

Resumen

Los hiénidos, miembros de la familia Hyaenidae, tienen una distribución cronológica en el registro fósil español relativamente constante a lo largo del Plioceno y Pleistoceno, aunque su distribución geográfica es discreta hasta el inicio del Pleistoceno medio. Distintos géneros y especies han formado parte de los ecosistemas ibéricos durante los últimos dos millones y medio de años. El Plioceno superior está caracterizado por dos especies, una de hábitos cazadores (*Chasmaporthetes lunensis*) y otra netamente carroñera (*Pachycrocuta perrieri*), presentes en escasas localidades de la geografía ibérica. Las novedades paleontológicas indican que durante el Plioceno superior terminal (ca. 2,0 Ma BP) se produce un recambio en las especies de hiénidos, constatado en yacimientos del sureste peninsular, con la incorporación de *Hyaena brunnea* y de *Pachycrocuta brevirostris*, que en ningún caso coexisten con las formas previas en el registro ibérico conocido hasta la actualidad. *P. brevirostris* perdura, siendo el único representante de la familia durante gran parte del Pleistoceno inferior, hasta su sustitución en las paleomastocenosis peninsulares por *Crocuta crocuta* poco después del final del Epivillafranchiense (0,9 Ma BP). De esta forma, los representantes fósiles de la hiena manchada actual son los hiénidos mayoritariamente registrados en los yacimientos españoles a lo largo del Pleistoceno medio y superior, bajo distintas variedades, pero con una distribución ubicua en la Península Ibérica. La anatomía de la dentición yugal inferior de los distintos representantes españoles de la familia es clara, de forma que se presenta una sencilla clave que permite caracterizar taxonómicamente los restos fósiles de individuos pertenecientes a los distintos géneros o especies que han habitado en los territorios analizados a lo largo de poco más de dos millones de años.

Palabras clave: Hiénidos, Plioceno-Pleistoceno, España, Anatomía, Dentición inferior.

Abstract

Hyaenids, members of family Hyaenidae, have a relatively constant chronological distribution along the Pliocene and Pleistocene in the Spanish fossil record, though its geographical distribution is discreet up to the beginning of the Middle Pleistocene. Different genera and species have formed a part of the Iberian ecosystems during the last 2,5 millions years. The Upper Pliocene is characterized by two species, a hunter one (Chasmaporthetes lunensis) and a scavenger one (Pachycrocuta perrieri), presents in few localities of Iberian geography. The paleontological investigations indicate that during the late Upper Pliocene (ca. 2,0 million years ago) a change is produced in the hyaenid species, stated in deposits of the peninsular south-east, with the incorporation of Hyaena brunnea and Pachycrocuta brevirostris, which in no case they coexist with the previous forms in the Iberian record known up to the current day. P. brevirostris lasts, being the only representative of the family during great part of the lower Pleistocene, up to the substitution in the peninsular paleomastocenosis for Crocuta crocuta soon after the end of the Epivillafranchian (0,9 Ma BP). Of this form, the fossil representatives of the current spotted hyena are the best recorded hyaenids present in the Spanish deposits along the Middle and Upper Pleistocene, under different varieties, but with ubiquitous distribution in the Iberian Peninsula. The anatomy of the lower jugal dentition of the different Spanish representatives of the family is clear, so that one presents a simple key that allows to characterize taxonomically the fossil remains of individuals belonging to the different genera or species that have lived in the territories analyzed along little more than two million years.

Keywords: Hyaenids, Pliocene-Pleistocene, Spain, Anatomy, Lower teeth.

Los hiénidos del Plioceno-Pleistoceno español: géneros y especies, distribución temporal y espacial

Arribas, A., Garrido, G. y García-Solano, J. A*

INTRODUCCIÓN: DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL

Los hiénidos (familia Hyaenidae) son carnívoros en su mayoría caracterizados por una dentición modificada para la intervención sobre los tejidos duros del esqueleto de los mamíferos, esto es, sobre los huesos. Las especies que constituyen esta familia son mayoritariamente carroñeras, aunque parece que en el pasado han existido también especies con hábitos cazadores, como ocurre con los representantes del género extinto *Chasmaporthetes* (= *Euryboas*). No son muchas las especies de hiénidos presentes en el registro Plioceno-Pleistoceno español, pero sí resultan altamente significativas por los resultados de su actividad recolectora y modificadora sobre las asociaciones óseas, de tal forma que han sido responsables de la formación de yacimientos tan excepcionales como Fonelas P-1 o Venta Micena.

El tramo final del Plioceno (3,1-2,1 Ma -millones de años-) se caracteriza por la coexistencia de dos especies de hiénidos en las paleomastocenosis españolas, dentro de las zonas MNQ16-MNQ17: *Pachycrocuta perrieri* (antigua *Hyaena perrieri*), con patrones anatómicos netamente adaptados al carroñeo, y *Chasmaporthetes lunensis*, o “hiena corredora”, más grácil que la anterior y que muestra caracteres anatómicos en el cráneo y en las extremidades menos especializados que en los demás hiénidos, muy semejantes a los observados en el primer representante de la familia, el género vallesiense *Protictitherium* (Arribas y Antón, 1997).

Ambos géneros, *Chasmaporthetes* y *Protictitherium*, presentan una dentición más primitiva, de aspecto más felinoide, que la de los hiénidos anatómicamente modernos.

Por otra parte, ambos géneros comparten un diseño estructural de sus extremidades (por ejemplo, en la tibia), cuyas implicaciones funcionales se traducen en una extensión eficaz del pie y en un impulso potente del mismo hacia delante durante la locomoción. Esta adaptación a la carrera contrasta con la anatomía observada en la tibia de los géneros que muestran hábitos netamente carroñeros, como *Hyaena* y *Crocuta*, en los cuales las articulaciones tienden a ser más aplanadas, con lo que se ve favorecida la estabilidad corporal. Este hecho ha sido relacionado con el transporte de porciones pesadas de carroña (Turner y Antón, 1996). La información paleontológica que disponemos en la actualidad parece indicar que tanto *Pachycrocuta perrieri* como *Chasmaporthetes lunensis* se extinguen en España antes del fin del Plioceno (dentro de la zona MNQ17), aunque en otros países (p.e. Italia) podrían llegar a alcanzar la zona MNQ18.

A finales del Plioceno, en cronologías próximas a los 2,0 Ma de antigüedad (en la zona MNQ18), un nuevo hiénido aparece en el registro paleomastológico español. Se trata de *Pachycrocuta brevirostris*, la gran hiena de hocico corto, que presenta registro hasta el Pleistoceno medio en Europa (0,5 Ma), aunque su distribución en España no parece sobrepasar el límite Pleistoceno inferior-medio, puesto que hasta el momento nunca se han encontrado sus fósiles en yacimientos mesopleistocenos, limitándose su registro a finales del Plioceno y al Pleistoceno inferior. Hasta el año 2000, *P. brevirostris* había sido identificada en los siguientes yacimientos españoles, todos ellos del Pleistoceno inferior (aunque el primero de ellos podría presentar una combinación de fósiles mezclados de taxones del Plioceno superior, Pleistoceno inferior y primera mitad del Pleistoceno medio): Cueva Victoria (Murcia), Venta Micena (Granada), Pontón de la Oliva (Madrid; estos fósiles no han sido descritos ni figurados adecuadamente) e Incarcá (Gerona) (ver Arribas y Palmqvist, 2001). La cita

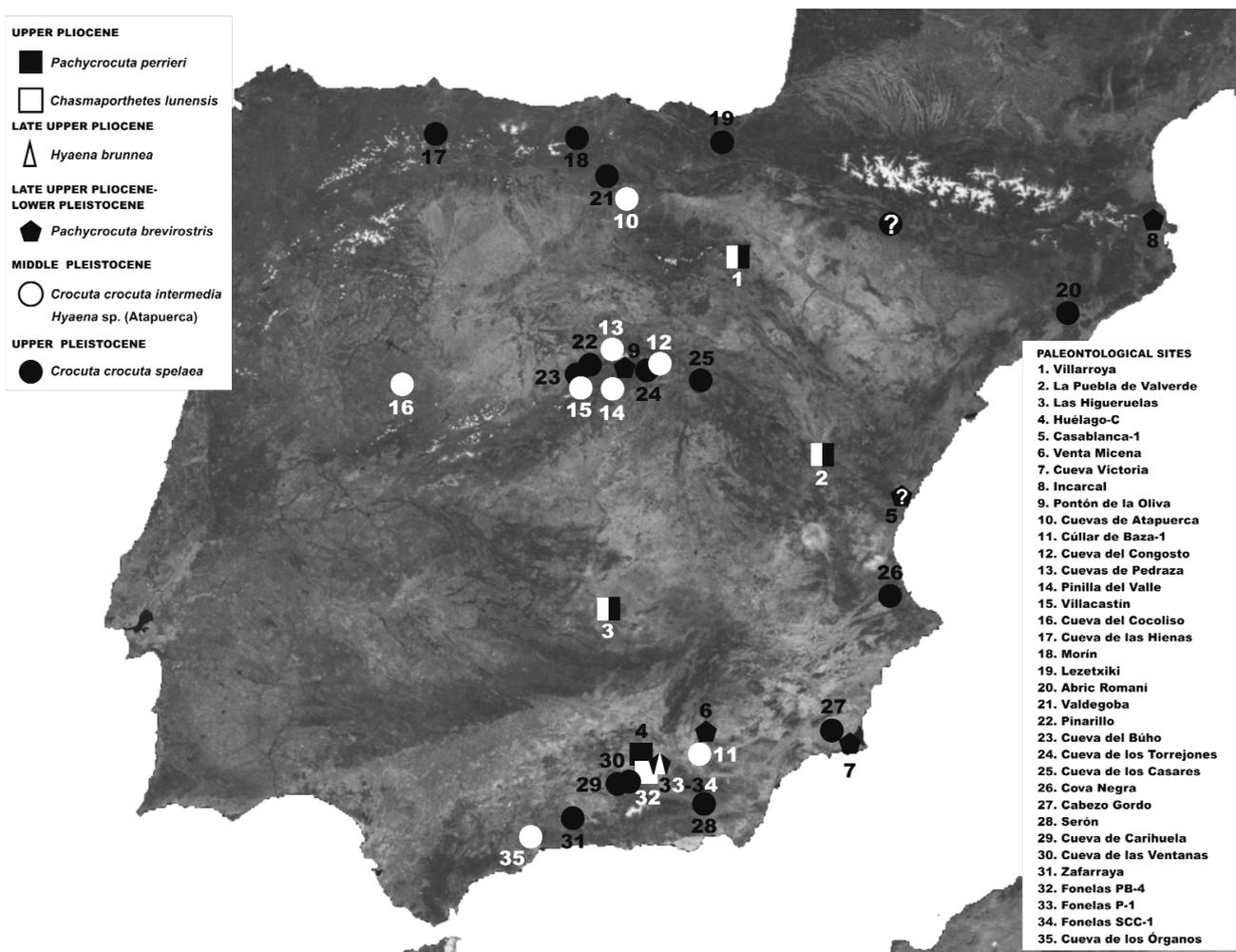


Fig. 1. Imagen satélite de la Península Ibérica en la que se indica la posición de los yacimientos paleontológicos españoles más relevantes con registro fósil de hiénidos plio-pleistocenos. Se pueden realizar las siguientes consideraciones generales, en relación con la distribución geográfica de las distintas especies: i) los hiénidos pliocenos *Chasmaporthetes lunensis* y *Pachycrocuta perrieri* han sido identificados hasta la actualidad en yacimientos generados al aire libre, bien en unidades de relleno de cuencas continentales, bien en unidades volcano-sedimentarias. No se puede descartar una distribución geográfica más amplia, sobre todo para *P. perrieri* (dados sus hábitos carroñeros), asociada a paleokarst que en la actualidad se encuentran cubiertos por unidades cuaternarias y que son, por tanto, invisibles para la investigación paleontológica; ii) igualmente, no se puede descartar una mayor distribución geográfica de las poblaciones de los representantes del género *Hyaena* (únicamente identificado hasta el momento en el Plioceno superior terminal de la Cuenca de Guadix y en el nivel kárstico TD8 de Atapuerca), aunque el escaso registro -fósil y actual- conocido de los representantes de este género en el Viejo Mundo indica que, como hoy día, las poblaciones de las especies de este género habrían de ser pequeñas y deberían ocupar un papel ecológico secundario en las distintas mastocenosis a lo largo del tiempo; iii) con la incorporación de *P. brevirostris* a los ecosistemas ibéricos hace 2,0 Ma se verifica la presencia de los hiénidos indistintamente en las llanuras de las cuencas continentales y en los elevados relieves de las cordilleras en que se desarrollaron los sistemas kársticos del inicio del Cuaternario (su registro es también escaso pues los depósitos que pueden contener sus restos son muy antiguos y bien todavía no son accesibles debido a que no se ha producido la necesaria erosión remontante y el vaciado de las cuencas continentales, o bien se encuentran en karst todavía cubiertos y, por tanto, inaccesibles); iv) con *Crocutea* se generaliza la presencia de los hiénidos en el registro paleontológico español gracias a sus hábitos cavernícolas parciales, por lo que sus fósiles o las evidencias de su actividad en la alimentación son relativamente frecuentes en los depósitos kársticos "modernos", esto es, accesibles y susceptibles de ser estudiados (destacan la presencia de fósiles de *Crocutea* en los yacimientos de origen antrópico de los karst de la Cordillera Bética y, esencialmente, la abundancia de cubiles de hiena en las estribaciones del Sistema Central español, territorio que puede ser considerado como la "tierra de las hienas" durante el Pleistoceno medio y superior); y v) es razonable pensar que todos los hiénidos aquí tratados, especialmente las poblaciones de *Crocutea* dada su ecología, tendrían una mayor distribución geográfica que la que el registro paleontológico muestra, habitando desde zonas costeras al nivel del mar, llanuras en variados contextos ambientales y zonas de montaña hasta los 2.000 m.s.n.m. (su registro local, como siempre ocurre, depende de los pasados procesos geológicos y ambientales en los que la sedimentación venza a la erosión, y no se verificase esa relación en sentido contrario -como ocurre de forma sistemática en territorios de sustrato ígneo o metamórfico, por ejemplo-).

de *P. brevisrostris* del yacimiento Plioceno de Almenara 1 (Casablanca 1; Castellón) queda fuera del análisis hasta que dichos materiales sean publicados (descritos, discutidos y figurados) de forma adecuada. La investigación de las unidades fosilíferas del entorno de Fonelas, iniciada en el año 2001, ha permitido la identificación de fósiles de *P. brevisrostris* en los yacimientos de Fonelas P-1 y Fonelas SCC-1, ambos del Plioceno superior terminal (2,0 Ma), constituyendo la cita más antigua conocida de esta especie en el continente europeo (Arribas *et alii*, 2004; Arribas y Garrido, 2008).

Es evidente que esta especie presenta las mayores dimensiones conocidas del registro fósil de la familia; ahora bien, sus dimensiones corporales no guardan una relación directa con el tamaño del cráneo. En definitiva, se trata de una especie de mayor tamaño que el resto de especies actuales y fósiles, con una potencia muscular en su esqueleto craneal netamente mayor que la de cualquiera de las otras especies conocidas, pero con una tibia comparativamente más pequeña. Esto parece sugerir un estilo de vida menos cursorial que el de otros hiénidos, pues la reducción de la tibia en los representantes de esta familia generalmente parece ofrecerles una mayor estabilidad en la locomoción y es una de las adaptaciones que les permite acarrear grandes piezas de cadáveres (Turner y Antón, 1996). Por otra parte, en otros estudios se concluye que las evidencias anatómicas sugieren para *P. brevisrostris* un estilo de vida similar al de las hienas manchadas del Pleistoceno superior europeo, por su capacidad de acumular restos óseos en sus cubiles. Esta semejanza en los hábitos de ambos grupos de hienas tendría su confirmación en la similitud observada al analizar los resultados de su comportamiento, es decir, en la actividad recolectora e intensamente modificadora sobre las asociaciones óseas conservadas en los yacimientos del Pleistoceno (Arribas, 1999).

Así pues, parece ser que *P. brevisrostris* es el hiénido mejor adaptado para el carroñeo (tanto por el gran tamaño craneal y dental, como por la elevada potencia muscular) y para el transporte de los fragmentos esqueléticos de los cadáveres de los animales que les sirvieron de alimento (Arribas y Palmqvist, 1998). El carroñeo activo realizado por los representantes de esta especie es altamente selectivo, como se ha puesto de manifiesto recientemente, pues parece ser que no fue un eficiente predador pero sí carroñeaba las presas cazadas por los macairodontinos y los perros salvajes, transportando a sus cubiles los cadáveres completos o los miembros de los ungulados en función de sus dimensiones corporales, y alimentándose de ellos más

por el contenido en grasa y médula de cada uno de sus elementos óseos, que por las porciones de tejidos blandos conservadas. *P. brevisrostris* es considerada un agente tafonómico concentrador de grandes cantidades de huesos y formador, por tanto, de importantes yacimientos paleomastológicos (Arribas y Palmqvist, 1998, 2001; Arribas, 1999; Boaz *et alii*, 2000; Palmqvist y Arribas, 2001; Mazza *et alii*, 2004).

Por otra parte, la especie *Hyaena brunnea* o hiena parda, restringida hoy día al sur del continente africano, sabemos que formó parte de los ecosistemas ibéricos durante parte del Plioceno superior terminal. Hasta el descubrimiento de Fonelas P-1, el registro fósil conocido de hiena parda procedía de yacimientos africanos del Pleistoceno inferior de Sudáfrica (1,6-0,7 Ma) y del Pleistoceno medio de Kenia (0,7-0,4 Ma), como se verá más adelante. El hallazgo de *Hyaena brunnea* en Fonelas P-1 representa por tanto la primera cita conocida de este taxón fuera del continente africano (Garrido, 2006; Arribas y Garrido, 2008). No son muchos los autores que han estudiado la ecología de la hiena parda actual, aunque ésta ha quedado expuesta en numerosos trabajos (Owens y Owens, 1979; Skinner y van Aarde, 1981, 1991; Mills, 1982 a y b, 1983 a y b, 1984, 1987, 1989; Skinner *et alii*, 1995; Mills y Hofer, 1998). Los representantes actuales de esta especie tienen un peso medio de unos 40 Kg, siendo los machos ligeramente más grandes que las hembras. A diferencia de las hienas manchadas, las hienas pardas actuales son de hábitos más solitarios, aunque viven en clanes compartiendo un territorio común, alimentándose juntas de los grandes cadáveres. La mayor parte de su dieta está formada por carroña, aunque también se alimentan de pequeños mamíferos, insectos, huevos y aves. Su alimentación está además complementada por materia vegetal, particularmente fruta. En las poblaciones más próximas a la costa se alimentan fundamentalmente de cangrejos, peces y focas. Frecuentemente las hienas pardas actuales guardan el exceso de comida entre los arbustos o en agujeros excavados en la tierra, y recuperan los despojos en las 24 horas siguientes. La organización social dentro de un clan es básicamente la misma que en *C. crocuta*, aunque los clanes están formados por menor número de individuos. La diferencia más significativa entre las dos especies es el comportamiento de cría en el cubil, ya que hienas pardas transportan hasta allí fracciones de los cadáveres carroñeados, lo que no suelen hacer las hienas manchadas (Mills, 1982b). El resultado de este comportamiento es que la carne forma una parte más importante de la dieta en los cachorros de hiena parda que en las hienas manchadas.

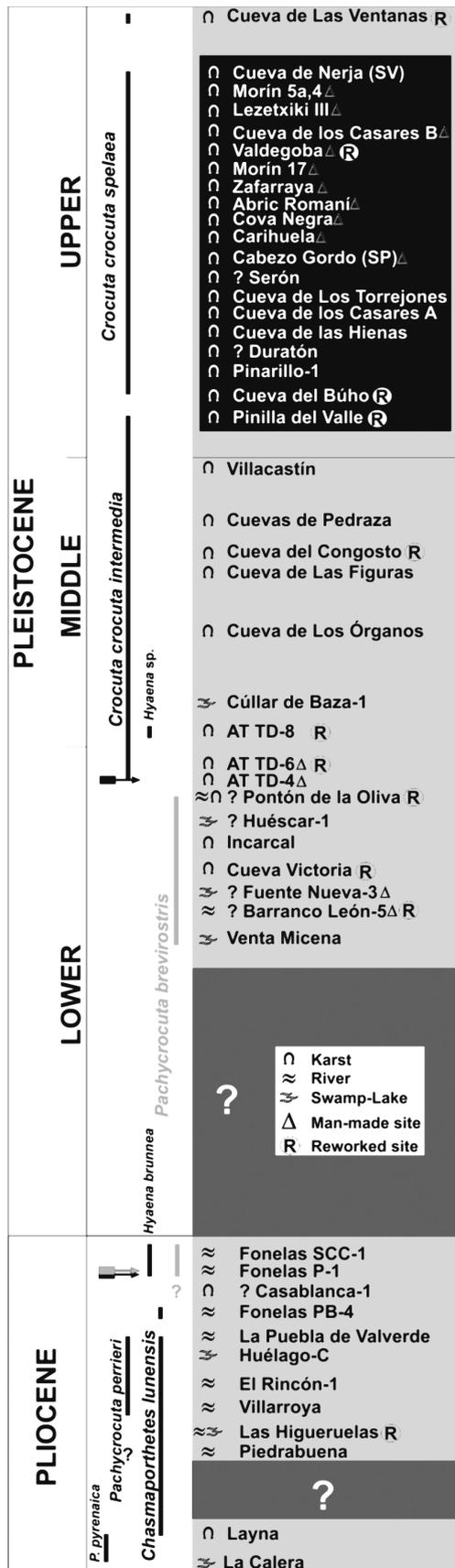


Fig. 2.- Distribución en el tiempo de las distintas especies de hiénidos que habitaron los ecosistemas españoles durante los últimos 2,5 Ma, aproximadamente. El Plioceno se caracteriza por la coexistencia de dos especies a lo largo del tiempo: las mastocenosis más antiguas están constituidas por la asociación de *Chasmaporthetes lunensis* + *Pachycrocuta perrieri*; mientras que las del final del Plioceno muestran un importante recambio en la composición del grupo de los hiénidos por la incorporación de *Pachycrocuta brevisrostris* + *Hyaena brunnea*. *P. brevisrostris* es el único hiénido identificado en el Pleistoceno inferior hasta el final del Epivillafranquiense, cuando es sustituido en las asociaciones por *Crocuta*, taxón que presenta a partir de entonces poblaciones permanentes en Iberia hasta hace aproximadamente 10.000 años (los yacimientos citados dentro del Pleistoceno superior no están necesariamente situados en orden cronológico). Como se observa en la figura, la mayoría del registro de hiénidos del Plioceno y del Pleistoceno inferior se localiza en yacimientos “al aire libre”, mientras que todo el registro de *Crocuta* durante el Pleistoceno medio y superior (excepto en un caso) se localiza en contexto kárstico. Si evaluásemos la presencia de *Crocuta* en el Cuaternario español, sin tener en consideración su registro en karst, diríamos que no fue una especie importante en los ecosistemas cuaternarios, cuando la bondad del registro kárstico indica todo lo contrario. El análisis de la distribución espacial y temporal de este tipo de taxones ha de ser realizado con la conciencia de que sólo disponemos de una aproximación muy parcial al registro fósil (mejor o peor accesibilidad física a las unidades estratigráficas potencialmente fosilíferas), y que éste viene condicionado taxativamente por los procesos geológicos y climáticos que favorecen o inhiben la formación de yacimientos paleontológicos, no sólo por la distribución espacial original de las especies.

En las zonas donde cohabitan con las hienas manchadas (*C. crocuta*), éstas últimas dominan sobre las hienas pardas, reduciendo en ocasiones su número y área de distribución (Mills y Hofer, 1998).

De nuevo, y casi coincidiendo con otro límite (Pleistoceno inferior-medio), aparece en Europa otro representante de la familia Hyaenidae. En esta ocasión se trata de *Crocuta crocuta*, la hiena manchada africana, que tiene su primer dato en el Pleistoceno inferior terminal de Atapuerca TD4 (García y Arsuaga, 1999). En otros países europeos (por ejemplo, en Alemania) continúa el registro de *P. brevisrostris*, que puede coexistir con *Crocuta* o con *Hyaena prisca*. En España las cosas parecen ser algo diferentes. Desde el inicio del Cuaternario, sólo hay, en general, registro de un hiénido en cada intervalo temporal, y así parece ocurrir de nuevo a partir del Pleistoceno medio. *Crocuta* es por el momento el único hiénido descrito en las asociaciones mesopleistocenas (aunque recientes datos inéditos de 2009 señalan la presencia del género *Hyaena* en el nivel mesopleistoceno TD8 de Atapuerca), estando representado por una variedad grácil, *Crocuta crocuta intermedia*, caracterizada por una dentición que resulta relativamente pequeña al ser comparada con la de los representantes posteriores de esta especie. En España se han localiza-

do fósiles de *C. crocuta intermedia* en los yacimientos de Atapuerca TD8, Cueva del Congosto, Cuevas de Pedraza (Cueva de la Griega, Cueva de Antonio López y Cueva de la Puerta de la Villa), Villacastín y Pinilla del Valle, entre otros. Se conoce un cráneo inédito asignable a esta variedad procedente del yacimiento salmantino de la Cueva del Cocoliso (Figs. 1 y 2, ver Arribas y Palmqvist, 2001).

La anatomía de los representantes de esta especie se mantiene estable a lo largo del Pleistoceno medio, hasta el tránsito medio-superior, donde los ejemplares adquieren progresivamente un mayor tamaño y muestran modificaciones estructurales en la arquitectura de su dentición yugal, esencialmente en la extensión de las superficies ocupadas por el protocónido y el talónido en el cuarto premolar inferior. Por tanto, poco después del inicio del Pleistoceno superior ya está presente la variedad *Crocutea crocuta spelaea*, la hiena de las cavernas. Esta es una de las especies más características de la primera mitad de este período, puesto que parece que tuvieron un gran éxito en su adaptación a las condiciones climáticas extremas de la última de las glaciaciones (Würm; entre los estadios isotópicos 6 y 4) y a un modo de vida cavernícola parcial. Su presencia en los yacimientos españoles es muy significativa, especialmente en los yacimientos del entorno del Sistema Central español, estando sus restos registrados hasta hace aproximadamente 10000 años en la granadina Cueva de las Ventanas, momento en el que se produce su desaparición definitiva del registro fósil de Europa occidental. En España se han encontrado fósiles de *C. crocuta spelaea* en los siguientes yacimientos (se indican los más significativos): Carhuela inferior, Cabezo Gordo, Cova Negra, Abric Romaní, Morín, Valdegoba, Los Casares, Cueva del Búho, Pinarillo-1, Pinarillo-3, Cueva de Los Torrejones, Cueva de las Hienas, Lezetxiki III, en Morín gravettiense y en la Cueva de las Ventanas (Figs. 1 y 2, ver Arribas y Palmqvist, 2001).

IDENTIFICACIÓN

Si bien, como se ha mencionado previamente, en los ecosistemas pretéritos españoles han habitado distintos tipos de hiénidos, en este apartado se desglosarán aspectos anatómicos y taxonómicos sobre dos de los géneros menos conocidos por los especialistas ibéricos: *Pachycrocuta* y *Hyaena*. Debido a que la anatomía de los géneros *Chasmaporthetes* y *Crocutea* es muy clara e inconfundible en su análisis con otros géneros de hiénidos, y se encuentra sólidamente caracterizada (p.e. Viret, 1954; Kurtén y Werdelin, 1988; Werdelin et alii, 1994; Antón et alii, 2006; y numerosas referencias de la especie actual, *Crocutea crocuta*), no se incide de manera tan exhaustiva en

las claves para su identificación, aunque han sido incluidas para su comparación con otros géneros en la figura 3.

Género *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938

El registro fósil del género *Pachycrocuta* se encuentra restringido al Viejo Mundo, encontrándose sus fósiles en numerosos yacimientos de Eurasia y África, en cronologías comprendidas entre el límite Mio-Plioceno y finales del Pleistoceno inferior o principios del Pleistoceno medio.

Los representantes del género *Pachycrocuta* están caracterizados por presentar un cráneo muy voluminoso, con maxilares altos. La fórmula dentaria es 3/3 I, 1/1 C, 4/3 P, 1/1 M. En cuanto a la dentición superior P² y P³ presentan un contorno oclusal ligeramente bilobulado, con un paracono reducido a un pequeño engrosamiento del cíngulo basal, más grueso en P³, y un pequeño denticulo tras el protocono. En la mandíbula la apófisis angular es corta y robusta. El margen superior del cóndilo mandibular se sitúa en un nivel por encima de la superficie oclusal de los elementos dentarios yugales. En P₂ y P₃ apenas se observa paracónido (cúspide accesoria anterior: C.A.A.), mientras que en P₄ esta cúspide se encuentra desarrollada e individualizada (Fig. 3). P₃ es masivo y presenta un aspecto "crocutoide" al tener un diámetro buco-lingual (DBL) muy grande en relación a su diámetro mesio-distal (DMD), mostrando así una sección subcuadrada en vista oclusal. La longitud de P₄ es netamente menor que la longitud de M₁, y en este M₁ es posible observar un trigónido desprovisto de metacónido y un talónido corto con cúspides reducidas, tal como se observa en la figura 3 (Howell y Petter, 1980; Arribas et alii, 2003; Garrido y Arribas, 2008).

Las hienas carroñeras del Plioceno y Pleistoceno del Viejo Mundo fueron incluidas de manera cambiante en los géneros *Hyaena* y *Crocutea*, hasta que en 1938 Kretzoi propone una nueva terminología, utilizando el género *Pachycrocuta* para las especies clasificadas anteriormente como *Hyaena sinensis* y *Hyaena brevirostris*, y el género *Pliocrocutea* para aquellos ejemplares clasificados previamente como *Hyaena perrieri*.

A continuación se aporta una breve introducción histórica sobre el desarrollo nomenclatural que han sufrido este tipo de hiénidos en los distintos continentes, ya que su evolución podría resultar algo confusa debido a los numerosos cambios terminológicos que han protagonizado a lo largo de la historia de su investigación.

En el continente europeo, en 1828 Croizet y Jobert distinguen dos especies de hienas entre los fósiles pliocenos de Etouaires, clasificándolas como *Hyaena arvernensis* y *Hyaena perrieri*. Años más tarde, Depéret (1890) describe

la hiena rusciniense de Serrat d'en Vaquer en el Rousillon francés, creando para este ejemplar una nueva variedad o subespecie a la que denomina *Hyaena arvernensis* "raza" *pyrenaica*. En 1954 Viret revisa los fósiles de Etouaires e identifica en este yacimiento una única especie de hiena a la cual renombra, debido a su afinidad con la hiena manchada actual, como *Crocota perrieri*, presente también en el yacimiento de Saint Vallier. Viret reconoce a su vez las diferencias existentes entre el material que Croizet y Jobert habían atribuido a *H. arvernensis* y el material descrito por Depéret como *H. arvernensis pyrenaica*, dándole a esta última el nombre de *Hyaena donnezani*. Por antigüedad, *Hyaena pyrenaica* tendría validez sobre la especie propuesta por Viret, *H. donnezani*, por lo que la hiena del rusciniense es actualmente clasificada como *Pachycrocota pyrenaica*.

En posteriores trabajos no se reconoce el género *Pliocrocota* propuesto por Kretzoi para *Crocota perrieri*, atribuyendo la forma de Saint Vallier a la especie *Pachycrocota perrieri* (Ficcarelli y Torre, 1970; Howell y Petter, 1980). Sin embargo, autores como Werdelin y Solounias (1991) distinguen entre los géneros *Pachycrocota* y *Pliocrocota*, y curiosamente no aceptan la validez de *P. pyrenaica*, sinonimizando esta especie con *Pliocrocota perrieri*.

Por otra parte, en el año 1846, Aymard cita por primera vez la presencia de una nueva especie de hiena en el yacimiento francés de Sainzelles, *Hyaena brevirostris*, cuyos materiales son descritos años más tarde por Boule (1893). Como ya se ha comentado previamente, estos materiales son reclasificados por Kretzoi (1938) en el género *Pachycrocota*.

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

En cuanto al continente africano, Ewer describe en 1954 la especie *Hyaena bellax* en el yacimiento de

Kromdraai A. Este nuevo taxón es posteriormente incluido por varios autores en el género *Pachycrocota* (Ficcarelli y Torre, 1970; Howell y Petter, 1980; Turner, 1986). *P. bellax* podría agrupar a su vez los ejemplares asiáticos descritos como *Hyaena felina* Bose, 1880 en Siwaliks y *Hyaena arambourgi* Ozansoy, 1965 en el yacimiento turco de Yassioren, habiendo sido también relacionada con la especie euroasiática *P. brevirostris* (Howell y Petter, 1980; Randall, 1981; Turner, 1987, 1990; Turner y Antón, 1996; Werdelin y Solounias, 1991; Werdelin, 1999). En este trabajo *P. bellax* es considerada un sinónimo reciente de *P. brevirostris*.

La etimología de *Pachycrocota* podría resultar algo confusa, ya que para algunos autores los representantes Pliocenos y Pleistocenos de este género presentarían determinados caracteres morfológicamente más afines al género *Hyaena* que a *Crocota*, aunque según nuestras apreciaciones el patrón general en la dentición parece relacionar más estrechamente a *Pachycrocota* con *Crocota*, tal como sugirieron previamente Pilgrim (1932), Kretzoi (1938) o Viret (1954). El intento posterior de Qiu (1987) de trasladar los representantes de *Pachycrocota* al género *Pliohyaena* parece no haber tenido suficiente aceptación en posteriores trabajos.

En este trabajo se adopta la terminología empleada por Ficcarelli y Torre (1970), seguida también por Howell y Petter (1980), en contra de la propuesta por Qiu (1987) o Werdelin y Solounias (1991). Se utiliza por tanto el género *Pachycrocota* para designar a un grupo de grandes hienas carroñeras extintas del Plioceno y Pleistoceno de Eurasia, entre las cuales se distinguen las especies *Pachycrocota pyrenaica*, *Pachycrocota perrieri* y *Pachycrocota brevirostris*:

Pachycrocota pyrenaica (Depéret, 1890)

Constituye una especie que ha sido propuesta como el ancestro de las hienas "crocutoides" europeas del Plioceno-Pleistoceno (Ficcarelli y Torre, 1970), y es considerada el antepasado directo de la especie villafranquiense *Pachycrocota perrieri* (Schütt, 1971; Howell y Petter, 1980). Además del registro de Serrat d'en Vaquer, esta especie se encuentra presente en el yacimiento soriano de Layna, material que fue atribuido en un primer momento a *Hyaena donnezani* (Crusafont y Aguirre, 1971). Adrover *et alii* (1976) también identifican *H. pyrenaica* (= *H. donnezani*) en La Calera II, en cronologías Mio-Pliocenas. Alcalá (1994) amplía el registro identificando esta especie en el yacimiento de La Gloria 4. Para Howell y Petter (1980) los fósiles clasificados por Iâtsko (1956) como *Hyaena sivalensis* procedentes del yacimiento pontiense de Odessa Catacombs

(Ucrania) podrían representar la mayor muestra conocida de *P. pyrenaica*.

Pachycrocuta perrieri (Croizet y Jobert, 1828)

Representa la hiena más común de las asociaciones de grandes mamíferos del Plioceno superior de Europa y Asia Occidental, encontrándose fósiles de la misma en numerosos yacimientos. Su registro se inicia en el Villafranchense inferior (Etouaires) y, según algunos autores que sinonimizaron erróneamente a *Hyaena prisca* con esta especie, persistiría en Europa hasta el Pleistoceno medio (Werdelin y Solounias, 1991; Turner, 1992 a y b), aunque su registro fidedigno finaliza en torno al límite Plioceno-Pleistoceno. Esta especie ha sido citada en otras localidades como Perrier, Saint Vallier, Ardé, Le Coupet, Senèze y Blassac en Francia, varias localidades del Valdarno en Italia; Red Crag en Reino Unido; Tegelen en Holanda; Gundersheim, Erpfinger Cave y Mauer en Alemania; Hajnacka en Eslovaquia; Gülazy y Kamisli en Turquía; Kuruksay en Tayikistán y en la región de Shanshi en China. En 1997 Geraads identifica una nueva subespecie en el yacimiento marroquí de Ahl al Oughlam, *Pachycrocuta perrieri latidens*, que constituye la primera cita conocida de esta especie en el continente africano. Por último, en la Península Ibérica ha sido citada la especie *P. perrieri* en los yacimientos de Villarroya (Soria, 1979), La Puebla de Valverde (Kurtén y Crusafont, 1977) y con ciertas dudas en El Rincón-1 (Alberdi *et alii*, 1997) y en Las Higuieruelas (Arribas y Antón, 1997). En 1952 Villalta identifica una nueva especie de hiena entre los fósiles de Villarroya, denominándola *Hyaena marini*. Esta nueva especie, fundamentada en una combinación de caracteres anatómicos de dos especies de hienas diferentes, resultó posteriormente invalidada (Viret, 1954; Soria, 1979; Arribas y Bernad, 1994), ya que Villalta consideró un cráneo de *Chasmaporthetes lunensis* y una hemimandíbula de *Pachycrocuta perrieri* como pertenecientes a un mismo taxón. *P. perrieri* precede en Europa a *P. brevirostris*, coexistiendo localmente con ella hasta el Pleistoceno medio según algunos autores (Howell y Petter, 1980), aunque para Kurtén y Poulianos (1981) estos hiénidos nunca llegarían a coexistir, consideración que corrobora el registro fósil ibérico (Arribas y Palmqvist, 2001; Garrido, 2006; Arribas y Garrido, 2008).

Pachycrocuta brevirostris (Aymard, 1846)

Especie descrita por primera vez en el yacimiento francés de Sainzelles y posteriormente citada en numerosas localidades europeas, tales como Olivola, Forest Bed,

Süssenborn, Mosbach, Gombaszog, Untermassfeld, Vallonet, Stránska Skála, Gombasek, Petralona, Incarcal, Cueva Victoria o Venta Micena, entre otras. Esta especie se encuentra a su vez presente en el yacimiento de Fonelas P-1 (Garrido, 2006; Arribas y Garrido, 2008) y en Fonelas SCC-1 (Arribas *et alii*, 2003). En este trabajo se aceptan como sinónimos de *P. brevirostris* los especímenes asiáticos determinados originalmente como *Pachycrocuta sinensis*, por lo que esta especie se encontraría registrada también en Choukoutien, Siwaliks, Java y Nihowan. Asimismo, al aceptarse la especie *Pachycrocuta bellax* como sinónimo reciente de *P. brevirostris*, su registro se ampliaría a los yacimientos pliocenos africanos de Makapansgat, Kromdraai A, Sterkfontein, Hadar y la cuenca de Turkana. El centro de origen de *P. brevirostris* es desconocido por el momento, ya que los registros africanos y asiáticos más antiguos conocidos se remontan ambos hasta hace unos 3 Ma.

Género *Hyaena* Brünnich, 1771

En cuanto al registro fósil del género *Hyaena*, existen numerosas discrepancias entre los distintos autores a la hora de clasificar algunos de los taxones descritos, tal como se avanzó en el apartado referido al género *Pachycrocuta*, sin que exista por el momento un consenso definido en cuanto a la asignación genérica de muchos de estos representantes fósiles. Esta imprecisión deriva fundamentalmente de las diferencias en la importancia de los caracteres anatómicos frente a los caracteres métricos analizados. Mientras que ciertos autores utilizan variables anatómicas cualitativas presentes en la dentición (Galiano y Frailey, 1977), ampliándolas en algunos casos al esqueleto postcraneal (Werdelin y Solounias, 1991), otros prefieren usar índices métricos dentarios (Ewer, 1954; Ficcarelli y Torre, 1970; Howell y Petter, 1980), los cuales varían considerablemente dependiendo de las muestras utilizadas en el estudio. A esta ambigüedad taxonómica habría que sumar los errores derivados de una variabilidad intraespecífica desconocida en los diferentes taxones analizados. Por tanto, en este trabajo se ha optado por reflejar la terminología adoptada por los autores más trascendentes hasta que estas determinaciones sean consensuadas y finalmente establecidas.

Los representantes del género *Hyaena* presentan una caja craneal baja y una región maxilofacial alargada y de perfil convexo, menos robusta que en *Crocuta*. Los nasales son estrechos, los procesos zigomáticos del frontal están bien desarrollados y la órbita se encuentra cerrada en unas 3/4 partes de su recorrido. La mandíbula presenta una

rama horizontal alta y robusta, con un margen inferior prácticamente rectilíneo y una fosa masetérica cuyo límite anterior se localiza tras el borde distal de M_1 . En el cóndilo mandibular, la cara superior se sitúa a nivel de la cara oclusal de los dientes yugales. El proceso angular es alargado y se proyecta posteriormente sobre el margen caudal del cóndilo mandibular. La fórmula dentaria en *Hyaena* es 3/3 I, 1/1 C, 4/3 P, 1/1 M. P^1 es un diente simple, unirradicado. P^2 y P^3 se encuentran implantados de manera oblicua al eje longitudinal del cráneo, presentando un protocono alto y un par de denticulos situados en posición mesial y distal, respectivamente. P^4 es un diente masivo y robusto con un protocono que forma un ángulo recto con el parastilo, un paracono alto y un metacono relativamente corto provisto de un cingulo lingual basal. M^1 presenta unas dimensiones muy reducidas. En cuanto a la dentición inferior, el género *Hyaena* muestra unos premolares provistos de un gran protocónido, una cúspide accesoria anterior poco desarrollada y una gran cúspide accesoria posterior poco individualizada del protocónido. P_3 es grácil y de sección subrectangular, con un diámetro mesio-distal mayor que el diámetro buco-lingual (Fig. 3). M_1 presenta un DMD similar al de P_4 , con un trigónido provisto de un protocónido y un paracónido de longitud equivalente y un metacónido lingual bien desarrollado. El talónido en M_1 es relativamente largo y ancho, provisto de un hipocónido bien visible y de un entocónido desarrollado en forma de labio (Fig. 3). En general, la dentición de los representantes de este género muestra adaptaciones a una dieta a base de carroña, con elementos masivos y robustos para romper huesos. El esqueleto postcraneal de *Hyaena* presenta los caracteres anatómicos de la familia, con proporciones ligeramente más gráciles que en *Crocuta* (Howell y Petter, 1980; Arribas *et alii*, 2003).

En la actualidad, el género *Hyaena* se encuentra representado por dos especies, las cuales tienen a su vez representantes fósiles desde el Plioceno:

Hyaena hyaena (Linnaeus, 1758)

Representa a la actual hiena rayada distribuida por buena parte de África, Oriente próximo, sur de Rusia, Pakistán e India (Nowak, 1999). Especímenes fósiles excepcionales asignables a esta especie son *Hyaena makapani* Toerien, 1952 procedente de Makapansgat, considerada posteriormente como subespecie de la actual hiena rayada, *H. hyaena makapani* (Ewer, 1967) o simplemente como un ejemplar primitivo de *H. hyaena* (Turner, 1986). Por otra parte, el ejemplar procedente de Ahl al Oughlam atribuido por Geraads (1997) a *Hyaenictitherium? barbarum* podría

considerarse un representante de *Hyaena hyaena* con dientes supernumerarios (Arribas *et alii*, 2001).

Hyaena brunnea (Thunberg, 1820)

Se trata de la hiena parda, restringida hoy día al sur del continente africano. Aunque su registro fósil es escaso, el rango de distribución paleobiogeográfica de *Hyaena brunnea* debió ser bastante más amplio que en la actualidad. Hasta el descubrimiento de Fonelas P-1, el registro fósil conocido de hiena parda procedía de los yacimientos sud-africanos del Pleistoceno inferior de Swartkrans (Ewer, 1955; Turner, 1988, Ruiters, 2003), Kromdraai A (Turner, 1986) y Coopers D (Berger *et alii*, 2003), y del Pleistoceno medio de Kenia (Werdelin y Bathelme, 1997). Recientemente Ruiters (2003) revisa las asociaciones de macromamíferos de los diferentes niveles fosilíferos de Swartkrans, confirmando la presencia de *H. brunnea* en el Miembro 1: Hanging Remnant (1,6 Ma de antigüedad; Curnoe *et alii*, 2001) y Lower Bank, y en los Miembros 2 y 3 (1,1 Ma y 0,7 Ma de antigüedad respectivamente; Vrba, 1995). Existen además algunos materiales identificados en principio como *H. brunnea* y que posteriormente bien han sido reclasificados o bien se ha puesto en duda su determinación taxonómica debido a la escasez de fósiles registrados. Este es el caso de Hendey (1973), quien cita *H. cf. brunnea* en Kromdraai B con un M_1 aislado, el cual Turner (1986) atribuye a *H. hyaena*. Howell y Petter (1976) sugieren además la presencia de *H. brunnea* en Omo, y aunque algunos autores dudan en principio de la asignación taxonómica de estos restos (Werdelin y Solounias, 1991), rectifican posteriormente (Werdelin y Bathelme, 1997) para coincidir con Howell y Petter (1976, 1980) en la existencia de un hiénido muy similar a *H. brunnea* en depósitos datados entre 4 y 3 Ma de antigüedad, tales como Kanapoi, Laetoli y Omo, asumiendo también la presencia de *H. brunnea* en Olduvai. En un trabajo posterior, los materiales de Kanapoi son identificados por Werdelin (2003) como una especie nueva: *Parahyaena howelli*, aunque éstos no difieren ni anatómicamente ni métricamente de *H. brunnea*. Desde nuestra perspectiva los fósiles de Kanapoi representarían la población más antigua conocida (4,1-4,0 Ma) de la hiena parda actual. Savage (1978) cita la presencia de *H. brunnea* en los yacimientos africanos de Langebaanweg, Olduvai II, Hopefield, Florisbad, Mumbwa, Melkbos, Swartklip, y con ciertas dudas en Makapansgat y Olduvai IV. Estos datos que presenta Savage constituyen listas faunísticas aisladas, por lo que se acogen en este trabajo con suma cautela por haber sido imposible la confirmación de los mismos. Klein (1986) cita *H. brunnea* en varios yaci-

mientos de Sudáfrica, entre los cuales destacan Elandsfontein y Swartklip, aunque debido a que estos materiales no han sido por el momento descritos ni publicados tampoco serán tenidos en cuenta en este trabajo. Por tanto, queda únicamente confirmada la presencia de *H. brunnea* fósil en Sudáfrica (1,6-0,7 Ma) y en Kenia (0,7-0,4 Ma), existiendo una forma ancestral muy similar en Tanzania, Kenia y Etiopía. El hallazgo de *Hyaena brunnea* en Fonelas P-1 representa por tanto la primera cita conocida de este taxón fuera del continente africano (Garrido, 2006; Arribas y Garrido, 2008).

Conviene adelantar en este apartado la existencia de otra especie de hiénido descrito en 1828 por De Serres *et alii* en el Pleistoceno medio de Lunel Viel: *Hyaena prisca* [sin. *Hyaena monspessulana* Christol, 1828], especie identificada más tarde en la gruta de L'Escafe (Bonifay, 1971). *H. prisca* ha sido posteriormente citada en los yacimientos mesopleistocenos de Montsaunès, Es-Taliens, Montmaurin, Greusnach, Hollabrun y Furninha (Crégut-Bonnoure, 1996), G.R.A (Mussi y Palombo, 2001) y Ponte Galeria (Petronio y Sardella, 1997). La analogía que muestra este hiénido con la actual hiena rayada *H. hyaena* provocó que fuera clasificada por Kurtén (1956) como una subespecie de la misma, *H. hyaena monspessulana*. Bonifay (1971) considera que *H. prisca* habría derivado de *P. pyrenaica*, aunque Howell y Petter (1980) son partidarios de relacionar esta especie con el linaje de *H. hyaena*, tal como Kurtén había sugerido previamente. *H. prisca* ha sido erróneamente sinonimizada por varios autores con *Pachycrocuta perrieri*, la cual habría tenido que sobrevivir en Europa más de un millón de años sin registro fósil, con posterioridad a su extinción en el tránsito Plioceno-Pleistoceno. La presencia del género *Hyaena* en Fonelas P-1 permite revisar el significado de *H. prisca* durante el Pleistoceno medio (Garrido, 2006; Arribas y Garrido, 2008).

Clave básica para la identificación de hiénidos a través de la dentición inferior

La dentición yugal inferior de los géneros de hiénidos tratados hasta el momento presenta características anatómicas diagnósticas muy claras, que permiten realizar una determinación taxonómica directa de los fósiles a partir de su anatomía y de las relaciones de tamaño en los distintos dientes, en concreto en el tercer premolar y entre el cuarto premolar y el primer molar. Por tanto, es posible discriminar tres grupos entre los distintos géneros de hiénidos plio-pleistocenos (Fig. 3): i) aquellos con un diseño "felinoide" (*felinoid design*), en el que se incluye el género *Chasmaporthetes*; ii) aquellos con un diseño "crocutoide"

(*crocutoid design*), que contiene los géneros *Pachycrocuta* y *Crocuta*; y iii) aquellos hiénidos con un diseño tipo *Hyaena*, que incluye a las especies pertenecientes a dicho género.

El diseño felinoide es aquel que muestran los representantes del género *Chasmaporthetes*, con premolares (P_3 y P_4) masivos pero muy secodontos, con grandes protocónidos y elevadas cúspides accesorias, tanto anteriores como posteriores (C.A.A. y C.A.P., respectivamente). Por otra parte, la carnífera (el primer molar inferior; M_1) presenta un trigónido típicamente felinoide (semejante en tamaño y proporciones al de los félidos panterinos), aunque la presencia de un largo y sencillo talónido permite identificar a un hiénido del género en cuestión.

El diseño crocutoide es aquel que se observa tanto en los géneros *Pachycrocuta* como *Crocuta*. En ambos casos el tercer premolar inferior (P_3) es equidimensional en vista oclusal, con un DBL de tamaño similar al DMD, con lo que la sección del diente es subcuadrada. Este grupo se caracteriza asimismo por poseer carníferas inferiores mucho más largas que los cuartos premolares correspondientes ($DMD M_1 \gg DMD P_4$). Dentro de este conjunto, los especímenes que poseen un P_4 con una fuerte C.A.A. y un M_1 con un gran DBL en relación con el DMD (esto es, con carníferas muy anchas), provisto de un talónido corto con una arista mesio-distal, son atribuidos al género *Pachycrocuta* (la diferencia fundamental entre las especies *P. perrieri* y *P. brevisrostris* es la talla, siendo la segunda mayor que la primera). Por otra parte, los especímenes que presentan un P_4 con una pequeña C.A.A. (en realidad se trata de una arista elevada) y un M_1 con un pequeño DBL en relación con el DMD (esto es, con carníferas muy alargadas), provisto de un talónido corto con una pequeña arista mesio-distal, son atribuidos al género *Crocuta*.

Finalmente, destaca el diseño característico del género *Hyaena*, cuyos representantes muestran un tercer premolar inferior (P_3) que, en vista oclusal, presenta un DBL notablemente menor que el DMD, por lo que la sección del diente es subrectangular. Otra característica básica de este grupo es la presencia de carníferas inferiores de longitud similar a los cuartos premolares correspondientes ($DMD M_1 \sim DMD P_4$), con lo que la relación entre ambas dimensiones es próxima a 1. Las especies pertenecientes a este género presentan un P_4 con una C.A.A. moderadamente desarrollada y un M_1 equilibrado en su relación DBL/DMD. No obstante, el carácter que se revela de mayor importancia taxonómica, es la presencia en esta carnífera de un fuerte metaconídeo y un talónido largo con dos cúspides bien desarrolladas (hipocónido y entocónido). Este conjun-

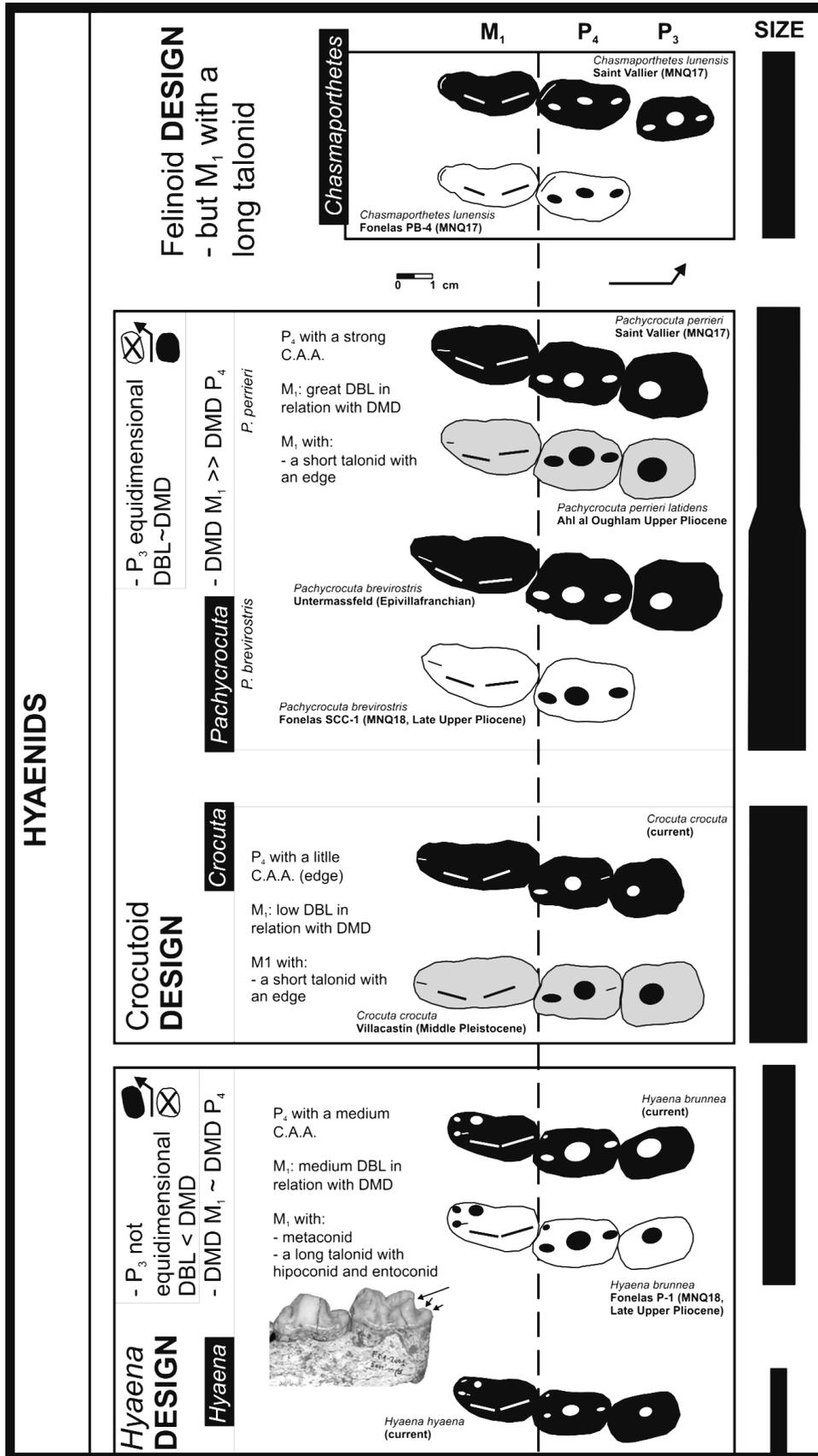


Fig. 3.- Clave para la identificación, basada en la dentición yugal inferior definitiva (se figuran especímenes derechos), de los hienidos plio-pleistocenos españoles. Se presentan los tres diseños de la dentición y se indican los caracteres básicos para la correcta determinación taxonómica (explicación en el texto).

to de caracteres permiten identificar sin dudas a los representantes del género *Hyaena*, mientras que la determinación de la especie concreta se basaría, como ocurre en numerosos ejemplos en la determinación taxonómica de los carnívoros, en el tamaño del animal, de igual forma que hoy día la discriminación entre elementos óseos y dentarios de *H. brunnea* y *H. hyaena* se sustenta esencialmente en el tamaño, pues los representantes de la segunda de las especies son netamente más pequeños que los individuos pertenecientes a la primera.

Como hemos comentado, la clave aquí presentada permite, en una primera aproximación anatómica y visual, identificar los distintos hiénidos susceptibles de aparecer en el registro fósil español de los últimos dos millones y medio de años. Evidentemente, son posibles las excepciones en relación con el análisis de especímenes concretos, pero esta clave puede ser una herramienta útil a la hora de realizar una primera determinación taxonómica, que en muchos casos será definitiva.

Agradecimientos

Agradecemos a los Dres. Enrique Baquedano y Jordi Rosell, organizadores de la 1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica, su invitación a participar en dicho evento y en este volumen monográfico. Este trabajo es una aportación a los proyectos de investigación IGME 2005-009 y 08490/PI/08, financiado este último con cargo al Programa de Generación de Conocimiento Científico de Excelencia de la Fundación Séneca, Agencia de Ciencia y Tecnología de la Región de Murcia en el marco del 11 PCTRM 2007-1 0.

Bibliografía

- ADROVER, R.; MORALES, J. y SORIA, D. (1976): "Hallazgo de *Hyaena donnezani*" Viret en La Calera II (Aldehuela, Provincia de Teruel)". *Teruel*, 55-56: 189-205.
- ALBERDI, M.T.; CERDEÑO, E.; LÓPEZ-MARTÍNEZ, N.; MORALES, J. y SORIA, D. (1997): "La fauna villafranquiense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha)". *Estudios Geológicos*, 53: 69-93.
- ALCALÁ, L. (1994): *Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses- Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 554 pp.
- ANTÓN, M., TURNER, A., SALESA, M.J. y MORALES, J. (2006): "A complete skull of *Chasmaporthetes lunensis* (Carnivora, Hyaenidae) from the Spanish Pliocene site of La Puebla de Valverde". *Estudios Geológicos*, 62 (1): 375-388.
- ARRIBAS, A. (1999): *Análisis y modelización de la tafonomía del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y su estudio comparativo con otras localidades españolas del Plio-Pleistoceno continental*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 353 pp.
- y ANTÓN, M. (1997): "Los carnívoros de los yacimientos pliocenos de Las Higuieruelas y Piedrabuena (Ciudad Real, España)". *Boletín Geológico y Minero*, 108 (2): 111-120.
- y BERNAD, J. (1994): "Catálogo de mamíferos pliocenos del yacimiento de Villarroya (La Rioja), en la colección del Museo Geominero". *Boletín Geológico y Minero*, 105 (3): 236-248.
- y GARRIDO, G. (2008): "Hiénidos [*Pachyrocota brevirostris* (Aymard, 1846) y *Hyaena brunnea* Thunberg, 1820] del yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)". En A. Arribas (ed): *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Instituto Geológico y Minero de España, serie Cuadernos del Museo Geominero, 10: 201-230. Madrid.
- y PALMQVIST, P. (1998): "Taphonomy and paleoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the Lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza basin, Granada, Spain)". *Geobios*, 31, 3, supplément: 3-47.
- y - (2001): "Hyaenids as collecting agents of bones in the Plio-Pleistocene record of Spain". *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 5 (2): 211-218.
- ; GARRIDO, G. y PALMQVIST, P. (2003): "Primera cita de *Hyaena (Parahyaena) brunnea* (Thunberg, 1820) (Mammalia, Carnivora) fuera de África: el registro del yacimiento del Plioceno superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada, España)". *Geotemas*, 5: 37-39.
- ; 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.
- ; BAEZA, E.; BERMÚDEZ, D.; BLANCO, S.; DURÁN, J.J.; GAARRIDO, G.; GUMIEL, J.C.; HERNÁNDEZ, R.; SORIA, J.M. y VISERAS, C. (2004). Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plioceno-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3): 567-581.
- AYMARD, A. (1846): "Communication sur le gisement de Sainzelles". *Annales de la Société d'Agriculture, Science, et Arts Commerce du Puy*, 13: 153-155.
- BERGER, L.R.; RUITER, D.J.; STEININGER, C.M. y HANCOX, J. (2003): "Preliminary results of excavations at the newly investigated

- Coopers D deposit, Gauteng, South Africa". *South African Journal of Science*, 99: 276-278.
- BOAZ, N.T.; CIOCHON, R.L.; XU, Q. y LIU, J. (2000): "Large mammalian carnivores as a taphonomic factor in the bone accumulation at Zhoukoudian". *Acta Anthropologica Sinica*, 19 suppl.: 224-234.
- BONIFAY, M.F. (1971): "Carnivores quaternaires du Sud est de la France". *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, n.s., Sér. C*, 21 (2): 377 pp.
- BOSE, P.N. (1880): "On undescribed fossil Carnivora from the Siwalik Hills". *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 36: 119-136.
- BOULE, M. (1893): "Description de l'*Hyaena brevirostris* du Pliocène de Sainzelles près de Le Puy (Haute-Loire)". *Annales des Sciences Naturelles*, sér. 8, 15: 85-97.
- CRÉGUT-BONNOURE, E. (1996): "Famille des Hyaenidae". En C. Guérin y M. Patou-Mathis (eds.): *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe*. Masson: 215-230. Paris.
- CROIZET, J.B. y JOBERT, A. (1828): *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Clermont-Ferrand. Paris, 226 pp.
- CRUSAFONT, M. y AGUIRRE, E. (1971): "*Euryboas lunensis* et *Hyaena donnezani* asociadas, en España, dans le gisement d'âge pliocène terminal de Layna (Soria)". *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 273 : 2476-2478.
- CURNOE, D.; GRUN, R.; TAYLOR, L. y THACKRAY, J.F. (2001): "Direct ESR dating of a Pliocene hominin from Swartkrans". *Journal of Human Evolution*, 40: 379-391.
- DE SERRES, M.; DUBREUIL, J. y JEANJEAN, B. (1828): "Mémoires sur des espèces d'hyènes fossiles découvertes dans les cavernes de Lunel-Viel". *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 17: 269-312.
- DEPÉRET, C. (1890): "Les animaux pliocènes du Roussillon". *Mémoires de la Société Géologique de France*, 3: 1-164.
- DUBOIS, E. (1908): "Das geologische Alter der Kendeng-oder Trinil-fauna". *Tijdschrift van het Koninklijk Nederlandsch Aardrijkskundig Genootschap*, 25:1235-1270.
- EWER, R.F. (1954): "The Hyaenidae of Kromdraai". *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (3): 565-585.
- (1955): "Hyaenidae, other than *Leecyaena*, of Swartkrans and Sterkfontein". *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (4): 815-837.
- (1967): "The fossil hyaenids of Africa, a reappraisal". En W.W. Bishop y J.D. Clark (eds.): *Background to Evolution in Africa*. Chicago University Press: 109-123.
- FICCARELLI, G. y TORRE, D. (1970): "Remarks on the taxonomy of hyaenids". *Palaeontographia Italica*, 66: 13-32.
- GALIANO, H. y FRAILEY, D. (1977): "*Chasmaporthetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnívora)". *American Museum Novitates*, 2632: 1-16.
- GARCÍA, N. y ARSUAGA, J.L. (1999): "Carnívoros from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain)". *Journal of Human Evolution*, 37: 415-430.
- GARRIDO, G. (2006): *Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranchense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 726 pp.
- y ARRIBAS, A. (2008): "Generalidades sobre los carnívoros del Villafranchense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1". En A. Arribas (ed): *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Instituto Geológico y Minero de España, serie Cuadernos del Museo Geominero, 10: 85-146. Madrid.
- GERAADS, D. (1997): "Carnivores du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc)". *Geobios*, 30 (1): 127-164.
- HENDEY, Q.B. (1973): "Carnivore remains from the Kromdraai australopithecine site (Mammalia, Carnívora)". *Annals of the Transvaal Museum*, 28 (8): 99-112.
- HOWELL, F.C. y PETTER, G. (1976): "Carnivora from Omo Group Formations, Southern Ethiopia". En Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac y R.E.F. Leakey (eds.): *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*. University of Chicago Press: 314-331. Chicago.
- y - (1980): "The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). The relationships with Miocene icthiteres: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*". *Geobios*, 13: 579-623.
- IÂTSKO, I. (1956): "Concerning finds of hyenas in ancient karst caves near Odessa city". *Ezhegod. V ses pal. Obshch., Odessa*, 15: 335-340.
- KLEIN, R. (1986): "The brown hyaenas of the Cape Flats". *Sagittarius*, 1 (4).
- KRETZOI, M. (1938): "Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna". *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Pars Mineralogica, Geologica et Palaeontologica*, 31: 88-157.
- KURTÉN, B. (1956): "The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto". *American Museum Novitates*, 1764: 1-38.
- y CRUSAFONT, M. (1977): "Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain)". *Commentationes Biologicae*, 85: 1-39.
- y POULIANOS, N. (1981): "Fossil Carnívora of Petralona Cave, status of 1980". *Anthropos*, 8: 9-56.
- y WERDELIN (1988): "A review of the genus *Chasmaporthetes* Hay, 1921 (Carnívora, Hyaenidae)". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8 (1): 46-66.

- 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.
- MILLS, M.G.L. (1982a): "Factors affecting group size and territory size of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in the southern Kalahari". *Journal of Zoology*, 198: 39-51.
- (1982b): "The mating system of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in the southern Kalahari". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 131-136.
- (1983a): "Behavioural mechanisms in territory and group maintenance of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in Southern Kalahari". *Animal Behaviour*, 31: 503-510.
- (1983b): "Mating and denning behavior of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, and comparisons with other Hyaenidae". *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 63: 331-342.
- (1984): "The comparative behavioural ecology of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, and the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*, in the southern Kalahari". *Koedoe*, 27 (suppl.): 237-247.
- (1987): "Behavioural adaptations of brown and spotted hyaenas in the southern Kalahari". *South African Journal of Science*, 83: 595-598.
- (1989): "The comparative behavioral ecology of hyaenas: the importance of diets and food dispersion". En J.L. Gittleman (ed.): *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Chapman y Hall: 125-142.
- y HOFER, H. (1998): "*Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*". IUCN/SSC Hyaena Specialist Group. IUCN. 154 pp.
- MUSSI, M. y PALOMBO, M.R. (2001): "Human/carnivore interaction in the Middle Pleistocene of Lantium (Central Italy): an open question". En G. Cavaretta, P. Giola, M. Mussi y M.R. Palombo (eds.): *The World of Elephants, Proceedings of the 1st International Congress*: 67-75. Roma.
- NOWAK, R.M. (1999): *Walker's Mammals of the World*. Johns Hopkins University Press.
- OWENS, D.D. y OWENS, M.J. (1979): "Communal denning and clan association in brown hyaenas (*Hyaena brunnea* Thunberg) of the central Kalahari Desert". *African Journal of Ecology*, 17: 35-44.
- OZANSOY, F. (1965): "Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie". *Memoires de la Société Géologique de France*, 102: 1-92.
- PALMQVIST, P. y ARIBAS, A. (2001): "Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals". *Paleobiology*, 27 (3): 512-530.
- PEI, W.C. (1934): "On the Carnivora from locality 1 of Choukoutien". *Palaeontologica Sinica*, 8 (1): 166 pp.
- PETRONIO, C. y SARDELLA, R. (1997): "Remarks on the biochronology of the mammal fauna from Ponte Galeria (Rome, Italy)". *Geitalia*, 1(2): 258-260.
- PILGRIM, G.E. (1932): "The fossil Carnivora of India". *Palaeontologica Indica*, 18: 232 pp.
- QIU, Z.X. (1987): "Die Hyaeniden aus dem Ruscinium und Villafranchium Chinas". *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen*, 9: 110 pp.
- RANDALL, R.M. (1981): "Fossil Hyaenidae from the Makapansgat limeworks deposit, South Africa". *Palaeontologia Africana*, 24: 75-85.
- RUITER, D.J. (2003): "Revised faunal lists for Members 1-3 of Swartkrans, South Africa". *Annals of the Transvaal Museum*, 40: 29-41.
- SAVAGE, R.J.G. (1978): "Carnivora". En V.J. Maglio y H.B.S. Cooke (eds): *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press: 249-267.
- SCHÜTT, G. (1971): "Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen) mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung *Crocuta*". *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 10: 29-76.
- SKINNER, J.D. y VAN AARDE, R.J. (1981): "The distribution and ecology of the brown hyaena *Hyaena brunnea* and spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the central Namib Desert". *Madoqua*, 12 (4): 231-239.
- y - (1991): "Bone collecting by brown hyaenas *Hyaena brunnea* in the central Namib Desert, Namibia". *Journal of Archaeological Science*, 18: 513-523.
- ; - y GOSS, R. (1995): "Behavioural ecology of brown hyaenas *Hyaena brunnea* in the central Namib desert". *Journal of Zoology*, 237: 123-131.
- SORIA, D. (1979): *Hiénidos fósiles de España: revisión de la familia Hyaenidae del Neógeno Superior y Pleistoceno Inferior*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 303 pp.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. y PIVETEAU, J. (1930): "Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine)". *Annales de Paléontologie*, 19: 3-134.
- TURNER, A. (1986): "Miscellaneous Carnivore remains from Plio-Pleistocene deposits in the Sterkfontein Valley (Mammalia, Carnivora)". *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (8): 203-226.
- (1987): "New fossil carnivore remains from the Sterkfontein hominid site (Mammalia: Carnivora)". *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (15): 319-347.
- (1988): "On the claimed occurrence of the hyaenid genus *Hyaenictis* Gaudry at Swartkrans (Mammalia, Carnivora)". *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (21): 523-533.
- (1990): "The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa". *Geobios*, 23 (3): 349-368.
- (1992a): "Villafranchian-Galerian larger carnivores of Europe: dispersions and extinctions". *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153: 153-160.

- (1992b): "Large carnivores and earliest European hominids: changing determinants of resource availability during the Lower and Middle Pleistocene". *Journal of Human Evolution*, 22: 109-126.
- y ANTÓN, M. (1996): "The giant hyaena *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae)". *Geobios*, 29: 455-468.
- 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.
- VRBA, E. (1995): "The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate". En E. Vrba, G. Denton, L. Burckle y T. Partridge (eds): *Paleoclimate and Evolution With Emphasis on Human Origins*. Yale University Press: 385-424. New Haven.
- WERDELIN, L. (1999): "*Pachycrocuta* (hyaenids) from the Pliocene of east Africa". *Paläontologische Zeitschrift*, 73 (1/2): 157-165.
- (2003): "Carnivora from Kanapoi Hominid Site, Turkana Basin, Northern Kenya". En J.M. Harris y M.G. Leakey (eds): *Geology and Vertebrate Paleontology of the Early Pliocene Site of Kanapoi, Northern Kenya*. *Contributions in Science*, 498: 115-132.
- y BATHELME, J. (1997): "Brown hyaena (*Parahyaena brunnea*) from the Pleistocene of Kenya". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17 (4): 758-761.
- y SOLOUNIAS, N. (1991): "The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution". *Fossils and Strata*, 30: 104 pp.
- ; TURNER, A. y SOLOUNIAS, N. (1994): "Studies of fossil hyaenids: the genera *Hyaenictis* Gaudry and *Chasmaporthetes* Hay, with a reconsideration of the Hyaenidae of Langebaanweg, South Africa". *Zoological Journal of the Linnean Society*, 111: 197-217.