

KIPUTZ IX: UN CONJUNTO SINGULAR DE BISONTE ESTEPARIO (*BISON PRISCUS* BOJANUS, 1827) DEL PLEISTOCENO SUPERIOR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA



JONE CASTAÑOS¹, PEDRO CASTAÑOS², XABIER MURELAGA¹ Y AINHOA ALONSO-OLAZABAL³

¹Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, E-48080 Bilbao, España. jcastanosdlf@yahoo.es; xabier.murelaga@ehu.es

²Centro Geo-Q, Sociedad de Ciencias Aranzadi, Baserri Kortesanabari, Mendibile Kalea, 48940 Leioa, España. pedrocastanos@yahoo.es

³Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Mineralogía y Petrología, Apartado 644, E-48080 Bilbao, España. ainhoa.alonso@ehu.es

Resumen. Kiputz IX es un yacimiento del Pleistoceno superior que ha proporcionado el conjunto más rico de bisonte estepario de la Península Ibérica. En este trabajo se realiza un estudio métrico del esqueleto apendicular de los 18 individuos que forman esta tafocenosis. La comparación de las medidas obtenidas con las correspondientes a otros conjuntos europeos, próximos en el espacio y en el tiempo, permite atribuir este material a la subespecie *Bison priscus mediator* Hiltzheimer. El índice de robustez de la diáfisis del metacarpo indica la existencia de un claro dimorfismo sexual y un equilibrio entre sexos dentro de la muestra. El estadio de sustitución dentaria pone en evidencia que la estructura de edad de la muestra está dominada por juveniles y subadultos, con una baja proporción de individuos adultos. Además, la cronología absoluta de los restos y su asociación con una importante muestra de reno confirman el carácter estepario de este taxón. La muestra de bisonte de Kiputz IX constituye un buen conjunto para estudios comparativos de los grandes bóvidos del Pleistoceno medio y superior de Europa.

Palabras clave. *Bison priscus*. Esqueleto apendicular. Biometría. Dimorfismo sexual. Pleistoceno superior. Península Ibérica.

Abstract. KIPUTZ IX: A UNIQUE ASSEMBLAGE OF STEPPE BISON (*BISON PRISCUS* BOJANUS, 1827) REMAINS FROM THE UPPER PLEISTOCENE OF THE IBERIAN PENINSULA. Kiputz IX is an upper Pleistocene site that has provided the richest set of steppe bison remains in the Iberian Peninsula. This paper provides a metric study of the postcranial skeleton of 18 individuals that conform this tafocenosis. The comparison with other European sets, near in space and time, allows the attribution of this material to the subspecies *Bison priscus mediator* Hiltzheimer. The robustness index of the metacarpus diaphysis indicates the existence of a clear sexual dimorphism and a balance between sexes within the sample. The stage of dental substitution makes evident that the sample is dominated by juvenile and sub-adult specimens, with a low proportion of adult individuals. The absolute chronology of the remains and its association with an important sample of reindeer confirm that the preferential biotope of this species was the steppe. The bison sample from Kiputz IX constitutes a good basis for comparative studies of large bovid populations from middle and upper Pleistocene of Europe.

Key words. *Bison priscus*. Appendicular skeleton. Biometry. Sexual dimorphism. Upper Pleistocene. Iberian Peninsula.

LA bibliografía sobre el bisonte estepario europeo ha sido relativamente abundante. A los trabajos pioneros sobre las asociaciones alemanas de Mosbach y Mauer (Schertz, 1936a,b), les siguen los de Ehringsdorf, Süssenborn y Taubach (Fle- row, 1968, 1969, 1976) que, con los de Châtillon-Saint-Jean (Francia; Mourer-Chauviré, 1972), permiten establecer la sistemática básica de la especie. Posteriormente, se completa la información tanto con estudios de carácter regional (Brugal, 1984-1985; Crégut-Bonnouire y Guérin, 1996) como con otros dedicados a yacimientos concretos: Isernia (Italia; Sala, 1987) o Durfort (Francia; Brugal, 1995). Tampoco han faltado en la última década trabajos sobre el dimorfismo sexual (Drees, 2005) y estudios de importantes muestras francesas como las de Jaurens (Guérin y Valli, 2000), La Vaysière (Brugal y Fosse, 2005), Romain-la-Roche (Vercoutère y

Guérin, 2010) y Habarra (Prat *et al.*, 2003). Esta última es la más cercana en el espacio y en el tiempo a la de Kiputz IX. En la Península Ibérica, los trabajos sobre el bisonte estepario se reducen a yacimientos de la Región Cantábrica (Altuna, 1971; Grandal *et al.*, 1997; López *et al.*, 1999).

En este trabajo se describen los restos del esqueleto apendicular del bisonte de Kiputz IX desde un punto de vista morfológico y osteométrico. Se comparan los datos de esta muestra con los de otros conjuntos del Pleistoceno superior del occidente de Europa. Se discute la atribución taxonómica, el grado de dimorfismo sexual y la estructura de edad del conjunto recuperado.

CONTEXTO GEOLÓGICO

Los restos de bisonte estepario (*Bison priscus* Bojanus,

1827) recuperados en el yacimiento de Kiputz IX constituyen a día de hoy la muestra más rica de esta especie en la Península Ibérica, tanto por el número de restos como por el estado de conservación de los mismos. Este yacimiento fue descubierto en 2003 y excavado entre los años 2004 y 2007. Se ubica en el litoral Cantábrico, en el Norte de la Península Ibérica, junto a la localidad de Mutriku, provincia de Gipuzkoa (Fig. 1), y ha funcionado como una cavidad-trampa en la que cayeron animales del entorno. Esta circunstancia le confiere un alto valor representativo desde el punto de vista paleoecológico (Castaños *et al.*, 2006).

El relleno sedimentario del yacimiento de Kiputz IX tiene al menos una potencia de 4,8 m y colmata una cavidad cárstica excavada en calizas del Cretácico Inferior (Fig. 2). Su cronología absoluta se ha obtenido a partir de seis dataciones por radiocarbono que van desde 32.810±390 años AP hasta 11.750±60 años AP (Beta Analytic, Florida, EEUU). Corresponde, por tanto, al estadio isotópico OIS2 (*oxygen isotope stage*) y la mayor parte de los materiales (niveles D y F) coinciden con el evento más reciente de Heinrich (H1), caracterizado desde el punto de vista climático como Último Máximo Glaciar (UMG).

En este relleno se han podido diferenciar ocho niveles

que, ordenados de más modernos a más antiguos, son los siguientes:

1. Nivel A: está formado por arcillas de color rojo de unos 30 a 40 cm de potencia, que lateralmente se acuñan hasta alcanzar unos 20 cm.
2. Nivel B: se trata de un manto calcáreo que al igual que el nivel anterior se acuña lateralmente de 20–30 cm a 10–20 cm de espesor.
3. Nivel C: su potencia media es de 1 m y está compuesto por un conjunto de brechas angulosas (de hasta 60 cm de dimensión máxima) y de fragmentos de estalactitas (algunas de 70 cm de longitud) incluidas en una matriz de arcillas oscuras. En este nivel se aprecian a simple vista restos de gasterópodos (*Cepaea nemoralis*, *Pomatias elegans* y *Retinella (Retinelloides) incerta*) y algún hueso aislado. Uno de estos restos ha proporcionado una datación de 11.750±60 años AP.
4. Nivel D: tiene una potencia de unos 2 m y está constituido, al igual que el nivel anterior, por brechas y estalactitas. Se diferencia del mismo por tener una matriz arcillosa de color marrón y presentar mayor frecuencia de restos óseos y menor cantidad de gasterópodos. De este nivel se han obtenido dos dataciones de 14.360±130 y 15.590±50 años AP.
5. Nivel E: se trata de una costra calcárea de 10–20 cm de grosor que se acuña lateralmente llegando a desaparecer. En las zonas donde no se ha desarrollado esta costra, los niveles D y F se encuentran en contacto estratigráfico; entre ambos niveles hay un hiato temporal que al menos abarca unos 3.000 años.
6. Nivel F: está compuesto por arcillas marrones y alguna brecha caliza aislada. Su potencia varía desde 50 cm hasta 90 cm. Es el más rico en restos de fauna. Las dataciones realizadas en metapodios de *Cervus elaphus* (ciervo) en este nivel han proporcionado unas fechas de 18.140±90 y 19.870±150 años AP.
7. Nivel G: se trata de una costra calcárea que en algunos puntos presenta una lumaquela de caparzones de *Cephaea nemoralis*. En la parte inferior de este nivel se recogió un fragmento distal de tibia de *Sus scrofa* (jabalí) del que se obtuvo una datación de 32.810±390 años AP.
8. Nivel H: se trata de un sedimento arenoso que está concrecionado en su totalidad. En algunos puntos, la cementación ha sido menor. Se han recogido restos indeterminados de macrovertebrados y algunas muestras con microfauna.

La lista de especies (todas con representantes actuales) que acompañan a la muestra de bisonte está compuesta por 13 macromamíferos repartidos de forma equilibrada entre seis ungulados (*Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Equus*

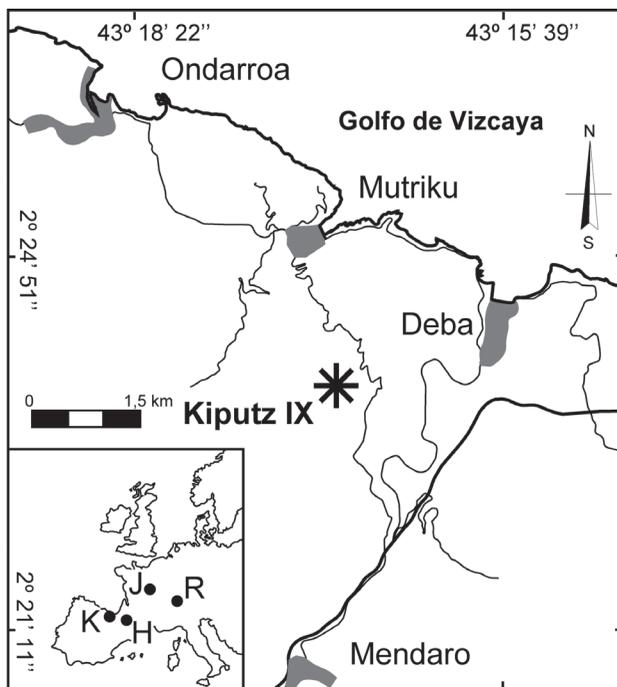


Figura 1. Localización geográfica del yacimiento del Pleistoceno superior de Kiputz IX (K) (Mutriku, Gipuzkoa) y de los yacimientos franceses de Jaurens (J), Habarra (H) y Romain-la-Roche (R)/ *geographic situation of the late Pleistocene deposits of Kiputz IX (K) (Mutriku, Gipuzkoa) and the French localities of Jaurens (J), Habarra (H) and Romain-la-Roche (R).*

caballus, *Rupicapra rupicapra*, *Capra pyrenaica* y *Sus scrofa*) y siete carnívoros (*Ursus arctos*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Panthera leo*, *Felis silvestris*, *Meles meles* y *Martes* sp.) (Tab. 1). Hay también un conjunto de especies de micromamíferos [*Lepus europaeus*, *Microtus (Microtus) agrestis-arvalis*, *Microtus (Alexandromys) oeconomicus*, *Microtus (Terricola)* sp., *Arvicola terrestris*, *Sorex* sp., *Crocidura* sp., *Apodemus* sp., *Talpa* sp.] y una reducida muestra de aves y anfibios.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han recuperado 3.434 restos de *Bison priscus* en un total de 12.683 restos identificados, lo que representa un 27,1% de la muestra completa, conservada actualmente en el Depósito de materiales arqueológicos y paleontológicos de Gipuzkoa del Gobierno Vasco. El material pertenece a la colección del yacimiento de Kiputz IX y todos los ejemplares están bajo la sigla genérica de KI.IX. Para este trabajo se han estudiado 707 restos de *Bison priscus* de la citada colección.

Los restos de bisonte se hallan desigualmente repartidos en tres de los niveles con contenido paleontológico. La especie está ausente en los dos niveles superiores y en el nivel H. Además, sólo presenta cuatro restos en el nivel C, que posiblemente procedan del nivel D como consecuencia de remociones posteriores. Por tanto, toda la muestra de bisonte se puede considerar circunscrita a los niveles D y F. Hay varias razones por las que se considerarán las muestras de estos dos niveles de forma conjunta. Entre ellas está su gran semejanza en cuanto a la estructura taxonómica, que se refleja en las mismas especies dominantes (ciervo, bisonte y reno) con proporciones relativas similares. Por otra parte, la aportación métrica del nivel D frente al nivel F es mínima. En los metapodios representa la tercera parte y en el resto de los huesos largos es nula o residual. Además, la distancia cronológica entre ambos niveles no supera a la de las muestras que se van a utilizar como término de comparación. La muestra de Jaurens queda dentro del intervalo 29.300–32.630 años AP (Guérin y Valli, 2000, p. 8) y la de Habarra entre 14.000 y 28.000 años AP (Prat *et al.*, 2003, p. 37). Por estos motivos se considera la muestra conjunta de ambos niveles como si procediera de un solo depósito dentro del cual se ha producido una discontinuidad climática (nivel E) de menor orden que no altera de forma sustancial la homogeneidad del conjunto.

Para la discriminación entre los restos de bisonte y de uro (*Bos primigenius* Bojanus, 1827) se han utilizado los criterios de varios autores (Stampfli, 1963; Olsen, 1960; Gee, 1993; Brugal, 1999).

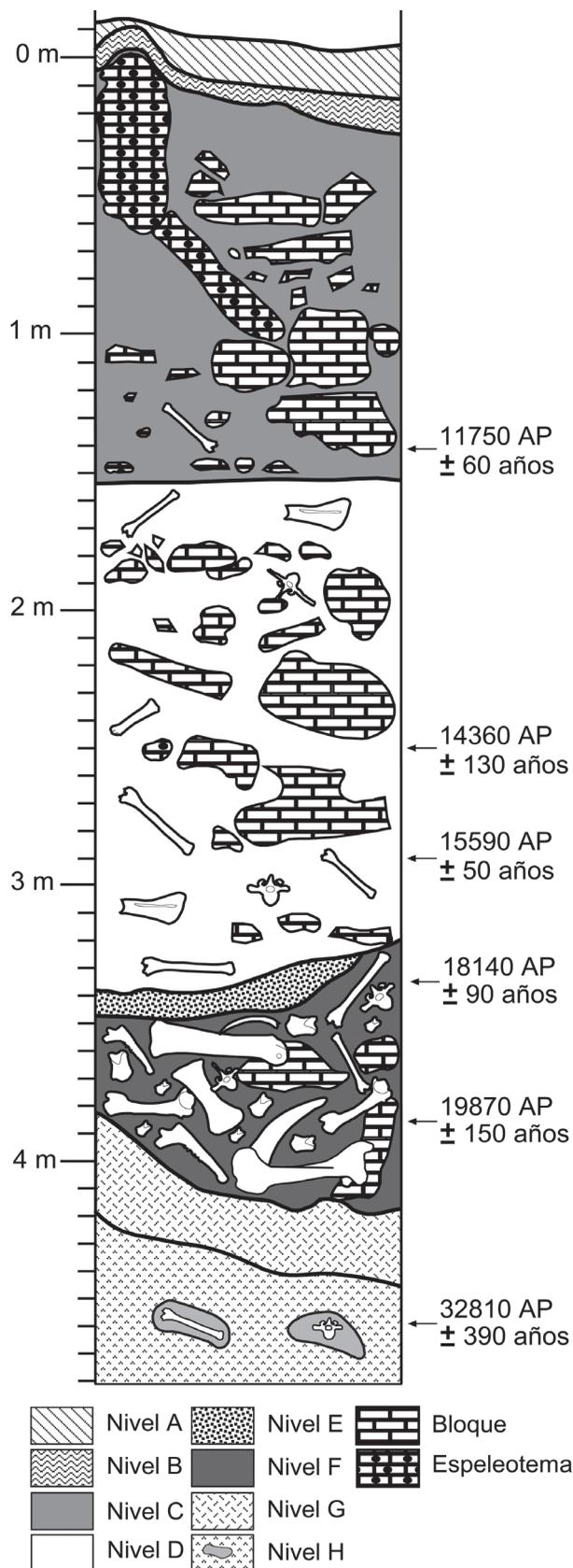


Figura 2. Sección estratigráfica del yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa)/ stratigraphic section of the site of Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

Para la determinación del sexo en los metacarpos se ha utilizado el índice de robustez, estimado mediante el porcentaje de la anchura mínima de la diáfisis respecto de la longitud del hueso ($AD \times 100 / LM$). Este método ha sido utilizado por distintos autores (Mourer-Chauviré, 1972; Brugal, 1984–1985; Guérin y Valli, 2000; Vercoutère y Guérin 2010). El grado de expresión del dimorfismo sexual se obtiene mediante el porcentaje de las diferencias entre las dimensiones de los metacarpos de cada sexo calculado mediante el índice de Schertz: $(X_1 - X_2 / X_1) \times 100$, donde X_1 y X_2 son las medias de las distintas medidas del metacarpo de machos y hembras, respectivamente (Schertz, 1936b).

Para la estimación de la edad se ha analizado el estado de la erupción dentaria en las series que conservaban aún molares de leche. Se han aplicado criterios deducidos del estudio de este proceso biológico en el bisonte europeo (Węgrzyn y Serwatka, 1984).

Las medidas se han tomado según la metodología de Driesch (1976), utilizando las siguientes abreviaturas: **AD**, anchura (o diámetro transversal) mínima de la diáfisis; **Ad**, anchura distal; **AM**, anchura máxima; **Ap**, anchura proximal; **APC**, anchura del proceso coronoide; **AS**, anchura de la cavidad glenoidea; **Asc**, anchura de la superficie caudal; **Asc**, anchura de la superficie craneal; **ASp**, anchura de la superficie articular proximal; **AT**, anchura de la tróclea;

EC, espesor (o diámetro anteroposterior) del *caput*; **Ed**, espesor distal; **El**, espesor lateral; **EmO**, espesor mínimo del olécranon; **EPA**, espesor del proceso ancóneo; **LM**, longitud máxima; **LmC**, longitud mínima del cuello; **LMI**, longitud máxima lateral; **LMm**, longitud máxima mesial; **LMP**, longitud máxima del proceso articular; **LS**, longitud de la cavidad glenoidea. Otras abreviaturas utilizadas en las tablas son: **mín.**, mínimo; **max.**, máximo; **n**, tamaño de la muestra; **NI**, número de individuos; **s**, desviación estándar.

La comparación entre muestras se ha realizado mediante los diagramas de Simpson (Simpson, 1941), utilizando como muestra estándar un conjunto de medidas de uro recogidas de los yacimientos franceses de Lunel-Viel, Romain-la-Roche, Villefranche-sur-Saône y Villereversure, así como de sondeos del Mar del Norte del Pleistoceno y Holoceno de los Países Bajos (Guérin y Valli, 2000).

ANÁLISIS DE LA MUESTRA

Anatomía y número de individuos

La distribución anatómica de los restos (Tab. 2) refleja el alto grado de fragmentación del cráneo, que se traduce en un elevado número de piezas dentarias aisladas desprendidas *post mortem* de las arcadas dentarias.

A partir de la bilateralidad de los huesos más frecuentes (astrágalo y centrotarsal) se ha podido estimar la presencia

TABLA 1 - Distribución de los restos de macromamíferos en los distintos niveles del yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) / distribution of macromammal remains from different levels in Kiputz IX site (Mutriku, Gipuzkoa). NR, número de restos/ number of remains.

	C		D		F		H	TOTALES
	NR	NR	% NR	NR	%NR	NR	NR	NR
Equus caballus		69	2,0	103	1,1			172
Bison priscus	4	928	27,4	2502	27,1			3434
Capra pyrenaica		23	0,7	3	0,03			26
Rupicapra rupicapra	4	51	1,5	83	0,9	13		151
Cervus elaphus	9	1512	44,6	4852	52,5	5		6378
Rangifer tarandus	8	589	17,4	1589	17,2			2186
Sus scrofa						1		1
Ursus arctos		19	0,5	12	0,1	4		35
Canis lupus		1	0,02	2	0,02			3
Vulpes vulpes	5	191	5,6	72	0,7	1		269
Panthera leo				25	0,2			25
Felis silvestris		1	0,5					1
Meles meles				1	0,01			1
Martes sp.		1	0,5					1
Totales	30	3385	100	9244	100	24		12683

de seis individuos distintos en el nivel D y 12 en el nivel F. Las dos muestras conjuntamente presentan un mínimo de 18 individuos que forman una muestra muy próxima a las de Jaurens (Guérin y Valli, 2000) y Habarra (Prat *et al.*, 2003) con 21 y 18 individuos, respectivamente.

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual es un fenómeno comprobado en los bisontes actuales, tanto en la forma americana (*Bison bison*) (Schertz, 1936b) como en la europea (*Bison bonasus*) (Empel y Roskosz, 1963). Es razonable pensar que este carácter también se daba en las formas prehistóricas. En estos grandes herbívoros, los machos presentan un mayor desarrollo en los cuartos delanteros. Por tanto, es normal que las diferencias se reflejen mejor en los huesos de las extremidades anteriores. El metacarpo parece ser el hueso en el que se expresan con más fuerza las diferencias entre ambos sexos (Schertz, 1936a; Brugal, 1984–85). Además, se trata de una parte del esqueleto con un alto grado de conservación en los conjuntos paleontológicos. Estos mismos autores han demostrado que, entre las distintas medidas del metacarpo, la anchura de la diáfisis es la que mejor refleja el dimorfismo sexual. Por esta razón, se calculó el índice de robustez en los 14 metacarpos completos de la muestra de Kiputz IX. Los ejemplares cuyo índice es menor de 20,7 se atribuyen a hembras y los que superan el valor de 22 a machos, siguiendo el criterio utilizado en la rica muestra del yacimiento de Jaurens (Guérin y Valli, 2000). El resultado es de seis machos y seis hembras, quedando dos ejemplares con atribución dudosa por presentar valores intermedios (Tab. 3).

Una vez realizada la atribución sexual en la muestra de Kiputz IX, se ha comparado el resultado con datos obtenidos de bisontes actuales y fósiles. Entre las muestras fósiles, se incluyen Jaurens y un conjunto del Pleistoceno superior del Mar del Norte (Drees, 2005). Los resultados de las muestras fósiles coinciden con lo observado en las dos especies actuales de bisonte (Tab. 4). Las mayores diferencias entre sexos se producen en la anchura de la diáfisis y de forma más atenuada en la anchura proximal. Sin embargo, apenas alcanzan un 5% en la longitud de los huesos. Los índices más bajos se observan en Kiputz IX donde el predominio de individuos subadultos ha podido amortiguar la expresión del dimorfismo sexual.

Otro método para reflejar el grado de dimorfismo sexual de la muestra de Kiputz IX son los diagramas de Simpson. En este caso la comparación se realiza entre los valores medios de las medidas del metacarpo de los machos y de las hembras de Kiputz IX (Tab. 5).

Los diagramas indican que las medidas que más difieren son la anchura mínima de la diáfisis y las anchuras de las epífisis del hueso, tanto proximal como distal (Fig. 3). Este resultado es coherente con el obtenido mediante la aplicación del índice de robustez y del método de Schertz.

TABLA 2 - Distribución de los restos de Bison en los distintos niveles de Kiputz IX/ distribution of Bison remains in the different levels of Kiputz IX.

	NIVEL C	NIVEL D	NIVEL F	TOTALES
Clavija córnea		2	66	68
Cráneo		9	56	65
Premaxilar			10	10
Maxilar		7	19	26
Diente aislado superior		76	82	158
Mandíbula		31	55	86
Diente aislado inferior		77	70	147
Hioides		4	6	10
Vértebra		104	444	548
Atlas		4	13	17
Axis		4	10	14
Sacro		6	16	22
Costilla		70	309	379
Esternón		12	56	68
Escápula		13	54	67
Húmero	1	30	68	99
Radio		22	46	68
Ulna		9	57	66
Carpo	1	83	175	259
Metacarpo		15	23	38
Pelvis		37	91	128
Fémur		62	62	124
Rótula		6	19	25
Tibia		30	62	92
Maleolar			4	4
Calcáneo		18	40	58
Astrágalo		12	23	35
Centrotarsal		13	24	37
Metatarso		13	27	40
Metapodio ind.		35	37	72
Falange I	1	58	107	166
Falange II		41	101	142
Falange III		11	87	98
Sesamoideo	1	14	183	198
TOTALES	4	928	2502	3434

Estructura de edad

Los estadios de sustitución dentaria y de fusión de las epífisis de los huesos largos se han utilizado para la estimación de las edades de los distintos individuos presentes en Kiputz IX.

Los datos obtenidos de la dentición permiten distribuir la muestra en cuatro intervalos de edades (Tab. 6). Hay cuatro individuos que no alcanzan los nueve meses (infantiles); otros cinco están entre uno y dos años (juveniles); cinco individuos tienen entre dos y cuatro años (subadultos); y la muestra se completa con dos adultos y un individuo de avanzada edad, que constituyen la cohorte de edad peor representada. Se observa que hay un predominio de subadultos y juveniles frente a los infantiles y adultos.

A partir del estado de fusión de la epífisis distal de los metacarpos, hay un mínimo de seis individuos que superan los dos años y nueve que están por debajo de esa edad. Los metatarsos permiten estimar un mínimo de siete individuos que superan los 24 meses y seis que no los alcanzan. Por tanto, el estado de fusión de las epífisis de los metapodios proporciona datos coherentes con los de la dentición, aunque las estimaciones a partir de las fusiones de epífisis suelen ser menos precisas que las que proceden de la dentición.

En esta muestra no ha existido selección de ningún tipo de depredador. Sin embargo, su estructura de edad dista mucho de aproximarse a la de una población natural de bisontes, sobre todo por la escasez de adultos. Cabe suponer que la edad ha actuado como factor de selección en el sentido de que los más jóvenes han caído con más frecuencia en la sima, probablemente como consecuencia de su inexperiencia.

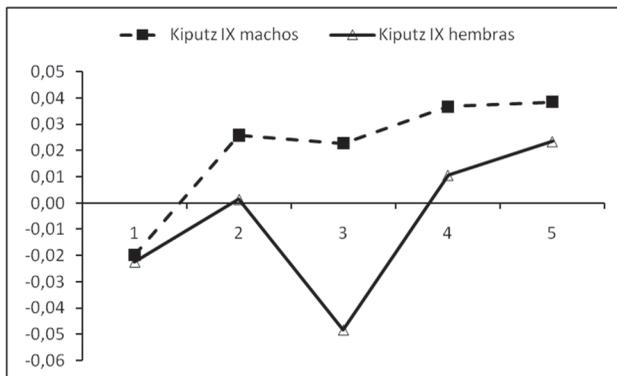


Figura 3. Diagrama de Simpson de las medidas del metacarpo (machos y hembras) de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa)/ *Simpson diagram of metacarpus measurements (males and females) from Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).*

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden ARTIODACTYLA Owen, 1848

Familia BOVIDAE Gray, 1821

Subfamilia BOVINAE Gill, 1872

Género **Bison** Smith, 1827

Especie tipo. *Bos bison* Linnaeus, 1758.

Bison priscus Bojanus, 1827

Material referido. 707 restos de la colección del yacimiento de Kiputz (Mutriku Gipuzkoa).

Descripción

En este apartado se ofrece la frecuencia de cada hueso apendicular y los caracteres morfométricos que permiten la adscripción sistemática de la muestra estudiada. Se ha prescindido de los carpales y del centrotarsal, ya que en las muestras utilizadas como comparación no están publicadas las medidas de estos huesos.

La primera publicación de la fauna de Kiputz IX fue una simple presentación preliminar del yacimiento que estaba aún en proceso de excavación y en la que se atribuyó parte del material a Bovini indeterminado (Castaños *et al.*, 2006). Aunque entonces ya se observaron caracteres bisontinos, en muchos restos quedaba por confirmar la ausencia total del uro. Para subsanar esta deficiencia, se indican en cada hueso los principales rasgos morfológicos que permiten asignarlo al bisonte.

En cualquier discusión de carácter taxonómico basada en datos biométricos hay que controlar si factores asociados a la edad o al sexo no comprometen la validez de las comparaciones osteométricas realizadas entre distintas muestras. Por esta razón, se han estudiado previamente las estructuras de edad y sexo de la muestra de Kiputz IX.

Por lo que a la edad se refiere, aunque hay un predominio de individuos juveniles y subadultos, sólo se utilizarán las medidas que corresponden a huesos largos completos que tienen las epífisis ya fusionadas o en proceso de fusión, por lo que ya no sufrirán variaciones métricas significativas con el aumento de la edad.

El dimorfismo sexual sólo puede invalidar una comparación métrica entre muestras si alguna de ellas presenta proporciones muy descompensadas a favor de uno de los sexos. En el caso de las cuatro muestras comparadas no se aprecia este tipo de desequilibrio. En Jaurens hay cinco machos frente a ocho hembras y otros ocho juveniles (Guérin y Valli, 2000, p. 24). Habarra presenta ocho machos y 10 hembras (Prat *et al.*, 2003, p. 36). Romain-la-Roche tiene tres radios de machos y dos de hembras y dos metacarpos de cada sexo

(Vercoutère y Guérin, 2010). La muestra más equilibrada es Kiputz IX con seis individuos de cada sexo. Por tanto, parece razonable asumir la fiabilidad de las comparaciones realizadas.

Escápula. Se han recuperado 67 fragmentos de escápula de los cuales la mayor parte corresponden a la porción tabular del hueso. Sólo se conserva un ejemplar completo. Este conjunto representa un mínimo de 10 individuos distintos.

La porción articular presenta los rasgos típicos del bisonte. La cavidad glenoidea tiene un contorno elíptico y carece de la concavidad o entrante en el borde lateral superior característica de *Bos*. Además, el *tuber scapulae* (tubérculo supraglenoideo + proceso coracoides), que constituye la inserción del músculo bíceps braquial, no se inclina hacia la cara medial como ocurre en *Bos*.

En el Anexo (material complementario en línea) se recogen las medidas aisladas de la escápula de esta muestra. Sus valores estadísticos básicos y los correspondientes a los ejemplares de Habarra quedan incluidos en la Tabla 7.

Los ejemplares de Habarra presentan un mayor desarrollo del *tuber scapulae* y del cuello. Sin embargo, las dimensiones de la cavidad glenoidea son menores que las de Kiputz IX. Estas diferencias deben quedar matizadas por el escaso tamaño de la muestra de Habarra y los posibles sesgos aleatorios que acompañan a las muestras pequeñas.

Húmero. El húmero está representado por 99 restos, de los cuales sólo cinco se conservan completos. El extremo proxi-

TABLA 3 - Estimación osteométrica del sexo en metacarpos de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) / sex osteometric estimation in metacarpus from Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

LM	AD	(AD/LM).100	SEXO
218	39,5	18,12	Hembra
228	49	21,49	¿?
254	56	22,05	Macho
230	49	21,30	¿?
248	57	22,98	Macho
217	51,5	23,73	Macho
238	49	20,59	Hembra
246,15	43,5	17,65	Hembra
248,5	57	22,94	Macho
227	50,5	22,25	Macho
249	47,5	19,08	Hembra
228	45	19,74	Hembra
248	56,5	22,78	Macho
237	47	19,83	Hembra

mal es la porción más fragmentada y ello es coherente con la elevada proporción de individuos juveniles y subadultos de la muestra. En estas edades está aún sin fusionar la epífisis proximal que se destruye, por tanto, con más facilidad que la distal. Esta muestra representa un mínimo de 15 individuos.

En la mayoría de los extremos distales se observan caracteres morfológicos típicos del bisonte. Así, en vista craneal, el labio lateral de la tróclea es poco pronunciado respecto del cuello de la misma y del cóndilo (capítulo). Además, en vista caudal, la fosa olecraniana tiene un contorno ojival y la

TABLA 4 - Porcentaje de machos y hembras de bisontes actuales y fósiles de acuerdo a los metacarpos/ male and female percentage of extant and fossil bisons according to the metacarpus.

MEDIDA	HEMBRAS	MACHOS	% DIF. (índice de Schertz)	ESPECIES
Anchura mínima en la diáfisis				
EMPEL y ROSKOSZ (1963)	38,2	48,8	21,7	<i>B. bonasus</i>
SCHERTZ (1936b)	34,3	47	27	<i>B. bison</i>
JAURENS	42,08	55	23,49	<i>B. priscus</i>
NORTH SEA (DREES, 2005)	45,6	56,7	19,6	<i>B. priscus</i>
KIPUTZ IX	45,25	54,75	17,35	<i>B. priscus</i>
Longitud máxima				
EMPEL y ROSKOSZ (1963)	209,5	217,5	3,7	<i>B. bonasus</i>
SCHERTZ (1936b)	188,7	201	6,1	<i>B. bison</i>
JAURENS	219,75	228,72	3,92	<i>B. priscus</i>
NORTH SEA (DREES, 2005)	235,2	241,9	2,8	<i>B. priscus</i>
KIPUTZ IX	236,08	240,41	1,8	<i>B. priscus</i>
Anchura proximal				
EMPEL y ROSKOSZ (1963)	68,7	79,8	13,9	<i>B. bonasus</i>
SCHERTZ (1936b)	59	74,1	20,4	<i>B. bison</i>
NORTH SEA (DREES, 2005)	76,7	88,3	13,1	<i>B. priscus</i>
KIPUTZ IX	80,75	87,08	7,26	<i>B. priscus</i>

TABLA 5 - Valores medios de las medidas del metacarpo de machos y hembras Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa)/ average values for metacarpal measurements from Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) (males and females).

Metacarpo	LM	Ap	AD	Ad	Ed
Kiputz IX M	237,56	85,43	53,31	90,68	47,31
Kiputz IX H	236,08	80,75	45,25	85,4	45,7

epitróclea no se prolonga distalmente más que la superficie articular.

Con el fin de comparar las dimensiones del húmero de Kiputz IX con las de Jaurens, Habarra y Romain-la-Roche, se presentan algunos parámetros estadísticos univariantes de los cuatro yacimientos en la Tabla 8. Los datos métricos de este hueso suelen ser escasos debido al alto grado de fragmentación que presenta, tal como se observa en las dos últimas muestras citadas. Por tanto, con todas las reservas que conjuntos tan pequeños exigen, se puede afirmar que las dimensiones del húmero del bisonte de Kiputz IX están muy próximas a las de Jaurens y Habarra, pero son menores que las de Romain-la-Roche.

Radio. Hay 68 fragmentos de radio, 10 de los cuales se conservan completos, y representan un mínimo de 15 individuos distintos. En la epífisis proximal, la superficie de articulación con la ulna presenta una incisión poco profunda. El borde anterior de la cara articular es bastante sinuoso. En la mayor parte de los casos, el borde lateral es poco saliente y el medial es espeso, presentando un contorno rectangular de la inserción del bíceps braquial. Las crestas anterodistales están bien marcadas y delimitan un surco ancho entre ellas. Además, la faceta articular para el escafoides presenta los bordes convergentes posteriormente. Todos estos rasgos son claramente bisontinos.

Se observa un equilibrio entre el número de extremos articulares proximales y distales de radios.

TABLA 6 - Distribución de las edades del bisonte de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa)/ age distribution of the bison from Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

Dentición	Edades	NI	Cohortes de edad	%
M1 +/-	6-9 meses	4	Infantil	22,2
M1+ M2-	9-12 meses	3		
M2 +/-	12-18 meses	1	Juvenil	27,8
M2+ M3-	18-24 meses	1		
M3 +/-	24-30 meses	2		
P4 +/-	36-42 meses	2	Subadulto	33,3
M3+	42-48 meses	2		
M3++	48-60 meses	2		
M3+++	60-72 meses	1	Adulto	16,7
TOTAL		18		

Se muestran los parámetros estadísticos de varios yacimientos (Tab. 9) con el fin de comparar tanto los tamaños como la morfología de los huesos largos en los distintos conjuntos mediante diagramas de Simpson. La gráfica (Fig. 4.1) indica que la muestra correspondiente a Romain-la-Roche presenta valores más altos que las tres restantes y la estándar. Además, respecto a las proporciones del hueso, se observa un aumento de la anchura que sigue un gradiente en sentido distal. Las gráficas de Kiputz IX, Jaurens y Habarra presentan dimensiones significativamente más pequeñas, con la mayor parte de las medidas por debajo de la estándar. Las proporciones del hueso son muy similares entre Kiputz IX y Habarra, aunque hay una diferencia de tamaño a favor del yacimiento francés. Las dimensiones de Jaurens presentan una posición intermedia respecto de las dos anteriores, coincidiendo con Habarra en la longitud del hueso y en la anchura de la diáfisis. Sin embargo, coincide con Kiputz IX en todas las medidas, excepto en la anchura diafisaria.

Ulna. Las cuatro ulnas de Kiputz IX que conservan completa la zona articular con el radio presentan una configuración en forma de V abierta. Este carácter de la ulna es complementario del que se ha descrito en la parte posterior del extremo proximal del radio.

Los valores medios de las medidas de la ulna (Tab. 10), comparados con los correspondientes de Habarra, indican el menor tamaño de este hueso en Kiputz. Este resultado es coherente con lo observado en las dimensiones de la articulación proximal del radio en ambos conjuntos.

Metacarpo. Se han recuperado 38 metacarpos, de los cuales 14 se conservan completos, y representan un total de 14 individuos distintos. Se trata de una de las partes del esqueleto con menor índice de fragmentación. Casi todos presentan la configuración típica del bisonte en el extremo distal que se caracteriza por un perfil subparalelo entre los cóndilos dis-

TABLA 7 - Resúmenes estadísticos de la escápula de Bison priscus de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) y Habarra (Francia)/ statistics of the scapula of Bison priscus from Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) and Habarra (France).

Kiputz IX	n	mín.	máx.	Media	s
LMP	14	83	113,5	98,82	8,16
LS	15	69	96,5	81,96	8,31
AS	15	56,5	80	65,93	7,44
LmC	15	60,5	85,5	74,8	6,21
Habarra	n	mín.	máx.	Media	s
LMP	5	90	110	100,6	9,61
LS	4	71	81,5	75,87	5,17
AS	4	60	68	63,75	3,3
LmC	4	72	88	81,7	6,72

tales y los tubérculos subarticulares. En el uro, el contorno entre el extremo distal de la diáfisis y el extremo articular es claramente divergente.

Las medidas de esta porción esquelética son relativamente abundantes y como se ha indicado anteriormente permiten una diferenciación sexual de los huesos. Si se comparan los valores medios de este hueso entre distintas muestras (Tab. 11) mediante diagramas de Simpson (Fig. 4.2), se observan diferencias significativas. Al igual que en el radio, la muestra de Romain-la-Roche se diferencia de forma significativa de las tres restantes. Todas sus medidas son superiores a la estándar. Se acentúan las diferencias en las anchuras de la diáfisis con un gradiente decreciente desde el centro a los extremos del hueso.

Un modelo bien distinto se observa en Kiputz IX, Jaurrens y Habarra. Por una parte, tanto la longitud como la mitad proximal del hueso quedan muy próximas o ligeramente por debajo de la estándar. Sus diagramas son casi coincidentes. Sin embargo, el rasgo más destacado es el aumento de la anchura distal que se observa en las tres, aunque muy exagerado en Kiputz IX. Este ensanchamiento del extremo distal es de tal magnitud que incluso supera la media de Romain-la-Roche.

Fémur. Al igual que el húmero, es uno de los huesos largos más fragmentados de la muestra. Sólo se conservan cuatro huesos completos de un total de 124 restos que representan un mínimo de 10 individuos distintos. A pesar de esta esca-

sez, supera en huesos completos a los otros tres conjuntos utilizados en este análisis comparativo. En los fémures de Kiputz IX, los dos labios de la tróclea distal convergen de forma paralela sin que se observe la inflexión del labio lateral característica del uro.

La escasez de medidas tanto de nuestra muestra como de los conjuntos comparados proporciona distribuciones estadísticas pobres (Tab. 12) y, consecuentemente, diagramas poco significativos. Sin embargo, en estos últimos se observa la misma diferencia entre la gráfica de Romain-la-Roche y las tres restantes (Fig. 4.3). De nuevo, los dos ejemplares del citado yacimiento poseen unas dimensiones significativamente más altas que la muestra estándar. Los tres conjuntos del Pleistoceno superior, a pesar de la ausencia de alguna medida en Habarra, muestran una gran coincidencia y quedan por debajo de los valores del uro utilizados como término de comparación.

Tibia. Hay 98 fragmentos de tibia que representan un mínimo de 12 individuos distintos. Se conservan ocho huesos enteros y predominan los fragmentos distales respecto de los proximales. En la articulación distal, las facetas para el maleolar externo están bien separadas entre sí. La anterior es abombada y redonda tal como suele ocurrir en el bisonte.

Tabla 8 - Resúmenes estadísticos comparados del húmero de Bison priscus/ comparative statistics of the humerus of Bison priscus.

Kiputz IX	n	mín.	máx.	Media	s
LM	5	391	402	395	4,35
Ep	6	140	146	143	1,97
AD	5	49	56,5	53,2	2,46
Ad	6	93	115	107,41	7,86
Jaurrens⁽¹⁾	n	mín.	máx.	Media	s
LM	4	385,5	421,5	401,37	16,71
Ep	4	137	142,5	139,62	2,56
AD	8	49	7,5	63,06	7,63
Ad	12	87,5	114	102,17	8,01
Habarra⁽²⁾	n	mín.	máx.	Media	s
LM	1			372	
Ep	3	124,5	134	129,16	
AD	7	46,5	63	52,28	5,64
Ad	6	92	121,5	107,58	11,52
R.-la-Roche⁽³⁾	n	mín.	máx.	Media	s
LM	1			445	
Ep	1			140	
AD	2	66	70	68	
Ad	2	117	128,5	122,75	

⁽¹⁾Guérin y Valli (2000); ⁽²⁾Prat et al. (2003); ⁽³⁾Vercoutère y Guérin (2010)

Tabla 9 - Resúmenes estadísticos comparados del radio de Bison priscus/ comparative statistics of the radius of Bison priscus

Kiputz IX	n	mín.	máx.	Media	s
Ap	17	96,5	117,5	106,64	6,41
ASp	17	91	110	99	5,53
AD	10	47	61,5	53,6	4,16
Ad	23	77	114	94,34	8,12
Jaurrens⁽¹⁾	n	mín.	máx.	Media	s
LM	20	328	390	362,82	19,66
Ap	22	89,5	123	106,16	8,64
AD	20	43,5	73,5	56,3	7,66
Ad	21	76,5	120	95,07	10,58
Habarra⁽²⁾	n	mín.	máx.	Media	s
LM	6	333	380	358,08	17,58
Ap	9	96,5	122,5	110,61	9,65
ASp	9	88,5	109	101,5	6,90
AD	9	46	64	56,61	6,07
Ad	6	86,5	111	101,5	8,73
R.-la-Roche⁽³⁾	n	mín.	máx.	Media	s
LM	5	373	405	388,2	12,35
Ap	4	115	126	120,12	4,09
ASp					
AD	5	64	75	70,2	3,6
Ad	4	105	120	114	6,04

⁽¹⁾Guérin y Valli (2000); ⁽²⁾Prat et al. (2003); ⁽³⁾Vercoutère y Guérin (2010)

Las medidas de la tibia son algo más abundantes que las del fémur (Tab. 13). A partir de los valores medios de las distintas medidas de las mismas muestras, se obtienen los correspondientes diagramas de Simpson (Fig. 4.4). Una vez más, hay dos modelos bien diferenciados. Por una parte, está la única tibia completa de Romain-la-Roche que supera ampliamente las dimensiones de la muestra estándar; por otra, de nuevo quedan agrupadas las muestras de Jaurens, Habarra y Kiputz IX, con medidas más ajustadas al estándar y con sus gráficas paralelas y casi coincidentes.

Calcáneo. Sobre un total de 58 fragmentos de calcáneo, sólo hay 10 completos. El resto está formado por ejemplares que

tienen aún sin fusionar el túber. Los ejemplares de Kiputz IX presentan caracteres típicos del bisonte, como es el adelgazamiento progresivo (sin salto brusco como en el uro), en vista posterior, del cuerpo del hueso hasta alcanzar el *sustentaculum tali*. Este último es alargado y curvo.

Las dos medidas obtenidas permiten una comparación entre las cuatro muestras a través de sus valores medios (Tab. 14). Las dimensiones de Romain-la-Roche son las más altas, seguidas de las de Kiputz IX. Los ejemplares más pequeños corresponden a Habarra y Jaurens.

Astrágalo. Este hueso del tarso es, sin duda, el que mejor se ha conservado junto con el centrotarsal. De los 35 recuperados,

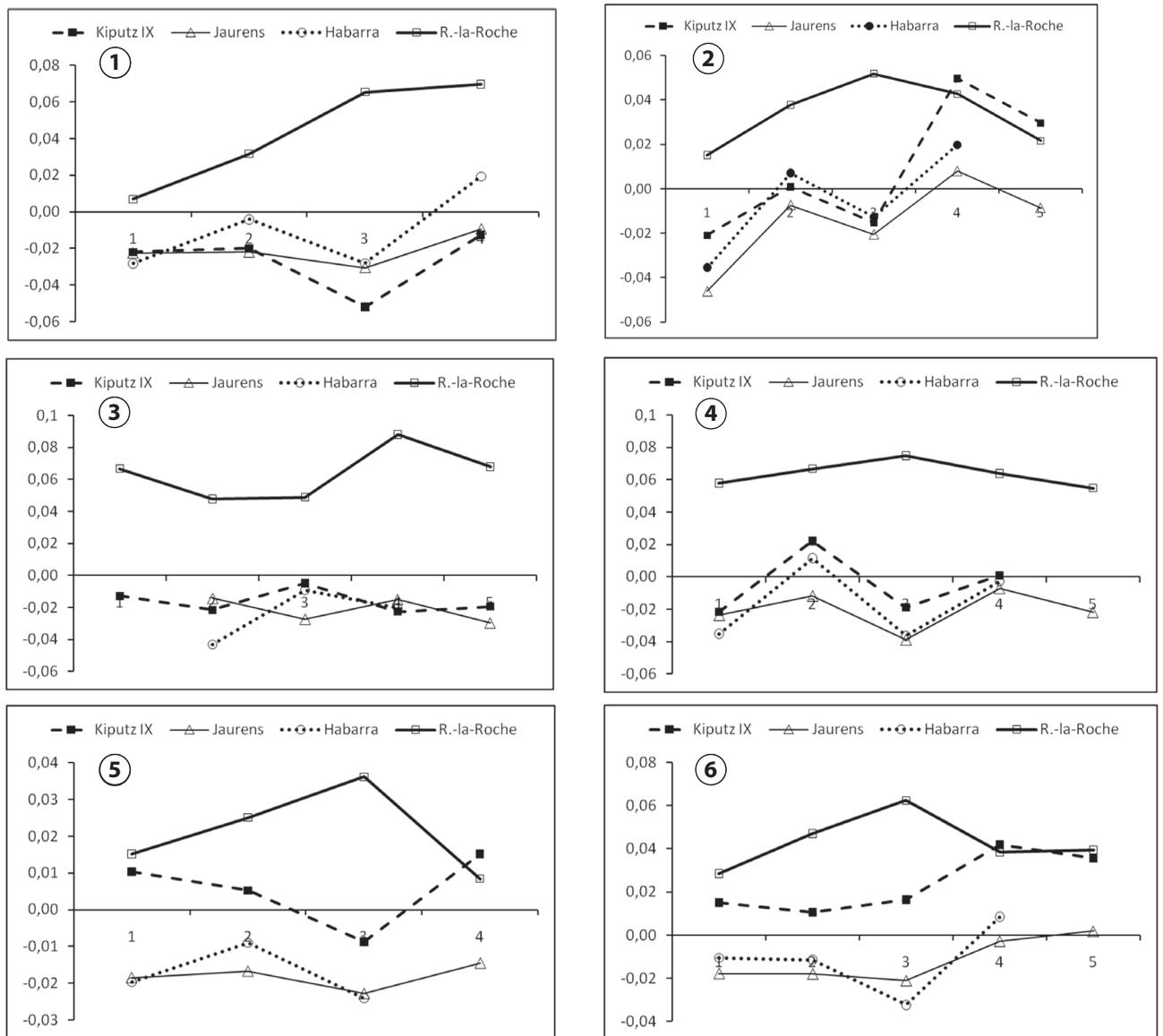


Figura 4. Diagramas de Simpson de las medidas de *Bison priscus*/ Simpson diagrams of measurements of *Bison priscus*. 1, radio/ radius; 2, metacarpo/ metacarpus; 3, fémur/ femur; 4, tibia/ tibia; 5, astrágalo/ astragalus; 6, metatarso/ metatarsus.

hay 30 completos. Representan un mínimo de 18 individuos distintos. El surco plantar es profundo, en forma de arco y oblicuo respecto al eje del hueso. La faceta lateral para la articulación del calcáneo presenta una altura mucho menor que su anchura. Ambos caracteres son típicamente bisontinos. En la Tabla 15 se recogen los parámetros estadísticos de las medidas de astrágalo para los yacimientos de Kiputz IX, Jaurens, Habarra y Romain-la-Roche. También los diagramas correspondientes a este hueso ofrecen dos patrones diferentes (Fig. 4.5). La muestra de Romain-la-Roche es de nuevo mayor que la estándar, sobre todo en el espesor del hueso. En contraposición, Habarra y Jaurens quedan por debajo. Las dimensiones de los astrágalos de Kiputz IX resultan intermedias entre ambos grupos, aunque el paralelismo de su gráfica con las dos últimas indica que las proporciones del hueso en las tres muestras del Pleistoceno superior son muy similares y difieren de la primera muestra.

Metatarso. Se han recuperado 40 restos de metatarso, de los cuales 12 están completos, que representan un mínimo de 17 individuos distintos. Todos los extremos distales presentan un contorno subparalelo entre los tubérculos subarticulares y los extremos distales de forma similar a lo indicado para los metacarpos. Este rasgo es típico del bisonte y en nuestra muestra no se observan los perfiles divergentes típicos del uro. Las medidas son relativamente abundantes. Sus valores medios (Tab. 16) se comparan con las tres muestras repetidamente citadas mediante diagramas de Simpson (Fig. 4.6). El resultado es muy similar al observado para el astrágalo. Por un lado, los tres ejemplares de Romain-la-Roche superan en todas las dimensiones y especialmente en la anchura de la diáfisis a la muestra estándar. Por otra parte, están los valores más bajos de Habarra y Jaurens. Ocupando una posición intermedia, aunque paralela a las dos últimas, está la gráfica que corresponde a la muestra de Kiputz IX.

TABLA 10 - Resúmenes estadísticos comparados de la ulna de *Bison priscus* de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) y Habarra (Francia)/ comparative statistics of the ulna of *Bison priscus* from Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) and Habarra (Francia).

<i>Kiputz IX</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
EPA	4	93	96	94,75	1,08
EmO	3	70,5	73	72	1,08
APC	4	55,5	61,5	59	2,42
<i>Habarra</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
EPA	9	92	114	103,11	7,99
EmO	7	74,5	86,5	79,07	4,91
APC	6	59,5	67	61,91	2,45

Falanges. En Kiputz IX se han recuperado 74 falanges primeras completas (36 anteriores y 38 posteriores). Hay también 78 falanges segundas enteras (40 anteriores y 38 posteriores). La muestra se completa con 60 falanges terceras completas. El resto del acropodio está compuesto por epífisis proximales sin fusionar o fragmentos de hueso.

Una muestra tan rica como la de Kiputz IX permite abordar el tema de la diferenciación entre las falanges anteriores y posteriores.

En la diferenciación morfológica se han utilizado para las dos primeras falanges los criterios descritos y utilizados para el bovino doméstico (Dottrens, 1946) y que hacen referencia a la mayor robustez de las falanges de la extremidad anterior respecto de la posterior. La extrapolación al bisonte nos parece aceptable, ya que esos criterios se basan en el mayor peso de los cuartos delanteros. Esta diferencia se da también en la especie fósil. No obstante, resultaría interesante la aplicación de algún índice que permitiera traducir métricamente y confirmar la validez de los criterios morfológicos utilizados.

Para ello, se han calculado los índices de robustez de la

TABLA 11 - Resúmenes estadísticos comparados del metacarpo de *Bison priscus*/ comparative statistics of the metacarpus of *Bison priscus*.

<i>Kiputz IX</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
LM	14	217	254	236,92	11,86
Ap	22	60	96,5	80,65	7,90
AD	14	39,5	57	48,85	5,17
Ad	14	78	101,5	87,89	7,47
Ed	14	41,5	52	46,35	3,13
<i>Jaurens</i> ⁽¹⁾	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
LM	21	206	239	223,6	8,92
Ap	23	66	95	79,15	8,05
AD	23	37	63	48,26	7,51
Ad	20	69,5	95	79,85	6,92
Ed	21	38,5	50,5	42,45	2,89
<i>Habarra</i> ⁽²⁾	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
LM	9	217,5	239,5	229,11	6,75
Ap	8	71	90,5	81,81	6,54
AD	8	41,5	57,5	49,12	6,34
Ad	8	73	90,5	82,06	5,53
Ed					
<i>R.-la-Roche</i> ⁽³⁾	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
LM	6	238,5	279	257,41	15,37
Ap	5	80,5	95	87,8	4,86
AD	4	53,5	59,5	57	2,20
Ad	6	80,5	90	86,5	2,94
Ed	4	44	47	45,5	1,11

⁽¹⁾Guérin y Valli (2000); ⁽²⁾Prat et al. (2003); ⁽³⁾Vercoutère y Guérin (2010)

TABLA 12 - Resúmenes estadísticos comparados del fémur de *Bison priscus*/ comparative statistics of the femur of *Bison priscus*.

Kiputz IX	n	mín.	máx.	Media	s
LM	4	468	525	482,75	24,40
Ap	5	156	178,5	162,4	8,21
EC	24	53	68	63,60	3,75
AD	5	47	53	49,2	2,15
Ad	16	95	137	124,31	11,25
Jaurens (1)	n	mín.	máx.	Media	s
LM	1			478	
Ap	3	149	176	165,17	14,27
EC	5	58	63	60,4	2,1
AD	4	45	53,5	50,08	3,31
Ad	5	111	139	121,4	10,99
Habarra (2)	n	mín.	máx.	Media	s
LM					
Ap	2	144	165	154,5	10,5
EC	5	55	66,5	63	4,30
AD	7	45,5	55	49,45	4,05
Ad					
R.-la-Roche (3)	n	mín.	máx.	Media	s
LM	2	560	600	580	20
Ap	1	190,5	190,5	190,5	0
EC	1	72	72	72	0
AD	2	61	66	63,5	2,5
Ad	2	147	157	152	5

⁽¹⁾Guérin y Valli (2000); ⁽²⁾Prat et al. (2003); ⁽³⁾Vercoûtère y Guérin (2010)

TABLA 13 - Resúmenes estadísticos comparados de la tibia de *Bison priscus*/ comparative statistics of the tibia of *Bison priscus*.

Kiputz IX	n	mín.	máx.	Media	s
LM	8	422	463	443	14,15
Ap	15	120	146	131,83	6,43
AD	8	55,5	60	57,5	1,58
Ad	25	70	104	84,88	7,07
Jaurens (1)	n	mín.	máx.	Media	s
LM	14	413,5	472	443,54	22,46
Ap	10	114	144,5	129,40	9,002
AD	17	46,5	65	54,65	5,44
Ad	23	71	91,5	83,24	5,43
Ed	23	55	68	61,20	4,06
Habarra (2)	n	mín.	máx.	Media	s
LM	6	399	476	431,83	28,16
Ap	3	124	145,5	136,5	9,11
AD	7	50	63	54,94	5,21
Ad	7	77,5	93,5	84,07	5,60
R.-la-Roche (3)	n	mín.	máx.	Media	s
LM	1	535	535	535	0
Ap	1	155	155	155	0
AD	1	71	71	71	0
Ad	1	98	98	98	0
Ed	1	73	73	73	0

⁽¹⁾Guérin y Valli (2000); ⁽²⁾Prat et al. (2003); ⁽³⁾Vercoûtère y Guérin (2010)

articulación proximal y de la diáfisis en las dos primeras falanges. Estos índices están definidos como los porcentajes de las anchuras correspondientes respecto de la longitud total del hueso (Ap×100/LM y AD×100/LM, respectivamente). A partir de estos índices, se han realizado los diagramas de dispersión correspondientes (Figs. 5–6).

En ambas falanges se observa una clara relación lineal entre los dos índices calculados. En las falanges anteriores, debido a su robustez, coinciden simultáneamente los valores más altos. Por el contrario, a causa de su mayor gracilidad relativa, las falanges posteriores quedan ubicadas en el sector correspondiente a los valores más bajos. Aunque hay una zona de solapamiento, las falanges quedan segregadas en dos grupos con un número similar de ejemplares, tal como era de esperar en una muestra como la de Kiputz IX en la que se conservan los esqueletos prácticamente enteros.

DISCUSIÓN

Posición sistemática. Los primeros representantes del Subgénero *Bison* (*Bison*) proceden del Plioceno terminal de Asia, bajo las denominaciones de *Bison paleosinensis* (Teilhard de Chardin y Piveteau, 1930) y *Bison sivalensis* (Lydekker, 1878). La primera migración hacia Europa se produce con la especie *Bison tamanensis* (Vereschagin, 1959). A partir de ella se desarrollaron dos líneas evolutivas.

Por un lado, está el “tipo *schoetensacki*” que presenta caracteres primitivos, tiene una talla pequeña y posee unas clavijas óseas cortas y masivas. El representante más antiguo en Europa es *B. voidtstedtensis* del Pleistoceno inferior de Europa Central y Occidental. En el Pleistoceno medio, esta especie es reemplazada por *B. schoetensacki* Freudenberg, 1910. Dentro de esta especie se diferencian dos subespecies

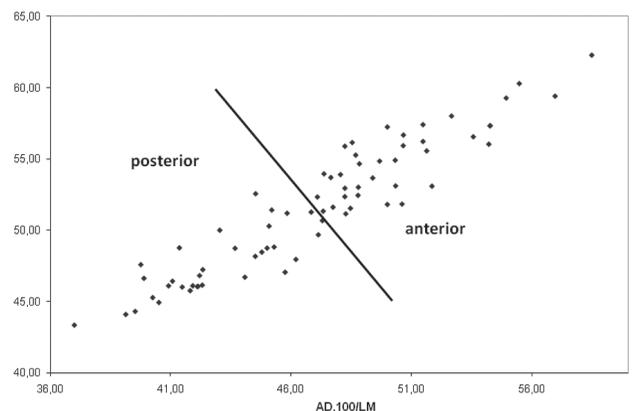


Figura 5. Diagrama de dispersión de las primeras falanges de bisonte de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa)/ scatterplot of the first phalanges of bison from Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

que se suceden en el tiempo. La primera recibe el nombre de *B. s. lagenicornis* Flerow, 1969, y la segunda es la subespecie nominal, *B. s. schoetensacki* Freudenberg, 1910. Algunos autores defienden la hipótesis de la pervivencia de esta última subespecie hasta el Pleistoceno superior (Flerow, 1984).

La otra línea corresponde al “tipo *priscus*” que, con una gran talla (puede llegar hasta los 2 m en la cruz), posee una cornamenta larga y se conoce como el bisonte estepario *Bison priscus*. Esta especie aparece fósil en América del Norte, llegando incluso hasta México. Se divide en tres subespecies. La más antigua, del inicio del Pleistoceno medio, *Bison priscus gigas* Flerow, 1969, constituye la forma de bisonte más grande de Europa. La segunda subespecie es *Bison priscus priscus* Hilzheimer, 1918, que ocupaba una gran extensión desde Europa hasta Siberia Occidental. Tiene un gran tamaño y su cráneo es largo y masivo. Presenta una distancia de punta a punta de la cornamenta de 0,9 m a 1,36 m. Su distribución temporal se circunscribe a la segunda mitad del Pleistoceno medio. La tercera subespecie, *Bison priscus mediator* Hilzheimer, 1918, posee una talla menor que la subespecie nominal. Sus cuernos también son más cortos y la distancia medida de punta a punta de sus clavijas óseas es inferior a 0,9 m. Esta subespecie aparece en el Pleistoceno superior y sobrevive hasta el Holoceno antiguo, dando origen al bisonte europeo actual *Bison bonasus*. Algunos autores apoyan la hipótesis de que estas dos especies coexistieron durante un tiempo a partir de datos de algunos yacimientos como Taubach (Flerow, 1976).

A pesar de que la sistemática de los bisontes cuaternarios es un tema aún en proceso de discusión, la mayor parte de los autores aceptan la presencia de *Bison priscus* como la única

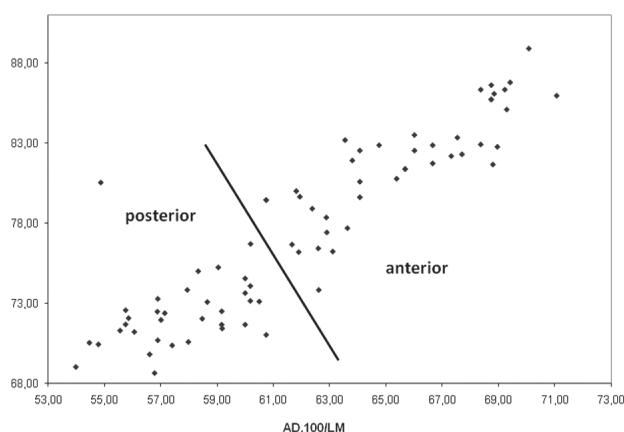


Figura 6. Diagrama de dispersión de las segundas falanges de bisonte de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa) / scatterplot of the second phalanges of bison from Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa).

TABLA 14 - Resúmenes estadísticos comparados del calcáneo de *Bison priscus* / comparative statistics of the calcaneum of *Bison priscus*.

<i>Kiputz IX</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
<i>LM</i>	10	162,5	209	181,1	15,36
<i>AM</i>	10	56	74	61,7	6,38
<i>Jaurens (1)</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
<i>LM</i>	19	156,5	181	168,05	7,55
<i>AM</i>	19	51,5	68,5	59,87	5
<i>Habarra (2)</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
<i>LM</i>	8	159,5	191	172,18	10,67
<i>AM</i>	9	54	68	60,27	4,75
<i>R.-la-Roche (3)</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
<i>LM</i>	4	187	195	190	3,08
<i>AM</i>	3	63	71	66,66	3,29

⁽¹⁾Guérin y Valli (2000); ⁽²⁾Prat et al. (2003); ⁽³⁾Vercoutère y Guérin (2010)

especie de bisonte en el SO de Europa a finales del Pleistoceno superior. El problema, por tanto, se reduce a establecer cuál de las formas de bisonte estepario es la más cercana desde el punto de vista métrico a la muestra de Kiputz IX.

La comparación mediante los diagramas de Simpson ha permitido observar una gran homogeneidad entre las muestras de Jaurens, Habarra y Kiputz IX. Las dos primeras han sido atribuidas a *Bison priscus mediator* (Guérin y Valli, 2000; Prat et al., 2003). Sin embargo, el bisonte procedente de niveles del final del Pleistoceno medio del yacimiento de Romain-la-Roche presenta unas dimensiones significativamente mayores que las de los tres yacimientos anteriormente citados. Esta muestra ha sido atribuida, precisamente por su

TABLA 15 - Resúmenes estadísticos comparados del astrágalo de *Bison priscus* / comparative statistics of the astragalus of *Bison priscus*.

<i>Kiputz IX</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
<i>LMI</i>	30	79	101,5	92,08	5,94
<i>LMm</i>	31	76	94,5	86,11	5,17
<i>El</i>	31	42	60	50,75	4,74
<i>Ad</i>	31	48	72	59,11	6,03
<i>Jaurens (1)</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
<i>LMI</i>	34	78,5	92,5	86,18	4,17
<i>LMm</i>	35	73,5	86,5	80,43	4,08
<i>El</i>	36	43	54,5	48,25	2,99
<i>Ad</i>	36	49	65	57,22	3,81
<i>Habarra (2)</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
<i>LMI</i>	9	81	89,5	85,94	3,30
<i>El</i>	9	45	52,5	49,11	2,37
<i>Ad</i>	8	53	63	57,06	3,50
<i>R.-la-Roche (3)</i>	<i>n</i>	<i>mín.</i>	<i>máx.</i>	<i>Media</i>	<i>s</i>
<i>LMI</i>	12	89,5	99,5	93,12	3,11
<i>LMm</i>	12	82	87,5	84,79	1,66
<i>El</i>	12	51	57	53,12	1,60
<i>Ad</i>	12	60	69,5	65,54	3,01

⁽¹⁾Guérin y Valli (2000); ⁽²⁾Prat et al. (2003); ⁽³⁾Vercoutère y Guérin (2010)

mayor tamaño, a la subespecie nominal *Bison priscus priscus* (Vercoutère y Guérin, 2010).

La evidente similitud osteométrica del bisonte de Kiputz IX con los de Jaurens y Habarra y su diferencia con el de Romain-la-Roche nos inclina a atribuir nuestra muestra a *Bison priscus mediator* como la opción más razonable.

Aspectos paleoecológicos. La muestra de bisonte de Kiputz IX está asociada al conjunto de reno (*Rangifer tarandus*) más importante de la Península Ibérica. El reno es una especie actualmente adaptada a la tundra y su presencia durante el Pleistoceno superior de la Región Cantábrica está asociada a condiciones climáticas rigurosas (Altuna, 1992). Esto confirma el carácter estepario de *Bison priscus*, eliminando cualquier apetencia forestal propuesta por Flerow (1976) y descartada previamente por otros autores (Sala, 1987). La cronología de la mayor parte de los restos de bisonte de Kiputz IX (nivel F), que coincide con el Último Máximo Glaciar, es un dato coherente con el carácter estepario de esta especie.

CONCLUSIONES

El yacimiento de Kiputz IX ha proporcionado la muestra de bisonte estepario más importante de la Península Ibérica,

tanto por la cantidad de restos recuperados como por el estado de conservación de los mismos.

El análisis métrico de los metacarpos ha puesto de manifiesto la existencia de un claro dimorfismo sexual en la muestra y un equilibrio entre los individuos de ambos sexos. Además, ha permitido confirmar la validez del índice de robustez de la diáfisis del metacarpo como herramienta para la estimación del sexo en esta especie.

El estado de sustitución dentaria indica el predominio de individuos juveniles y subadultos y la escasa proporción de adultos. Parece razonable suponer que la edad ha constituido un factor significativo en la formación de la tafocenosis.

El estudio morfométrico del esqueleto postcranial de este yacimiento se ha comparado con los conjuntos de bisonte estepario más significativos del SO de Europa. La gran semejanza observada con las muestras de Jaurens (Guérin y Valli, 2000) y de Habarra (Prat *et al.*, 2003) permite atribuir este conjunto a la subespecie más tardía y de menor tamaño de bisonte estepario descrita en el Pleistoceno superior: *Bison priscus mediator*. Finalmente, su asociación con el mayor conjunto ibérico de reno es coherente con el carácter estepario de esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M. Sasieta y J.M. Arruabarrena, miembros de Munibe Taldea de Azkoitia, el descubrimiento del yacimiento de Kiputz IX y su colaboración en la excavación del mismo. Este estudio ha sido subvencionado por la Diputación de Gipuzkoa y los proyectos CGL2007-64428/BE del MEC, Unesco 09/01, EHU08/84 y EHU10/32 de la Universidad del País Vasco/ Euskal Herriko Unibertsitatea. Uno de los autores (J.C.) disfruta de una beca de formación de investigadores (BFI.09.21/AE) del Gobierno Vasco. También agradecemos al editor asociado y a los dos revisores sus aportaciones para la mejora de este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

Altuna, J. 1971. Los Grandes Bóvidos en los yacimientos guipuzcoanos. *Primera Semana de Antropología Vasca* (Bilbao) 489–496.

Altuna, J. 1992. El medio ambiente durante el Pleistoceno Superior en la región Cantábrica con referencia especial a sus faunas de mamíferos. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 43: 13–29.

Bojanus, L.H. 1827. De Uro nostrate ejusque scelecto Commentatio: Script et bovis primigenii scelecto auxit. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 11–13: 1–478.

Brugal, J.P. 1984–1985. Le *Bos primigenius* Boj., 1827 du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault). *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco* 28: 7–62.

Brugal, J.P. 1995. Le Bison (Bovidae, Artiodactyla) du Pléistocène moyen ancien de Durfort (Gard, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 2–4: 349–381.

Brugal, J.P. 1999. Étude des populations de grands Bovidés européens: intérêt pour la connaissance des comportements humains au Paléolithique. En: J.P. Brugal, F. David, J. Enloe y J. Jaubert (Eds.): *Le Bison, gibier et moyen de subsistence des hommes du Paléolithique au paléolindiens des grandes plaines*. APDCA éd., Antibes, p. 85–103.

TABLA 16 - Resúmenes estadísticos comparados del metatarso de *Bison priscus*/ comparative statistics of the metatarsus of *Bison priscus*.

Kiputz IX	n	mín.	máx.	Media	s
LM	12	268	318	296,54	15,61
Ap	23	51	79	65,76	6,73
AD	12	36,5	51	42,58	5,44
Ad	12	70	91	81,16	7,09
Ed	12	40,5	51,5	45,91	3,60
Jaurens (1)	n	mín.	máx.	Media	s
LM	20	252	292,5	274,87	11,57
Ap	24	52,5	69,5	61,56	4,89
AD	20	33	49	39,05	5,57
Ad	20	66,5	82	73,22	5,15
Ed	21	38	45,5	42,48	2,46
Habarra (2)	n	mín.	máx.	Media	s
LM	8	264	290	279,5	7,18
Ap	7	59	66	62,5	2,26
AD	9	34,5	45	38,06	2,90
Ad	7	68,5	83,5	75,14	5,24
Ed					
R.-la-Roche (3)	n	mín.	máx.	Media	s
LM	3	298	314	305,83	6,53
Ap	2	70	73	71,5	1,5
AD	3	46	48	47,33	0,94
Ad	3	78,5	82	80,5	1,47
Ed	3	45	48	46,33	1,24

⁽¹⁾Guérin y Valli (2000); ⁽²⁾Prat et al. (2003); ⁽³⁾Vercoutère y Guérin (2010)

- Brugal, J.P. y Fosse, P. 2005. Les grandes Bovidés (*Bison* cf. *schoetensacki*) du site Pléistocène moyen de la Vayssière (Aveyron, France). En: E. Crégut-Bonnoure (Ed.), *Les ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Association française pour l'Étude du Quaternaire, Paris, p. 75–80.
- Castaños, J., Castaños, P. y Murelaga, X. 2006. Estudio osteométrico preliminar de los restos de ciervo (*Cervus elaphus*) del yacimiento paleontológico del Pleistoceno superior de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa). *Geogaceta* 40: 163–166.
- Crégut, E. y Guérin, C. 1996. Ordre des Artiodactyles; Famille des Bovidae. En: C. Guérin y M. Patou-Mathis (Eds.). *Les grandes Mammifères Pliopléistocènes d'Europe*. Masson, Paris, p. 62–106.
- Dottrens, E. 1946. Les phalanges osseuses de *Bos taurus domesticus*. En: P. Revilliod y E. Dottrens (Eds.), *La faune néolithique de la couche profonde de Saint-Aubin*, *Revue Suisse de Zoologie* 53: 739–774.
- Drees, M. 2005. Sexual dimorphism in Pleistocene *Bison priscus* (Mammalia, Bovidae) with a discussion on the position of *Bison schoetensacki*. *Senckenbergiana lethaea* 85: 153–157.
- Driesch, A. von den. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin* 1: 1–137.
- Empel, W. y Roskosz, T. 1963. Das Skelett der Gliedmassen des Wisents, *Bison bonasus* Linnaeus 1758. *Acta Theriologica* 7: 259–300.
- Flerow, K.K. 1968. Die *Bison*-Reste aus den Travetinen von Weimar-Ehringsdorf. *Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts* 23: 171–199.
- Flerow, K.K. 1969. Die *Bison*-Reste aus den Kiesen von Sünnsborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen* 3–4: 489–520.
- Flerow, K.K. 1976. Die fossilen Bisonreste von Taubach und ihre Stellung in der Entwicklungsgeschichte der Gattung *Bison* in Europa. *Quartärpaläontologie* 2: 179–208.
- Flerow, K.K. 1979. Systematic and Evolution. En: V.E. Sokolov (Ed.), *European bison morphology, systematics, evolution, ecology*. USSR Academy of Sciences, Soviet Committee for the UNESCO program MAB, Moscú, 9–127.
- Flerow, K.K. 1984. Die *Bison*-Reste aus den Travetine von Weimar. *Quartärpaläontologie* 8: 355–360.
- Freudenberg, W. 1910. Wisent und Ur im. K. Naturalienkabinett zu Stuttgart. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 2: 132–133.
- Gee, H. 1993. The distinction between postcranial bones of *Bos primigenius* Bojanus, 1827 and *Bison priscus* Bojanus, 1827, from the British Pleistocene and the taxonomic status of *Bos* and *Bison*. *Journal of Quaternary Science* 8: 79–92.
- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 11: 1–98.
- Grandal, A., López, F. y Vidal, J.R. 1977. Condicionantes en la distribución de macromamíferos en Galicia (NW de la Península Ibérica) durante el Cuaternario superior. *Cuadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe* 22: 43–66.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *The London Medical Repository Monthly Journal and Review* 15: 296–310.
- Guérin, C. y Valli, A.M.F. 2000. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze: les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla). *Cahiers scientifiques du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 1: 7–39.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Tomus I. Laurentii Salvii, Estocolmo, 823 p.
- López, F., Vila, M., Grandal, A. 1999. Sobre los grandes bóvidos pleistocenos (Bovidae, Mammalia) en el NO de la Península Ibérica. *Cuadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe* 24: 57–71.
- Lydekker, R. 1878. Indian Tertiary and Post-Tertiary vertebrate. 3. Crania of Ruminants. *Paleontological Indica* 10: 88–181.
- Mourer-Chauviré, C. 1972. Étude de nouveaux restes de vertébrés provenant de la carrière Fournier à Châtillon-Saint-Jean (Drôme) III – Artiodactyles, chevaux et oiseaux. *Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire* 4: 271–305.
- Olsen, S.J. 1960. Post-cranial skeletal characters of *Bison* and *Bos*. *Papiers Peabody Museum American Archaeology* 35: 3–15.
- Owen, R. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct Anthracotherioid quadrupeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop. bovinus*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the NW coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop Cuvier's idea of the Classification of Pachyderms by the number of their toes. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 4: 103–141.
- Prat, F., Delpech, F., Cancel, N., Guadelli, J.L. y Slott-Moller, R. 2003. Le bison des steppes, *Bison priscus* Bojanus, 1827, de la Grotte d'Habarra à Arudy (Pyrénées-Atlantiques). *Paleo, cahier spécial* 15: 1–102.
- Sala, B. 1987. *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene, Italy) and revision of the European species of *Bison*. *Palaeontographia Italica* 74: 113–170.
- Schertz, E. 1936a. Zur Unterscheidung von *Bison priscus* Boj. und *Bos primigenius* Boj. an Metapodien und Astragalus nebst Bemerkungen über einige diluviale Fundstellen. *Senckenbergiana* 18: 37–71.
- Schertz, E. 1936b. Der Geschlechts-Unterschied an Metapodien von *Bison*. *Senckenbergiana* 18: 357–381.
- Simpson, G.G. 1941. Large Pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates* 1136: 1–27.
- Smith, C.H. 1827. The seventh order of the Mammalia. The Ruminantia. En: E. Griffith, C.H. Smith y E. Pidgeon (Eds.), *The animal kingdom arranged in conformity with its organization, by the Baron Cuvier, member of the Institute of France, &c. &c. &c. with additional descriptions of all the species hitherto named, and of many not before noticed*. G.B. Whitaker, Londres, 4: 1–498.
- Stampfli, H.R. 1963. Die Trennung von Wisent und Ur. En: J. Boessneck, J.P. Jéquier y H.R. Stampfli (Eds.). *Seeberg Burgäschisee-süd 3: Die Tierreste*. *Acta Bernensia* 2: 117–159.
- Teilhard de Chardin, P. y Piveteau, J. 1930. Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie* 19: 1–134.
- Vercoutère, C. y Guérin, C. 2010. Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie* 9: 655–696.
- Vereschagin, N.K. 1959. *Mammals of Caucasus (history of faunal development)* [en Ruso]. Izdatelstvo Akademii SSSR, Moscú y Leningrado: 704 p.
- Wegrzyn, M. y Serwatka, S. 1984. Teeth eruption in the European bison. *Acta Theriologica* 29: 111–121.

doi: 10.5710/AMGH.v49i2(529)

Recibido: 6 de septiembre de 2011**Aceptado:** 18 de enero de 2012