

2.3. La fauna del Plio-Pleistoceno

INTRODUCCIÓN

En los capítulos sobre fauna se ha puesto el énfasis en los grandes mamíferos porque suelen ser los animales más estudiados y mejor conocidos, los que evolucionan más rápidamente y los que contienen más información estratigráfica y ecológica. Los grandes mamíferos eran generalmente los animales más importantes en la vida de los humanos del Pleistoceno; eran potenciales presas o peligros. Los mamíferos más grandes, los megaherbívoros, tienen un interés particular porque ejercen gran influencia sobre la vegetación y por tanto sobre el ambiente.

En los capítulos sobre la fauna de los diferentes continentes se tratarán las faunas contemporáneas al género *Homo*. En África, la limitación temporal es más difícil, porque se pueden utilizar varios criterios: las apariciones del género *Homo* (un poco después de 2,5 Ma, o Mega annum = millones de años), de industria lítica (un poco antes de 2,5 Ma), del género *Australopithecus*, antepasado de *Homo* (alrededor de 4 Ma), o de la forma más antigua próxima a nuestro linaje (> 6 Ma). Para que este capítulo no sea demasiado extenso, se ha elegido el límite de 4 Ma.

La historia geológica y geográfica de África sigue teniendo una influencia importante en la fauna. Durante gran parte del Terciario, África ha estado aislada de Eurasia por el Tethys, el océano precursor al Mediterráneo, que se abría al océano Índico (Rögl, 1998). Durante este aislamiento evolucionaron varios grupos de mamíferos, como, por ejemplo, los Proboscidea (Maglio & Cooke, 1978). También la placa africana se acercó a las de Eurasia y poco a poco se cerró la parte oriental del

Tethys. Hace unos 20 Ma, la parte oriental de Tethys era tan poco profunda, que una fluctuación del nivel marino global convirtió el Medio Oriente en un «puente terrestre» entre África, Eurasia y el subcontinente indio. Siguieron más fluctuaciones a nivel marino global provocados por los glaciales en la Antártica. Grandes volúmenes de hielo acumulados sobre continentes causaron un descenso del nivel de los océanos (Haq *et al.*, 1987; Miller *et al.*, 1996). Los primeros contactos entre África y Eurasia eran intermitentes, después el contacto fue permanente. Sobre todo los primeros contactos causaron grandes intercambios faunísticos (Made, 1999b).

Inicialmente la placa Arábica formaba parte de África (Rögl, 1998). Las placas continentales viejas tienen la tendencia a dividirse («*rifting*»), levantándose una parte del continente. Partiendo de esta elevación surgen zonas de fracturas cuyos fragmentos se mueven hacia fuera. Como consecuencia, las zonas de fractura se colapsan, produciendo amplios valles. El mar Rojo es una fractura de este tipo. Otra zona de fracturas, aunque menos avanzada, es la de los grandes lagos en el este de África. El colapso de los «*rifts*» da lugar a secuencias sedimentarias de gran potencia. Son ambientes muy favorables para la fosilización, lo que unido a la potencia de los sedimentos puede proporcionar un registro fósil muy largo y muy completo. Las fracturas provocan vulcanismo, que da lugar a muchas tobas intercaladas en las secuencias sedimentarias. Las tobas en el rift del este de África sirven para la correlación litoestratigráfica y la datación radiométrica. Una toba representa en toda su extensión una sola erupción, es decir un instante geológico, y por su datación en un punto concreto se conoce la edad de la toba y la edad máxima de los sedimentos encima de la toba, con todo su registro fósil y arqueológico y también se conoce la edad mínima de los sedimentos inferiores, con todo su contenido.

África tiene varias zonas climáticas, relacionadas con la circulación atmosférica. Estas zonas tienen una larga historia, aunque ha habido fluctuaciones y cambios en la temperatura y humedad. Una zona más o menos árida con un paisaje abierto se extiende del Sahara al este de África y al desierto del Kalahari. Dentro de este arco está la selva tropical, y en el extremo sur de África se desarrolla una zona donde hay más humedad. Esta distribución de ambientes se reconoce en la distribución de la fauna.

A continuación, se trata la fauna africana por taxones, luego las secuencias del este, del sur y del norte de África, y los eventos faunísticos mayores de los últimos 4 Ma. La selva tropical no es muy favorable a la preservación de huesos como fósiles, ni favorable para su localización. No se conocen muchos fósiles de los animales típicos de estos ambientes.

LA FAUNA

Este y otros capítulos sobre fauna se basan en gran parte en la literatura paleontológica y zoológica general y especializada. Las características anatómicas y de la dentición de cada grupo, su historia evolutiva y biogeográfica son tema de muchos manuales (Carroll, 1988; Meléndez, 1990; 1995; Romer, 1966; Simpson, 1955; Thenius, 1979). Para la fauna africana fósil sigue siendo una referencia importante Maglio & Cooke (1978), y a un nivel más accesible Turner & Antón (2004), pero hay una serie de monografías tratando a las faunas de ciertas zonas o yacimientos (Coppens *et al.*, 1976; Harris, 1983; 1991; Leakey & Harris, 2001) y listas faunísticas de los princi-

pales yacimientos (por ejemplo, Harris, 1991; Turner *et al.*, 1999). La fauna reciente esta tratada por Kingdon (1984-1989), Haltenorth *et al.* (1979), Walker (1985), etc., y por la literatura general sobre mamíferos (Duff & Lawson, 2004; McKenna & Bell, 1997; Nowak, 1991; Wilson & Reeder, 1993). Las figuras 2.3, 2.4, 2.5 y 2.6 indican la distribución estratigráfica de los taxones.

Primates. Existen muchas publicaciones sobre la evolución y clasificación de los primates (Groves, 2001; McKenna & Bell, 1997; Szalay & Delson, 1979) y muchas opiniones diferentes. Éstas son razones suficientes para no profundizar mucho aquí. Los primates inferiores como *Galago* tienen generalmente un registro fósil muy incompleto. Los Cercopithecidae o «monos» son de origen africano, aunque algunos se han dispersado por Euroasia. Los Cercopithecidae africanos han sido estudiados por Delson (Delson, 1984). Esta familia se divide en las subfamilias Colobinae, con las tribus Colobini y Presbytini, y Cercopihecinae, con las tribus Papionini y Cercopithecini. Los Colobinae incluyen a *Colobus*, *Rhinocolobus*, *Paracolobus* y *Cercopithecoides*. Algunos Colobinae se han dispersado ya en el Mioceno final y Plioceno en Euroasia y los Presbytini son exclusivamente asiáticos. Los Papionini incluyen, entre otros, a *Macaca*, *Theropithecus*, *Parapapio*, *Cercocebus* (mangabey), *Gorgopithecus*, y una gran variedad de especies del género *Papio*. El género *Macaca* aparece en la actualidad en Asia, tiene un registro fósil en Europa desde el Mioceno terminal, y vive en el norte de África, pero su registro fósil en este continente es muy incompleto. El género *Theropithecus* ha recibido mucha atención (por ejemplo, Eck *et al.*, 1987). Son monos grandes, aparentemente adaptados a ambientes áridos. Aunque la única especie actual, *Theropithecus gelada* (gelada), está restringida a una zona pequeña en Etiopía, el registro fósil demuestra una distribución muy amplia en el sur, este y norte de África. Algunos restos en Mirzapur (India), Ubeidiya (Israel), Pirro Nord (Italia) y Cueva Victoria (España) indican una dispersión fuera de África a partir de 1,4 Ma (Delson & Hoffstetter, 1993; Gibert *et al.*, 1995). Existe la posibilidad de que alguna de estas poblaciones haya persistido mucho tiempo en aislamiento. Los Cercopithecini, con el género *Cercopithecus*, están restringidos a África. La evolución de los Hominidae será tratada en otro capítulo. Para comparación con el resto de la macrofauna, los homínidos están incluidos en las figuras que muestran la distribución temporal de la fauna.

Los **Carnivora** son, como su propio nombre indica, animales adaptados a comer carne. Esto no quiere decir que no coman otro tipo de alimentos. Algunos son piscívoros, otros son omnívoros (como los osos) y otros son herbívoros (como el panda). Los carnívoros tienen carníceras, que son dientes que sirven para cortar la carne: el último premolar superior (P^4) y el primer molar inferior (M_1) funcionan como unas tijeras. Por ello estos dientes tienen una morfología particular. El P^4 tiene el paracono y el metacono grande y alto, formando un filo cortante vertical en su lado lingual. El M_1 tiene el paracónido y protocónido alto y forma otro filo cortante que ocluye con el P^4 . Los «hipercarnívoros» (por ejemplo, los Felidae) están más adaptados a comer carne. Las carníceras poseen filos cortantes más altos y agudos, y unas cúspides más reducidas. También los molares en general se reducen. Los omnívoros han aumentado el tamaño y número de cúspides del talónido del M_1 y han aumentado el tamaño de los molares superiores (por ejemplo, los Ursidae).

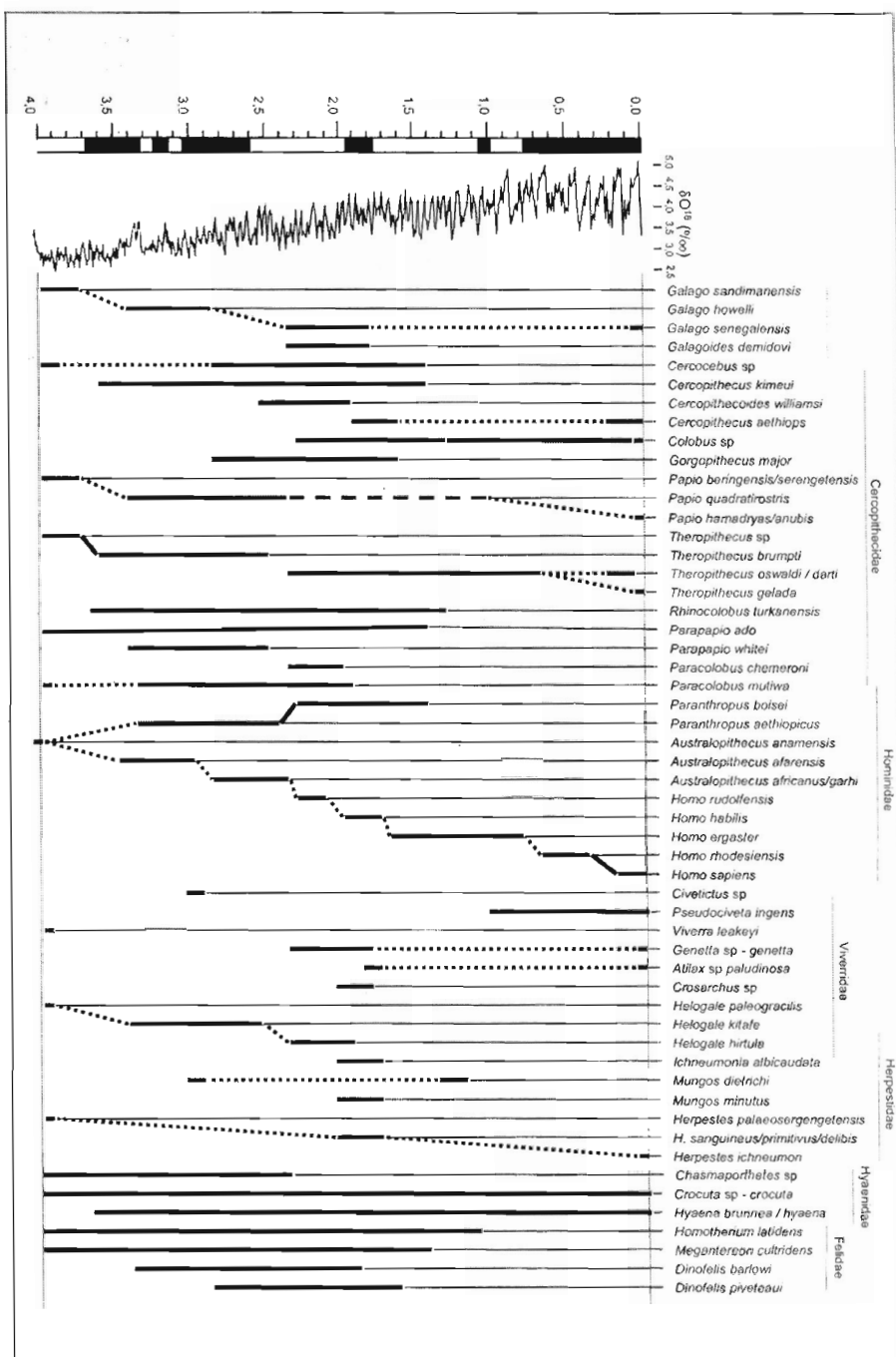


FIG. 2.3. La distribución temporal de los mamíferos grandes de África del este, basado en la literatura, principalmente: Turner et al. (1999), Maglio & Cooke (1978), Vrba (1996), Leakey & Harris (2003), Harrison (1998), Kalb et al. (1982), Asfaw et al. (1992). Líneas gruesas continuas indican presencia, líneas punteadas conectan distribuciones discontinuas o especies de un linaje o género. Curva de isótopos de oxígeno en este y en las siguientes figuras según Shackleton (1995).

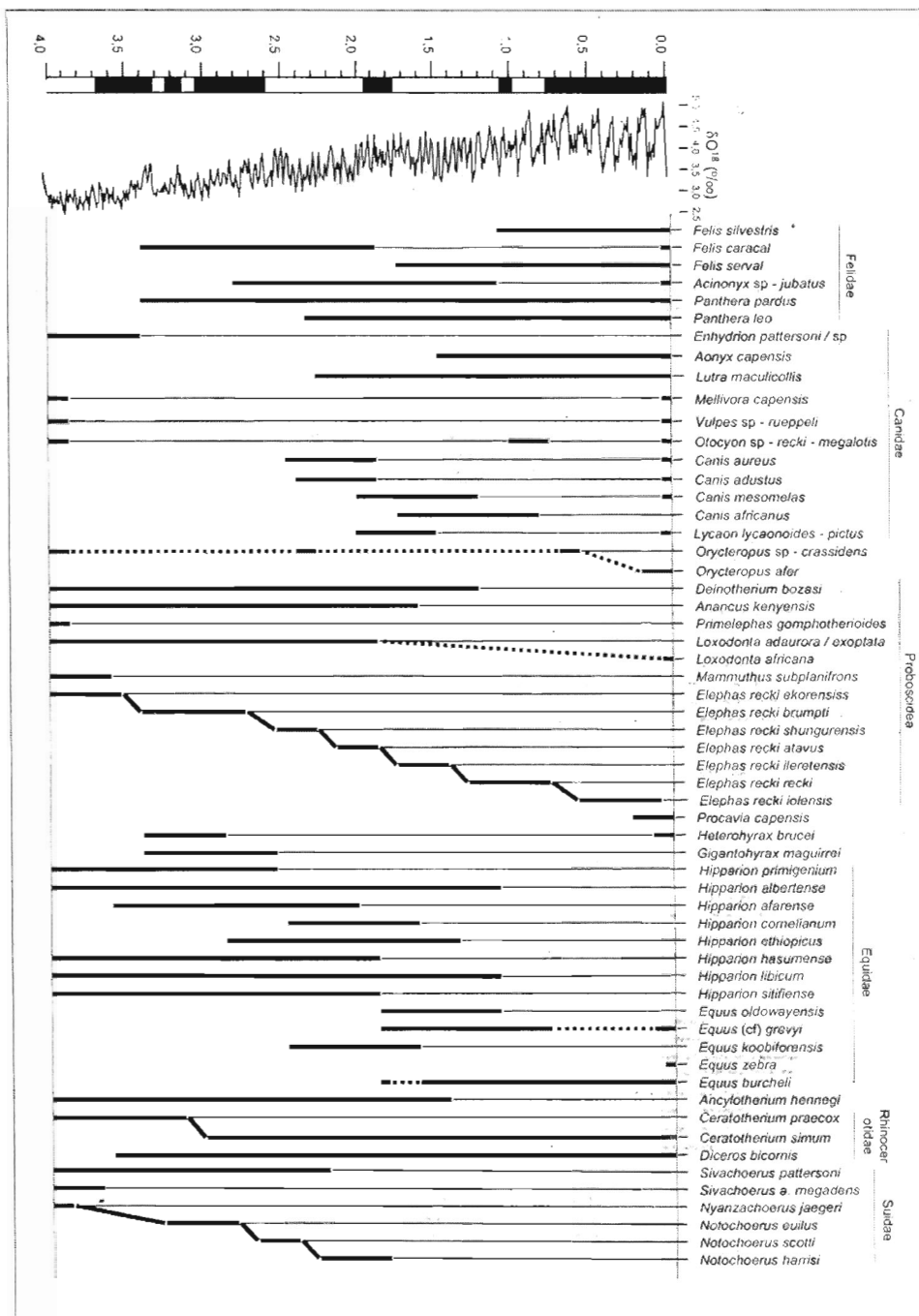


FIG. 2.3. La distribución temporal de los mamíferos grandes de África del este (continuación).

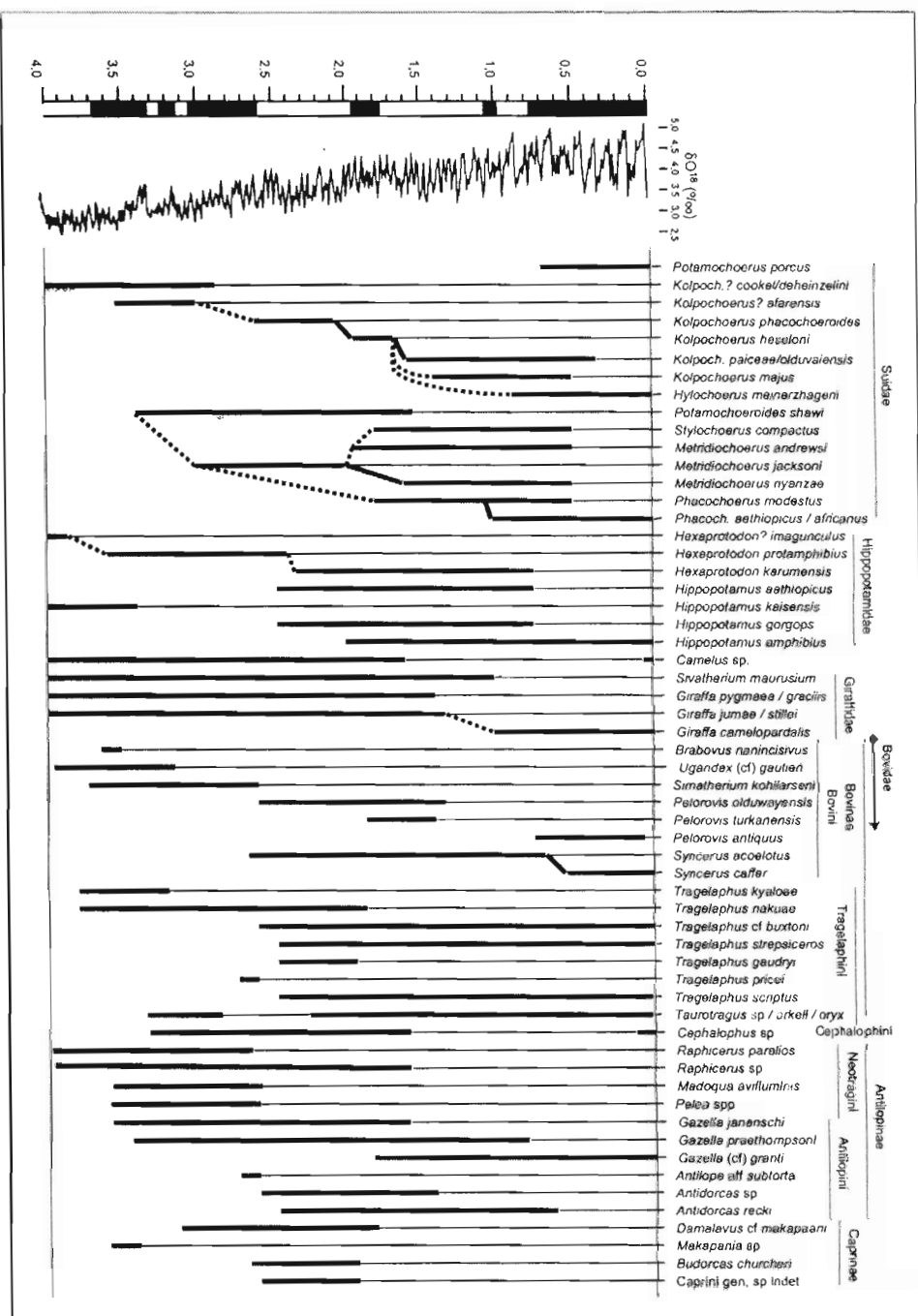


FIG. 2.3. La distribución temporal de los mamíferos grandes de África del este (continuación)

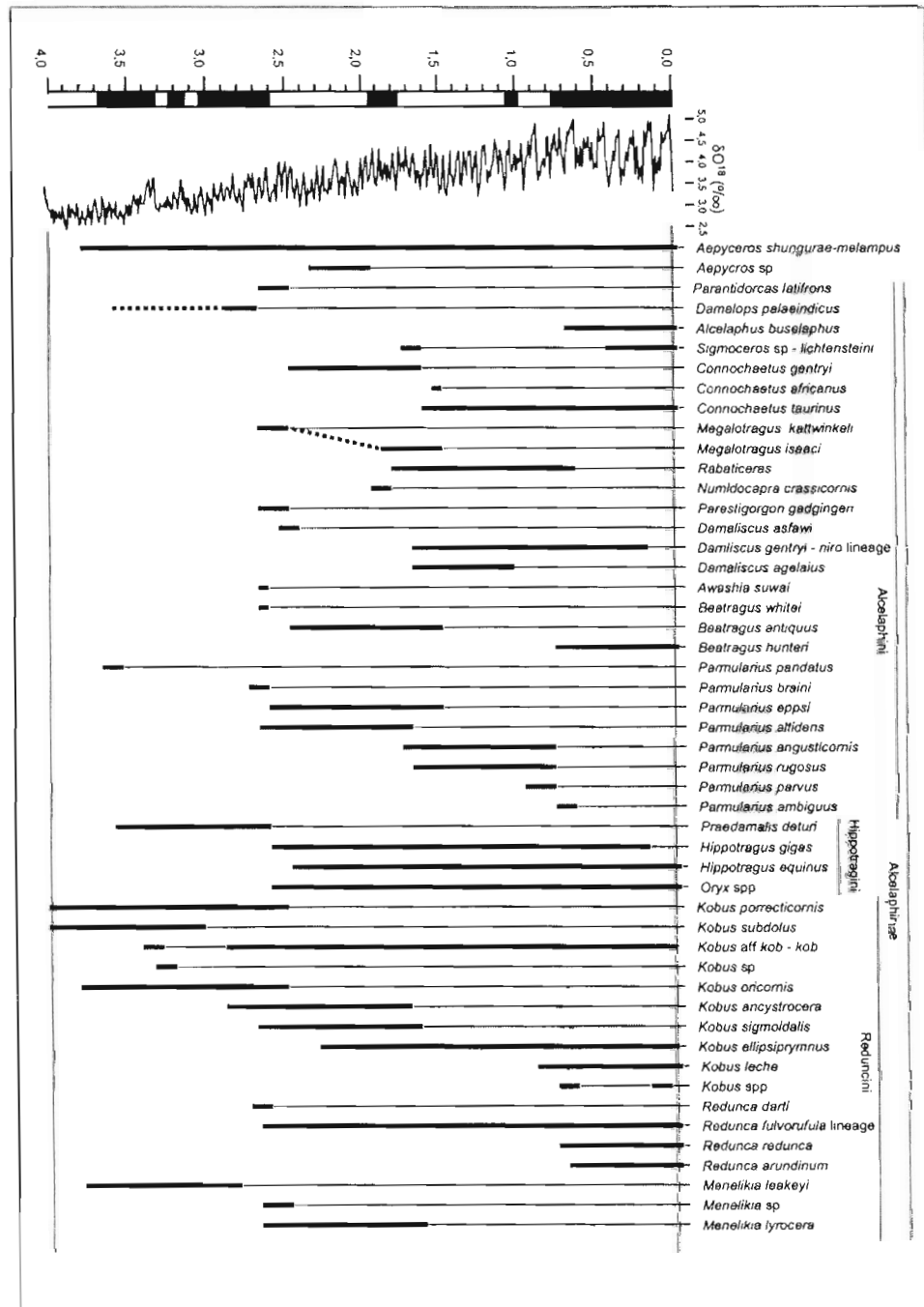


FIG. 2.3. La distribución temporal de los mamíferos grandes de África del este (continuación).

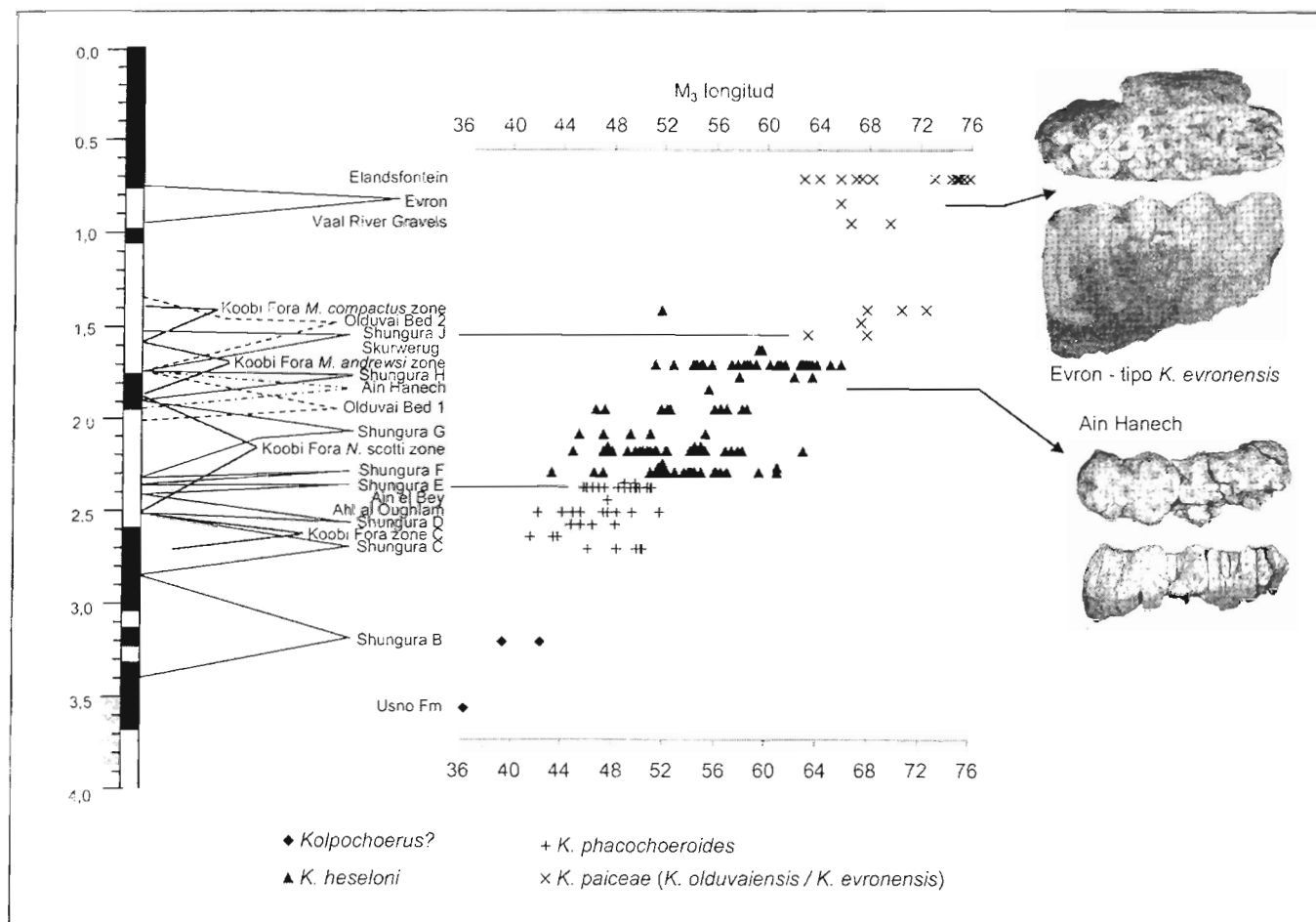


FIG. 2.4. El aumento de la longitud y complejidad del M_3 en el género *Kolpochoerus*. Existen dudas sobre la posición estratigráfica de un ejemplar (el *K. heseloni* de la zona de *M. compactus*) (modificado de Sahnouni et al. 2004).

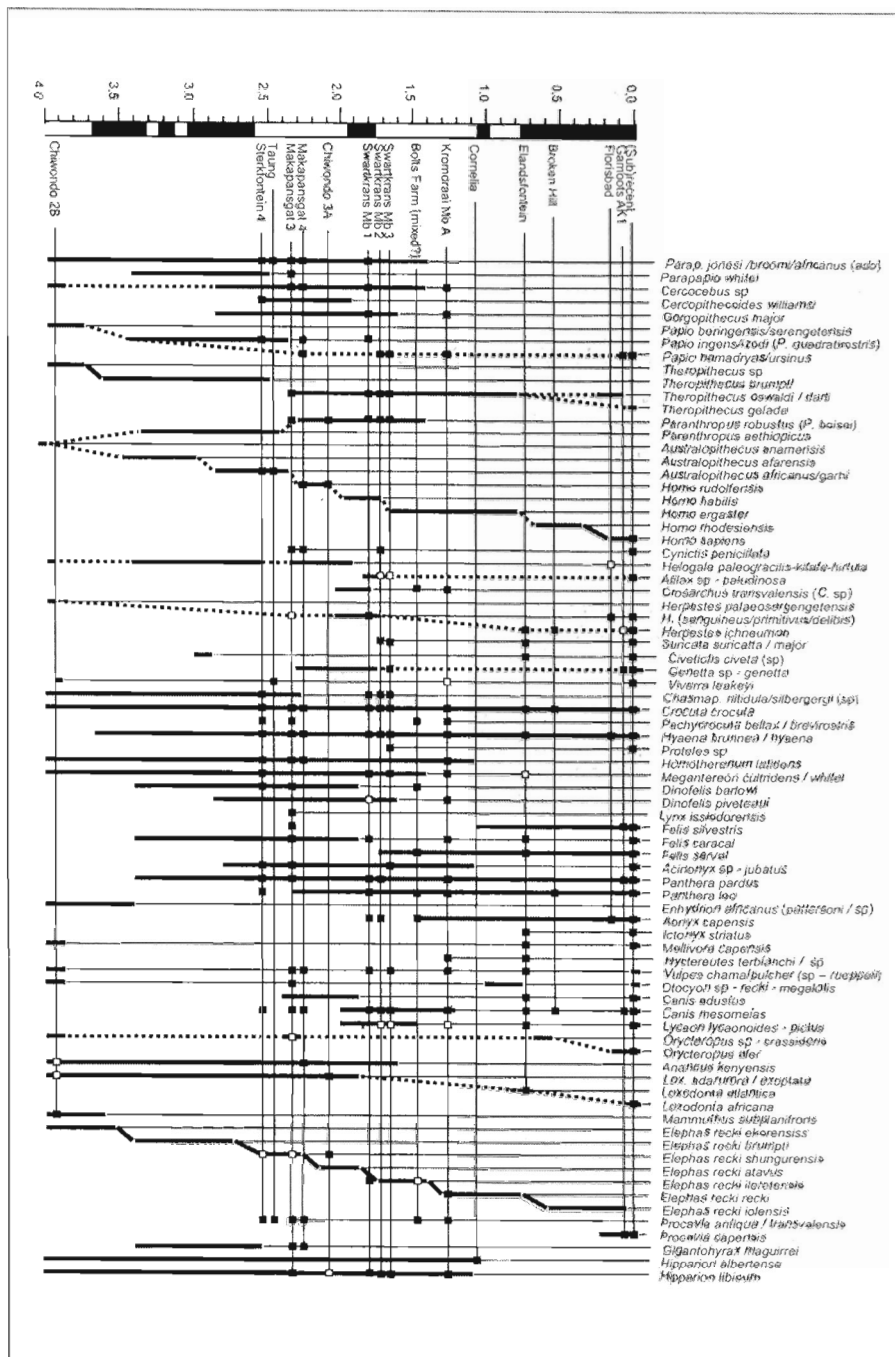


FIG. 2.5. La distribución temporal de los mamíferos grandes del sur de África hasta Malawi comparado con el este de África. Si la comparación no es la misma especie, pero con una especie parecida, esta especie está indicada entre paréntesis. Basado en la literatura, principalmente Turner et al. (1999). De Ruiters (2001), Hendey & Singer (1987), Maglio & Cooke (1978), Viba (1996). Cuadrados indican presencia en los yacimientos, cuadrados blancos indican «cf», «aff», «?» o «sp». Los miembros de la formación Chiwondo tienen más duración de lo que sugiere la figura.

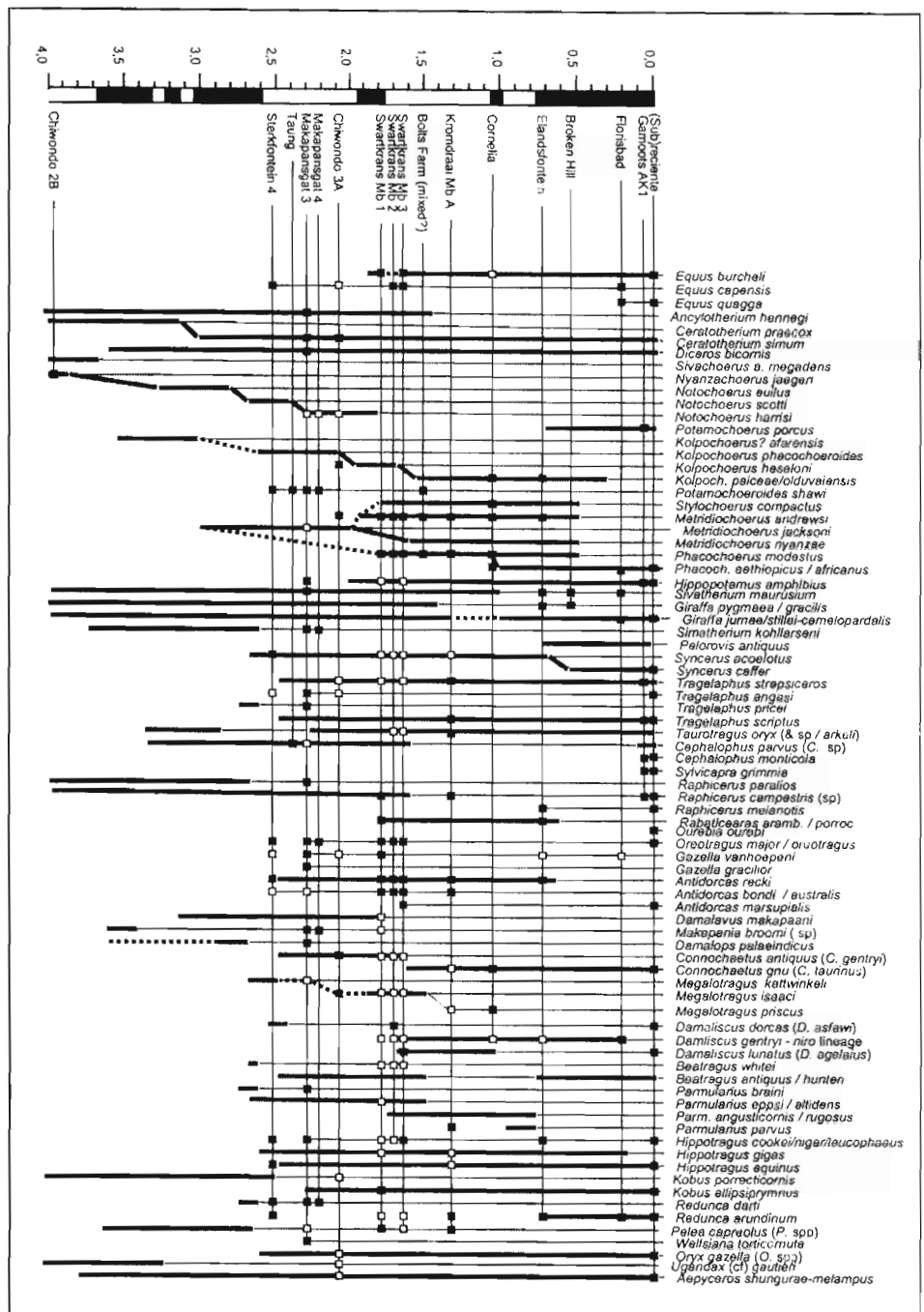


Fig. 2.5. La distribución temporal de los mamíferos grandes del sur de África hasta Malawi comparado con el este de África (continuación).

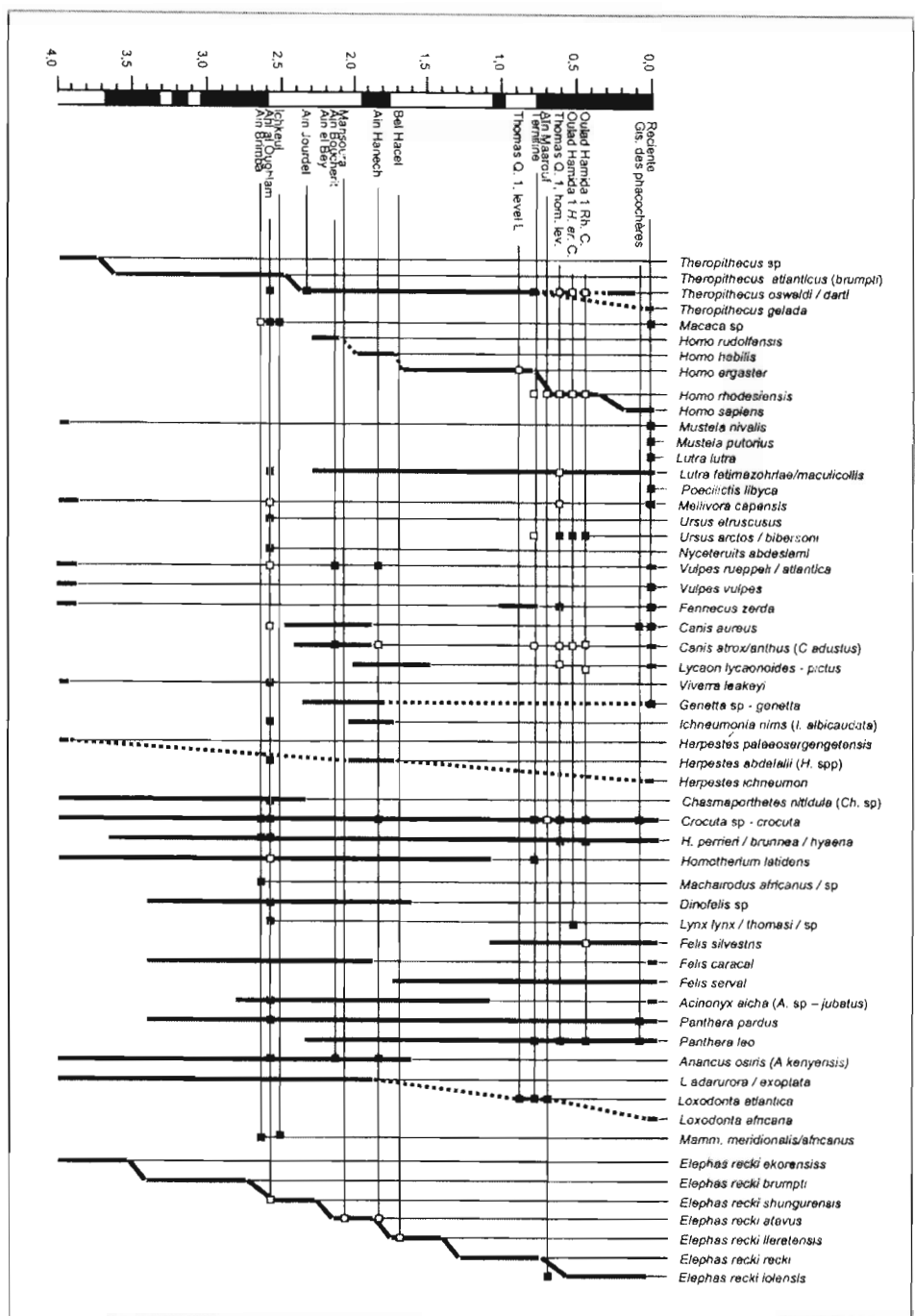


FIG. 2.6. La distribución temporal de los mamíferos grandes del norte de África comparado con el este de África (con las mismas convenciones que en la figura 2.5), basado en la literatura, principalmente: Geraads et al. (1998), Arambourg (1979), Vrba (1996), Geraads (1981, 2002), Hadjuois (1985), Kowalski & Rzebek-Kowalska (1991).

Los Mustelidae son unos carnívoros generalmente pequeños. Su origen está en el hemisferio norte. *Mellivora*, el ratel, es el último representante de un grupo de mustélidos que ha tenido una amplia distribución. Desde el Plioceno está en África y Asia. La especie actual, *Mellivora capensis*, ya se documenta en el este de África en niveles de hace 4 Ma. Los Mustelinae están presentes pero muy mal representados. Una forma endémica es la zorrilla, *Ictonyx*. Los Lutrinae están adaptados a una vida acuática, su registro en África es largo pero fragmentario.

Los Canidae son de origen americano. Una primera dispersión hacia el Viejo Mundo ocurrió al final del Mioceno e incluía a *Nyctereutes* (perro mapache) como una forma conocida del norte y del sur de África. *Otocyon* (el zorro orejudo) es otro cánido primitivo, cuya llegada a África puede estar relacionada con esta primera dispersión. Aunque el registro fósil es antiguo, no es muy abundante; hay una especie actual. La entrada de *Vulpes* puede datar de la misma época. Se conocen varias especies actuales en el norte y sur de África. La entrada de *Vulpes vulpes*, el zorro común, en el norte de África data probablemente del Pleistoceno final. *Fennecus zerda*, el fenec, es otro zorro que parece tener un registro fósil largo, pero no es muy abundante. Posiblemente los linajes de *Fennecus* y *Vulpes* se separaron en África. El género *Canis* representó otra dispersión desde América a partir de los 2.7-2.5 Ma. Curiosamente, *Canis* llegó más tardíamente a Europa, sobre los 2.1-2.0 Ma. Varias especies fósiles y actuales han sido descritas en África. Las especies actuales documentadas son: *Canis adustus*, *C. mesomelas* y *C. aureus* (chacal común). La última especie es conocida en el norte de África, en el sureste de Europa y sur de Asia. El *Lycaon* es una forma que ha evolucionado de *Canis*, con adaptaciones más carnívoras, como reducción del número de cúspides de la carnífera inferior y de la anchura de los molares superiores. Las especies más primitivas son conocidas también en Eurasia, pero en la actualidad *L. pictus* (lobo pintado) está restringido a África (Martínez-Navarro & Rook, 2003; Tedford *et al.*, 1995).

Los Ursidae son comunes en Eurasia, pero poco frecuentes en África. Al final del Mioceno el úrsido primitivo *Agriotherium* llegó hasta el extremo sur de África. *Ursus* cf. *etruscus* de hace unos 2,5 Ma del norte de África representa posiblemente una dispersión desde Europa por el Medio Oriente. *Ursus arctos*, el oso pardo, ha entrado en el norte de África al final del Pleistoceno.

Los Viverridae y Herpestidae son carnívoros primitivos relacionados con los hiénidos y félidos. Generalmente son pequeños. Hay una gran variedad de formas, pero su registro fósil es muy fragmentario. La gineta, la suricata y el meloncillo pertenecen a estos grupos.

Los Hyaenidae son carnívoros relacionados con los félidos. Están considerados como carroñeros, pero en realidad, como muchos carnívoros, son cazadores que carroñean si es oportuno. Con sus potentes carníferas, premolares y músculos, los Hyaenidae se han adaptado progresivamente para romper huesos y descuartizar un cadáver. Esta adaptación puede servir para que un carroñero saque provecho de un cadáver que para otros ya no resulta interesante, pero también tiene otra utilidad. En un ambiente abierto, una matanza llama la atención a gran distancia. Por ello, no es extraño que un carnívoro o grupo de carnívoros pueda quitar un cadáver a otro. Las disputas

entre leones y hienas son comunes. Si las hienas no son muy numerosas, los leones suelen ganar. En el Pleistoceno la diversidad en grandes carnívoros era mayor y la competencia por un cadáver posiblemente también. Poder descuartizar un cadáver antes de que lleguen otros carnívoros es una ventaja. Cada individuo se lleva un trozo, se dispersan y no queda nada.

Chasmaporthetes es un hiénido relativamente primitivo, se considera que es más cazador que las siguientes formas. *Hyaena brunnea* y *Hyaena hyaena* (hiena rayada) son formas actuales con un amplio registro fósil, cercanas a *Hyaena perrieri*, conocido del Plioceno final europeo. Viven en solitario o en grupos pequeños en ambientes abiertos o áridos. *Pachycrocuta* es la hiena más grande que se conoce, conocida en el sur de África y en Euroasia. Este animal ha perdido el metacónido en la carnícer inferior. *Crocota crocuta* o la hiena manchada es otra forma actual que posee un gran registro fósil. Tiene una carnícer inferior alargada y estrecha sin metacónido. También posee un primer y único molar superior bastante reducido. Suele vivir en grupos y prefiere ambientes algo más húmedos y cerrados que las otras hienas. Caza más y presas más grandes. *Proteles* (el lobo de tierra) es un hiénido atípico, que es mirmecófago con una dentición muy reducida con un registro fósil mal conocido (Turner, 1990; Turner & Antón, 1997; Werdelin & Solounias, 1991).

Los Felidae son carnívoros con garras retráctiles, con una fuerte reducción del número de los premolares y molares y con una carnícer inferior que no tiene talónido. Tradicionalmente, se reconoce dos subfamilias: los Machairodontinae y los Felinae. Los Machairodontinae, o tigres de dientes de sable, tienen unos caninos muy grandes, aplanados y con crestas cortantes anteriores y posteriores. Estos caninos podían haber servido para cortar las arterias en el cuello de las presas. *Homotherium* es muy grande, con patas largas, adaptadas a correr. *Dinofelis* es algo más pequeño y es intermedio entre un leopardo y león. Tiene patas con las mismas proporciones que *Megantereon*, que es del tamaño de un leopardo. Las proporciones de las patas de estas formas sugieren que no cazaban corriendo sino en emboscada. Algunos reconocen una sola especie, *M. cultridens*, mientras que otros reconocen una segunda especie, *M. whitei*, con premolares más reducidos, que evolucionó de la primera especie en África, y que se dispersó por Europa durante el Pleistoceno inicial. Como los premolares son más reducidos, se planteó la hipótesis de que esta especie fuese todavía más carnívora y menos capaz de romper los huesos. El hombre primitivo sería carroñero, especializado en comer la médula de los huesos de los cadáveres dejados por los *Megantereon*. La dispersión de *M. cultridens* de África a Europa habría hecho posible la dispersión de *Homo* a Europa. Este modelo tiene varios problemas, no todo el mundo reconoce la segunda especie, y, más importante, no parece que la incapacidad de *M. cultridens* para romper huesos fuera espectacularmente diferente con una ligera reducción de un premolar, mientras que la dentición ya sería de tipo hipercarnívoro. Con lo cual, no aumentaría de forma importante el número de cadáveres accesibles a *Homo* con la llegada de esta especie en Europa (Turner, 1990; Turner & Antón, 1997).

Los Felinae suelen matar estrangulando a la presa y por esto la función de los caninos es diferente y su forma es cónica. Las especies del género *Felis* suelen ser relativamente pequeñas. *Felis silvestris* (gato montés) es el ancestro del gato doméstico.

tico. *Felis caracal* (caracal) y *Felis serval* (serval) son algo más grandes, del tamaño de un lince. Un lince, *Lynx issiodorensis*, ha sido citado en el sur de África, quizás se trata de una de estas formas. El guepardo *Acinonyx* es el felido más adaptado a la carrera considerándose el mamífero más rápido. Este género, o formas parecidas, aparecían más o menos en el mismo momento en todo el Viejo Mundo y en el norte de América. Todas las especies del género *Panthera* son grandes. Las formas africanas son el guepardo, *Panthera pardus*, y el león, *Panthera leo*. El guepardo vive y caza en solitario y se encuentra en ambientes más cerrados que los leones. Los leones viven y cazan en grupos y prefieren ambientes más abiertos.

Los **Tubulidentata** o cerdos hormigueros son un grupo de origen africano antiguo. No se conoce registro fósil anterior al Mioceno. Son mirmecófagos con morro alargado y mandíbulas muy finas. Disponen de adaptaciones para excavar nidos de termitas o agujeros para protegerse de un depredador. A pesar de ser mirmecófagos, mantienen dientes sin esmalte pero una estructura tubular (de ahí el nombre del orden). Probablemente han mantenido los dientes porque comen también fruta (Patterson, 1975). Las formas del Mioceno tienen dientes relativamente más grandes y tienen la mandíbula menos alargada. La especie actual, *Orycteropus afer*, es más pequeña que *O. crassidens* (Van der Made, 2003).

Los **Hyracidae** (damanes; *Procavia*, *Dentohyrax*) son de origen africano y se conocen ya desde el Eoceno. Igual que los Tubulidentata, se han dispersado a Euroasia durante el Neógeno, donde no han tenido gran éxito. Las formas actuales son pequeñas, pero las formas fósiles fueron mucho más grandes.

Los **Proboscidea** del Plio-Pleistoceno poseen una dentición muy reducida. Pueden tener una defensa superior o inferior, las dos en cada lado, que se corresponderían con los segundos incisivos. Además tienen tres premolares (o dientes de leche) y tres molares en cada mandíbula o maxilar. Siempre son animales grandes. Pueden arrancar árboles no muy grandes y así abrir el paisaje. Los Deinotheriidae con el único género *Deinotherium* se caracterizan por tener defensas inferiores curvadas hacia abajo, por no tener defensas superiores y por tener molares con cada uno dos o tres lófos (crestas transversales). La lofodondia sugiere que eran folívoros. Cuando cambió la concentración de CO₂ en la atmósfera, provocó un aumento de la vegetación con la vía C₄ de fotosíntesis, apareciendo paisajes más abiertos con gramíneas. La mayoría de los herbívoros se adaptaron cambiando su dieta a excepción del *Deinotherium* que siguió manteniéndola (Cerling *et al.*, 1997). *Deinotherium* es de origen africano, pero se ha dispersado durante el Mioceno en Europa y el subcontinente indio. Por cambios ambientales este género ha sobrevivido solamente en el Plioceno de África y su extinción, próxima a la transición del Plio-Pleistoceno, está relacionada con los cambios ambientales de estas cronologías.

Los Gomphotheriidae tienen defensas superiores y pueden tener defensas inferiores. Sus molares son bunodontos o zygodontos (parecido a lofodontos) y pueden tener en cada mandíbula y maxila seis dientes molariformes funcionando, como es normal en muchos mamíferos, o tener una tendencia a perder los dientes molariformes anteriores por desgaste completo, como es el caso en *Anancus*.

Los Elephantidae no tienen defensas inferiores y los seis dientes molariformes de cada mandíbula y maxilar no funcionan todos a la vez como en la mayoría de animales, sino que salen uno después de otro hasta desgastarse completamente (y cuando el último se ha desgastado, el individuo muere). Estos dientes consisten en lamelas. Cada lamela resulta de la fusión de dos cúspides. La morfología en el punto de fusión es diferente en *Loxodonta* (donde en el punto de fusión de la lamela es más gruesa y parece una forma como un rombo) y en *Elephas* y *Mammuthus* (donde la lamela puede ser algo más fina en el punto de fusión). En la evolución de los Elephantidae existe una tendencia a aumentar la altura de la corona y el número de lamelas por diente. Además, estas lamelas tienden a situarse más juntas, a ser más finas y a poseer un esmalte más delgado. Entre ellas se deposita cemento. Estos dientes son una adaptación a una dieta abrasiva. El *Primelephas* es un elefante primitivo. *Mammuthus* se ha dispersado fuera de África y en él reside el origen de los mamuts. Se ha reconocido un largo linaje anagenético en *Elephas* en base al aumento de la frecuencia lamelar (número de lamelas por 10 cm). Este linaje ha sido utilizado en la bioestratigrafía, pero ha sido criticado: la variabilidad por nivel es alta, lo que podía indicar más que una especie por nivel. *Elephas* se ha dispersado inicialmente por el sur de Asia, y más tarde otra vez por Europa y Asia («*Palaeoloxodon antiquus*») (Beden, 1987; Kalb *et al.*, 1996a; Kalb *et al.*, 1996b; Todd, 2001).

Los **Perissodactyla** son ungulados con el eje de simetría en el tercer dedo, mientras que los **Artiodactyla** son ungulados con el eje de simetría pasando entre el tercer y cuarto dedo. En general, la mano y el pie de los mamíferos tienen cinco dedos, numerados de I a V. En la evolución, la reducción de los dedos laterales (y de los correspondientes metápodos) es común. Los dedos laterales se hacen más pequeños, empiezan a desaparecer huesos individuales hasta finalmente desaparecer por completo. En los Perissodactyla se reducen los dedos I y V, y en casos extremos, más tarde II y IV, y queda solamente el III. En los Artiodactyla se reduce primero el V, los II y IV suelen presentarse reducidos en grados distintos de tamaño e incluso en algunos grupos se produce la fusión entre los metapodos III y IV. La reducción de dedos laterales es generalmente una adaptación a correr sobre un suelo duro (como las zapatillas ligeras para los deportistas), y generalmente está unido al aumento de la longitud de los metápodos. Las especies que no reducen los dedos laterales suelen tener un gran peso corporal o vivir sobre un suelo blando.

Los Equidae son originarios de América del Norte y se han dispersado varias veces por el Viejo Mundo, concretamente los géneros *Anchitherium*, *Hipparion* y *Equus* hace respectivamente unos 20, 11 y 2,5-2,7 Ma. *Hipparion* ya tiene los metápodos laterales muy reducidos y es hípsodonto (tiene molares y premolares con coronas altas). La hípsodoncia suele ser una adaptación a comer materiales muy abrasivos, y suele ocurrir en pastadores que comen gramíneas, mientras que los ramoneadores suelen ser braquiodontos (con dientes con coronas bajas). Durante mucho tiempo era común reconocer un solo género *Hipparion*, mientras que ahora hay cada vez más autores que aplican varios nombres genéricos como *Cremohipparion*, *Sivalhippus*, *Eurygnathohippus* etc. Hay muchas especies, pero todas son muy parecidas y por ello tiene sentido aplicar aquí solamente el nombre *Hipparion*. *Equus* tiene los dedos laterales totalmente reducidos y solamente quedan vestigios de los

metápodos laterales (los II y IV). La dispersión de *Equus* por el Viejo Mundo ocurrió hace unos 2,7 Ma, pero el primer registro africano bien datado es algo más reciente (entre 2,3 y 2,4 Ma). En Europa la extinción de *Hipparion* coincide casi con la dispersión de *Equus*. En África, estos dos géneros coexisten casi 1,5 Ma. Algo parecido ocurre en Asia. Los primeros *Equus* son del tipo estenoniano; son parecidos a *Equus stenonis* en ciertas morfologías de los dientes. Los *Equus* del tipo caballino (parecidos a *Equus caballus*) aparecen más tarde en Euroasia, pero no en África. Los *Equus* africanos incluyen a varias especies de cebras y asno (Azzaroli, 1995; Bernor & Armour-Chelu, 1999).

Los Chalicotheriidae son unos perisodáctilos muy particulares, los dientes recuerdan a los rinocerontes, su tamaño también, pero tienen garras. Algunos han interpretado que han utilizado las garras para subir a los árboles. Esto parece poco probable para las formas grandes. La forma africana *Ancylotherium hennegi* es un descendiente de otra especie del mismo género conocido del sureste europeo y de Anatolia y es uno de los últimos representantes de este grupo.

Los Rhinocerotidae, junto con los hipopótamos, son los mamíferos más grandes después de los elefantes y por esto tienen una gran influencia sobre el ambiente. Se trata de una familia que ha sido muy diversa, pero que ya en la época que estudiamos estaba en declive. Tres grupos principales han llegado al Plioceno final-Pleistoceno. El grupo *Rhinoceros-Dicerorhinus* del sur de Asia con incisivos, cuernos pequeños, nasales gráciles y largos y sin septo nasal osificado. El grupo *Coelodonta-Stephanorhinus* del norte de Euroasia, sin incisivos, tiene los cuernos grandes, nasales masivos y largos y el septo nasal osificado. El grupo *Diceros-Ceratotherium* de África, sin incisivos y septo nasal osificado, tiene los cuernos grandes y los nasales masivos y cortos. Los dos géneros africanos tienen ancestro en las faunas clásicas del Mioceno final de Grecia, Turquía e Iran. *Diceros bicornis* (el rinoceronte negro) es considerado como un ramoneador, mientras que *Ceratotherium* (el rinoceronte blanco) es un pastador. Se reconocen dos especies en *Ceratotherium*: *C. praecox* y *C. simum*.

Los **Artiodactyla** son ungulados con el eje de simetría de las patas entre el tercer y cuarto dedo. Incluye a tres grandes grupos. Los Suiformes suelen tener los metápodos centrales (el tercero y cuarto) sin fusionar, los dedos laterales poco reducidos y el navicular y el cuboides no están fusionados. Los Tylopoda del Plio-Pleistoceno han perdido los metápodos laterales, tienen los metápodos centrales fusionados y alargados, pero no tienen el navicular y cuboides fusionado. Los Ruminantia actuales y del Plio-Pleistoceno tienen el navicular y cuboides fusionado, los metápodos laterales muy reducidos o ausentes, y casi todos poseen los metápodos centrales fusionados. Son herbívoros a excepción de los suidos y pecaris, que son omnívoros.

Los Suiformes incluyen a dos superfamilias que tratamos en este libro: los Suoidea y Hippotamoidea. Los Suoidea (Suidae y los pecaris americanos) se caracterizan por su estructura craneal y por un disco nasal que utilizan para buscar pequeños animales y raíces, tubérculos, etc., en el suelo. Los Hippopotamoidea comparten una morfología típica de los premolares, un esmalte muy rugoso, metápodos laterales poco reducidos, etc.

Los Suidae del Plio-Pleistoceno africano son muy diversos y han sido muy importantes en la bioestratigrafía. Durante la década de 1970 han tenido un papel importante en las discusiones sobre las edades de los homínidos fósiles africanos (Cooke, 1978a; 1978b; Harris & White, 1979; White & Harris, 1977). Existen tres grupos principales, los Tetraconodontinae y las formas alrededor de los Suinae *Kolpochoerus* y *Metridiochoerus*.

Los Tetraconodontinae se caracterizan por tener el cuarto premolar inferior con una única cúspide principal y el cuarto premolar superior con una cúspide bucal o una segunda poco desarrollada. Suelen tener los terceros y cuartos premolares grandes, pero se reducen en varios linajes. En los estudios clásicos, se parte de la base de una única dispersión en África, seguida por una radiación dando lugar a varias especies dentro de los géneros *Nyanzachoerus* y *Notochoerus*, que demuestran una reducción en los premolares y un aumento progresivo de la longitud y altura del tercer molar y en el número de sus lóbulos. Parece más probable que a partir de los 9 Ma se sucediesen varias dispersiones por África de *Conohyus* desde Eudopa, dando lugar al linaje de *Nyanzachoerus-Notochoerus*, y de *Sivachoerus* desde el subcontinente indio (que ha sido confundido con *Nyanzachoerus*) (Van der Made, 1999a).

Existe mucha confusión sobre *Potamochoerus*, el jabalí de río actual. Por un lado, se ha considerado que la especie «*afarensis*», con una edad de más de 3 Ma, pertenecía a este género. Por otro, se ha considerado perteneciente al género *Kolpochoerus*, apareciendo así *Potamochoerus* en África en el Pleistoceno medio. Queda por ver si «*afarensis*» pertenece a *Kolpochoerus*, aunque probablemente *Potamochoerus* descienda de formas del sur de Asia.

Kolpochoerus? afarensis y formas similares (*K. heinzeli*, *K. cookei*) aparecen en el registro africano alrededor de 4 Ma. Estas formas pueden estar en el linaje de *Kolpochoerus*, o pertenecer a *Propotamochoerus*. A partir de unos 2,5-2,8 Ma aparece *Kolpochoerus phacochoeroides*, que evoluciona en *K. heseloni* y después en una especie o unas especies a las que se aplican varios nombres, entre los cuales *K. paiceae* tiene prioridad, mientras que *K. olduvaiensis* y *K. evronensis* serían muy probablemente sinónimos. Se trata de suidos de gran tamaño, con caninos muy grandes y arcos cigomáticos inflados en los machos y con una tendencia evolutiva a aumentar la longitud y altura del tercer molar. La especie *K. major* es más conservadora en estos últimos caracteres. La forma actual, *Hylochoerus meinertzhageni*, es un descendiente de *Kolpochoerus* y comparte varios caracteres, como la morfología de los incisivos inferiores y el desarrollo del tercer molar. *Hylochoerus* tiende a ser más folívoro o ramoneador y menos omnívoro que el resto de los suidos actuales y éste probablemente ha sido también el caso de *Kolpochoerus*.

Potamochoeroides shawi se caracteriza por poseer terceros molares que todavía no son muy altos y alargados. Se considera que está próximo a *Metridiochoerus*, que demuestra una tendencia fuerte en el aumento de la altura de la corona del tercer molar, y más modesta en el aumento de la longitud de este diente. *Metridiochoerus compactus* o *Stylochoerus compactus* sería la forma más progresiva. De este grupo ha salido *Phachoerus*, que ha dado lugar al jabalí verrugoso actual. Este animal es un suido pastador.

El jabali común, *Sus scrofa*, vive actualmente en el norte de África. Se documenta en el Pleistoceno superior, pero también hay citas referentes al Pleistoceno medio antiguo de Ternifine (Tighenif), aunque no todos los investigadores están de acuerdo a este respecto.

Los Hippopotamidae difieren de otros Hippopotamoidea por poseer las cúspides de los molares «en forma de trébol» y una faceta muy ancha en el astrágalo para el cuboide. Son unos animales adaptados a la vida acuática, de ahí la elevación de las órbitas en el cráneo y el acortamiento en los metápodos. Este grupo se conoce desde el Mioceno inferior/medio y desciende posiblemente de unos Anthracotheriidae que llegaron durante el Paleógeno a África. La sistemática de esta familia se basa en parte en el número de incisivos. Éstos se han visto reducidos muy probablemente en varios linajes. A pesar de haber perdido incisivos, el hipopótamo enano *Choeropsis liberiensis* es uno de los hippos más primitivos porque no tiene las órbitas elevadas. No tiene registro fósil conocido. *Hexaprotodon* ya muestra la elevación de las órbitas, pero mantiene un esqueleto todavía relativamente grácil. *Hippopotamus* tiene los incisivos reducidos, las órbitas claramente elevadas y el esqueleto muy robusto. Durante el Mioceno final, los hippos primitivos se dispersaron hacia el sur de Europa (donde se extinguieron) y al subcontinente indio y sureste de Asia, donde el género *Hexaprotodon* sobrevivió durante más tiempo que en África. En el Pleistoceno temprano, el género *Hippopotamus* se dispersó por Oriente Medio y Europa.

Los Tylopoda incluyen a los Camelidae (camellos). Son unos artiodactylos con dentición selendonta, como los rumiantes. Como la mayor parte de éstos, los metápodos están fusionados, pero difieren en muchos otros caracteres como el hecho de mantener el navicular y cuboide sin fusionar. En general están adaptados a un ambiente abierto o árido. Éste es el caso del *Camelus*. Los Camelidae tienen su origen en América del norte y es en el Mioceno final cuando se dispersan hacia el Viejo Mundo y dan lugar al género *Camelus*. Este linaje de camélidos se estableció rápidamente en las zonas áridas de África y Euroasia.

Los Ruminantia son el tercer y el mayor grupo de artiodáctilos y están caracterizados por su tracto digestivo y el hábito de rumiar. El acto de rumiar fragmenta más la comida dando lugar a una digestión más eficaz que la de otros herbívoros con un peso corporal de hasta unos 600-100 kg. En herbívoros de mayor tamaño el tiempo que la comida pasa en el tracto digestivo es más largo, y la flora intestinal tiene más tiempo para atacar a la celulosa de las paredes de las células vegetales, lo que elimina la ventaja de los rumiantes. Por esta razón los otros herbívoros, como rinocerontes y proboscídeos, suelen ser de talla grande. Los Ruminantia incluyen a unos grupos primitivos sin apéndices craneales, como los Tragulidae, y a los Pecora, los rumiantes con apéndices, como Bovidae, Giraffidae, Cervidae y otras familias, la mayoría de ellas extintas. En estas familias los apéndices craneales han aparecido durante el Mioceno temprano. Aunque la aparición de los apéndices craneales es más o menos contemporánea, su origen y estructura es diferente en estas familias.

Los Tragulidae son rumiantes muy primitivos con los metacarpianos centrales no fusionados (los metatarsianos están fusionados completamente o sólo en la parte

proximal). Los metápodos son generalmente cortos y los laterales relativamente grandes. Estos animales son en gran medida frugívoros. Este grupo ha sido algo más diverso durante el Mioceno, pero en la actualidad existe solamente en África el género *Hyemoschus*, pero sin registro en el Plio-Pleistoceno.

Los Bovidae se caracterizan por tener cuernos, que consisten en un núcleo óseo cubierto de una capa de keratina. Los cuernos no se mudan (al contrario de las astas de los ciervos). Los machos siempre tienen cuernos y las hembras en algunas especies. El tamaño y la forma de los cuernos y la presencia o ausencia en las hembras está relacionado con la etología y la ecología de la especie. Con más de 100 especies, los Bovidae son en la actualidad el grupo más diverso de grandes mamíferos. Como es natural en un grupo tan diverso, existen diferentes opiniones sobre su clasificación. La mayor diversidad actual y fósil está en África y no es posible tratar aquí todas las especies o linajes. Aparte de las monografías ya citadas, los bóvidos africanos han sido estudiados en numerosos artículos por Gentry (1990, 1996), Gentry & Gentry (1978), Geraads (1981), Geraads & Amani (1998), Vrba (1995, 1997), Vrba & Gatesy (1994) y muchos otros.

Los Bovinae incluyen tres tribus: Boselaphini, Tragelaphini y Bovini. Las dos últimas son conocidas en África. Los Tragelaphini suelen tener cuernos torcidos, y en especial, el cuerno izquierdo posee una torsión parecida a un sacarcorchos. El género más diverso es *Tragelaphus* con especies como *T. scriptus* (bosbok) y *T. strepsiceros* (kudú mayor). Viven sobre todo en ambientes cerrados y *Tragelaphus spekei* (sitantunga) vive en zonas pantanosas. Algunos autores incluyen las especies mayores en el género *Taurotragus*, como es el caso de *T. oryx*.

Los Bovini suelen ser especies muy grandes e hipsodontas con molares siguiendo un patrón oclusal complicado con estilos y crestas marcadas, y con columnas interlobulares conectadas por una cresta transversal entre los dos lóbulos. Las hembras de los Bovini primitivos, como *Leptobos*, no tienen cuernos, pero las hembras de las formas más avanzadas como *Syncerus* sí que los tienen. *Ugandax* y *Simatherium* son dos Bovini africanos que se consideran ancestrales a *Syncerus* y *Pelorovis*. Cuando en Europa solamente había Bovini primitivos como *Leptobos*, en África ya existían los géneros actuales. La especie actual *Syncerus caffer* (búfalo cafre) es típica de ambientes abiertos. *Pelorovis* es otro bovino que apareció más o menos en el mismo momento. Los cuernos eran inmensos y curvados de diferente manera según las especies.

Los Cephalopinae son bóvidos con cuernos pequeños y simples dirigidos hacia atrás. Éstos se originan detrás de la órbita implicando una importante extensión posterior del frontal. La mayoría de las especies actuales viven en ambientes cerrados y la fruta constituye una parte importante en su dieta. Los suelos ácidos de los bosques no son muy favorables a la fosilización y como consecuencia el registro fósil de estos animales es muy pobre. Se reconoce dos géneros: *Cephalophus* (duiker) con muchas especies y *Sylvicapra* (duiker gris) con una sola especie. En cuanto al grado de robustez de los metápodos hay tres grupos: *Cephalophus jentinki* y *Cephalophus sylvicultor* con los metápodos más robustos, *Sylvicapra* y *Cephalophus maxwelli* con los metápodos más gráciles y el resto con un grado de robustez intermedio.

Las tres tribus Reduncini, Alcelaphini y Hippotragini son tratadas por algunos autores como dos o tres subfamilias. Otros autores las consideran como una subfamilia, los Hippotraginae. Son bóvidos hipsodontos que pueden tener molares con un patrón oclusal complicado y con cemento, que recuerda al de los Bovinae. Los Reduncini son formas menos especializadas e incluyen formas como *Kobus defassa* (antílope defasa), *Redunca redunca* (antílope bohor) y *Menelikia*. En la actualidad están restringidas a África, pero hay gran variedad desde el Mioceno hasta el Pleistoceno del subcontinente indio. Los Hippotragini incluyen formas como *Praedamalis*, *Hippotragus niger* (antílope niger), *Oryx beisa* (orix), *Addax nasomusculatus* (adax) y *Wellsiana*. Algunos de ellos viven o han vivido en Arabia y el subcontinente indio. Son animales de ambientes áridos. Los Alcelaphini son un grupo muy amplio con, entre otros, *Damaliscus korrigum* (topi), *Alcelaphus buselaphus* (búballo), *Connochaetes* (ñu), *Parmularius*, *Parestigorgon*, *Rabaticeras*, *Damalops*, *Sigmoceros*. La mayor parte de ellos son africanos, pero *Alcelaphus* y *Damalops* son también asiáticos.

Los Antilopinae son una subfamilia diversa de bóvidos que comparten varios caracteres dentales con los Caprini. Estos rasgos son: la ausencia de columna interlobular en los molares, molares inferiores con una muralla lingual relativamente plana, molares superiores con los estilos bucales de las cúspides poco marcados o ausentes y los premolares relativamente pequeños. Difieren de los Caprinae en la morfología del esqueleto poscraneal, que es más parecido al de los demás Bovidae. Los Antilopinae suelen ser de talla pequeña o mediana.

Los Neotragini son Antilopinae pequeños con unos cuernos pequeños y simples. No se conocen fuera de África. Hay gran variedad de géneros, generalmente con un registro fósil bastante incompleto: *Oreotragus* (saltarrocas), *Ourebia* (oribí), *Raphicerus campestris* (steenbok), *Neotragus pygmaeus* (antílope real). Varias de estas formas están adaptados a ambientes más o menos rocosos. Los géneros *Madoqua* y *Rhynchotragus* (dicdic) son de talla muy pequeña y tienen una nariz grande, lo que se refleja en una reducción de los nasales, sobre todo en el segundo género. Estos animales están vinculados a ambientes áridos.

Los Antilopini poseen metápodos largos y adaptados a la carrera. Son típicos de ambientes abiertos de África y también de Asia. El género *Gazella* ya está citado en el Mioceno de África y de Eurasia y sigue en la actualidad en Asia. Al contrario de las primeras especies que no tenían metápodos largos, las especies actuales tienen un alargamiento muy significativo de los metápodos. Hay especies en las que las hembras tienen cuernos y otras en las que no. Otro representante es *Antidorcas*. *Ammodorcas clarkei* (dibatag) y *Lithocranius walleri* (gerenuc) están incluidos generalmente en los Antilopini, aunque difieren fuertemente en la morfología dental y craneal. Estas formas tienen un alargamiento extremo en los metápodos, y pueden tener los metacarpiianos todavía más largos que los metatarsianos (rasgo similar al de las jirafas). Son ramoneadores y a menudo se levantan sobre las patas posteriores para llegar a las hojas de árboles o arbustos.

Los Caprinae son una subfamilia que comparte varios caracteres con los Antilopinae. Se caracteriza por una hipsodoncia muy marcada, el «pliegue caprino

en los molares inferiores y un P_4 que no tiene el valle anterior cerrado (es decir el metatocónido no tiene extensión anterior y fusión con el paracónido). Los metápodos son relativamente cortos, los astrágalos son cortos y anchos, los carpales son bajos y anchos y las falanges tienen unas facetas articulares peculiares que reflejan una postura o movimientos típicos. Estas morfologías están probablemente relacionadas con los ambientes en los que viven los Caprinae: zonas montañosas, rocosas o áridas. Los Caprinae son originarios de Asia y se han dispersado en varias ocasiones a África. El ovibovino *Makapania* marca una dispersión temprana hasta Sudáfrica. Alrededor de 2,7-2 Ma se dispersaron tanto Caprini como *Capra primaeva* por el norte de África, y hay varios caprinos sin describir en el este con las mismas cronologías. Gentry (1996) describe *Budorcas churcheri* en Hadar. Hasta entonces, el género era solamente conocido en Asia (la especie actual *B. taxicolor*). Los Caprini *Ammotragus lervia* (arruí) y *Capra* aún viven en la actualidad en el noroeste y noreste de África.

La posición sistemática del impala *Aepyceros melampus* no es muy clara. Algunos han incluido este bóvido en los Antilopinae, mientras que otros lo han incluido en otras subfamilias, como los Aepycerotinae. Es una forma parecida a los Antilopini, pero difiere en caracteres como la morfología dental.

Los Giraffidae tienen unos apéndices craneales que no son cuernos ni astas y no están cubiertos por keratina (o por lo menos no en las formas actuales). Son típicos de ambientes abiertos con árboles dispersos. Las formas con patas y cuello largo son ramoneadores que tienen acceso a las copas de los árboles. Los Sivatheriinae son giráfidos muy grandes y masivos y que no tienen el cuello y las patas muy alargadas. Los animales grandes cubren fácilmente una distancia larga, sobre todo si tienen patas largas. Existen estudios sobre la distancia que existe desde la zona de pasto hasta el punto más próximo de acceso a agua para beber. No es de extrañar que los giráfidos se encuentren frecuentemente a muchos kilómetros; esto les hace posible sobrevivir en un ambiente más árido que muchos otros herbívoros. *Sivatherium* es un descendiente de formas que en el Mioceno terminal eran comunes en los ambientes abiertos del Viejo Mundo, incluso en España. *Giraffa camelopardalis*, la jirafa actual, es un descendiente de una rama con varias especies africanas, pero con el origen en formas del Mioceno terminal conocidas en Grecia, y países de zonas áridas de Asia. De *Okapia johnstoni* (el okapi) no se dispone de un registro fósil bien conocido; quizás es un descendiente de *Mitilantotherium*, conocido en el Plio-Pleistoceno desde la zona de Grecia hasta Tadyikistán.

Los Cervidae son originarios de Asia y han entrado muy tarde en África. Viven sobre todo en ambientes cerrados y son ramoneadores. Posiblemente por estas características no han podido cruzar el Medio Oriente y entrar en el norte de África y en el subcontinente indio hasta el inicio de los glaciales. La primera referencia en África a la presencia de un cérvido, corresponde a *Dama schaeferi* en el Plioceno final. *Megaloceros algericus* (o *Megaceroides*) está citado en el Pleistoceno superior de Argelia y Marruecos (Hadjouis, 1990). Probablemente es un descendiente del linaje de *Megaloceros solilhacus*, pero su último registro en Europa u Oriente Medio data aproximadamente de 300-400 ka, y existe entonces un hiato. El ciervo común, *Cervus*

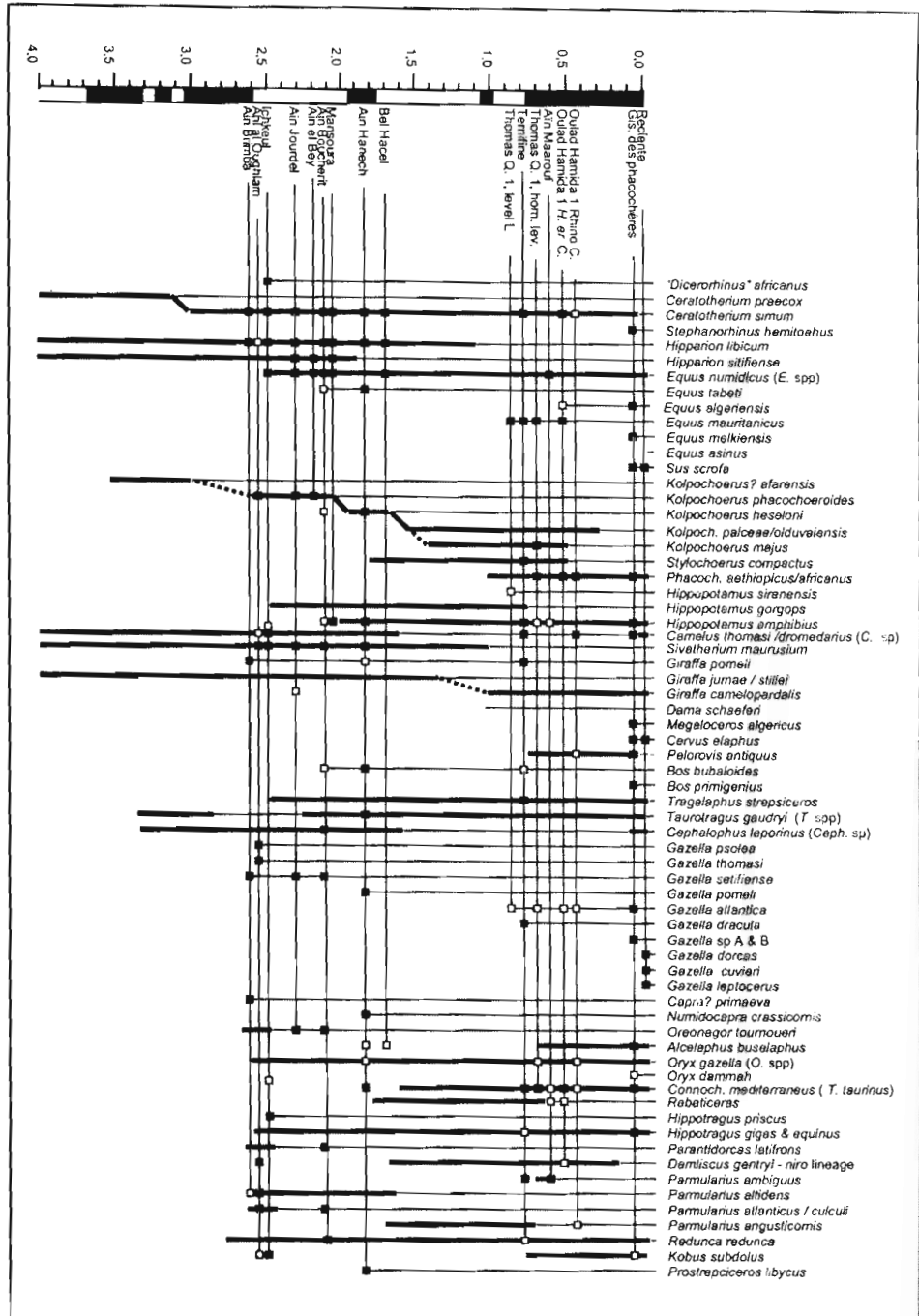


FIG. 2.7. La distribución temporal de los mamíferos grandes del norte de África.

elaphus, vive en la actualidad en el noreste de Argelia y el noroeste de Túnez, con un registro fósil abundante en el Pleistoceno superior (Kowalski & Rzebik-Kowalska, 1991).

BIOESTRATIGRAFÍA: SUIDAE Y PROBOSCIDEA

Como su propio nombre indica, la estratigrafía describe los estratos, o unidades litológicas. Una capa o unidad litológica que descansa sobre otra es más reciente. La secuencia de las capas o unidades de una cuenca proporciona las edades relativas de estas unidades y (si no hay complicaciones) de todo lo que se encuentra dentro de estas capas. Sin embargo, existen casos en los que no se puede establecer la superposición de capas. Por ejemplo, si comparamos dos cuencas sedimentarias, la bioestratigrafía puede establecer las edades relativas utilizando la aparición o desaparición de un organismo fósil o el grado de evolución de un linaje. A pesar de esto, todavía no se sabría la edad «absoluta» de las capas. Si existen dataciones radiométricas, podemos saber la cronología en miles o millones de años (en este caso se habla de cronoestratigrafía), y podemos saber la edad de un grado evolutivo de un organismo y «correlacionar» ésta con otras capas en las que se encuentra este grado evolutivo (biocronología). Las unidades litoestratigráficas son un cuerpo de roca, pero a la vez representan el tiempo en el que se han depositado estos sedimentos. Así el Pleistoceno temprano es el tiempo en el que se han formado las rocas que han sido definidas como el Pleistoceno inferior.

En las cuencas sedimentarias del este de África, la bioestratigrafía se ha basado sobre todo en los suidos y proboscideos. Pero las secuencias sedimentarias de estas cuencas están intercaladas con tobas. Las tobas de un mismo evento eruptivo tienen una litología típica y pueden ser reconocidas, y por lo tanto servir para la correlación entre cuencas y ser datadas (Haileab & Brown, 1992; Harris, 1991). Aunque al principio la bioestratigrafía era el principal método para «datar» e incluso ha dado mejores resultados que las dataciones radiométricas (White & Harris, 1977), ahora cada vez la importancia de la bioestratigrafía es menor en estas cuencas. No obstante, sigue siendo importante para yacimientos de otras partes de África, como el norte y el sur. El aumento evolutivo del número de lamelas por molar, o el aumento de lamelas por 10 cm en los molares de los elefantes, es utilizado para la bioestratigrafía. En los linajes de suidos como los de *Nyanzachoerus*-*Notochoerus*, *Kolpochoerus* y *Metridiochoerus* aumentan la longitud del tercer molar añadiendo cúspides en la parte posterior. También aumenta la altura de la corona y se forma cemento entre las cúspides. Estas características son utilizadas en la bioestratigrafía (Cooke, 1978a; 1978b; Harris & White, 1979; White & Harris, 1977). La figura 2.4 da un ejemplo del aumento evolutivo de la longitud del tercer molar inferior de *Kolpochoerus*. Las líneas indican el tiempo que corresponde a cada unidad sedimentaria (por ejemplo, la formación de Shungura, Miembro C). Los símbolos indican la longitud de los molares de cada yacimiento o unidad sedimentaria. Los datos proceden de un artículo que trataba de establecer la edad del yacimiento de Ain Hanech en Argelia (Sahnouni *et al.*, 2004). La presencia de la especie *Kolpochoerus heseloni* en este yacimiento sugiere una edad entre 1,6 y 2,3 Ma. De esta forma se desestima la hipótesis del 1 Ma como cronología válida para el yacimiento.

EVOLUCIÓN FAUNÍSTICA Y CLIMA. PATRONES BIOGEOGRÁFICOS

Presión CO₂, cambio ambiental y evolución de la fauna

En este capítulo se ha limitado la descripción de la fauna africana a los últimos cuatro millones de años, pero hay un acontecimiento anterior que ha influido de forma decisiva sobre la fauna africana. Es la bajada de la concentración de CO₂ en la atmósfera. Se discute mucho sobre este gas por su efecto invernadero, pero en este caso el efecto importante no es un cambio de temperatura. Entre hace 8 y 6 millones de años la concentración de CO₂ por debajo de un nivel crítico ha favorecido plantas con la vía de fotosíntesis C₄ sobre plantas con la vía C₃. La mayor parte de las gramíneas tienen la vía C₄, y se supone que las grandes llanuras con gramíneas, las sabanas y estepas datan de estas cronologías. Este cambio se detecta en los isótopos ¹³C en los paleosuelos y en los dientes de los herbívoros. Este cambio se ha detectado en varias partes del mundo. Por el gradiente de temperatura, el cambio ocurrió primero en latitudes bajas, y más tarde en latitudes altas (Cerling *et al.*, 1997; Janis *et al.*, 2000).

El aumento de la hipsodoncia en casi todos los grupos de herbívoros es conocido desde hace mucho tiempo. Este fenómeno, frecuentemente en combinación con el aumento de la longitud de los molares posteriores, la formación de cemento entre las cúspides y la reducción de los premolares, siempre ha sido interpretado como una adaptación a una dieta de pastador más intensa, con más material vegetal, más abrasivo, pero con menor valor nutritivo (generalmente gramíneas). Los proboscídeos hipsodontos aparecieron en África durante el lapso 8-6 Ma. En este momento comenzó el cambio hacia la vegetación C₄. En el mismo tiempo, los suidos del grupo *Nyanzachoerus-Notochoerus* evolucionaron con molares posteriores más largos y aumentaron los bóvidos hipsodontos en diversidad. Es posible conocer el ambiente por el paleosuelo y los pastadores (que comen gran cantidad de gramíneas C₄) y ramoneadores (que comen vegetación C₃). Se ha podido establecer que estos cambios en la dentición de suidos y proboscídeos está relacionado con un cambio de dieta. También se ha podido establecer que *Deinotherium* ha seguido siendo ramoneador después de los cambios ambientales (Cerling *et al.*, 1997; Cerling *et al.*, 1999; Harris & Cerling, 2002). Estos cambios coinciden *grosso modo* con la aparición de los primeros homínidos que habrían podido ser bípedos.

Ambientes abiertos y cerrados

El «índice de aridez» es el resultado de la precipitación y de la evapo-transpiración potencial de una zona. Las zonas húmedas suelen poseer más vegetación y un paisaje más «cerrado», mientras que las zonas áridas suelen tener paisajes más abiertos. Ríos importantes pueden cruzar una zona sin cambiar su carácter árido, y grandes lagos se pueden formar en otras zonas y no necesariamente indicar más precipitación local. En la actualidad hay dos desiertos importantes en África, el Sahara y el Kalahari, conectados con una zona árida en el este de África. Se supone que la formación del rift del este de África ha acentuado la aridez de esta zona. Este arco árido encierra una zona con selva tropical, pero también disminuye la aridez hacia el exterior del arco, notablemente hacia el norte de Marruecos, Argelia y Túnez y el sureste

de África. Hay razones para pensar que una distribución de aridez parecida ha prevalecido durante muchos millones de años, aunque con fluctuaciones importantes en el grado de aridez y variaciones en la extensión o posición de las zonas áridas. Ríos actualmente secos nacen en lo que ahora es el Sahara, lagos que se han nutrido de estos ríos están ahora secos o reducidos. Existen poblaciones reducidas y aisladas de organismos que necesitan agua, como cocodrilos, que solamente pueden haber llegado allí con otro grado de humedad. Hay registros históricos de cambios de aridez o del caudal de ríos. Los sondeos en los océanos Atlántico e Índico muestran variaciones en el polvo de origen sahariense, depositado por el viento; cuanto más árido es el Sahara, más polvo se encuentra en los sedimentos oceánicos. En las zonas actualmente desérticas se encuentran faunas fósiles que indican un ambiente más húmedo.

La distribución de zonas áridas descrita anteriormente tiene una implicación importante para las faunas africanas: las faunas de ambientes cerrados quedan aisladas de otras faunas de ambiente cerrado en el sur y sureste de Asia y en el norte de Eurasia, mientras que hay continuidad de ambientes abiertos africanos con las de Asia. Los animales de zonas áridas pueden tener una variedad de adaptaciones a estos ambientes, algunos de ellos son fáciles de observar en los fósiles. La vegetación de zonas áridas suele ser más dura o abrasiva que la de las zonas húmedas. Esto se nota en los dientes de los herbívoros: los dientes suelen tener coronas más altas para compensar la abrasión. Las presas suelen tener varias estrategias para protegerse de los depredadores: huir, esconderse o defenderse. En los ambientes abiertos es difícil esconderse y los animales suelen ser grandes y/o rápidos, o tan pequeños que se pueden esconder en el suelo o entre la escasa vegetación. Los animales adaptados a la carrera suelen tener los metápodos alargados, y en menor grado las tibias y los radios y tener una variedad de otros caracteres observables en los huesos. Las jirafas son animales grandes que poseen patas largas que les permiten cubrir grandes distancias y forrajear más lejos que muchos otros animales en relación a un punto de agua para beber. Las faunas de ambientes húmedos tienen más continuidad en los tamaños corporales de pequeño a grande. También hay animales adaptados a vivir en los árboles, lo cual provoca modificaciones observables en los huesos. Hay animales que son típicos de determinados ambientes, como por ejemplo los camellos, propios de un medio árido y los tragulidos de un medio húmedo.

El resultado de todo esto es que África se divide en zonas con faunas diferentes y con historias faunísticas diversas. La evolución de un linaje puede haber ocurrido en regiones diferentes. Existen ejemplos de animales que han estado presentes en una zona, luego se han extinguido, pero han continuado en otra zona. Puede ocurrir que un descendiente de la especie vuelva a colonizar el territorio inicial. Las zonas con más precipitación y vegetación suelen tener suelos más ácidos, lo que no favorece a la preservación de huesos fósiles. Además, las zonas áridas son más erosivas posibilitando el acceso al registro fósil. Estas zonas disponen también de una vegetación menor por lo que aumenta la visibilidad de los fósiles. Por todas estas razones, no existe un registro fósil bien conocido en la zona centro africana. No conocemos bien la evolución de muchos animales de ambientes cerrados. Por esta razón la evolución de los gorilas y chimpancés es mucho menos conocida que la de los humanos.

Hay tres zonas con un registro fósil importante: en primer lugar el este de África, y luego, ya con hiatos, la zona del Magreb y el sur de África. También empiezan a aparecer yacimientos importantes en zonas intermedias como Malawi y Chad.

Las secuencias del este de África

En el este de África hay varias secuencias sedimentarias con un registro fósil importante, lo que implica grandes ventajas sobre yacimientos aislados. La edad relativa de los fósiles ya viene dada por su posición en las secuencias litoestratigráficas, que además suelen incluir muchas tobas que pueden servir para datar y correlacionar. Las secuencias más conocidas son las de Olduvai en Tanzania, el este del lago Turkana (Koobi Fora) en Kenya, los miembros A hasta L de la formación Shungura en la cuenca de Omo, y la formación de Hadar en el Afar. La figura 2.3, basada en las publicaciones sobre las secuencias del este africano (Harris, 1983; 1991; Kalb *et al.*, 1982a; Kalb *et al.*, 1982b; Turner *et al.*, 1999; Vrba, 1995), muestra la distribución en el tiempo de los grandes mamíferos. Como las faunas posteriores a 1 Ma reciben poca atención o están menos publicadas, la figura puede estar incompleta. Las líneas punteadas suelen conectar distribuciones conocidas de la misma especie, linaje o género, indicando por tanto la relación y resaltando la ausencia. En algún caso conectan especies que no forman un linaje, pero que están relacionadas. También se han unido en algunos casos especies del mismo género que son raras o de estatus taxonómico cuestionable.

En el este africano, la evolución de la fauna ha sido gradual si la comparamos con la secuencia faunística europea. Llama la atención el gran número de linajes o especies con larga duración; hay especies que han permanecido durante 3 o 4 millones de años. En toda la secuencia hay un gran número de bóvidos y otros animales indicativos de un ambiente abierto, sobre todo alrededor de 3,5 y 2,7-2,5 Ma. Este último incremento de animales de ambiente abierto coincide con un cambio en el sistema climático global (la ciclicidad de la precesión de los equinoccios era dominante en el clima global, pero en este momento pasa a ser dominante la ciclicidad de la oblicuidad), un aumento cíclico de la aridez en el norte de África, la aparición de industria lítica y poco después la de *Homo* en el registro del este africano. Eventos importantes son la aparición de *Canis* a partir de 2,7 Ma y de *Equus* algo más tarde. Ambos géneros llegaron hace 2,7 Ma de América del Norte, pero *Equus* se dispersó rápidamente por Eurasia, y más tarde aparece en el registro de África del Este. Al contrario que *Equus*, *Canis* se dispersó a gran velocidad por África, y no entró en Europa hasta los 2 Ma. Muchos bóvidos aparecieron hace 2,7 Ma, pero fue alrededor de 1,8 Ma cuando sufren un cambio que se manifiesta en extinciones y apariciones. Las diferentes especies de *Hipparion* desaparecieron entre 1,9 y 1,1 Ma y los grandes carnívoros disminuyeron en el mismo período. Llama la atención la discontinuidad en la presencia de los cánidos y de *Loxodonta* en el este africano.

Secuencia del sur de África

Una gran diferencia entre el este y el sur de África es que mientras en el este las faunas aparecen en secuencias sedimentarias muy largas en yacimientos al aire libre, en el sur predominan los fósiles recuperados en ambientes cársticos. En el sur de África no hay superposición clara de faunas y las dataciones son más problemáticas. Es posible esbozar una secuencia artificial de estas faunas, pero hay que tener en cuenta que existen importantes diferencias de opinión sobre su cronología, que en algún caso llega a una magnitud de más de un millón de años. La secuencia sintética está indicada en la figura 2.5 y se basa en diversas publicaciones (por ejemplo, Berger *et al.*, 2002;

Ruiter, 2003; Turner *et al.*, 1999). Están incluidos también varios niveles de la formación Chiwondo en Malawi (Schrenk *et al.*, 1997). Estas unidades tienen una larga duración, mientras que, por razones prácticas, en la figura toda la fauna está indicada en un solo nivel. En esta secuencia sintética aparecen menos taxones que en el este de África. Los yacimientos están indicados a la izquierda en su posición cronológica aproximada (no hay que olvidar los problemas de datación) y la presencia de un taxón está indicado por un cuadro negro o, si la presencia es dudosa (determinación cf., aff o ?), con un cuadro blanco.

Como ya se ha dicho, en comparación con el este de África, el número de taxones es menor. Esto puede reflejar un registro incompleto, lo cual no debería sorprendernos, puesto que el número de yacimientos es menor. No obstante, también podría ser consecuencia de la situación en el extremo del continente: las dispersiones de animales, que pueden enriquecer el registro, pueden venir solamente de una dirección, mientras que en el este de África pueden venir de varias direcciones. Hay algunos casos en los que los taxones están presentes aquí antes que en el este (por ejemplo, *Redunca*) y otros en los que sobrevivieron más tiempo (por ejemplo, *Chasmaportethes*, *Dinofelis*, *Megantereon*, *Hipparion*, *Sivatherium*), u otros que no aparecen en el este (por ejemplo, *Potamochoeroides shawi*, *Oreotragus*, varias especies de *Gazella*, y *Pachycrocuta*, género bien conocido de Eurasia). Son interesantes los casos en que el registro en el este africano es discontinuo: aparece el taxón en el sur cuando está ausente en el este de África, como es el caso de los *Papio*, *Herpestes*, Canidae y *Loxodonta*. Curiosamente, como veremos más adelante, algunos de estos taxones aparecen también en el norte de África en los hiatos en su distribución por el este africano. Esto no parece una coincidencia, sino un fenómeno relacionado con el clima o con los ambientes locales.

Secuencia del norte de África

Al igual que en el sur de África, la secuencia del norte de África es incompleta y consiste sobre todo en yacimientos aislados, y además prácticamente todos están en el noroeste (Maruecos, Argelia, Túnez). Las figuras 2.6 y 2.7 están basadas en diversas publicaciones (Arambourg, 1979; Geraads, 1981; Geraads *et al.*, 1998; Geraads, 2002; Hadjouis, 1990) y comparan las presencias en los yacimientos del norte de África (cuadros) con el registro del este de África (líneas). Un acontecimiento importante es la llegada de *Canis* alrededor de 2,5 Ma, y de *Equus* no mucho más tarde.

Algunos taxones están presentes en el norte de África durante un período en que están ausentes en el este de África, como *Theropithecus*, bien representado al principio del Pleistoceno medio. En la mayoría de los casos esto ocurre con los mismos taxones en el sur de África: *Vulpes*, *Canis*, *Lycaon*, *Mellivora*, *Herpestes* y *Loxodonta*. El hecho de que estos taxones estén presentes en latitudes alrededor de 30° en los hemisferios norte y sur, pero que no estén en una zona intermedia del rift en el este africano, hace pensar en que este fenómeno está relacionado con el clima.

El norte de África está incluido en el Paleártico, pero no siempre ha formado parte de esta bioprovincia. Durante gran parte del Terciario, el sur de Europa ha tenido un clima más cálido, que muchos consideran «tropical» (pero, evidentemente, con mayor grado de estacionalidad en temperatura y luz). Las faunas europeas tenían elementos «tropicales», pero estos elementos han ido desapareciendo a partir de unos 9 Ma (la «Crisis del Vallesiense»). A lo largo del Neógeno, muchos taxones euroa-

siaticos han entrado en África, pero es relativamente tarde cuando muchos entran a la vez en el norte sin dispersarse al sur del Sahara. Hace unos 2,5 Ma entró *Ursus*, pero quedó como un caso aislado. Al final del Pleistoceno entraron *Stephanorhinus*, *Sus scrofa*, *Cervus elaphus*, *Megaloceros* y *Bos primigenius*. En cuanto a grandes inamíferos, estas dispersiones marcan la entrada de la zona en el Paleártico. A este respecto es también interesante observar que en el presente *Macaca* está casi exclusivamente en Asia, y la especie actual tiene un registro bastante abundante en Europa desde el final del Mioceno y vive en el norte de África. Hay algunos yacimientos con *Macaca* en el norte de África, pero no al sur del Sahara.

El paso en el norte de África desde la bioprovincia Etiópica a la Paleártica al final del Pleistoceno está relacionado con el desarrollo del Sáhara. Esto no implica necesariamente que el Sahara date del final del Pleistoceno. El «origen» del Sahara es un tema que ha despertado gran interés, y la fauna ha sido interpretada tanto a favor de un origen más antiguo como más reciente (Geraads, 1982; Thomas *et al.*, 1982). Los ríos y los lagos secos o reducidos, que se han alimentado de estos ríos, sugieren que recientemente la zona era menos árida. Lo mismo indican las fuentes históricas y la existencia de poblaciones aisladas de animales acuáticos o anfibios. El arte rupestre señala la presencia de una variedad de mamíferos mucho mayor que la actual en el Sahara, si bien son animales de ambiente árido o abierto (Gautier, 1993).

Un alto grado de aridez del Sahara se refleja en la cantidad de polvo que lleva el viento. Su presencia en la arcilla de los sondeos en los océanos Atlántico e Índico constituyen una indicación para conocer el grado de aridez del Sahara. Esta cantidad varía de forma similar a los valores de los isótopos de ^{18}O , mostrando las mismas ciclicidades de 20, 40 y 100 ka, que son interpretadas como los Ciclos de Milankovich y una tendencia general parecida en que los valores extremos lo son más en tiempos recientes (deMenocal, 1995). Esto sugiere un aumento gradual de aridez, que interfiere con unas variaciones cíclicas de la aridez o extensión del Sahara, pero en todo caso, una zona árida que produce polvo durante todo el período de estudio.

Para establecer el desarrollo del Sahara, se ha estudiado el endemismo en la fauna del norte de África (Geraads, 1982; Thomas *et al.*, 1982). El razonamiento implícito es que si el Sahara está bien desarrollado, forma una barrera separando las poblaciones de las especies, que a partir de este momento evolucionan divergentemente dando lugar a especies diferentes en ambos lados de la barrera. En las figuras 2.6 y 2.7 podemos observar que *Equus*, *Gazella*, *Giraffa* y *Elephas* están representados con diferentes especies en el norte y en el este de África. No obstante, hay que valorar esta información con precaución: nombres específicos no actualizados en listas de fauna y los taxones que no han sido recientemente revisados pueden dar una falsa impresión de endemismo. Igualmente, la convicción de que tiene que existir endemismo puede influir en la taxonomía. Existen diferentes opiniones sobre si hay especies diferentes o linajes divergentes en el este y norte de África, en *Kolpochoerus* (Geraads, 1993; Sahnouni *et al.*, 2004), *Theropithecus* (Alemseged & Geraads, 1998; Delson & Hoffstetter, 1993), *Elephas* (Geraads & Metz-Muller, 1999), etc. Sobre esto es interesante anotar que algunas especies no están presentes en el este de África mientras que están presentes en el sur y el norte. Éste es el caso de *Loxodonta atlantica*. Al igual que la separación de Europa y el norte de África por el Mediterráneo no inhibe la entrada de especies euroasiáticas por el Próximo Oriente, un Sahara que no es continuo de costa a costa, puede no llegar a aislar por completo el norte de África.

Otro enfoque para juzgar el desarrollo del Sahara es el estudio de la ecología de las faunas fósiles recientemente encontradas en el Chad. Estas faunas tienen gran afinidad con las del rift e indican un ambiente mucho menos árido y más cerrado que en la actualidad. La mayor parte de estas faunas también son relativamente antiguas.

El balance del intercambio faunístico África-Eurasia

Elisabeth Vrba (1995) subraya que hay un importante sesgo en la dirección de las dispersiones de bóvidos entre Euroasia y África. Esta investigadora ha propuesto un modelo en que el clima provoca pulsos de cambio faunístico, y ha relacionado un cambio climático alrededor de 2,5 Ma con un importante cambio en los bóvidos y una radiación de homínidos. Su «modelo semáforo» (*«traffic light model»*) implica un cierto lapso de tiempo entre los cambios globales de temperatura y el nivel de mar: un descenso de temperatura global provoca el comienzo de una acumulación de hielo sobre los continentes y, como consecuencia, la regresión marina y los «puentes terrestres» entre Eurasia y África. Éstos se forman algo más tarde que el descenso de temperatura global, pero posteriormente permanecerán abiertos para que la fauna «fría» se disperse desde el norte hacia el sur. De la misma manera, con el aumento de temperatura tardan los «puentes terrestres» en desaparecer y, durante un corto período, la fauna «cálida» puede dispersarse hacia el norte.

El predominio de las dispersiones hacia el sur y el cambio faunístico alrededor de los 2,5 Ma coincide con un cambio climático global. Éstas son observaciones objetivas, correctas y relevantes para el estudio de la evolución humana. La aparición de *Homo* y de industria lítica coincide aproximadamente con estos acontecimientos, y la dispersión de *Homo* hacia el norte es contraria a la corriente dominante del intercambio faunístico, lo que tiene diversas implicaciones. Sin embargo, existen otras explicaciones para el predominio de dispersiones hacia el sur. La mayor estacionalidad en latitudes altas tiene sus efectos sobre la vegetación, lo que obliga a los herbívoros de estas latitudes a adaptarse e incluso sintonizar su procreación con las estaciones. Los herbívoros de latitudes altas no tienen grandes problemas en dispersarse hacia latitudes bajas, pero los herbívoros tropicales no conseguirán dispersarse hacia latitudes altas hasta que se adaptan a la estacionalidad.

El fenómeno por el cual los taxones sobreviven más tiempo en latitudes bajas es conocido desde principios del siglo XX, y probablemente tiene mucho que ver con el aumento de la estacionalidad y/o la bajada de las temperaturas globales. Los carnívoros tienen menos problemas para dispersarse desde latitudes bajas a latitudes altas. Durante el Plio-Pleistoceno hay más ejemplos de carnívoros que se han dispersado desde África o el subcontinente indio a Europa (por ejemplo, *Crocota*, *P. pardus*, *P. leo*) que herbívoros (por ejemplo, *Hippopotamus*). Los proboscídeos se han dispersado de África a Europa durante el período 18-14 Ma, cuando Europa tenía un clima que muchos describen como tropical y eran probablemente ramoneadores. A partir de hace unos 6-8 Ma, los proboscídeos de África se adaptaron a una dieta más pobre, y otra vez pudieron dispersarse al norte durante el Plioceno final y Pleistoceno (*Mammuthus* y *Elephas*). A grandes rasgos, este patrón se refleja en las dispersiones de homínidos hacia Europa (*Griphopithecus*, *Dryopithecus* en el Mioceno, *Homo* en el Pleistoceno), y posiblemente también está implicado un cambio en la dieta.

Relativamente pocas extinciones al final del Pleistoceno

En otros continentes (Europa, América, Australia) y en islas (islas mediterráneas, islas del Pacífico, Madagascar, etc.) existe una extinción importante a lo largo del Pleistoceno final y Holoceno. Sobre todo en los grandes herbívoros, o megaherbívoros. Se ha intentado explicar estas extinciones relacionándolas con los cambios ambientales del fin del último glacial. Pero varios glaciales anteriores (muy severos) no han tenido este efecto. Otra explicación sería la llegada de *Homo sapiens* con sus técnicas de caza, o una combinación de clima y caza. La Hipótesis del Exceso de Matanza y el «Modelo *Blitzkrieg*» defendidos por P. S. Martin proponen que *Homo sapiens* era un cazador muy eficaz, que llegaba a continentes e islas donde los grandes herbívoros no estaban acostumbrados a este fenómeno, dejándose sorprender fácilmente (Martin, 1984). El cazador mataba más de lo que necesitaba y eliminaba poblaciones enteras antes de que estos animales aprendieran el peligro que representaban estos cazadores. A través de un cambio gradual, la fauna africana actual es ahora más pobre que la del Pleistoceno temprano. Klein lo explica afirmando que *Homo sapiens* evolucionó en África de tal modo que la fauna africana tuvo tiempo de aprender que estos cazadores representaban un gran peligro.

Madagascar

Madagascar es una isla y tiene por tanto una historia, una fauna y una ecología muy diferente a las africanas. *Homo* llegó muy tarde a Madagascar. No obstante, es interesante comentar lo que ocurre en Madagascar por los patrones evolutivos que se encuentran en las islas y por la «conquista del mar» por los humanos. Las faunas de otras islas serán tratadas en los capítulos sobre Asia y Europa, donde se discutirán sus peculiaridades.

Madagascar es una isla muy grande, con una superficie de unos 587.000 km². La distancia desde África supone algo más de 400 km, y no menos que 320 km durante una época glacial. La distancia al continente ha aumentado con el tiempo y ha determinado el tipo de animales que podían llegar a la isla. Su gran superficie permite la existencia de una fauna diversa e incluso podría mantener poblaciones de carnívoros grandes (pero no eran capaces de llegar a la isla).

Existe un registro fósil del Mesozoico y un registro subfósil (figura 2.8; Dewar, 1984). A grandes rasgos, la filogenia de los mamíferos es conocida y se puede estimar cuándo ha llegado a Madagascar la fauna subfósil y reciente. Esta isla es la zona más rica del mundo en primates primitivos, como los Lemuridae (lemures), Cheirogalidae, Megaladapidae (sólo subfósil), Indridae, Daubentonidae, etc. (Barbutt, 1999; Dewar, 1984; Tattersall, 1993). Estos primates recientes y subfósiles demuestran una gran variedad en formas de locomoción. Los antepasados de estos animales llegaron probablemente a la isla a inicios del Paleógeno. Aunque las especies subfósiles pueden ser grandes (con un peso corporal estimado de hasta 100 kg), las formas que han «colonizado» la isla eran pequeñas, pudiendo incluso haber llegado en balsas naturales.

Todos los insectívoros pertenecen a los Tenrecidae. Esta familia es conocida en el Mioceno inferior de África, pero quizás ya estaba presente anteriormente. Así pues, estos insectívoros pudieron haber llegado de forma temprana a Madagascar.

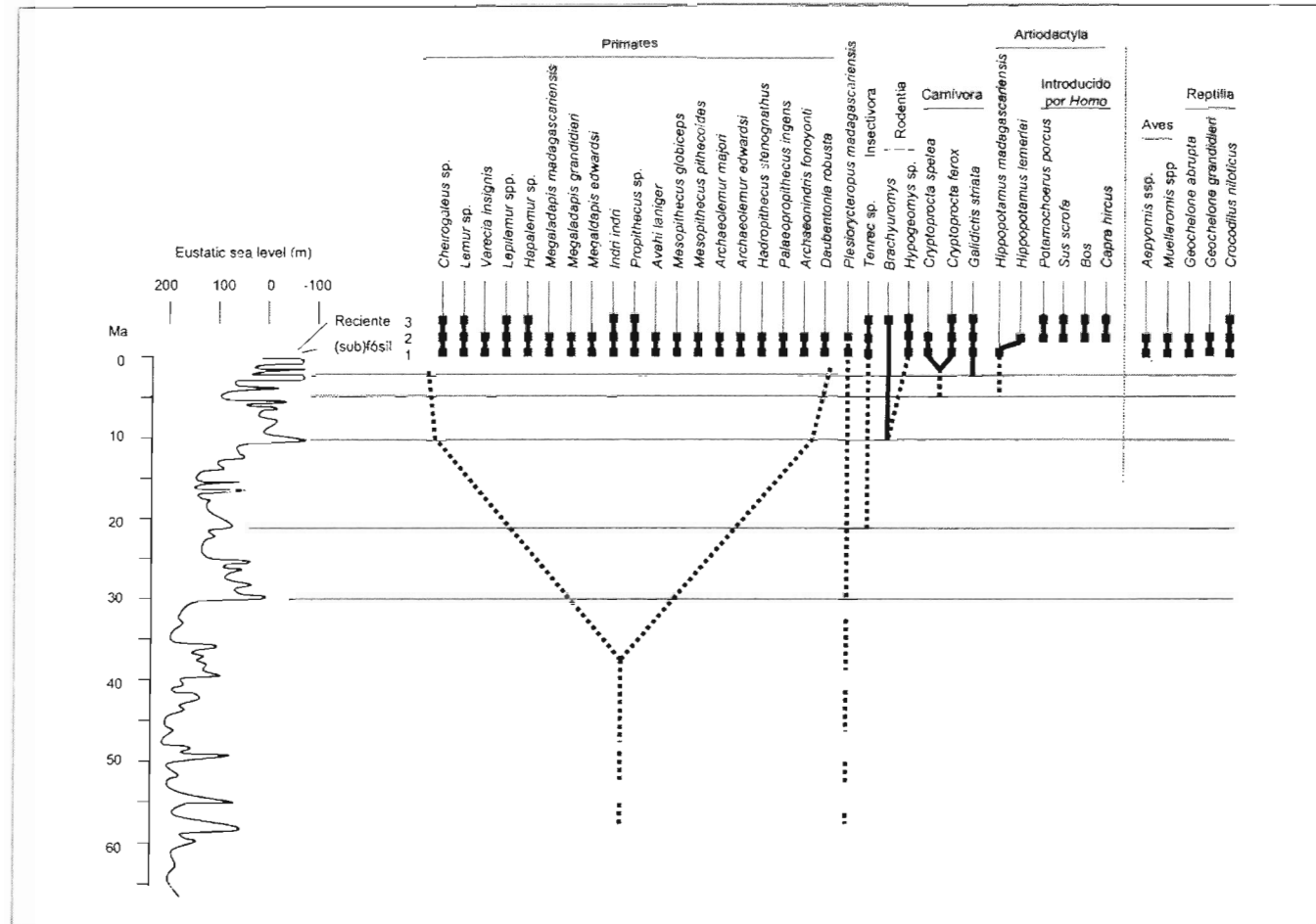


FIG. 2.8. La fauna subreciente de Madagascar: 1) anterior a la llegada de Homo, 2) presencia después de este acontecimiento, 3) «reciente» indica las especies vivas en la actualidad (principalmente según Dewar, 1984; McKenna & Bell, 1997; Wison & Reeder, 1999). A la izquierda el nivel eustático marino según Haq et al. (1987). Las líneas continuas indican la llegada hipotética o duración mínima de este linaje o grupo en Madagascar, las líneas punteadas indican una duración mínima.

Todos los roedores pertenecen a los Nesomyinae. Uno de ellos, *Brachyuromys* está, aunque con dudas, citado del Mioceno superior de África y se conoce actualmente de Madagascar. Los demás Nesomyinae son conocidos solamente en esta isla. Posiblemente ha habido una dispersión hacia Madagascar en el Mioceno tardío con posterior radiación.

Existe un gran carnívoro subfósil, *Cryptoprocta spelea*, con un tamaño comparable al de un puma. Una forma algo más pequeña vive todavía. Hay otros dos géneros de viverridos en Madagascar. Los viverridos aparecieron durante el Plioceno en África, y seguramente no han aparecido antes en Madagascar. Igual que en los primates, el antepasado de este animal puede haber llegado hace unos millones de años (cuando la distancia al continente era menor) y siendo una forma pequeña viajando en una balsa natural.

En Madagascar también hay Chiroptera (murciélagos). En las islas próximas a los continentes suelen encontrarse las mismas especies documentadas en éstos. Probablemente varios quirópteros se dispersaron hacia Madagascar a partir del Plioceno.

Además de estos mamíferos, han existido tortugas gigantes (*Geochelone*) y aves terrestres (por ejemplo, *Aepyornis*, *Mullerornis*), las más grandes comparables a avestruces. Estas aves y reptiles han sido los herbívoros terrestres principales. El género extinto *Plesiorycteropus* es un animal con dieta insectívora, y según algunos investigadores está relacionado con el cerdo hormiguero (*Orycteropus*).

Han sido encontradas varias especies de hipopótamos enanos. La especie *Hippopotamus madagascariensis* parece una copia pequeña del hipopótamo común, *Hippopotamus amphibius*, mientras que *H. lemerlei* es una forma muy modificada, entre otras cosas poseen un cráneo lateralmente «comprimido» y caninos reducidos. Probablemente estas dos especies forman un linaje y los cambios morfológicos son adaptaciones a una vida más terrestre, tal y como también ocurre en otras islas como Creta y Chipre. El género *Hippopotamus* aparecía al final del Mioceno, y la especie *H. amphibius* durante el Pleistoceno. Es posible que los «hipos» hayan llegado a Madagascar durante uno de los glaciales del Pleistoceno medio, cuando la distancia al continente se redujo considerablemente. No obstante, éstos tuvieron que recorrer una distancia a nado de aproximadamente 320 km.

Homo sapiens quizás llegó hace tan sólo unos 1.500 años, y con él trajo vacas, cabras y probablemente también el suido *Potamochoerus*. El primer registro de esta forma en África data del Pleistoceno medio, y parece imposible que este suido llegase a la isla por su cuenta. Las dataciones de los yacimientos arqueológicos sugieren que *Homo* ha coexistido durante unos 500 años con las formas que se han extinguido.

La extinción hace unos 1.500-1.000 años afectó a las especies mayores de tortuga, las grandes aves terrestres, el *Hippopotamus lemerlei*, el *Plesiorycteropus*, el gran carnívoro *Cryptoprocta spelea* y un gran número de primates, incluyendo la familia Megaladapidae, las subfamilias Archaeolemurinae y Paleopropithecinae, junto a varios géneros y especies (figura 2.8). Existen indicaciones acerca de la extinción de algunas especies hace tan sólo un par de siglos. Aunque se han ofrecido muchas explicaciones (como una desecación importante en toda la isla), parece probable que estas extinciones estén relacionadas con la llegada de *Homo*. Algunas especies pueden haberse extinguido por la caza y otras por la degradación del ambiente.