

PALEONTOLOGIA (VERTEBRATS)

COELODONTA ANTIQUITATIS, EL RINOCERONT PELUT DEL QUATERNARI GLACIAL

David Garcia Fernández & Joan Vicente i Castells

RESUMEN

Este estudio describe los restos de *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), procedentes del área denominada Brown Bank (Orilla marrón), de edad Pleistoceno superior. Aunque considerada una especie propia de la estepa-tundra abierta y asociada a *M. primigenius*, los últimos estudios indican que *C. antiquitatis*, tuvo cierta capacidad colonizadora y un área de distribución similar pero no refleja a la de *M. primigenius*. Los restos estudiados forman parte de las colecciones del Centre d'Estudis de la Natura del Barcelonès Nord y de fondos privados.

Palabras clave: *Perissodactyla*, rinoceronte, "lanudo", glacial, pleistoceno superior, Europa

RESUM

En aquest estudi es descriuen les restes de *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), procedents del Brown Bank, d'edat Pleistocè superior. Tot i ser considerada una espècie propia de l'estepa-tundra oberta i associada a *M. primigenius*, els darrers estudis indiquen que *C. antiquitatis* va tenir certa capacitat colonitzadora i una àrea de distribució no reflexa de la de *M. primigenius*. Les restes estudiades formen part de les col·leccions del CEN (Centre d'Estudis de la Natura del Barcelonès Nord) i de fons privats que seran donats en part a aquesta entitat.

Paraules clau: *Perissodactyla*, rinoceront, "llanut", glacial, pleistocè superior, Europa

ABSTRACT

In this paper we describe the remains of *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) from the Upper Pleistocene site of Bown Bank. Usually associated to *M. primigenius* and tundra's area, the last works indicated that *Coelodonta antiquitatis* always was not associated with *M. primigenius* in some areas and a relative capacity to colonize habitats.

Key Words: *Perissodactyla*, Rhino, "woolly", glacial, upper Pleistocene, Europe

INTRODUCCIÓN

Este estudio describe los restos de *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) procedentes de los fondos marinos del Mar del Norte, en concreto de un área

situada al SW del Brown Bank datada en el máximo glaciar Weichselianense, Pleistoceno superior. En este momento, el bajo nivel del mar permitía la conexión física entre las Islas Británicas y los Países Bajos. Los primeros hallazgos de mamíferos en los fondos del Mar del Norte datan de 1874, las artes de pesca llevaban y aún llevan a la superficie restos fósiles que tras ser sometidos a un proceso de desalinización eran y son tratados con una mezcla de cola y acetona. Un gran volumen de estos restos forman parte de colecciones privadas muy dispersas.

Situados en el contexto paleontológico, los trabajos de Drees (1986) y Van Kolfschoten-Van der Meulen (1986) realizan revisiones generales de las paleofaunas del Mar del Norte. Al primero de ellos debemos las primeras objeciones a la “tradicional” caracterización de “*hueso negro*” y el primer estudio estratigráfico de las dos áreas con mayor densidad de hallazgos, el “Canal Profundo” y la “Orilla Marrón” o Brown Bank. En conjunto, los depósitos más extensos, con espesores que alcanzan los 30 metros, son los de edad Holocena y Pleistocena superior. La lista de mamíferos ha sido dividida en las formas marinas, con una representación que va desde el Plioceno superior hasta el Holoceno y las terrestres agrupadas en 4 asociaciones (VAN KOLFSCHOTEN Y LA BAN, 1995) diferenciadas por ambientes, especies y comparables en edad pero no necesariamente contemporáneas. Las asociaciones son:

Tipo I

Especies: *Anancus arvernensis* (1 molar hallado en 1991) y *Mammuthus meridionalis*.

Edad: Pleistoceno inferior tardío

Tipo II

Especies: *Mammuthus meridionalis* –avanzado-, *Hippopotamus antiquus* y *Stephanorhinus hundsheimensis* (= *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*).

Edad: Pleistoceno medio basal a Pleistoceno inferior tardío.

Tipo III.

Especies: *Mammuthus primigenius* y *Coelodonta antiquitatis*

Edad: Pleistoceno superior, teniendo al Brown Bank como área tipo.

Tipo IV.

Especies: *Sus scrofa*, *Alces alces* y *Bos primigenius*.

Edad: Holoceno temprano.

EL CONTEXTO DEL PLEISTOCENO MEDIO Y SUPERIOR

La sucesión de fases glaciares e interglaciares y el estudio de las paleofloras han sido la base sobre la que, tradicionalmente, se ha articulado la biozonación del Pleistoceno medio y superior. Herencia de estos planteamientos ha sido la tendencia a simplificar la caracterización de las faunas entre “cálidas” o “frías” y a asociar, por ejemplo, de forma casi insoluble a *M. primigenius* con *C. antiquitatis*.

En 1959, ZEUNER rechazó la simplificación en la descripción de las faunas “frías”-“cálidas” apuntando que las formas vivientes se mezclan en biotopos próximos y que son muy pocos los ejemplos en que las condiciones ambientales son lo suficientemente específicas como para restringir la presencia de una fauna determinada. *Coelodonta antiquitatis* ejemplificaría esta ruptura con la caracterización entre “fauna fría” y “fauna cálida”. Tradicional y casi exclusivamente asimilada a un hábitat de estepa tundra-abierta, fría y seca, los hallazgos de las salinas de Starunia –Ucrania- primero y los más recientes efectuados al Norte de China -provincia de Shaanxi- dotan a *C. antiquitatis* de una relativa capacidad colonizadora y apuntan la hipótesis de que entre sus hábitos figurara el de realizar movimientos migratorios estacionales.

Esta tendencia a simplificar las faunas entre “frías” y “cálidas” tiene una explicación en el hecho contrastado del aumento progresivo de componentes fríos en la fauna y que culmina en el Pleistoceno superior.

En cuanto a la asociación *Coelodonta antiquitatis* - *Mammuthus primigenius* con ser muy frecuente y común para gran parte de Eurasia, hubo amplias áreas geográficas donde no se dio. Así, por encima de los 70° de latitud Norte, *M. primigenius* es frecuente –Península de Taymir-, y no lo es *C. antiquitatis* que, sin embargo, se extiende hacia el sur, demostrando una relativa capacidad para colonizar otros biotopos como lo indica, por ejemplo, la asociación -Shaanxi, China-(Xue y Zhou, 2001)- con *Palaeloxodon naumanni*, proboscideo de zonas forestales y húmedas.

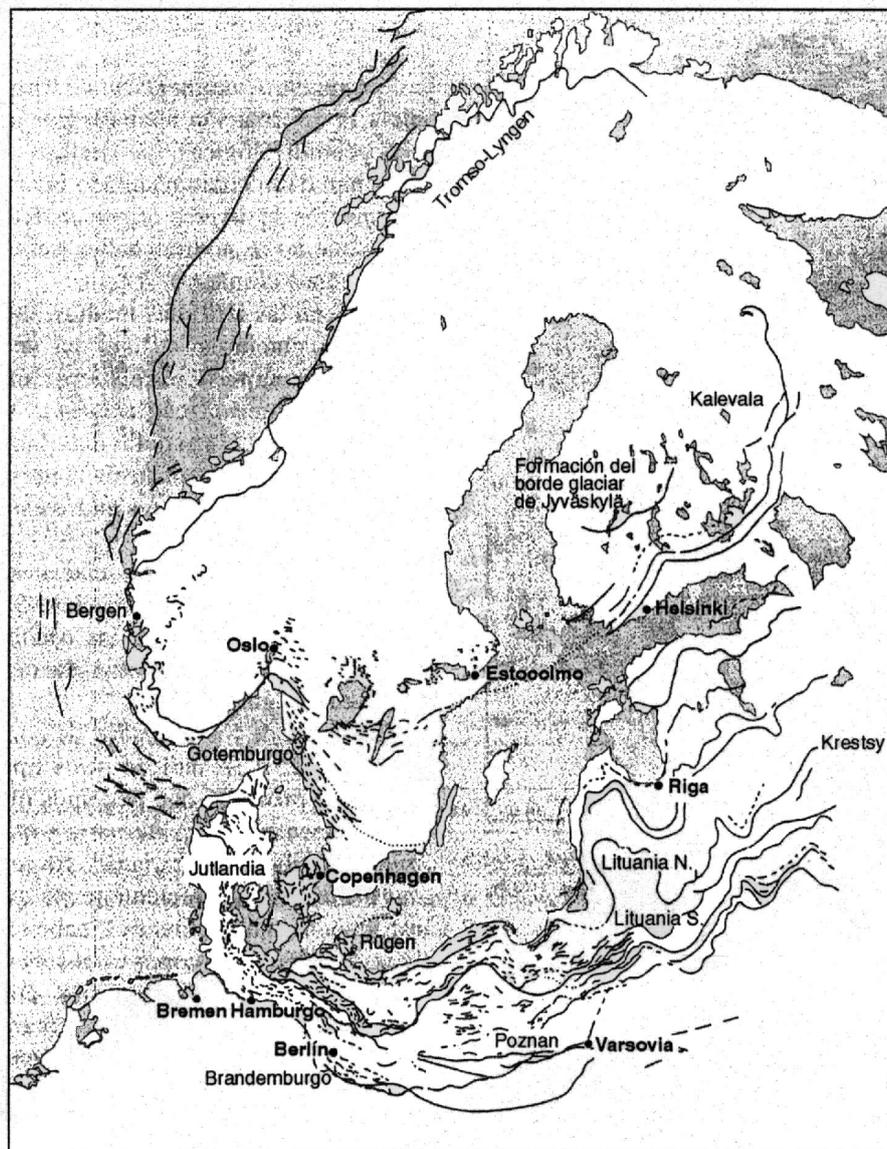


Figura 1. Extensión del casquete fennoscándico durante el último máximo glaciar (de Loewe y Walker, Longman, 1997)

COELODONTA ANTIQUITATIS (BLUMENBACH, 1799)

ORIGEN, DISTRIBUCIÓN Y EXTINCIÓN

La historia paleontológica de *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) se

remonta a finales del siglo XVIII, cuando Pallas denominó por vez primera a la especie como *Rhinoceros lenensis* (1773) a partir de los restos recuperados en 1771 a orillas del Río Wiljui, un afluente del Lena.

Coelodonta antiquitatis se origina en el Villafranchiense del Norte de China e irrumpe en Asia nororiental, en la Región de Yakutia y adyacentes (Boeskorov, 2001) en el Pleistoceno inferior. Durante el Pleistoceno medio ocupa Asia Central y alcanza Europa Occidental (biozonas 24, 25 y 26, GUÉRIN, 1980) donde persiste durante todo el Pleistoceno superior. GUÉRIN (o. c.) denomina a la forma temprana de *C. antiquitatis* como *C. antiquitatis praecursor* con una cronología absoluta que oscila entre los 438.000 y los 431.000 años.

En su momento de máxima expansión, *C. antiquitatis* ocupó Europa Occidental, salvo las islas mediterráneas, Asia Central y oriental y Corea del Sur (GUÉRIN, 1980), siendo su punto más meridional de distribución los 32° de latitud Sur. La especie, sin embargo, no alcanzó el norte de América a diferencia de *M. primigenius*.

FLEROV (1967, en BOESKOROV, 2001) aporta una explicación a este hecho basándose en la ausencia en las estepas del NE de Siberia de arbustos que según el autor constituían la base alimenticia de *C. antiquitatis*. LAZAREV (1977, en BOESKOROV, 2001), a partir del análisis en dientes y de contenido estomacal e intestinal, demostró que la base alimenticia de *C. antiquitatis* era la hierba. BOESKOROV (o.c), basa la ausencia de *Coelodonta antiquitatis* en el Norte de América en el hecho de que el paso durante el máximo glacial debió ser infranqueable para la especie.

La extinción de *C. antiquitatis*, en la transición Pleistoceno-Holoceno, lo es también de las megafaunas asociadas a *Mammuthus primigenius*. Como en todo proceso de colapso su desarrollo temporal y geográfico no es homogéneo. Así, BOESKOROV (2003) sitúa al norte y noreste de Siberia un área geográfica donde persisten en el Holoceno elementos de estas faunas como *Bison*. Actualmente, se apuntan tres causas que, combinadas, explicarían la extinción. En primer lugar, las variaciones climáticas del Pleistoceno superior. En segundo lugar, la influencia humana, que aunque difícilmente evaluable, existió. Por último, la afectación de enfermedades endémicas. LESHCHINSKIY y BURKANOVA (2003) detectan la proliferación de osteodistrofias degenerativas –Kochegur, Siberia- en húmeros, pelvis, escápulas o mandíbulas de *M. primigenius* que pudieran indicar un desorden metabólico ligado a la falta de Calcio (Ca) o Sodio (Na).

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS



Figura 2. Cráneo de *Coelodonta antiquitatis* de Jaurens (GUÉRIN, 1980, lámina 16). Las áreas rugosas y abultadas localizadas en el extremo del hueso nasal y en el frontal indican el punto de inserción de los cuernos. El tabique nasal está osificado.

El conocimiento de la morfología, biotopos preferenciales y hábitos alimenticios de *C. antiquitatis* es preciso. Existen hallazgos de varios cadáveres en los suelos helados de la región de Yakutia. El primero ocurrió en 1771, a orillas del río Wiljui se exhumaron el cráneo completo y las extremidades anterior y posterior de un animal adulto. *Coelodonta antiquitatis* era un rinoceronte corpulento con una longitud de unos 3,50 mts., una altura al nivel de los hombros de 1,60 mts., y un peso de 1500 Kg. Tenía dos cuernos, uno nasal y uno frontal más pequeño. Su cráneo es alargado con el tabique nasal osificado –ver Figura 1–, fosa órbito-temporal continua y yugal del zigomático fuertemente oblicuo. Cresta occipital prominente, con perfil vertical de la cara inclinado hacia delante. Apófisis postglenoidea y postimpánica fusionadas inferiormente por lo que cierran el meato auditivo externo. Al nivel de la dentición, *C. antiquitatis* carecía de incisivos o serían residuales en estadios infantiles. Los premolares y molares son hipsodontos y con el esmalte grueso. En la superficie oclusal, los pliegues secundarios están bien desarrollados y hay cemento dental recubriendo las paredes internas, estas características indicarían una adaptación a un régimen alimenticio basado en la ingestión de plantas de textura dura. Como característica de la especie, el M3 presenta ectolofos y metalofos bien desarrollados. Su esqueleto postcraneal presenta extremidades de huesos largos y masivos y metápodos acortados.



Figura 3. Cráneo de *Coelodonta antiquitatis* con piel y músculos (Gorochov, 1877-1879). A. Gorochov, coleccionista de restos de *M. primigenius*, halló en 1879 un esqueleto casi completo de un rinoceronte a orillas del Río Chalbui. Conservó la cabeza no sin antes haber vendido los cuernos. El cráneo forma parte de las colecciones de la Academia de Ciencias de San Petersburgo.

C. antiquitatis era un habitante de la estepa-tundra abierta que vivía en pequeños grupos y realizaría migraciones hacia los valles fluviales más templados durante la fase más cruda del invierno. La tundra pleistocénica se caracterizaba por estar desarbolada y presentar una densa vegetación herbácea. Los suelos serían húmedos y fríos durante la estación estival y permanecerían helados o cubiertos de nieve durante el invierno, momento en que, como se ha indicado, *C. antiquitatis* migraría.

Esta conclusión se ha obtenido a partir del análisis de contenidos estomacales e intestinales. Su dieta basada en un 89% en gramíneas (LAZAREV, 1977) se completaba con la ingestión de hojas de sauces y alisos. CROCKER (2006) estudia la estructura muscular cráneo-cervical y ratifica esta dieta, propia de un animal de pasto aunque compatible con la subsistencia a base de hojas de árboles. En el mismo estudio se indica que el aparato digestivo de *C. antiquitatis* debía ser capaz de procesar una gran cantidad de alimento de baja calidad extrayendo el máximo valor nutritivo.



Figura 4. *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799.



Figura 5. *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799.



Figura 6. *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799.

Figuras 4-6. Con una talla similar a la del actual Rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*), *Coelodonta antiquitatis* poseía un grueso pelaje que oscilaba entre el rojizo y el marrón oscuro. PALLAS (1773) señaló la presencia de gruesos pelos que se agrupaban formando mechones en la zona de los hombros.

Paleontología Sistemática

Clase: *Mammalya*, Linnaeus, 1758
Orden: *Perissodactyla*, Owen, 1848
Familia: *Rhinocerotidae*, Owen, 1845
Subfamilia: *Rhinocerotinae*, Owen, 1845
Subtribu: *Elasmotheriina*, Bonaparte, 1845
Género: *Coelodonta*, Bronn, 1831
Especie: *Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach, 1799



Figura 7. Coelodonta antiquitatis fue un motivo poco frecuente del arte Paleolítico. Destacar las representaciones de las grutas francesas de: Rouffignac, con 12 rinocerontes, Font de Gaume, Trois Frères, Combarelles o Lascaux, aquí reproducido.

MATERIAL I METODOLOGIA

Las abreviaturas utilizadas tienen las siguientes correspondencias: **A:** anchura. **Abs:** absoluta. **Alt:** altura. **An:** anchura. **Anat:** anatómica. **Ant:** anterior. **AE:** Apófisis Espinosa. **AN:** Arco Neural. **AO:** Apófisis Odontoides. **DAP:** diámetro antero – posterior. **Dist:** distal. **DT:** diámetro transverso. **DT. Tuber:** diámetro transverso al nivel de la tuberosidad calcánea. **DT. Sust:** diámetro transverso al nivel del *sustentaculum talii*. **Ig:** Índice de gracilidad. **L:** longitud. **Máx:** máximo / a. **Mc:** Metacarpo. **Mt:** Metatarso. **Mín:** mínimo / a. **Post:** Posterior. **Prox:** proximal. Las medidas se expresan en milímetros y debe asimilarse en las descripciones medial con interna y lateral con externa. Las fotografías están a disposición bajo petición.

Esqueleto craneal

Fragmento craneal

Dentición: M2 izquierdo, M3 derecho, m3 izquierdo.

Esqueleto postcraneal

Columna vertebral: 2ª vértebra cervical, Axis C-2

Carpo: Escafoides izquierdo. Semilunar derecho. 2 Piramidales -izquierdo y derecho-. Magno izquierdo. Unciforme izquierdo. Mc II derecho. Mc III izquierdo

Tarso: Astrágalo izquierdo. Calcáneo izquierdo

Indistinta: Primera falange Mc o Mt III

DESCRIPCIÓN

Cráneo

(Figuras 8-12. Tabla 1. Lámina I)

Se conserva parte del cráneo de un rinoceronte adulto así considerado por aparecer individualizadas las crestas frontoparietales entre otros caracteres. A continuación se ofrece una descripción breve de la cavidad craneal que será tratada junto a otros restos en un próximo trabajo. La cavidad es relativamente pequeña, ovalada en sección y está bien conservada.

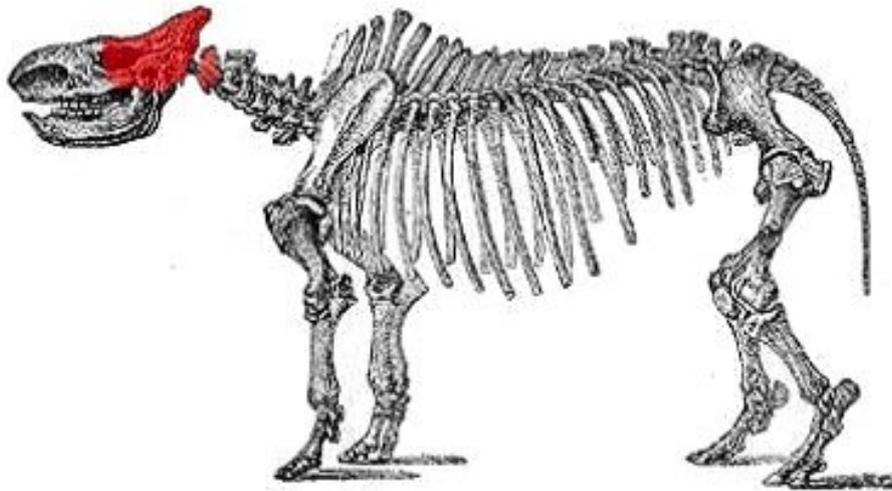


Figura 8. Esqueleto de *Coelodonta antiquitatis*, (Blumenbach, 1799) coloreado fragmento craneal y Axis.-

Dimensiones craneales de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
		Media	Mínima	Máxima

5	124,2	126,36	111	144,5
17	80,5	90,51	53	136,5
15	200,3	206,89	150	257,5
16	257,5	273,13	245	313
23	163,5	175,19	141,5	208
31	45,7	59,91	43	76
32	130,5	157,41	142,5	177,5

Tabla 1. Dimensiones craneales de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por Guérin (1980). 5) Anchura craneal al nivel de la constricción postorbitaria dentro de la fosa orbito-temporal. 17) Distancia mínima entre las dos crestas frontoparietales. 15) Anchura del vértice occipital. 16) Anchura de la cara occipital. 23) Altura de la cara occipital. 31) DT del foramen mágnum. 32) DT entre punto exterior de los cóndilos occipitales

Para describir el techo de la cavidad se toma como referencia el interparietal. Así, observamos, en sentido posterior (= Occipital) la apófisis tentorial y la depresión para el lóbulo central del cerebelo. A partir del interparietal y en sentido anterior (= Fronto-nasal) se desarrolla la cresta sagital interna que recorre la cavidad delimitando aproximadamente la extensión de los dos lóbulos cerebrales. En su parte anterior, la cresta da lugar al *septum* frontal a partir del que se desarrolla una lámina ósea perpendicular que separa los senos frontales y que ventralmente finaliza en el hueso vómer. El suelo de la cavidad cerebral es casi plano.

Norma lateral

(Figura 9)

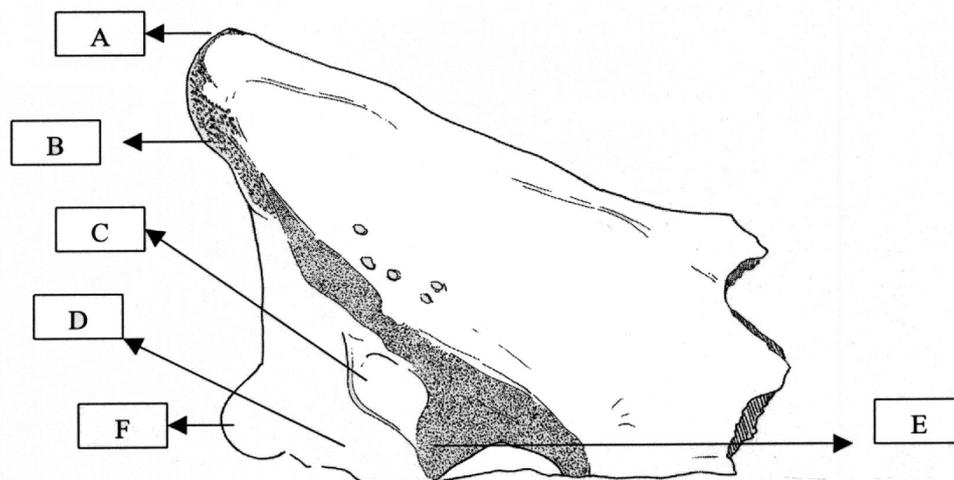


Figura 9. Coelodonta antiquitatis de Brown Bank. Normal lateral: A) Vértice occipital. B) Cresta occipito-temporal. C) Meato auditivo externo. D) Apófisis postimpánica. E) Apófisis postglenoidea. F) Cóndilo occipital.

El ángulo de elevación del vértice occipital es de unos 25° respecto al plano sagital. El perfil vertical de la cara posterior se inclina hacia delante con el borde de la cresta occipito-temporal sobresaliendo 3 cms. respecto a la protuberancia nugal y 2 cms. respecto al punto más externo de los cóndilos occipitales. La apófisis postglenoidea, rota inferiormente, es vertical y más larga que la postimpánica inclinada y unida anteriormente a la postglenoidea por lo que el meato auditivo externo queda cerrado inferiormente. La apófisis paraoccipital, rota, fue rectilínea y más larga que la postimpánica. En la parte escamosa del hueso temporal hay varios forámenes (6 en el lado derecho y 4 en el izquierdo) que consideramos relacionados con el complejo muscular, donde se intercala el cartílago escutiforme, formado por el frontoscutularis, scutuloauricularis y cervicoscutularis, responsables de la elevación y rotación de la oreja. Alguno de estos forámenes pudo actuar de inervación del meato auditivo externo.

Norma vertical

(Lámina I, 1)

Constricción post-orbitaria bien señalizada. Perfil de la cresta occipito-temporal en herradura ensanchada. Sutura sagital culminante en una protuberancia en el área interparietal. Crestas frontoparietales unidas a la cresta occipito-temporal en el lado izquierdo. En la pequeña parte del frontal conservada se observan algunas rugosidades ligadas a la inserción del cuerno frontal. Pared de los parietales ligeramente abultada y deprimida en la parte escamosa del temporal.

Sección frontal

(Figura 10)

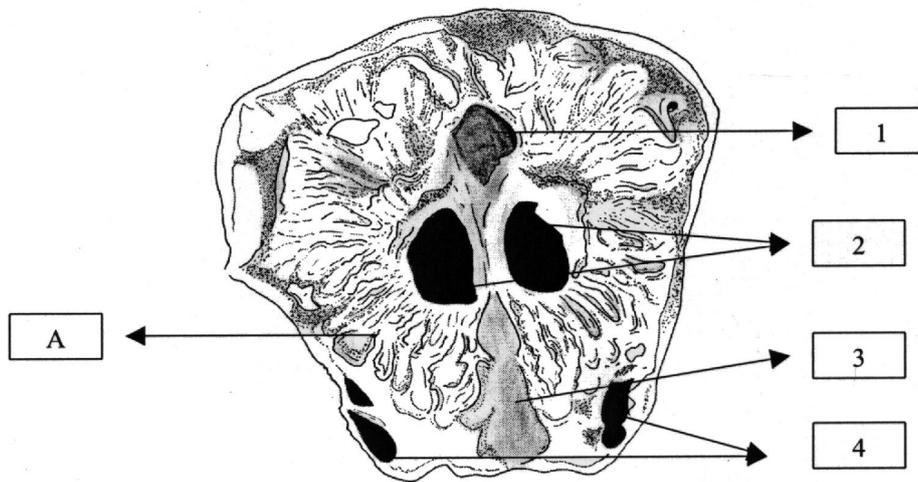


Figura 10. *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank. Sección frontal: A) Laberinto etmoidal. 1) Septum interfrontal. 2) Senos frontales. 3) Hueso Vómer. 4) Canal óptico.

THEOBALD Y SZYMANEK (1963) ofrecen una descripción de la mitad posterior de un cráneo de *C. antiquitatis* seccionado al nivel de los huesos frontales. En el fragmento estudiado por nosotros, el perímetro de la sección es trapezoidal con la base mayor definida por el hueso frontal y la menor por el hueso palatino. Destacan los dos senos frontales ovalados, separados por la lámina perpendicular del hueso etmoides que dorsalmente culmina en el septum interfrontal y ventralmente en el hueso vómer. Los senos frontales están situados detrás de las órbitas, en contacto con el lóbulo frontal del cerebro y están rodeados por las celdillas del laberinto etmoidal que es una estructura formada por múltiples láminas óseas que recubiertas de mucosa tenían como función entibiar, filtrar y humedecer el aire que entraba a través de las vías nasales. Siguiendo con la descripción, observamos casi en el límite con la cara ventral un canal amplio, elíptico y subtabicado, donde el conducto superior, más amplio, corresponde al canal óptico y el inferior al canal alar comunicado con el forámen alar caudal en el palatino y por el que creemos emergía la arteria temporal profunda.

Norma occipital (Figura 11)

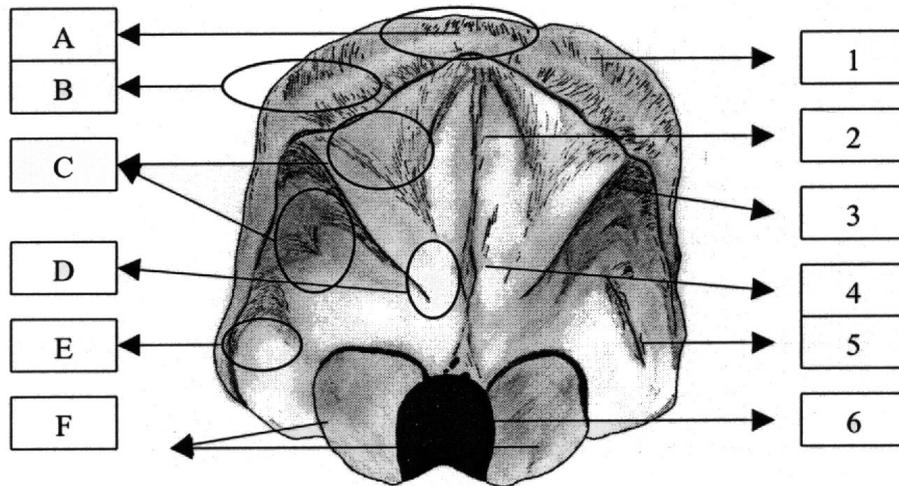


Figura 11. *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank. Norma occipital: A). *Complexus*. B) *Esplenium*. C) *Semispinalis capitis*. D) *Rectus capitis dorsalis*. E) *Obliquus capitis anterior*. F) *Cóndilos occipitales*. 1) *Cresta Occipito-Temporal*. 2) *Cresta mediana* 3) *Cresta lateral* 4) *Protuberancia nugal* 5) *Cresta lateral externa*. 6) *Foramen magnum*.

Tiene forma trapezoidal con la base mayor situada entre las apófisis paraoccipitales y la menor definida por la cresta occipito-temporal. Los cóndilos occipitales son elípticos con el eje mayor (L=75 mm) oblicuo en ángulo de 60° respecto al eje de simetría vertical de la cara señalado por la cresta mediana. El forámen mágnum es triangular con el vértice superior alejado 30 mm de la protuberancia nugal.

A partir de BORSUCK-BIALYNICKA y JAKUBOWSKI (1972), THEOBALD y SZYMANEK (1963) y GUÉRIN (1980) es posible delimitar las áreas de inserción de las estructuras musculares. La cresta occipito-temporal proporcionó inserción a los músculos *Complexus* y lateralmente al *Esplenium*. Ambos músculos son responsables del movimiento de elevación de la cabeza si actúan a la vez o de ladearla si actúa sólo uno de los lados. Bonifay (1961) apuntó como posibles características indicativas de dimorfismo sexual, un menor desarrollo de la cresta occipito-temporal y del reborde orbital en las hembras. Perpendicular a la cresta occipito-temporal se desarrolla la cresta mediana que divide simétricamente el occipital. A ambos lados, las crestas occipitales laterales, anchas, fuertes y convergentes en el área de la protuberancia nugal donde se insertó el *rectus capitis dorsalis minor*, delimitan las dos áreas de inserción del músculo *semispinalis capitis*, responsable de la extensión y suspensión de cabeza y cuello. La primera zona es una porción triangular poco deprimida, la segunda, también triangular, es más extensa dado que alcanza el límite superior de la fosa condiloidea, es más profunda y está recorrida oblicuamente por una cresta irregular externa para el músculo *obliquus capitis*

anterior.

Norma basal

(Figura 12. Lámina I, 2)

Se conserva la parte posterior al hueso vómer. En el cuerpo del basohioides podemos distinguir los dos forámenes alares caudales de forma elíptica, interna a éstos se encuentran los canales pterigoideos divergentes caudalmente y que flanquean, a 1,5 cms en el punto más cercano, a la cresta media que recorre basohioides y basioccipital. En el límite con el basioccipital, esta cresta culmina en una protuberancia rugosa que creemos relacionada con la inserción de los músculos hioideos. Entre la base interna de las apófisis paraoccipitales y la de los cóndilos occipitales se desarrolla la fosa condiloidea donde están los dos agujeros yugulares. Desde esta norma, los cóndilos tienen forma trapezoidal, en su base se observa el canal para el nervio hipoglosos y probablemente también para la vena condiloidea. Hay dos facetas de articulación para el cóndilo mandibular, una, la fosa mandibular es estrecha profunda y situada en la parte ventral del arco zigomático, la segunda ocupa y recorre anteriormente la apófisis postglenoidea de sección rectangular. Hay restos de la bulla timpánica derecha.

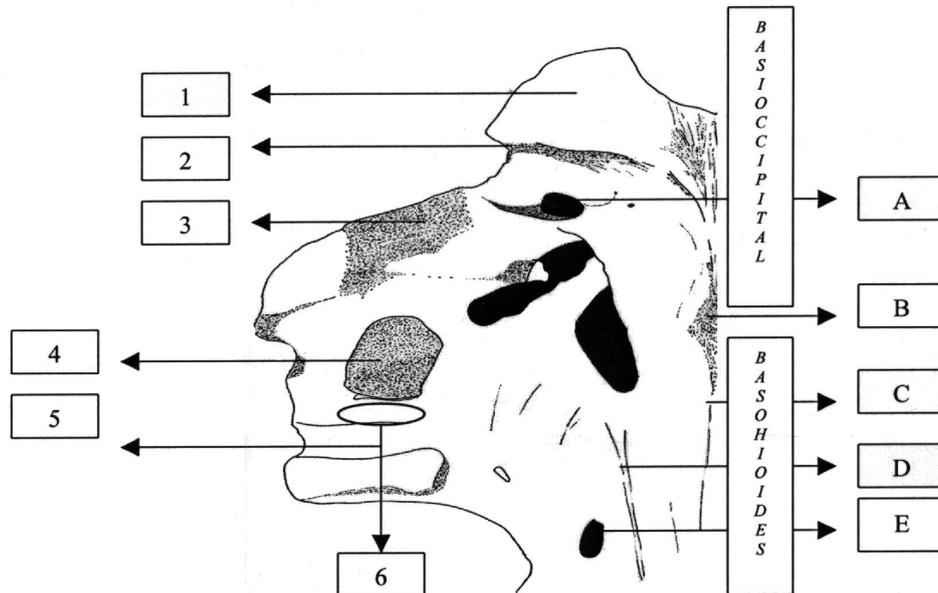


Figura 12. *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank. Norma basal derecha: 1) Cóndilo occipital. 2) Fosa condiloidea. 3) Sección de la apófisis paraoccipital. 4) Sección de la apófisis postglenoidea. 5) Fosa mandibular parte ventral arco cigomático. 6) Superficie articular mandibular apófisis

postglenoidea. A) Agujero yugular. B) Músculos hioideos. C) Cresta media. D) Canal pterigoideo. E) Agujero alar caudal

Dentición superior

M2 izquierdo

(F-210. Tabla 2. Lámina II, 1)

Diente de forma rectangular, hipsodonto y con el área del metastilo deteriorada. Esmalte dental grueso y rugoso, con recubrimiento de cemento dental en las paredes interiores de las fosetas oclusales. Perfil de ectolofos ondulado similar al representado por GUÉRIN (1980. Fig. 86) del yacimiento de Jaurens. El pliegue del parastilo es estrecho y saliente en el tercio superior de la corona, a partir de este punto se ensancha. El pilar del paracono está individualizado por sendas depresiones que recorren la muralla sin alcanzar su base. El pliegue del mesostilo es ancho y es el más saliente. En la superficie oclusal, el protolofos está flexionado en ángulo casi recto, al igual que el metalofos. Gancho y crista ya se han unido originando una foseta central amplia, ovalada y con el eje mayor oblicuo en sentido externo-interno. Apuntamos la presencia de un segundo gancho que ha provocado el aislamiento del valle medio convertido en una fosa profunda, con forma de “L”, esta morfología coincide con un ejemplar de Soyons-Néron (GUÉRIN, o. c). La postfoseta es triangular muy amplia y profunda.

M3 derecho

(Tabla 2. Lámina II, 2)

Dimensiones de la dentición superior de <i>Coelodonta antiquitatis</i>			
Dentición superior	Longitud	Anchura	Altura
M2 (F-210)	55,2	54,9	
Mínima	47	45	
Media	56,4	55,7	
Máxima	65,5	63	
M3	53,5	51,5	58,2
Mínima	44	37,5	53
Media	58,00	49,88	61,53
Máxima	70	55	75
(1) 161137	57	53	61

161138	60	47	----
161142	57	52	----

Tabla 2. Dimensiones de la dentición superior de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por (1) GUÉRIN (1970) para el yacimiento de Villereversure y GUÉRIN (1980).

Germen de un M3 completo y bien conservado. Hipsodonto y con ectolofos y metalofos desarrollados como corresponde a la especie. Pliegue del parastilo fuerte y saliente a partir del tercio superior de la corona y hasta base de la misma. El surco parastílico es ancho y de profundidad homogénea. El pilar del paracono es romo y poco relevante, alcanza la base del diente donde existe un leve reborde de cóngulo. El mesostilo está más marcado que el pliegue anterior pero desaparece en la mitad inferior de la corona.

En la superficie oclusal crista y gancho ya están fusionados formando una foseta central circular. Postfoseta elíptica con el eje mayor en sentido antero posterior. Valle medio muy profundo y estrecho, poco sinuoso con perfil a la entrada en "V" cerrada muy inclinada anteriormente. Hay cóngulo continuo en la cara anterior y un tubérculo a la altura del metacono en la base de la posterior. El índice de hipsodoncia es de 108,7. El valor es superior al del M3 -nº. 161.137- de Villereversure (GUÉRIN, 1970) pero está entre los límites de referencia (GUÉRIN, 1980). Comparativamente la morfología del M3 es muy similar a la del M3 de Villereversure citado (GUÉRIN, 1970, Fig. 2)

Dentición inferior

m3 izquierdo

(F-210. Tabla 3)

Dimensiones de la dentición inferior de <i>Coelodonta antiquitatis</i>		
Dentición inferior	Longitud	Anchura
m3 (F-210)	49,7	27,6
Mínima	47	28
Meda	53,50	31,36
Máxima	62	37

Tabla 3. Dimensiones de la dentición inferior de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

Diente tetrarradiculado, sin cóngulos, provisto de esmalte grueso y rugoso. Hay

cemento dental recubriendo la fosa del talónido. Carece del extremo lingual del hipolófidio. El perfil vertical del lóbulo anterior es aplanado y convexo el del posterior. Existe un pilar del paracónido grueso y saliente que recorre 2/3 partes de la pared, el del protocónido es anguloso. El surco de separación de los lóbulos es oblicuo, profundo y estrecho. En norma oclusal, el metalófidio está acodado en ángulo superior al recto, insertándose a la mitad de su longitud la rama anterior del hipolófidio. El metacónido es la cúspide más relevante. En vista lingual, los valles presentan un perfil en V simétrica con el vértice del posterior situado 5 mm. por debajo del nivel del anterior.

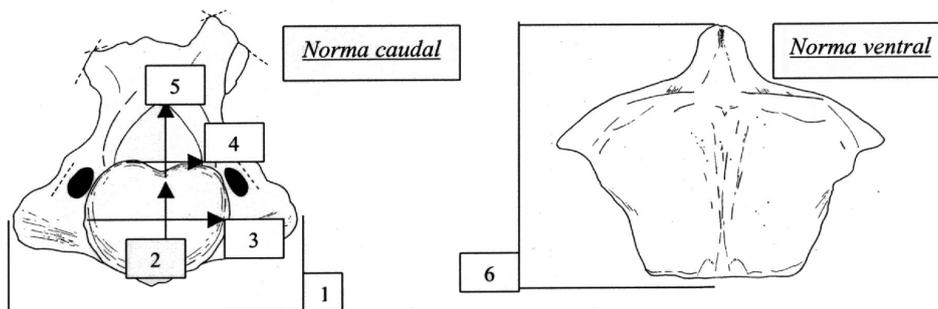
Esqueleto postcraneal

Vértebras

2ª. Vértebra cervical, Axis C2

(Tabla 4 con esquema de las medidas tomadas).

El Axis es la segunda vértebra cervical, articula con la C-1, Atlas, en la Apófisis Odontoides –AO-. El Atlas soporta el peso de la cabeza y el Axis es su eje de rotación. La vértebra estudiada carece de la bóveda superior del Arco Neural –AN-, de la Apófisis Espinosa –AE- y tiene rotas las Apófisis Transversas –AT-



Vértebra cervical Axis C-2	
1. DT máximo entre los extremos de las prolongaciones laterales del Atlas	149,0
2. Altura de la cavidad alojamiento para C3	58,20
3. DT de la cavidad alojamiento para C3	116,9
4. Altura interior del Canal Medular –CM-	41,5
5. DT interior del Canal Medular –CM-	50,7
6. DAP máximo desde el extremo de la Apófisis Odontoides –AO-	117,8

Tabla 4. Dimensiones del Axis de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank.

Norma craneal

Su perímetro es el resultado de unir dos triángulos por su base formada entre los extremos de las prolongaciones laterales para el Atlas y la base del AN. El primer triángulo es isósceles con el vértice en la AE y los lados formados por los pedículos del AN. El segundo, invertido y equilátero, tiene el vértice en la AO formando los lados un ángulo de 150°. A ambos lados de la AO hay una depresión oval-elíptica para la inserción del ligamento transversal dorsal. El AN es un triángulo equilátero, un área triangular, deprimida en el centro y rodeada de finos haces, indica la inserción del cruciforme.

Norma caudal

Tiene forma romboidal con el punto más externo situado entre las prolongaciones laterales para el Atlas. El AN tiene forma de triángulo equilátero con los vértices redondeados. A ambos lados del vértice apical se encuentran las facetas articulares caudales, la izquierda muy incompleta y la derecha mejor conservada, de forma ovalada e inclinada 45° respecto al plano sagital. Un estrecho canal las separa de la pared del AN, este canal creemos pudiera relacionarse con el paso del nervio cervical. Por debajo de los vértices de la base del AN se abre el forámen transversal que es ovalado.

Norma lateral

La vértebra puede inscribirse en un triángulo rectángulo, con la hipotenusa entre los vértice de la AO y el hipotético de la AE y el ángulo recto formado por el vértice formado entre las caras ventral y caudal.

Norma Ventral

Podemos inscribirla en un trapecio con la base mayor formada por las prolongaciones laterales del *Atlas*. La AO sobresale del centro de la base y es de forma triangular. La cara está recorrida cráneo-caudalmente por una fuerte cresta ensanchada en el mismo sentido que sirvió de inserción al músculo largo del cuello *-longus colli-*. A ambos lados de la cresta sendas áreas triangulares, de pared inclinada cranealmente y ligeramente convexa caudalmente alojaban los haces de fibras irrigadas por una sucesión de forámenes dispuestos en la base de la cresta.

Huesos del carpo

Escafoides izquierdo

(Tabla 5. Lámina III, 1 y 2)

Es similar al ejemplar de Jaurens figurado por GUÉRIN (1980), diferenciándose por presentar este ejemplar un perímetro anterior más cuadrangular y el borde lateral ligeramente convexo, sin diferencia de altura entre el vértice proximal y el distal. Nuestro escafoides tiene el borde lateral oblicuo y ligeramente cóncavo. Esta morfología es similar a la de *S. kirchbergensis* (FORTELIUS *et al.*, 1993. Plate 5). Respecto a *S. hemitoechus* (FORTELIUS *et al.*, o. c) se advierte similitud con el perímetro de la cara anterior.

Dimensiones del escafoides izquierdo de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
	Mínima	Media	Máxima	Escafoides
Longitud	76,5	88,39	97	88,1
Anchura	51	60,15	71,5	59,1
Altura	57	54,14	70,5	70,5
DT art. proximal	50	60,05	68	68,5
DAP art. proximal	50	58,01	70	56,3
DT art. distal	63,5	72,60	83	60,0
DAP art. distal	28	37,21	45	31,5

Tabla 5. Dimensiones del Escafoides izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

La articulación tiene forma de triángulo equilátero con la base en posición anterior y perfil anteroposterior convexo-cóncavo en su parte media y convexo lateralmente. En la articulación distal, hay dos facetas; la interna, cuadrangular y extendida anteriormente, es para el trapecoides y la lateral, triangular y más pequeña, para el magno. El perfil transversal de ambas es cóncavo y el anteroposterior es convexo en la interna y aplanado en la lateral. En la cara posterior hay dos facetas para el semilunar, una proximal y otra distal, separadas por un canal ancho. La primera, está dividida en dos planos de apoyo, uno lateral, elíptico y perpendicular al plano de la articulación proximal, y otro interno, triangular y más pequeño, que forma un ángulo de 230°. La segunda faceta tiene forma elíptica y está en contacto con la lateral del magno formando un ángulo recto.

Semilunar derecho

(Tabla 6. Lámina IV, 1)

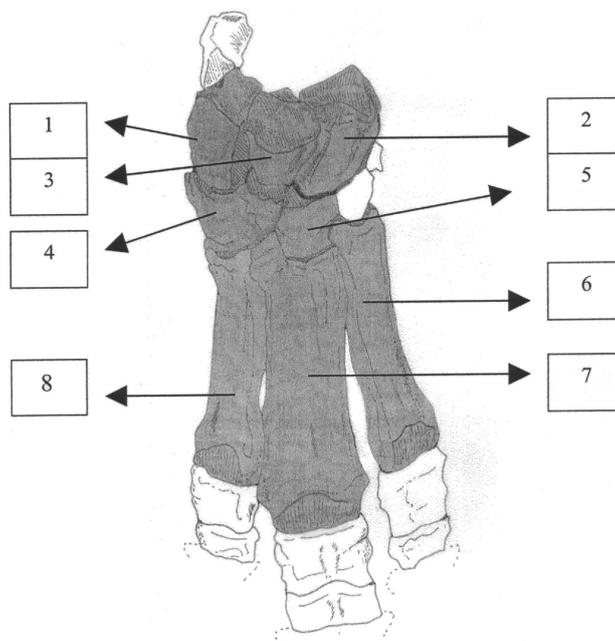


Figura 13. Carpo derecho en vista anterior (coloreados huesos descritos). 1) Piramidal. 2) Escafoides. 3) Semilunar. 4) Unciforme. 5) Magno. 6) Metacarpo II -Mc II- 7) Metacarpo III -Mc III- 8) Metacarpo IV -Mc IV-.

Tiene erosionadas las dos facetas laterales para el piramidal; la proximal estaba unida a la faceta radio-cubital y la distal, más estrecha, está separada de la articulación distal para el unciforme por un ángulo obtuso que se agudiza hasta definir posteriormente una corta arista. En vista anterior, la cara es de forma rectangular con el lado interno oblicuo lateralmente. La articulación proximal es aplanada transversalmente, ocupa las 2/3 partes de la cara, tiene forma semiesférica. El perfil transversal de la articulación distal describe una "L" tumbada flexionada en ángulo obtuso en el vértice con el lado interno. La apófisis posterior se inclina internamente. Viendo el semilunar distalmente, están las facetas medial del magno y lateral del unciforme. Son simétricas pero desplazadas sobre un eje oblicuo. Entre ambas forman un ángulo de 190°. La faceta para el magno es ovalada, convexa transversal y anteroposteriormente. La del unciforme, es triangular, más larga anteroposteriormente, menos convexa y asimétrica al curvarse el plano en el tercio posterior de la faceta, en este punto el perfil transversal deja de

ser aplanado y dibuja un ángulo diedro que actúa de límite con la faceta lateral del piramidal.

En vista medial o interna, la faceta proximal para el escafoides es una banda rectangular de bordes paralelos separada de la articulación proximal por un ángulo diedro, la faceta distal, también rectangular pero más corta se trunca en ángulo diedro de 190° dando lugar a dos superficies de apoyo triangulares.

Dimensiones del Semilunar de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
	Mínima	Media	Máxima	Semilunar
DAP	64	75,07	85	75,00
DT	46,5	55,28	64	(<53,00)
Altura	41,5	50,34	57	53,00
Altura Anterior	47	54,25	61	50,00

Tabla 6. Dimensiones del Semilunar de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

Piramidal

(Tabla 7. Lámina IV, 2)

Se describen dos piramidales, izquierdo y derecho, con la cara interna deteriorada, de forma más acentuada el derecho.

La articulación proximal para la ulna tiene forma triangular, su lado externo cae en ángulo 45° en el piramidal izquierdo y de 40° en el derecho, en el lado posterior el perfil de caída es de 85° en ambos piramidales. En vista medial, la articulación proximal presenta un perfil anteroposterior convexo, profundo en el izquierdo y ligeramente asimétrico en el derecho. De las dos facetas para el semilunar, la superior, estrecha y de bordes paralelos, no alcanza el vértice con el lado posterior en el piramidal derecho. La inferior tiene forma de “L” obtusa en el piramidal izquierdo, situándose el vértice de dicha “L” en el límite con la cara interna, lugar donde se desarrolla la superficie articular para el pisiforme. La articulación distal es simétricamente convexa en sentido anteroposterior y aplanada transversalmente. Su perímetro se inscribe en el de un trapecio irregular con la base mayor en posición anterior y la menor en posterior. El piramidal izquierdo presenta un menor desarrollo transversal. Comparando con la Figura 92 D1 (GUÉRIN, 1980) de *Coelodonta antiquitatis* de Jaurens, nuestro piramidal izquierdo presenta un perfil del lado interno más curvado-convexo proximalmente. La forma de la articulación distal se asemeja en los dos piramidales más a la de *S. kirchbergensis* (= *D. mercki*)

-Figura 92 B2 (GUÉRIN o. c) por su desarrollo transversal y proyección externa.

Dimensiones de los Piramidales de <i>Coelodonta antiquitatis</i>					
	Mínima	Media	Máxima	Piramidal	Piramidal
DAP	41	47,63	58	50,80	47,40
DT	54	62,63	72	64,00	62,00
Altura	46	54,74	65	54,90	50,00

Tabla 7. Dimensiones de los Piramidales de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por Guérin (1980)

Magno izquierdo

(Tabla 8. Lámina IV, 3)

Bien conservado y completo. La cara anterior es de forma pentagonal, asimétrica con mayor desarrollo transversal medial. Borde superior aplanado, lateral y medial, casi simétricos oblicuos y ligeramente deprimidos en su centro. Borde distal convexo con la convexidad máxima situada lateralmente. En la cara lateral, la faceta para el unciforme tiene forma de “L” con el eje mayor desarrollado disto-proximalmente, es aplanada y forma ángulo recto con la articulación distal. Ésta tiene forma trapezoidal, es convexa transversalmente y cóncava anteroposteriormente con elevación y aumento de la pendiente hacia el borde que limita con la cara medial donde hay dos facetas. La superior, de forma cuadrangular, es para el trapezoides y se prolonga anteriormente en una superficie convexa que forma un ángulo diedro agudo respecto al plano articular de la cara. La segunda faceta, menos extensa, forma un ángulo de 280° respecto a la faceta del trapezoides y recto con la articulación distal, sirvió de apoyo al Mc II, es cuadrangular y perfil anteroposterior convexo. Su morfología coincide con la del magno de *C. antiquitatis* de Jaurens (GUÉRIN, 1980) en vista lateral y anterior, pero en nuestro ejemplar la articulación distal tiene el borde superior más saliente y convexo (GUÉRIN, o .c; Fig. 94. D3).

Dimensiones del Magno izquierdo de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
	Mínima	Media	Máxima	Magno
Longitud	79	100,36	113	111,7
Anchura	39	50,93	58	55,2
Altura	49,5	66,68	75	74,2
Altura subarticular	55,5	63,55	70	72,0

Tabla 8. Dimensiones del Magno izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

Unciforme izquierdo

(Tabla 9)

Unciforme izquierdo, completo y bien conservado. Comparando con “*D*”. *mercki* = *S. kirchbergensis* (GUÉRIN, 1980; FORTELIUS *et al.*, 1993), observamos como similitud el perímetro de la cara anterior. Las diferencias son; ángulo medial redondeado en esta especie y agudo en el unciforme estudiado. Borde distal sinuoso y con una depresión en la parte central no apreciada en el unciforme estudiado que presenta el borde convexo lateralmente. La forma de la articulación para el semilunar es distinta, trapezoidal en *S. kirchbergensis* y triangular en el unciforme estudiado tal y como corresponde a *C. antiquitatis* (GUÉRIN, o. c). *S. hemitoechus* presenta el borde distal rectilíneo-sinuoso con menor convexidad lateral y ángulo medial redondeado.

La cara anterior de nuestro unciforme se inscribe en un pentágono con el borde lateral más alto. En la cara superior o proximal, la faceta para el piramidal es cuadrada, convexa anteroposteriormente y cóncava transversalmente. En la cara medial, como se ha dicho la articulación para el semilunar es triangular, convexa sobre el borde que limita con la cara posterior y cóncava en el límite con la anterior. La cara lateral está ocupada íntegramente por la prolongación de la articulación distal para el magno. Existen abundantes forámenes nutricios y una cresta saliente de inserción a musculatura y estructuras ligamentosas limitando la cara medial y la articulación distal.

Dimensiones del Unciforme izquierdo de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
	Mínima	Media	Máxima	Unciforme
Longitud absoluta	75	92,57	105	104,2
Longitud anat.	61	73,12	82	91,4
Anchura	62	73,67	84	81,0
Altura	45	53,81	59,5	62,5

Tabla 9. Dimensiones del Unciforme izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por Guérin (1980)

Mc II izquierdo

(Tabla 10. Lámina V, 1)

Completo y robusto con diáfisis poco curvada y delimitada entre las caras anterior y posterior por una saliente cresta. La diáfisis adopta en sección forma de triángulo isósceles con el lado interno redondeado. Comparativamente, la sección más similar es la de un Mc II de Billancourt (GUÉRIN, 1980: Fig. 96). En vista anterior,

la articulación proximal tiene un perfil cóncavo, profundo y simétrico. La articulación es de forma triangular con la base oblicua y en posición interna. Perfil anteroposterior neta y simétricamente convexo. Tuberosidad posterior poco desarrollada de la que parten dos crestas divergentes, una dirigida hacia el límite con la cara interna y la segunda que longitudinalmente recorre la parte central de la cara posterior hasta el límite con la epífisis distal. En la cara interna, la superficie de articulación para el trapezoides es una banda rectangular y aplanada con plano articular truncado en ángulo de 75° respecto al de la articulación proximal. La superficie de apoyo para el Mc III está separada de la faceta del trapezoides por una cresta redondeada y por la flexión del plano en ángulo obtuso. Ocupa ¾ partes de la cara interna y es de forma triangular con los vértices redondeados.

Dimensiones del Metacarpo II -Mc II- de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
	Mínima	Media	Máxima	Mc II
Longitud	148	164,18	180	165,1
DT art. Proximal	34	48,43	58	52,0
DAP Proximal	40	46,95	58	46,2
DT Diafisis	31,5	42,38	50	43,0
DAP Diafisis	23	27,26	34,5	26,0
DT máx. Distal	37,5	48,80	57	49,3
DT Art. Distal	35	43,50	55	42,2
DAP Distal	35	43,10	52,5	44,3

Tabla 10. Dimensiones del Mc II izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

Mc III izquierdo

(Tabla 11. Lámina V, 2)

Completo. Es un hueso fuerte con dimensiones ligeramente superiores a la media específica obtenida por GUÉRIN (1980) e individualmente más largo y robusto al nivel de la epífisis proximal que los Mc III de Villereversure (GUÉRIN, 1970). En vista anterior, la articulación proximal ocupa algo más de la mitad de la cara, el perfil articular describe un ángulo de 110° con el vértice superior elevado 14 mm. sobre la superficie de articulación que es convexa anteroposteriormente. A partir del vértice, el plano cae en ángulo de 300° para conformar la faceta articular para el unciforme, rectangular-oblicua y aplanada. La forma de la articulación proximal es trapezoidal, con las bases mayor y menor en posición interna y externa y el lado limitante con la cara posterior más inclinado. En la cara interna, hay dos superficies de apoyo para el Mc IV, con la misma inclinación pero orientación opuesta; la

anterior es triangular y forma un ángulo obtuso de 110° respecto a la que, proximalmente, sirve de articulación al unciforme. La faceta posterior es ovalada con el eje mayor en sentido vertical, aplanada y más pequeña que la anterior. En la cara externa de la epífisis proximal se encuentra la faceta para el Mc IV, semiesférica, cóncavo-convexa en sentido anteroposterior y aplanada verticalmente. La epífisis distal, algo erosionada, presenta abundantes forámenes indicativos de la fuerte irrigación que había en la zona.

Comparativamente, la sección de la diáfisis es casi elíptica, con borde posterior sinuoso e interno más inclinado que el del Mc III de Gigny-Loisia (GUÉRIN, 1980: Fig. 98) que es el más similar al estudiado.

Dimensiones del Metacarpo III –Mc III- de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
	Mínima	Media	Máxima	Mc III
Longitud	162	189,03	213	193,4
DT Proximal	59,5	68,2	79	71,5
DAP Proximal	42,5	52,20	61,5	53,7
DT Diafisis	46	56,44	66	58,4
DAP Diafisis	23	28,71	36,5	33,0
DT máx. Distal	57,5	65,75	74	68,3
DT Art. Distal	49	56,10	65	57,5
DAP Distal	44	50,78	57,5	50,4

Tabla 11. Dimensiones del Mc III izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

Mc IVa y Mc IVb izquierdos

(Tabla 12. Lámina V, 3)

Dimensiones de los Metacarpos IV –Mc IV- de <i>Coelodonta antiquitatis</i>					
	Mínima	Media	Máxima	Mc IVa	Mc IVb
Longitud	126,5	151,13	176,5	148,1	159,4
DT Proximal	41	53,33	62,5	39,1	39,5
DAP Proximal	39	44,96	52	39,6	46,0
DT Diafisis	32	37,58	46	32,1	31,5
DAP Diafisis	20	24,39	30	27,0	25,7
DT máx. Distal	42	47,91	62,5	38,8	35,3
DT Art. Distal	34,5	45,19	50,5	33,1	33,0
DAP Distal	34	42,26	48	38,1	39,6

Tabla 12. Dimensiones de los Mc IV izquierdos de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

Mc IVb.

Completo. Comparando con el anterior, Mc IVb es más largo y robusto al nivel de las epífisis pero similar en la diáfisis. Morfológicamente, presenta más desarrolladas las áreas de inserción tendinosa de la epífisis proximal y más profunda y amplia la fosa que separa en la cara interna las dos superficies de apoyo para el Mc III. La anterior es mayor, casi rectangular y con el eje menos oblicuo. La faceta posterior, que se ha conservado, es la mitad de larga que la anterior, cuadrangular y aplanada.

A diferencia de lo indicado por GUÉRIN (1980) en los dos ejemplares estudiados las facetas que en la cara interna, epífisis proximal, servían de apoyo al Mc III no están fusionadas. Comparativamente, la sección de la diáfisis más similar es la de Coulon (GUÉRIN, o.c: Fig. 100). Métricamente, los DT's proximales y distales se encuentran por debajo de los mínimos específicos pero dentro de los límites de la desviación establecidos por GUÉRIN (o.c).

Huesos del tarso

Astrágalo izquierdo

(Tabla 13. Lámina VII, 1 y 2)

Completo aunque los labios de la polea están ligeramente erosionados como la cara inferior donde falta la faceta infero-interna. Anteriormente, el hueso es ancho y compacto, de polea poco asimétrica, poco profunda y escasamente oblicua, aproximadamente unos 15° respecto al eje vertical del hueso. El labio interno tiene una pendiente más corta y abrupta que el externo. Estas características hacen pensar en una articulación astrágalo-tibial algo ruda relacionada, posiblemente, con el acortamiento de las patas que caracterizaba a la especie. El surco de separación entre la polea articular y las facetas para cuboides y navicular es corto y profundo, desarrollándose a media altura de la polea. Los bordes que lo configuran son divergentes en sentido externo. Este surco acogía la cápsula articular. La separación entre las facetas del cuboides y del navicular se hace a partir de una arista roma que trunca el plano en un ángulo de 170°. En la cara inferior, la faceta supero externa para el calcáneo es plano-convexa anteroposteriormente, cóncava transversalmente y de forma cuadrangular. Una acanaladura profunda y de bordes divergente en sentido posterior separó las facetas y sirvió de la inserción al ligamento astrágalo-calcáneo.

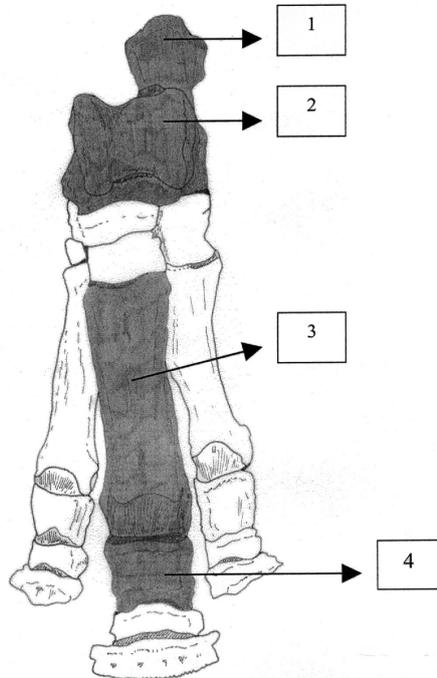


Figura 14. Tarso izquierdo en vista anterior (coloreados huesos descritos). 1) Calcáneo. 2) Astrágalo. 3) Metatarso III -Mt III-. 4) Primera falange del Mt III.

Dimensiones del Astrágalo izquierdo de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
	Mínima	Media	Máxima	Astrágalo
Altura	77	86,96	102	(76,4)
DT	84	95,72	112	(87,4)
DAP int	52	62,45	72	(49,6)
DT Art. Distal	68	80,93	91	(83,1)
DAP Art. Distal	42	51,30	79	(64,7)
DT. máx. Distal	75	85,11	97	(76,5)

Tabla 13. Dimensiones comparadas del Astrágalo izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

Calcáneo izquierdo

(Tabla 14. Lámina VIII, 1 y 2)

Hueso robusto. Carece del vértice antero-externo de la tuberosidad calcánea y presenta erosiones en las facetas articulares del astrágalo. En vista superior, la tuberosidad es voluminosa y ovalada. El perímetro de la cara externa difiere del representado por GUÉRIN (1970; 1980. Fig. 104) en dos aspectos. El calcáneo estudiado presenta una diferencia de altura entre el extremo proximal y la parte anterior de la tuberosidad similar a la de “*D*”. *hemitoechus* y el borde distal es cóncavo-convexo en sentido antero posterior cuando de acuerdo con el autor citado debiera ser oblicuo. Existe coincidencia en el perfil vertical de la cara posterior, convexo en los 2/3 superiores y cóncavo en el inferior. El calcáneo de Villereversure n° 161.158 (GUÉRIN, 1970) presenta un perímetro de la cara externa distinto por la menor altura entre el extremo proximal y la parte anterior de la tuberosidad, por el perfil vertical posterior rectilíneo en la mitad inferior y menos convexo en la superior y por presentar el borde distal oblicuo.

Dimensiones del Calcáneo izquierdo de <i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	Mín.	Media	Máy.	(1) Villereversure		Calcáneo
Altura	117,5	129,36	141	132	128	127,6
DAP. Tuber	60	75,24	90	75	71	76,1
DT. Tuber	45	55,18	66	53	48	58,6
DAP Pico	59,5	71,72	86,5			(68,8)
DT Sust.	65	80,27	93	87	----	86,5
DT Mín. Post	35	44,12	59			43,9

Tabla 14. Dimensiones del Calcáneo izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por Guérin (1980) y (1) Guérin (1970).

En vista posterior, la tuberosidad calcánea es voluminosa, el cuello está señalado con discreción y el sustentáculo es corto, fuerte y forma ángulo recto con el eje vertical del cuerpo. En vista inferior, la faceta supero externa para el astrágalo es oval triangular, con el eje mayor en sentido interno-externo y desplazado 45° respecto al eje vertical del cuerpo. El perfil antero posterior es convexo-cóncavo y el transversal aplanado. La faceta supero interna es semicircular, cóncava transversalmente y aplanada anteroposteriormente, con continuidad se prolonga y ensancha distalmente. Una arista separa esta faceta de la correspondiente al cuboides con la que forma un ángulo de 80°. Esta faceta distal es rectangular, de perfil antero posterior cóncavo pero convexo en el tercio distal, el perfil transversal es cóncavo y aplanado distalmente. Analizando las inserciones musculares, las correspondientes a los tendones del flexor digital superficial y bíceps femoral de la cara interna se alojan bajo una visera que las separa de la tuberosidad calcánea.

Mt III izquierdo

(Tabla 15. Lámina VIII, 1 - 3)

Dimensiones del Metatarso III –Mt III- de <i>Coelodonta antiquitatis</i>				
	Mínima	Media	Máxima	Mt III
Longitud	143,5	166,54	183	175,1
DT Proximal	48	57,21	65	62,1
DAP Proximal	38	47,42	55,5	46,1
DT Diafisis	39,5	47,16	57	48,3
DAP Diafisis	22,5	27,42	34	28,7
DT máx. Distal	48	54,91	65,5	56,1
DT Art. Distal	42	49,64	56	53,3
DAP Distal	38	45,35	51,5	51,2

Tabla 15. Dimensiones del Mt III izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank comparadas con las obtenidas por GUÉRIN (1980)

Completo y bien conservado. La superficie de articulación proximal tiene forma triangular con el borde anterior convexo y el interno interrumpido por una escotadura, también triangular, que al nivel de la epífisis señala el surco que separa las dos superficies de contacto para el metacarpo lateral. Continuando con la descripción de la superficie articular, cabe decir que es más larga que ancha (62 vs 44) y que presenta un perfil transversal cóncavo y asimétrico. En la epífisis proximal, hay dos superficies articulares para el IV Mc, una anterior y otra posterior. En la anterior pueden distinguirse dos planos de apoyo, uno con forma de triángulo rectángulo, unido a la superficie proximal y truncado en ángulo diedro de 270° respecto a ésta y de 190° respecto al segundo plano de apoyo de perímetro ovalado y con el eje mayor oblicuo en ángulo de 225° respecto al eje vertical de la diáfisis. La faceta posterior es ovalada, con el eje mayor paralelo al de la diáfisis, es aplanada transversalmente y se sitúa 6 mm por debajo del borde proximal de la faceta anterior.

La diáfisis adopta en sección forma elíptica, con el borde posterior sinuoso por la presencia de dos crestas, comparando con las representaciones de Guérin (1980) la sección más similar es la de un Mt III de *Jaurens* (Guérin, 1980: Fig. 111). Las crestas antes indicadas, más saliente la que se dirige hacia la cara interna, son divergentes en sentido distal y sirvieron de inserción al ligamento ínter óseo y para alojar, entre ambas, al músculo del mismo nombre. Ambas crestas desaparecen al alcanzar la epífisis distal. En la articulación distal, y en su cara posterior se pueden distinguir las dos escotaduras de inserción para los ligamentos colaterales y situadas a ambos lados de la preeminencia de la arista sagital de la articulación sobre la que se insertaron los ligamentos metacarpointersesamoideos responsables de la extensión y flexión de la 1ª falange. El índice de gracilidad es de 27,58.

1ª Falange de Mc III o Mt III

(Tabla 16. Lámina IX, 1 – 3)

Dimensiones de la 1ª Falange del Mc o Mt III de <i>Coelodonta antiquitatis</i>	
	1ª Falange Mc III o Mt III
Altura	45,3
DT Proximal	54,0
DAP Proximal	37,3
DT Distal	54,0
DAP Distal eje articulación	27,2

Tabla 16. Dimensiones de la 1ª Falange del Mc o Mt III de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank

Completa y bien conservada. Es robusta y de perímetro rectangular. Superficie de articulación proximal cóncava anteroposteriormente aplanada transversalmente, con el borde anterior regularmente convexo y el posterior ligeramente sinuoso por la escotadura que existe en su parte central. Analizando los perfiles verticales, anterior y posterior, en el primero, el borde articular proximal y el distal se encuentran a la misma altura, entre uno y otro hay una neta concavidad. El perfil de la cara posterior es simétrico en la mitad inferior, mientras que en la superior es fuertemente convexo por lo que la diferencia de altura entre el borde proximal y distal es acusada (6 mm).

La superficie de articulación distal es cóncava transversalmente y convexa anteroposteriormente con caída hacia cara posterior poco acentuada, siendo la diferencia de altura entre el borde anterior y posterior de 4mm.

CONCLUSIONES

El análisis de las dimensiones no revela ninguna variación significativa, las observadas se atribuyen a la variación individual. De forma pormenorizada, la dentición superior e inferior coincide con los valores medios de la especie.

En cuanto al esqueleto postcraneal, los valores que en el escafoides, Mc III y Mc III están por debajo de los mínimos específicos y los que en el magno y unciforme superan los máximos se hallan, unos y otros, dentro de los límites de la variabilidad (GUÉRIN, 1980).

A nivel morfológico, destacar la similitud observada en el perímetro de las caras anteriores de escafoides y unciforme con las representadas para *S. hundsheimensis*

(=*D. etruscus brachycephalus*) y *S. kirchbergensis* (= *D. mercki*) por GUÉRIN (1980). Esta similitud se hace extensible al comparar con FORTELIUS *et al* (1993) el perímetro y morfología de la articulación proximal del Mc III. Al nivel métrico el Mc III estudiado es más robusto que el de las especies citadas.

AGRADECIMIENTOS

A los investigadores del Museu Geològic del Seminari de Barcelona –MGSB-. A Geert Nijboer por su amabilidad y a Alicia Jiménez por su “docente paciencia” informática.

Lámina I

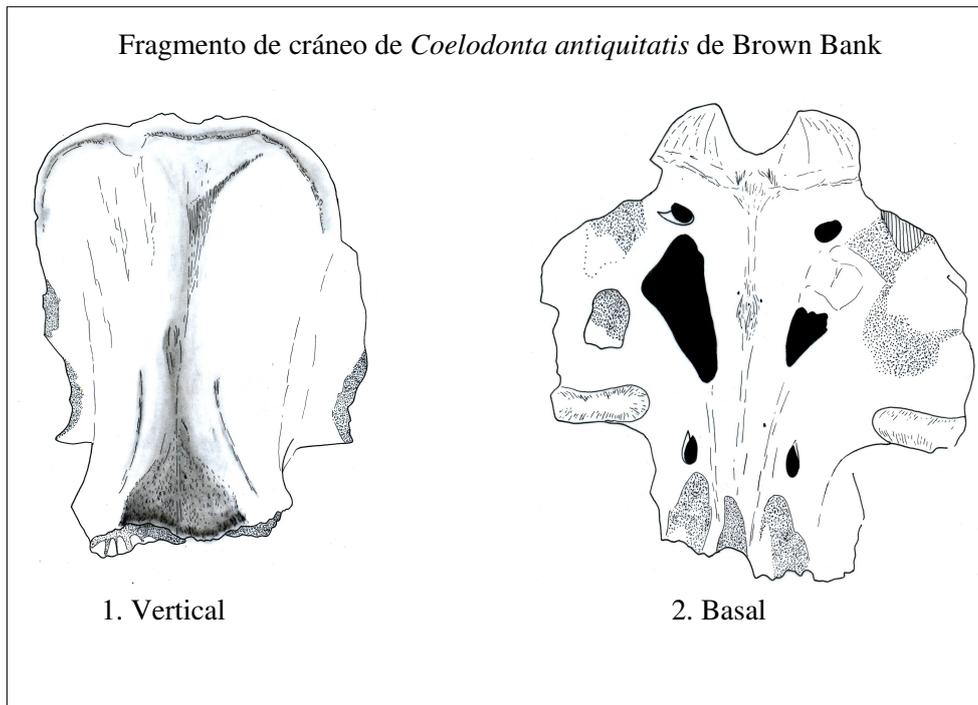
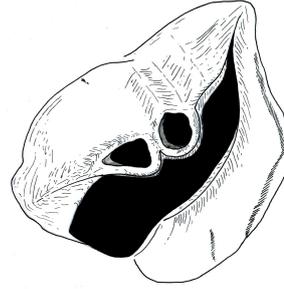


Lámina II

Dentición superior de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank



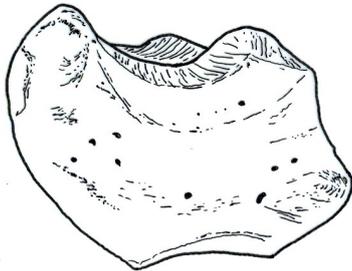
1. M2 izquierdo -MF-210-. Oclusal



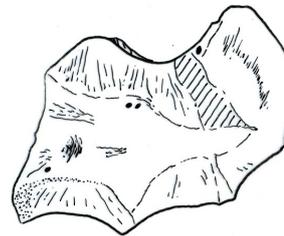
2. M3 derecho

Lámina III

Escafoides izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank



1. Anterior



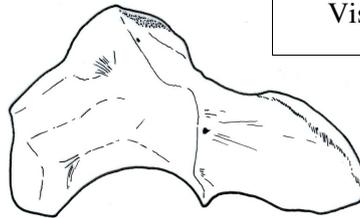
2. Posterior

Lámina IV

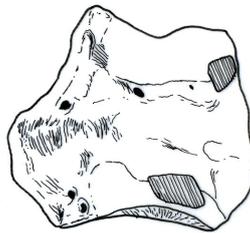
Coelodonta antiquitatis de Brown Bank



1. Semilunar derecho.
Articulación distal



3. Magno izquierdo.
Vista interna.



2. Piramidal izquierdo.
Vista interna

Lámina V

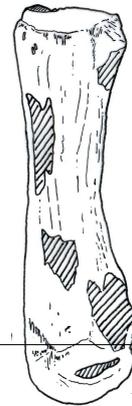
Mc II derecho de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank



1. Interna



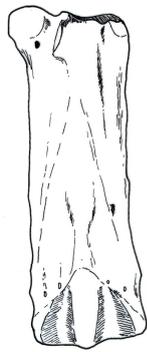
2. Anterior



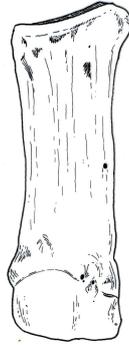
3. Externa

Lámina VI

Mc III izquierdo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank



1. Posterior



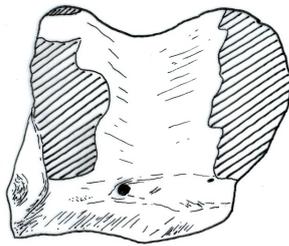
2. Anterior



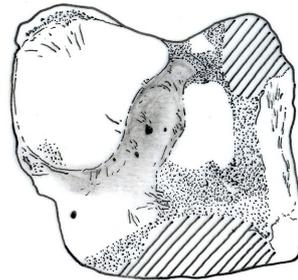
3. Interna

Lámina VII

Astrágalo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank



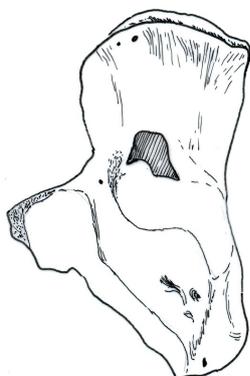
1. Anterior.



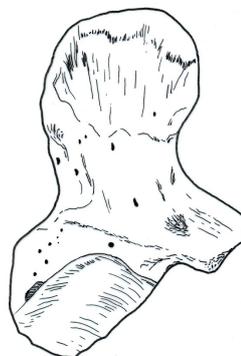
2. Posterior.

Lámina VIII

Calcáneo de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank



1. Anterior



2. Posterior

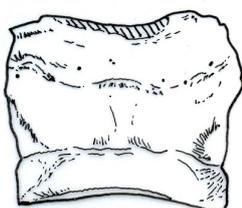
Lámina IX

1ª Falange Mc III o Mt III de *Coelodonta antiquitatis* de Brown Bank

1. Anterior

2. Posterior

3. Proximal



BIBLIOGRAFIA

OBRAS GENERALES

ARSUAGA, P., AGUIRRE, E. (1979). Rinocerontes lanudos en la provincia de Madrid (*Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach). Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica, 77.

BORSUCK-BIALYNICKA, M., JAKUBOWSKI, G., (1972). The skull of *Dicerorhinus mercki* (Jäger) from Warsaw. *Prace Muzeum Ziemi*, Num. 20.

CERDEÑO, E., (1989). Revisión de la sistemática de los rinocerontes del Neógeno de España. Tesis Doctoral. Editorial Universidad Complutense de Madrid. Colección Tesis Doctorales, 306/89. Pp. 1-429. Madrid.

FORTELIUS, M., MAZZA, P., SALA, B., (1993). *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of

- the western european Pleistocene, with a revisión of *S. etruscus* (Falconner, 1868). *Palaeontographia Italica*, 80. Pp. 63-155.
- FRIANT (1961). Le Rhinoceros (*Tichorhinus antiquitatis*), Blumenbach, recherches anatomiques sur la tête osseuse et la dentition. *Extrait des Annales de la Societe Geologique du Nord*, nº 81.
- GUÉRIN, C. (1970). Le Rhinoceros du gisement Pleistocene de Villereversure (Ain). *Documents des laboratoires de géologie Lyon*, 37 Pp. 1-175.
- GUÉRIN, C. (1980). Les Rhinoceros (*Mammalla-Perissodactyla*) du Miocene Terminal au Pleistocene superirur en Europe Occidentale. Comparaison avec les especes actuelles. *Documents des laboratoires de géologie Lyon*, nº79. 3 Tomos.
- SANTAFÉ, J. VTE., (1978). Rinocerótidos fósiles de España. Tesis Doctoral, 3 tomos. Pp.1-488. Barcelona-Sabadell
- THEOBALD, N., SZYMANEK, C. (1963). Le crâne a narines cloisonnées des grottes de Rigney (Doubs). *Annales scientifiques de l'Université de Besançon*. 2 ème. Serie Geologie, fasc. 17.
- VAN KOLFSCHOTEN, T.H., LA BANC, C., (1995). Pleistocene terrestrial mamal fauna from the North Sea. *Medel Rijjs Geol. Dienft*, 52. Pp. 135-151.
- ZEUNER, F. (1959). El Periodo pleistoceno, su clima, cronología y sucesiones de fauna." CSIC- Madrid-, Pp. 1-399.

CITACIONES INTERNET

- CROCKER, B. (2006). Preferencias de la dieta y procesos del masticatorio en el rinoceronte lanudo del Paleártico (*Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach, 1799). *Departamento de geografía Universidad de Londres y Departamento de Paleontología del Museo de Historia Natural de Londres*.
- BOESKOROV, G. (2003). The North of Eastern Siberia: refuge of the Mammoth fauna in the Holocene. *Comunicaciones de la 3ª Conferencia Internacional Mammout*. Mayo, 2003.
- LESHCHINSKIY, S., BURKANOVA, E., (2003). Kochegur, a new locality for mammoth remains in the Shestakovo beast Solonetz district (western Siberia). *Comunicaciones de la 3ª Conferencia Internacional Mammout*. Mayo, 2003.