encontramos en los yacimientos de Heppenloch, Lunel-Viel y Trinchera Galería.

El representante más antiguo de *Felis silvestris* fue reconocido por un premolar en el yacimiento de Le Vallonet perteneciente al Pleistoceno Inferior (MOULLÉ, 1992). Sin embargo, la especie de gato que suele estar presente en muchos yacimientos durante el Villafranquieno superior (Pleistoceno Inferior) es *Felis lunensis*.

KURTÉN (1965) considera que el gato actual, *F. silvestris*, probablemente descienda a partir de la forma villafranquieno de *F. lunensis*. La transición hacia la forma moderna, según este autor, ya se habría completado en el estadio Holstein (MIS11), estando presente *F. silvestris* en yacimientos como Lunel-Viel y Heppenloch (cronología: interglaciar Holstein). La etapa de transición entre *F. lunensis* a *F. silvestris* tendría lugar durante el Mindel/Elster en la que estaría presente una forma con rasgos intermedios como la de Heppenloch (KURTÉN, 1965). El gato salvaje de la CHO presenta unos rasgos que podrían considerarse transicionales entre ambas especies, lo cual nos indicaría una edad según KURTÉN (1965) en torno al estadio Holstein, ya que a partir de este momento ya se habría completado la transición.

Los micromamíferos son muy empleados como indicadores bioestratigráficos, cronológicos y paleoecológicos. Sin embargo, están muy escasamente representados en el yacimiento y tan solo encontramos restos de erizo (*Erinaceus*), de hámster (*Allocricetus*), de ratón de campo (*Apodemus*) y de quiróptero (*Rhinolophus*) en muy pequeñas cantidades. La única especie de la que se ha podido obtener información es del hámster *Allocricetus bursae correzensis*, cuya morfología y tamaño es similar al de los yacimientos de Trinchera Galería y la Sima de los Huesos de Atapuerca (CUENCA-BESCÓS et al., 2004; CUENCA-BESCÓS et al., 2001).

El conjunto de especies presentes en el yacimiento, así como sus características, muestran una edad del yacimiento en torno a los 400-300 ka. Considerando los estadios establecidos para el NW de Europa estaría muy próximo al interglaciar Holstein.

ESTUDIO TAFONÓMICO PRELIMINAR

Se ha realizado un estudio tafonómico preliminar de los restos fósiles recuperados hasta la fecha. El objetivo principal de este estudio ha sido intentar reconocer los principales agentes que han producido la dispersión y concentración de los restos óseos en la cueva.

Existen dos tipos de agentes capaces de intervenir en la dispersión y concentración de los restos óseos, por un lado los físicos y por otro los biológicos. Entre los agentes físicos que pueden actuar dentro de un sistema cártico están el transporte hidrálico, entendiendo como tal el transporte que se puede generar dentro de la cavidad al reactivarse el sistema cártico, y el transporte gravitacional por caída desde el exterior, que en este caso podría venir marcado por la existencia de una trampa natural. En relación con estos procesos, se ha observado una orientación preferente (norte-sur) de los huesos largos, que suscita pensar en la actuación de un menor a mayor grado de transporte. Dado que esta orientación preferente es muy apreciable justo en el sector donde se localizan los sumideros de la cavidad, activos en la actualidad, se piensa que los restos han podido ser transportados hacia ese sector al reactivarse el sistema cártico. Además, es apreciable una escasa representación de microfauna que podría estar relacionada con el lavado y desaparición de la fracción más fina al reactivarse el sistema. Se desconoce, por el momento, en qué medida los restos han sufrido transporte y si éste ha podido producir un sesgo tafonómico sobre el material recuperado.

En cuanto a la posible existencia de una trampa natural, existen diferentes características tanto ecológicas como tafonómicas (WANG y MARTÍN, 1993) que no han sido observadas en el conjunto de los restos óseos del yacimiento. Una de las principales características de una trampa natural, propiciada por la propia caída de los animales, es una amplia representación de todas las partes esqueléticas (esqueleto axial y apendicular) así como la conexión anatómica de algunas de ellas. Por otro lado, en ocasiones se puede observar un alto porcentaje de carnívoros frente a herbívoros. Esto se debe a la atracción que supone la trampa para los carnívoros que provoca que puedan quedar también atrapados (WHITE et al., 1984). Esto último se ha observado en trampas naturales de yacimientos al aire libre, pero en el caso de las cuevas puede llegar a ser muy diferente (WANG y MARTÍN, 1993; CÁCERES, 2002). Aun así, esta última característica tampoco ha sido observada en el conjunto del yacimiento.

Por otro lado, los principales agentes biológicos que pueden producir dispersión y concentración de restos en las cuevas son los homínidos, las hienas, los leopardos y el puercoespín (BRAIN, 1980; 1981). A estos últimos habría que añadir algunos cánidos, como el lobo o el coyote, que en ocasiones pueden utilizar las cuevas como madrigueras y transportar restos a ellas (BINFORD, 1981; DOMÍNGUEZ-RODRIGO, 1994 a y b).

De todos ellos, la actividad de homínidos ha sido descartada al no observarse marcas de corte en los restos estudiados así como tampoco industria lítica asociada a los mismos. Del mismo modo, tampoco se han observado marcas producidas por puercoespín, cuya morfología –resultado del roído de los huesos con la finalidad de desgastar sus dientes de crecimiento continuo o de incrementar el contenido de sales minerales a su dieta– es muy característica y fácil de reconocer.

En relación con la actividad de carnívoros, se han observado diferentes tipos de marcas en los restos óseos. Las formas de consumo y alteración de las carcassas de las presas producidas por diferentes carnívoros pueden a su vez generar diferentes tipos de patrones de acumulación y de tipos de marcas. Es por ello que para identificar al carnívoro que ha producido la dispersión y concentración en una cueva se utilizan diferentes criterios, como son el patrón de acumulación, las partes esqueléticas más representadas, el tipo de marcas, la localización de las marcas, etc. (CRUZ-URIBE, 1991; PICKERING, 2002; DOMÍNGUEZ-RODRIGO y PIQUERAS, 2003; PICKERING *et al.*, 2004; FAITH *et al.*, 2007).

El leopardo en ocasiones puede utilizar las cavidades cársticas de guarida, transportando las carcassas enteras de sus presas y consumiéndolas allí. Por ello el tamaño de sus presas se limita a aquellas que son capaces de transportar. De manera que los leopardos pueden contribuir a la deposición de pequeñas presas (PICKERING *et al.*, 2004; DOMÍNGUEZ-RODRIGO y PIQUERAS, 2003), que en este caso podrían ser los cérvidos y los caprinos. En el caso de CHO se ha descartado en principio la acción de los leopardos, ya que de ser así tendría que haberse encontrado mayor representación de restos postcraneales de sus presas.

Por otro lado, las hienas son los carnívoros que mayor alteración pueden causar en las carcassas de otros vertebrados (BRAIN, 1981), pudiendo llegar a destruir los huesos totalmente por fracturación o incluso por ingestión. Esta mayor alteración en los huesos que producen está relacionada con la capacidad que tienen para asimilar la materia orgánica del tejido óseo de los huesos. Por ello acostumbran a desplazar los huesos, apendiculares y craneales principalmente, a las madrigueras donde los acumulan (BINFORD, 1981; DOMÍNGUEZ-RODRIGO, 1994 a y b). Existen diferentes criterios que permiten la identificación de la actividad de hienas en un yacimiento paleontológico, unido a su vez a una amplia discusión entre estos criterios y su capacidad para distinguirlos de la producida por otros carnívoros, entre los que se encuentran los homínidos (HAYNES, 1983; CRUZ-URIBE, 1991; STINER, 1991; PICKERING, 2002; FAITH, 2007; POKINES y PETERHANS, 2007; KUHN *et al.*, en prensa).

Uno de los principales criterios utilizados para identificar al carnívoro que ha generado la acumulación de restos óseos es el tipo de marcas que estos dejan al consumir sus presas, así como la distribución y localización de éstas. Las principales huellas producidas por carnívoros que se pueden observar en los huesos son los surcos, las depresiones, las improntas, marcas de mordisqueo, bordes ondulados, estrías, pulidos por la acción de ácidos salivares asociados a un lameteo y mordisqueo intenso o a la regurgitación y el excavado o vaciado de huesos (CÁCERES, 2002). En la CHO se han observado diferentes tipos de marcas que evidencian la actividad de carnívoros. De todas, la más abundante es la relacionada con una actividad de mordisqueo intenso (lámina III, figuras A y B) asociado a la eliminación total o parcial de epífisis mediante la actividad de excavado o vaciado de los huesos (lámina IV, figura D). Asociados a estas últimas marcas, se han observado pulidos en los extremos de algunos restos con pequeñas depresiones (*pitting*), estrías y surcos, que se relacionan con la insalivación y mordisqueo intenso de una zona del hueso (lámina III, figuras C y D). Menos abundantes son los surcos, depresiones e improntas (lámina IV, figuras A y B). Estas marcas las encontramos principalmente en los extremos epifisiales de los huesos largos del esqueleto apendicular de grandes herbívoros, y parecen responder más a la actividad de consumo de la médula y el tejido

óseo que al descarnamiento, característica propia de la actividad de hienas (DOMÍNGUEZ-RODRIGO, 1994 b; DOMÍNGUEZ-RODRIGO y PIQUERAS, 2003; PICKERING *et al.*, 2004).

Por otro lado, otra de las observaciones realizadas en CHO es que, entre los elementos post-craniales más representados, abundan los metapodiales y huesos largos pertenecientes al esqueleto apendicular. Estos constituyen actualmente un 75% del total de restos post-craneales identificados. En relación con esto último, se ha observado que en las guaridas de hienas los restos esqueléticos más representados son los miembros apendiculares, anteriores y posteriores, y los metapodiales, ya que estos son más resistentes a la fractura y al mordisqueo que producen estos animales (BEHRENSMEYER y DOROTHY, 1980; CRUZ-URIIBE, 1991).

Por otro lado, se han identificado y contabilizado un gran número de coprolitos asociados a los restos óseos (lámina IV, figura C). Estos presentan unas características externas macroscópicas –color amarillento claro externo y blanquecino internamente, morfología subredondeada y un tamaño entre 30-40 mm– que son comparables con los coprolitos producidos por hienas (FERNÁNDEZ RODRÍGUEZ *et al.*, 1995; CARRIÓN *et al.*, 2000; LARKIN *et al.*, 2000).

En resumen, los datos apuntan a que las hienas tuvieron una importante participación en la concentración de los restos en la cueva, que viene evidenciada por el tipo de marcas observadas en los restos óseos, unido a la presencia de coprolitos y de restos directos de éstas. Sin embargo, no se puede descartar que algunos de los restos hubieran sido introducidos por otros carnívoros como los lobos. Así mismo, dada la evidencia de transporte observada en los restos, no se puede evaluar por el momento la influencia que éste ha podido producir sobre el yacimiento de CHO.

PALEOECOLOGÍA

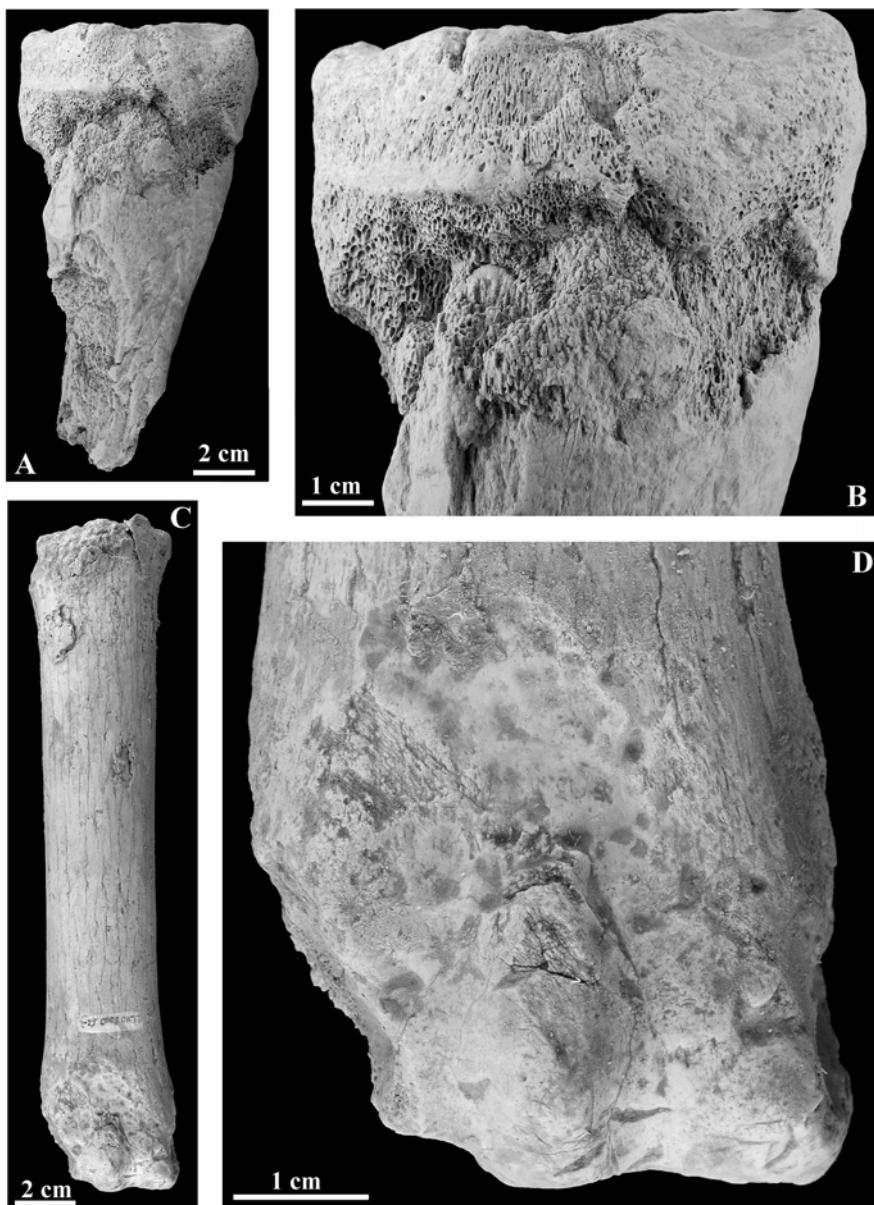
Una vez conocidas las especies presentes en el yacimiento y los distintos factores que han intervenido en la formación del mismo, el último objetivo de este trabajo consiste en inferir el paleoambiente que habría en esta región conociendo los distintos hábitats que ocuparía cada una de estas especies.

El rinoceronte *Stephanorhinus hemitoechus* presenta una dentición de braquiodonta a ligeramente hipsodonta y se alimenta de hierba y pequeñas plantas principalmente, estando asociado a medios abiertos (FORTELIUS, 1982), denominándose comúnmente el rinoceronte de "estepa". Del mismo modo, los caballos también están asociados a medios abiertos de tipo estepa.

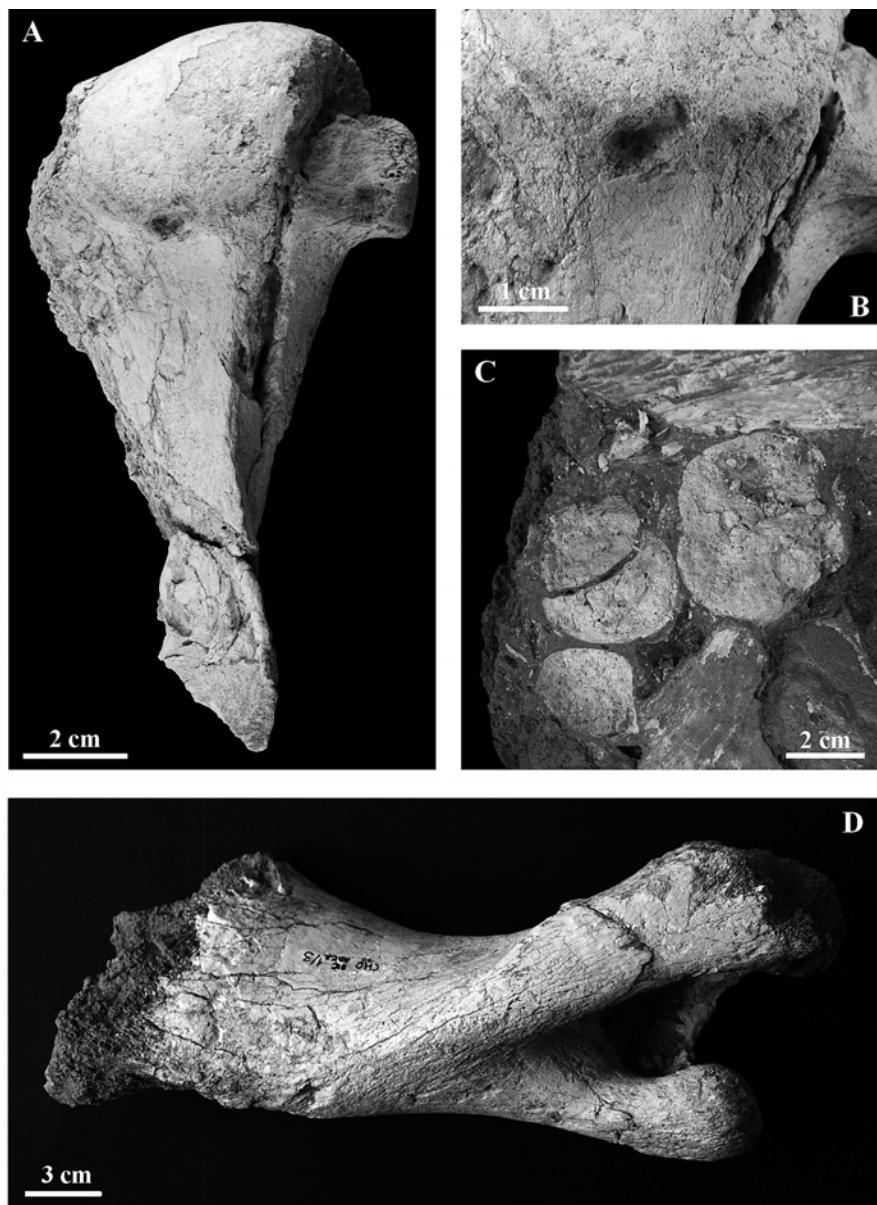
Bison schoetensacki, a diferencia de las otras especies de bisontes del Pleistoceno, es una forma de pequeño tamaño asociada a medios no tan abiertos como el caso de *Bison priscus*, sino más boscosos (bosque abierto), en relación a la localidad de Mauer de edad Pleistoceno Medio inicial donde fue definido (GUÈRIN *et al.*, 2003).

El ciervo, *Cervus elaphus*, actualmente ocupa una gran variedad de hábitats, aunque el ideal contiene densas zonas forestales alternadas por praderas (BLANCO, 1998).

Las especies del género *Capra* pueden ocupar ecosistemas muy variados, pero en la mayoría de los casos las encontramos ligadas a medios relativamente rocosos con diferente tipo de vegetación, desde prados a bosque (BLANCO, 1998).



Lám. III. A y B: radio indeterminado con marcas de mordisqueo intenso producido por carnívoros, ejemplar MPZ 2007/883. C y D: metápodo de caballo con marcas de mordisqueo y pulidos por la acción de ácidos salivares asociados a un lameteo y mordisqueo intenso. Se pueden observar pequeñas depresiones y surcos relacionados con esta actividad, ejemplar MPZ 2007/824.



Lám. IV. A y B: fémur indeterminado con una impronta producida por una mordedura de carnívoro, ejemplar MPZ 2007/884. C: coprolitos de hienas del nivel fosilífero principal. D: húmero derecho de rinoceronte con las epífisis parcialmente eliminadas por mordisqueo intenso, ejemplar MPZ 2005/27.

El tejón (*Meles meles*) prefiere un hábitat de bosque abierto y el gato salvaje (*Felis silvestris*) está asociado a un hábitat de bosque o arbustivo (POKINES, 1998). El resto de carnívoros presentes en el yacimiento está constituido por especies generalistas. Por otro lado la hiena, *Crocuta crocuta*, especialista en rotura de huesos, es típica de medios abiertos con gran densidad de herbívoros (VALKENBURGH, 1988).

En cuanto a los restos de microfauna, como ya se ha indicado anteriormente, son muy escasos y no permiten realizar estudios paleoecológicos.

El conjunto de las especies presentes en el yacimiento indican un hábitat de bosque abierto, con zonas arbustivas, grandes prados y masas de agua estacionales donde vivirían los caballos y los rinocerontes.

CONCLUSIONES

Del estudio sistemático de CHO se han reconocido las siguientes especies: *Crocuta crocuta*, *Canis lupus*, *Vulpes cf. vulpes*, *Felis silvestris*, *Meles meles*, *Stephanorhinus hemioechus*, *Equus cf. mosbachensis*, *Bison cf. schoetensacki*, *Capra sp.* y *Cervus elaphus ssp.*

A partir de la comparación de las especies con las de otros yacimientos se estima una edad para la CHO en torno a los 400-300 ka y considerando los estadios establecidos para el NW de Europa estaría muy próximo al interglaciar Holstein.

Las numerosas marcas de mordisqueo en los restos, la representación más abundante de ciertas partes esqueléticas, los numerosos coprolitos de hiena asociados a los restos óseos y los restos directos de hienas en el yacimiento evidencian la actividad de hienas (*Crocuta crocuta*) en la acumulación de los restos fósiles, aunque sin poder descartar la actividad de otros carnívoros como el lobo.

El conjunto de las especies presentes en el yacimiento muestra un hábitat de bosque abierto, con zonas más arbustivas y con árboles, y otras con grandes prados y masas de agua estacionales.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a todas aquellas personas e instituciones que en algún momento han ayudado en el desarrollo de este trabajo: al Instituto de Estudios Turolenses por financiar en parte las investigaciones; al Parque Cultural del Río Martín y al grupo espeleológico El Farallón por colaborar en los trabajos de excavación del yacimiento. Al Servicio de Protección y Prevención del Patrimonio Cultural de la Diputación General de Aragón por los distintos proyectos concedidos para el estudio de la cueva, a todos los componentes de la empresa Paleoymas por su colaboración técnica en la excavación y restauración de los restos de la Cueva de los Huesos. Especialmente quisiera agradecer a la Dra. Gloria Cuenca-Bescós por cederme el material para su estudio y darme sugerencias sobre el texto. A los aficionados locales por ceder parte de su material y colaborar durante las excavaciones. Al servicio de fotografía de la Universidad de Zaragoza (Área de Paleontología) por realizar las fotografías de las láminas III y IV. Para terminar quisiera agradecer al Dr. José Ignacio Canudo, Dra. Beatriz Azanza, Samuel Zamora, Juan Rofes, de la Universidad de Zaragoza, al Dr.

Andy Currant del Natural History Museum de Londres, al Dr. Bienvenido Martínez-Navarro y Lluc Bennàsar de la Universidad Rovira I Virgili, Tarragona, y al Dr. Jan van der Made del Museo de Ciencias Naturales de Madrid, por las sugerencias y la ayuda que me han prestado a lo largo de la elaboración de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- ARSUAGA, J.L.; MARTÍNEZ, I. y GRACIA, A. (2001), «Analyse phylogénétique des Hominidés de la Sierra de Atapuerca (Sima de los Huesos et Gran Dolina TD-6): l'évidence crânienne», *L'Anthropologie*, 105 (2), pp. 161-178.
- AURELL, M.; BÁDENAS, B. y CASAS, A. (2001), *La geología del Parque Cultural del Río Martín*, Asociación Parque Cultural del río Martín.
- AZZAROLI, A. (1962), «Validità della specie *Rhinoceros hemitoechus Falconer*», *Palaeontographia Italica*, vol. LVII, pp. 21-34.
- (1966), «Pleistocene and living Horses of the old World», *Palaeontographia Italica*, vol. LXI, pp. 1-15.
- BAHAIN, J.J.; SARCIA, M.N.; FALGUÈRES, C. y YOKOYAMA, Y. (1993), «Attempt at ESR dating of tooth enamel of French Middle Pleistocene sites», *Applied Radiation and isotopes*, 44, pp. 267-273.
- BARCO, J.L.; CUENCA, G.; GUTIÉRREZ, F.; RUBIO, C. y RUBIO, C.J. (2001), «Restos de elefante (Proboscidea, Mammalia) en el Pleistoceno de Obón (Cordillera Ibérica, Teruel)», *Geogaceta*, 30, pp. 231-233.
- BEHRENSMEYER, A.K. y DECHANT BOAZ, D.E. (1980), «The recent bones of Amboseli Park, Kenya, in relation to east African paleoecology», en A. BEHRENSMEYER y A.P. HILL (eds.), *Fossils in the Making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, Chicago, University of Chicago, pp. 72-92.
- BINFORD, L.R. (1981), *Bones. Ancient Men and Modern Myths*, New York, Academic Press.
- BISHOP, M.J. (1982), *The mammal fauna of the Early Middle Pleistocene cavern infill site of Westbury-Sub-Mendip, Somerset*, London, The Paleontological Association.
- BLANCO, J.C. (1998), *Mamíferos de España I, II. Guías de Campo*, Barcelona, Planeta.
- BLUMENSCHINE, R.J. (1988), «An experimental model in the timing of hominid and carnivore influence on archaeological bone assemblages», *J. of Archaeol. Sc.*, 15, pp. 483-502.
- BONADONNA, F.P. y ALBERDI, M.T. (1987), «Equus stenonis cocchi as a bioestratigraphical marker in the Neogene-Quaternary of the western Mediterranean Basin: consequence on Galerian-Villafranchian chronostratigraphy», *Quaternary science Reviews*, 6, pp. 55-66.
- BONIFAY, M.F. (1971), «Carnivores Quaternaries du Sud-Est de la France», *Mém. Mus. Hist. Nat.*, sér C, 21, pp. 1-370.
- (1975), «*Hemitragus bonali* (Harlé et Stehlin) "Caprinae" de la Grotte de l'Escale (Saint-Estève-Janson, Bouches du Rhône)», *Quaternaria*, 18, pp. 215-302.
- BRAIN, C.K. (1980), «Some Criteria for the Recognition of Bone-Collecting Agencies in African Caves», en A. BEHRENSMEYER y A.P. HILL (eds.), *Fossils in the Making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, Chicago, University of Chicago, pp. 108 -130.
- (1981), *The hunters or the hunted? An introduction to South African Cave Taphonomy*, Chicago, University of Chicago Press.

- BRUGAL, J.-P. (1985), «Le Bos primigenius Boj., 1827 du Pleistocene moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault)», *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 28, pp. 7-62.
- CÁCERES, I. (2002), *Tafonomía de yacimientos antrópicos en Karst. Complejo Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos), Vanguard Cave (Gibraltar) y Abric Romaní (Capellades, Barcelona)*, Tesis doctoral, Tarragona, vol. I.
- CARBONELL ROURA, E.; ROSAS GONZÁLEZ, A. y DÍEZ FERNÁNDEZ-LOMANA, J.C. (eds.) (1999), *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*, Memorias, Arqueología en Castilla y León, 7, pp. 1-390.
- CERDEÑO, E. (1990), «*Stephanorhinus hemioechus* (Falc.) (Rhinocerotidae, Mammalia) del Pleistoceno medio y superior de España», *Estudios geológicos*, 46, pp. 465-479.
- (1995), «Cladistic analysis of the family Rhinocerotidae (Perissodactyla)», *American Museum Novitates*, 3143, pp. 1-25.
- CRÉGUT-BONNOURE, E. (1992a), «Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae)», *Ann. Zool. Fennici*, 28, pp. 273-290.
- (1992b), «Les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène d'Europe: intérêt biostratigraphique, paléoécologique et archéozoologique», *Mém. Soc. Géol. France*, 160, pp. 85-93.
- CRUZ-URIBE, K. (1991), «Distinguishing hyaena from hominid bone accumulations», *Journal of Field Archaeology*, 18, pp. 467-486.
- CUENCA-BESCÓS, G. y CANUDO, J.I. (1999), «Los Mamíferos del Pleistoceno en el Parque del Río Martín: Cueva de los Huesos. Obón», *Cauce, Boletín Informativo y Cultural del Parque del Río Martín*, 2, pp. 9-14.
- (2005), «El Uro del Fogañan. Ariño (Teruel). Un importante descubrimiento paleontológico único en Aragón por su estado de conservación», *Cauce*, 20, pp. 15-20.
- CUENCA-BESCÓS, G.; CANUDO, J.I. y LAPLANA, C. (2001), «La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne)», *L'Anthropologie*, 105 (1), pp. 115-130.
- CUENCA-BESCÓS, G.; GARCÍA, N. y MADE, J. van der (2004), «Fossil mammals of the Lower to Middle Pleistocene of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain)», en E. BAQUEDANO y S. RUBIO JARA (eds.), *Miscelánea en homenaje a Emilio Aguirre*, II, Paleontología, Zona Arqueológica 4, Alcalá de Henares, Museo Arqueológico Regional, pp. 140-149.
- CUENCA-BESCÓS, G.; ROFES, J. y GARCÍA-PIMENTA, J.C. (2005a), «Early europeans and environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain», en M.J. HEAD y P.L. GIBBARD (eds.), *Early-middle Pleistocene transitions: the land-ocean evidence*, Geological Society of London, Special Publication, 247, pp. 277-286.
- CUENCA-BESCÓS, G.; ALBERDI, M.T.; CANUDO, J.I.; GARCÍA, N.; GORDILLO, J.C.; MADE, J. van der; RAMÓN, D. y RUBIO, C.J. (2005b), «Los mamíferos del Pleistoceno Medio de la Cueva de los Huesos de Obón (Parque Cultural del Río Martín, Teruel)», *Geogaceta*, 38, 119-122.
- CUENCA-BESCÓS, G. y GARCÍA, N. (2007), «Distribution of the early and middle Pleistocene mammals of the Atapuerca cave localities (Spain, South-western Europe)», *Courier Forschungs Institut Senckenberg*, 259, pp. 99-110.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M. (1994a), «Dinámica trófica, estrategias de consumo y alteraciones óseas en la sabana africana: resumen de un proyecto de investigación etoarqueológico (1991-1993)», *Trabajos de Prehistoria*, 51, pp. 15-37.

- (1994b), «Las razones adaptativas del comportamiento subsistencial de los animales carnívoros y sus estrategias iniciales de consumo de presas: relevancia en el proceder tafonómico», *Quad. Preh. Cast.*, 16, pp. 9-17.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M. y PIQUERAS, A. (2003), «The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviors», *Journal of Archaeological Science*, 30, pp. 1385-1391.
- FAITH, J.T. (2007), «Sources of variation in carnivore tooth-mark frequencies in a modern spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den assemblage, Amboseli Park, Kenya», *Journal of Archaeological Science*, 34, pp. 1601-1609.
- FAITH, J.T.; MAREAN, C.W. y BEHRENSMEYER, A.K. (2007), «Carnivore competition, bone destruction, and bone density», *Journal of Archaeological Science*, 34, pp. 2025-2034.
- FALGUÈRES, C.; YOKOYAMA, Y.; SHEN, G.; BISCHOFF, J.L.; KU, T.-L. y HUMLEY, H. de (2004), «New U-series dates at the Caune de l' Arago, France», *Journal of Archaeological Science*, 31, pp. 941-952.
- FALGUÈRES, C.; BAHAIN, J.-J.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; MERCIER, N.; SANTONJA, M. y DOLO, J.-M. (2006), «The Lower Acheulian site of Ambrona, Soria (Spain): ages derived from a combined ESR/U-series model», *Journal of Archaeological Science*, 33, pp. 149-257.
- FORTELIUS, M. (1982), «Ecological aspects of dental functional morphology in the Plio-Pleistocene Rhinoceroses of Europe», en B. KURTÉN (ed.), *Teeth: Form, Function, and Evolution*, Columbia University Press, New York, pp. 164-180.
- FORTELIUS, M.; MAZZA, P. y SALA, B. (1993), «*Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868)», *Palaeontographia Italica*, 80, pp. 51-62.
- GARCÍA, N. (2001), *Los carnívoros de los Yacimientos Pleistocenos de la Sierra de Atapuerca*, Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas, pp. 1-525.
- GARCÍA, N. y ARSUAGA, J.L. (1998), «The Carnivore remains from the hominid-bearing Trinchera Galería, Sierra de Atapuerca, Middle Pleistocene site (Spain)», *Geobios*, 31 (5), pp. 659-674.
- GUÉRIN, C. (1980), «Les Rhinocéros (Mammalia, Périssodactyla) du Miocene terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles», *Documents des laboratoires de géologie de Lyon*, 79, fasc. 1, 2, 3, pp. 1185.
- (1982), «Les Rhinocerontidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocene terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale comparés aux espèces actuelles: Tendances évolutives et relations phylogénétiques», *Geobios*, 15, pp. 599-605.
- GUÉRIN, C.; DEWOLF, Y. y LAUTRIDOU, J.-P. (2003), «Révision d'un site paléontologique célèbre: Saint-Prest (Chartres, France)», *Geobios*, 36, pp. 55-82.
- HAYNES, G. (1983), «A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones», *Paleobiology*, 9 (2), pp. 164-172.
- KUHN, B.F.; BERGER, L.R. y SKINNER, J.D. (en prensa), «Examining for identifying differentiating fossil faunal assemblages accumulated by hyenas and hominins using extant hyenid accumulations», *International Journal of Osteoarchaeology*.
- KURTÉN, B. (1965), «On the evolution of the European wild cat», *Felis silvestris Schreber*, *Acta Zoologica Fennica*, 111, pp. 1-29.
- (1968), *Pleistocene Mammals of Europe*, London, Weidenfeld & Nicholson.

- LACOMBAT, F. (2003), *Etude paléontologique des rhinocerotidae du Pleistocene de l'Europe Méditerranéenne et du Massif Central. Paléontologie, phylogénie et bioestratigraphie*, Tesis Doctoral, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- LANGLOIS, A. (2004), *A sujet du cheval de la Micoque (Dordogne) et des comportements humains de subsistance au Pléistocene moyen dans le Nord-Est de l'Aquitaine*, Tesis Doctoral, Université Bordeaux I, Phénohistoire et Géologie du Quaternaire.
- LISTER, A. (1996), «The Morphological Distinction Between Bones and Teeth of Fallow Deer (*Dama dama*) and Red Deer (*Cervus elaphus*)», *International Journal of Osteoarchaeology*, 6, pp. 119-143.
- LORENZO LIZALDE, J.A. (1993), «La Cueva de las Muelas de Obón», *Arqueología Aragonesa*, 20, pp. 339-342.
- MADE, J. VAN DER (2000), «A preliminary note on the rhinos from Bilzingsleben», *Praehistoria Thuringica*, 4, S, pp. 41-64.
- (2001), «Les Ongulés de Atapuerca. Stratigraphie et biogéographie», *L'Antropologie*, 105, pp. 95-113.
 - (2005), *The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark Nord (Germany)*, Veröffentlichungen des Landesamtes für Archäologie, Halle, pp. 1-96.
- MARTÍNEZ NAVARRO, B. (1992), «Revisión sistemática de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, España)», en J. GIBERT (ed.), *Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992). Presencia humana en el Pleistoceno Inferior de Granada y Murcia*, Orce, Museo de Prehistoria Josep Gibert, pp. 21-85.
- MOULLÉ, P.E. (1992), *Les grands mammifères du Pléistocene inférieur de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Etude paléontologique des carnivores, Equidés, Suidés et Bovidés*, Tesis Doctoral, Muséum National d'Histoire Naturelle de París.
- MOULLÉ, P.E.; ECHASSOUX, A. y MARTÍNEZ-NAVARRO, B. (2004), «Ammotragus europaeus: une nouvelle espèce de Caprini (Bovidae, Mammalia) du Pléistocene inférieur à la grotte du Vallonnet (France)», *C.R. Palevol*, 3, pp. 663-673.
- PÉREZ GONZÁLEZ, A.; SANTONJA, M.; MORA, R.; SESÉ, C.; SOTO, E. y VILLA, P. (1997), «Ambrona y Torralba. Actividad humana y procesos naturales», en J. RODRÍGUEZ VIDAL (ed.), *Cuaternario Ibérico*, pp. 235-247.
- PICKERING, T.R. (2002), «Reconsideration of criteria for differentiating faunal assemblages accumulated by hyenas and hominids», *International Journal of Osteoarchaeology*, 12, pp. 127-141.
- PICKERING, T.R.; DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M.; EGELAND, C.P. y BRAIN, C.K. (2004), «Beyond leopards: tooth marks and the contribution of multiple carnivore taxa to the accumulation of the Swartkrans Member 3 fossil assemblage», *Journal of Human Evolution*, 46, pp. 595-604.
- POKINES, J.T. (1998), «The Paleoecology of Lower Magdalenian Cantabrian Spain», *Bar International Series*, 713, pp. 1-189.
- POKINES, J.T. y KERBIS PETERHANS, J.C. (2007), «Spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den use and taphonomy in the Masai Mara National Reserve, Kenya», *Journal of Archaeological Science*, 34 (11), pp. 1914-1931.
- RAMÓN DEL RÍO, D. y CUENCA BESCÓS, G. (2005), «Los primeros rinocerontes (Mammalia) de nariz estrecha, *Stenophorhinus hemiochechus* (Falconer 1859) del Pleistoceno de la Península Ibérica», *Libro de Resúmenes XXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, pp. 137-138.
- ROOK, L. y TORRE, D. (1996), «The latest Villafranchian-early Galerian small dog of the Mediterranean area. *Acta zool. Cracov.* 39, pp. 427-434.

- SALA, B. (1986), «*Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene-Italy) and revision of the european species of bison. *Palaeontographia Italica*, 74, pp. 113-170.
- SANTONJA, M.; MOISSENET, E. y PÉREZ GONZÁLEZ, A. (1992), «Cuesta de La Bajada (Teruel). Nuevo sitio paleolítico inferior», *Boletín del Seminario de Estudios de Arte y Arqueología*, 58, pp. 25-45.
- SANTONJA, M.; MOISSENET, E.; PÉREZ GONZÁLEZ, A.; VILLA, P.; SESÉ, C.; SOTO, E.; EISENMANN, V.; MORA, R. y DUPRÉ, M. (1994), «Cuesta de la Bajada: un yacimiento del Pleistoceno Medio en Aragón», *Arqueología Aragonesa*, 21, pp. 61-68.
- SHIPMAN, P. (1981), *Life History of a Fossil. An introduction of Taphonomy and Paleoecology*, Harvard University Press, Massachusetts.
- STINER, M. (1991), «Food procurement and transport by human and non-human predators», *Journal of Archaeological Science*, 18, pp. 455-482.
- VALKENBURGH, V.B. (1988), «Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals», *Paleobiology*, 14, pp. 155-173.
- VILLA, P.; SOTO, E.; SANTONJA, M.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; MORA, R.; PARCERISAS, J. y SESÉ, C. (2005), «New data from Ambrona: closing the hunting versus scavenging debate», *Quaternary International*, 126-128, pp. 223-250.
- WANG, X. y MARTIN, L. (1993), «Natural Trap Cave», *National Geographic Research & Exploration*, 9 (4), pp. 422-435.
- WERDELIN, L. y SOLOUNIAS, N. (1991), «The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution», *Fossils and Strata*, 30, pp. 1-104.
- WHITE, J.A.; McDONALD, H.G.; ANDERSON, E. y SOISET, J.M. (1984), «Lava Blisters as carnivores traps», en H.H. GENOWAYS y M.R. DANSON (ed.), *Contributions in Quaternary Vertebrate Paleontology: a Volumen in Memorial to John E. Guilday*, Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, 8, pp. 241-256.

Recibido el 30 de mayo de 2007

Aceptado el 10 de junio de 2010

