

3.4. La fauna

INTRODUCCIÓN

Alrededor de la transición Plio-Pleistoceno, quizás algo antes, *Homo* se dispersó por el sur de Asia y por esta razón se limita la discusión de la fauna de este continente a los últimos dos millones de años. Como en otros capítulos, la énfasis está en los grandes mamíferos, que por varias razones eran generalmente los animales más importantes para los humanos de aquellos tiempos. Aquí se trata Asia y en la siguiente sección Europa, aunque en realidad los dos forman un solo continente, Eurasia. El registro arqueológico y paleontológico europeo ha sido estudiado intensamente durante mucho tiempo y no solamente por tradición o por «eurocentrismo», el volumen de material y las interpretaciones más elaboradas justifican esta separación.

El continente Eurasia se formó gradualmente por procesos tectónicos partiendo de varios continentes pequeños. A partir de hace unos 20 Ma, Europa, Anatolia y la India están incorporadas en Eurasia y también la placa arábica se fue separando de África y uniéndose a Asia (Rögl, 1998). A partir de esta fecha, Asia es un continente muchísimo mayor que los demás. Existe una relación entre la superficie de una isla o continente y la diversidad de su fauna. Todo esto hace de Asia el origen de muchos grupos de animales, que se dispersaron a otros continentes.

El predominio de las cadenas montañosas con orientación este-oeste no modifica mucho la zonación climática, apareciendo zonas extensas con un mismo tipo de ambiente con esta orientación. Del norte al sur está la tundra, la taiga y la estepa. La tundra es un ambiente húmedo en el norte de todo el continente, con una estacionalidad muy marcada y con un período de crecimiento para la vegetación muy corto; demasiado corto para los árboles. La taiga es una zona húmeda con ambiente cerrado, que se extiende desde Europa hasta el extremo oriental de Asia. La estepa es un ambiente árido y abierto, que está limitado al sur por la cadena montañosa del Himalaya, pero que continúa en los ambientes áridos del Medio Oriente (y en el Sahara) en el occidente, y el desierto de Gobi en el oriente. Esta zona ha tenido una fauna con especies

que en la actualidad siguen viviendo en los ambientes abiertos de África o que tienen una relación filogenética estrecha con especies actuales africanas. Esta zona árida no llega hasta la costa del Pacífico, porque la proximidad del mar provoca un ambiente más húmedo que une los ambientes húmedos y cerrados de la taiga y de la zona tropical china. La cadena del Himalaya y su continuación hacia los Alpes es un ambiente favorable para ciertos animales, pero para muchos animales también es una barrera que separa el subcontinente indio del resto de Asia. En el sureste de Asia se encuentran y mezclan las faunas de ambiente húmedo del subcontinente indio y del este de Asia. Las faunas de Sumatra, Java y Kalimantan tienen elementos de las dos zonas.

Durante los glaciales, baja la temperatura, se forman glaciares en las zonas frías con mucha precipitación, la tundra se extiende hacia el sur hasta llegar a unirse con la estepa, mientras que en la estepa puede bajar la evaporación (y aumentar la humedad). El ambiente abierto formado por la unión de tundra y estepa se indica con el nombre de «estepa de mamuts» y se interpreta como un ambiente abierto con mucha vegetación, que soporta una gran biomasa de herbívoros (Guthrie, 1990). Es un ambiente que se extiende desde el Atlántico hasta el norte de América porque el estrecho de Bering está seco durante los glaciales. Parte de la fauna de la estepa de mamuts vivió desde Europa hasta América. Con los glaciales progresivamente más severos, las islas sobre o próximas al límite de la placa asiática, están menos aisladas o se unen al continente. Las faunas de Java, Taiwán y las islas grandes de Japón tienen una historia parecida empezando como pobres y endémicas y siendo progresivamente más continentales. Las islas algo más alejadas del continente, como Sulawesi, Flores y las islas de Filipinas, tienen una historia todavía no bien conocida, pero también marcada por cambios en el grado de aislamiento. La zona de Indonesia y Filipinas tiene una tectónica muy activa, y no sabemos cómo y en qué momentos puede haber cambiado la geografía.

LA FAUNA

Las figuras que acompañan este capítulo indican la distribución temporal de los grandes mamíferos (en algún caso también de los pequeños) en las diferentes partes de Asia. Estas figuras pueden servir de ayuda para este apartado y son la base para las observaciones sobre la distribución temporal de las especies, pero serán discutidas más detalladamente en la segunda parte de este capítulo, donde se darán las referencias correspondientes. Observaciones sobre la clasificación y anatomía general pueden ser contrastadas con los manuales de zoología y paleontología (Carroll, 1988; Duff & Lawson, 2004; McKenna & Bell, 1997; Meléndez, 1990; 1995; Nowak, 1991; Romer, 1966; Simpson, 1955; Thenius, 1979; Wilson & Reeder, 1993). La distribución de las especies actuales se puede consultar en Corbet & Hill (1992), Roberts (1997), Earl of Cranbrook (1991), Duff & Lawson (2004), etc.

Los **Primates** incluyen a los Cercopithecoidea y Hominoidea, pero también a los Lorisidae y Tarsiidae. Existen muchas publicaciones sobre este grupo (Groves, 2001; Szalay & Delson, 1979). Estas últimas familias son primitivas y poco diversas. Los Lorisidae viven en SE Asia, las islas continentales de Indonesia y en Filipinas, y los Tarsiidae en Sumatra, Kalimantan y Filipinas y casi no tienen registro fósil.

Los Cercopithecidae incluyen a los macacos *Macaca*, que son muy abundantes en la actualidad y que viven desde Japón hasta las islas continentales de Indonesia, en el sur de Asia y en Sulawesi y Filipinas. El registro fósil no muestra la misma diversidad específica, pero macacos fósiles son conocidos en Japón, China e Indonesia, así como también en Israel. Pasa lo mismo con el langur *Presbytis*, que es abundante y diverso en la actualidad, pero que tiene un registro fósil más pobre. Su entrada en Java es muy reciente. El babuino *Theropithecus* es conocido en pocos yacimientos fuera de África, donde vive en la actualidad, pero tiene registro fósil en el norte de la India, España y probablemente en Israel (Delson, 1993; Gibert *et al.*, 1995). *Rhinopithecus* vive en la actualidad en SE Asia, pero estaba presente en el sur de China durante gran parte del Pleistoceno.

Los Hominoidea son muy diversos en el SE de Asia. *Hylobates* es la forma más primitiva; vive en SE Asia y en Sumatra, Java y Kalimantan y se conocen fósiles del Pleistoceno superior de Java y del Pleistoceno del sur de China. Al tratarse de un «braquiador» está limitado a la selva. El orangután *Pongo* tiene registro fósil en el sur de China desde el Pleistoceno inferior hasta casi la actualidad, en el SE de Asia aparece en el Pleistoceno superior y en la actualidad vive en Sumatra y Kalimantan. *Gigantopithecus* es una forma mal conocida; la dentición hace pensar que es una forma próxima al orangután, pero mucho más grande. Ha sido descrito científicamente a partir de dientes comprados en farmacias chinas (los «dientes de dragón», que son fósiles, son convertidos en medicamentos). La especie *G. blacki* es conocida en el Plioceno superior y Pleistoceno inferior de China; otra especie más primitiva y más antigua ha sido descrita en Pakistán. El género *Homo* se dispersó en Asia probablemente al final del Plioceno, quizás ya hace unos 2 Ma. Este género será discutido más en detalle en otro capítulo.

Los **Pholidota** están representados en Java con el linaje *Manis palaeojavanica-javanica*. Existen dos especies actuales (*M. javanica* y *M. pentadactyla*) que viven en el subcontinente indio, SE Asia, las islas continentales de Indonesia y en Filipinas.

Muchos de los **Carnivora** son los mismos que los de África o parecidos/relacionados. Mientras que los herbívoros tienen una relación fuerte con el ambiente por su locomoción y dieta, sobre todo en climas estacionales, los carnívoros son más libres y su mayor nexo con el ambiente es a través de sus adaptaciones locomotrices.

Hay una gran variedad de carnívoros pequeños como Viverridae (*Viverra*, *Poguma*, etc.) y Herpestidae (*Herpestes*), Procyonidae (*Ailurus fulgens*, panda menor) y Mustelidae (*Martes*, marta; *Gulo*, glotón; *Meles*, tejón; *Lutra*, nutria). Los mustélidos mayores están bien representados en el norte de Eurasia y muchos de ellos serán tratados en el capítulo sobre Europa.

Muchos de los Canidae (*Canis*, *Nyctereutes*, *Vulpes*, *Alopex* zorro polar) son discutidos en los capítulos sobre África y Europa. Hay unas diferencias notables en la distribución temporal de algunos cánidos en las diferentes partes del Viejo Mundo. *Nyctereutes* es de origen americano y se ha dispersado al final del Mioceno por el Viejo Mundo y es conocido en Europa, África y Asia. En Europa se extinguió con la llegada de *Canis*, hace unos 2,1-2,0 Ma, en África se extinguió algo más tarde, mientras que sigue vivo en el este de Asia. *Canis*, que también es de origen americano, se dis-

persó hacia el Viejo Mundo hace unos 2,7 Ma, pero llegó mucho más tarde a Europa (hace unos 2,1 Ma), que a Asia y África.

Los Ursidae son un grupo con un origen relativamente reciente en el hemisferio norte y son de ambientes cerrados (con la excepción del oso polar), lo que limita su distribución. Son omnívoros o herbívoros, como en el caso del oso cavernario (*Ursus spelaeus*) y el panda mayor (*Ailuropoda*). Esta última forma tiene un registro relativamente largo en China.

Los Hyaenidae parecen ser casi todos los mismos que había en África y Europa. Destaca la presencia temprana de *Crocota* en los ambientes abiertos del subcontinente indio y en África, mientras que su aparición en Europa y China es mucho más tardía. Muchos autores indican que las formas tempranas de *Crocota* son diferentes a la especie actual, pero no hay un consenso claro sobre qué nombre se aplica a estas formas. En el subcontinente indio se aplican los nombres *Crocota felina* y *C. sivalensis* (de Vos *et al.*, 1987). Igualmente, hay autores que consideran las formas grandes tardías de Eurasia como otra especie, *C. spelaea*. En la actualidad, *Hyaena* es de ambientes todavía más abiertos que *Crocota*, y esto se refleja también en el registro fósil. *Pachycrocota brevirostris* ha tenido una distribución geográfica realmente muy extensa incluyendo a África, Europa, el norte de China y Java (Turner & Antón, 1996).

Los Felidae están representados por las dos subfamilias: los Machairodontinae y los Felinae. Los Machairodontinae (tigres de dientes de sable) incluyen dos géneros con métodos de caza totalmente diferentes: *Homotherium* y *Megantereon* (Turner & Antón, 1997). Los otros félidos tienen caninos con sección más redonda. Hay una variedad de especies pequeñas e intermedias del género *Felis*. *Panthera pardus*, *Panthera leo* y *Acinonyx* son conocidos también en África y Europa. *Panthera tigris* es una forma conocida únicamente en Asia y representa probablemente una primera dispersión de *Panthera*. *Panthera pardus* y *P. leo* tienen su origen en África, pero tardaron en dispersarse por Eurasia. *Lynx* es una forma sobre todo del norte de Eurasia y de América.

Los Proboscidea han mantenido una diversidad sorprendente durante casi todo el Pleistoceno de Asia. Gomphotheriidae (mastodontes) son formas primitivas relacionadas con *Gomphotherium*. Tienen dientes primitivos con las cúspides, no con lofos (que resultan de una cúspide lingual y otra bucal), ni láminas (lofos comprimidos antero-posteriormente); los adultos suelen tener todos los molares en función y pueden tener una mandíbula alargada con incisivos. El género *Anancus* es conocido también en África y Eurasia y tiene una tendencia a la reducción de la parte anterior de la mandíbula, que es paralela con los Elephantidae. Parece sobrevivir un poco más en Asia que en Europa. *Sinomastodon* es una forma próxima que ha sobrevivido hasta el Pleistoceno temprano en China. *Sinomastodon bumiajuensis* es una forma endémica de la isla de Java (Van den Bergh, 1999; Van Maarel, 1932).

Los Elephantidae tiene molares con un gran número de lofos o láminas y generalmente con coronas altas. Los molares son grandes en comparación con la mandíbula, y mientras que se desgastan por completo, se mueven hacia delante en la mandíbula, seguido por el siguiente molar (como si fuera una cinta transportadora). Si se des-

gasta el último diente, se termina la vida del animal. *Stegodon* es un género primitivo y braquidonto, mientras que los otros géneros son más hipsodontos. *Stegodon* ya tenía molares con un aumento del número de lófos o láminas (formados por la fusión de dos cúspides). Este animal es conocido en el sur y este de Asia (Colbert & Hooijer, 1953). Parece que algunos autores están más inclinados a reconocer especies que otros con el resultado de que se cita *S. trigonocephalus* en Israel e Indonesia, pero se citan otras especies en la zona intermedia. Persiste muy tarde para una forma tan primitiva, hasta el Holoceno (Ma Ancheng & Tang Huliang, 1992). Este género incluye a varias formas insulares (Bergh, 1999). Las siguientes formas son más hipsodontas. En líneas generales, el esquema de Maglio (Maglio, 1973) sigue siendo válido para la evolución y filogenia de este grupo. El género *Mammuthus* se ha separado muy temprano del linaje de *Elephas* ya en África. El género *Mammuthus* se diferencia de *Elephas* en la morfología de los molares. En el norte de Eurasia ha dado lugar al «linaje» *M. meridionalis*-*M. trogontherii* (o *M. armeniacus*)-*M. primigenius*. Este género vivía en el norte de Eurasia y a grandes rasgos, la evolución es la descrita en la sección sobre Europa (capítulo 4.3), con la diferencia de que en Europa se reconoce una secuencia de tres especies, de las que por lo menos dos llegan por dispersión, la transición evolutiva entre estas formas se encuentra en el norte de Asia. *Elephas planifrons* se ha separado de la especie africana *E. ekorensis* y ha aparecido en Asia hace unos 3 Ma y ha vivido hasta en el norte de China. La forma insular *E. celebensis* sería un descendiente de *E. planifrons*. Otra rama que se ha separado de *E. ekorensis* en el mismo momento es la de *E. hysudricus*, *E. hysudricus* y el elefante indio reciente *E. maximus*. Este grupo ha vivido inicialmente en el subcontinente indio y el sureste de Asia. El elefante indio ha llegado a entrar en China. *Elephas namadicus* (o *Palaeoloxodon*) es una forma hipsodonta que se ha separado de la línea africana *E. ekorensis*-*E. recki*-*E. iolensis*, y ha aparecido fuera de África hace más o menos 1 Ma y es idéntico o muy relacionado con *E. antiquus* de Europa y *E. naumanni* de China y Japón.

Los **Perissodactyla** de Asia están representados por cuatro familias, y la primera de ellas, los Equidae, por dos géneros. *Hipparion* es un équido hipsodonto, pero todavía con dedos laterales, aunque ya están muy reducidos. Es fácilmente reconocible en la dentición: el protocono en los molares superiores es aislado y no está conectado al protocónulo. Mientras que se extinguió en Europa más o menos cuando llegó *Equus*, en África persistió hasta hace alrededor de 1 Ma y en el norte de China quizás hasta el principio del Pleistoceno. El género *Equus* está representado por una variedad de especies, la mayoría estenonianas (relacionados con *Equus stenonis*, y con una cierta morfología en los molares inferiores).

Los Chalicotheriidae son unos ungulados con garras en vez de uñas como los rinocerontes o caballos. Nunca han sido muy abundantes, pero la variedad de especies ha sido mayor antes del Pleistoceno. Están representados por el género *Nestoritherium*, que es muy próximo a *Chalicotherium* y probablemente es un descendiente. Es conocido en China (Wanpo *et al.*, 1991) y en Java (Van den Bergh *et al.*, 2001). Pertenece a la subfamilia Chalicotheriinae, que son formas braquiodontas más adaptadas a un ambiente húmedo o cerrado. El otro superviviente de esta familia primitiva, *Anchylotherium hennegi* en África, pertenece a los Schizotheriinae, que son más hipsodontos y adaptados a ambientes más abiertos.

Los Tapiridae se caracterizan por dientes lofodontos (con crestas transversales) y con coronas bajas. Como es común (pero no universal) en los Perissodactyla, los premolares están «molarizados», tienen morfología de molar en vez de ser más simples. Se trata de animales folívoros. Los tapires han tenido una distribución muy amplia durante el Mio-Plioceno en prácticamente toda Eurasia. También han llegado a América. Pero nunca han entrado en África, ni en el subcontinente indio. Siendo folívoros, no han sido capaces de cruzar el cinturón árido que se extiende desde el Sahara hasta el desierto de Gobi. El aumento de la estacionalidad a partir de hace unos 2,7 Ma es probablemente la razón de su declive en Europa y las latitudes altas de Asia. Han sobrevivido hasta el final del Pleistoceno medio en el norte de China (o han recolonizado esta zona en los interglaciales). En la actualidad hay una sola especie amenazada con la extinción en el sureste de Asia, y otras tres en América.

Los Rhinocerotidae son una familia que fue muy diversa, y en el Pleistoceno asiático son todavía relativamente diversos. El rinoceronte muy grande *Elasmotherium*, con un cuerno inmenso, es una forma primitiva, sin relación estrecha con el resto de los rinocerontes del Pleistoceno. Estaba adaptado al ambiente árido y abierto del centro o norte de Asia. De los tres principales grupos de rinocerontes dos están presentes en el Pleistoceno asiático. Los rinos africanos tienen su origen en Eurasia, pero en el Pleistoceno este grupo ya no está presente. *Rhinoceros* y *Dicerorhinus* son formas que mantienen incisivos, y los inferiores pueden servir como arma; en cambio, los cuernos no están muy desarrollados. En consecuencia, los nasales no están acortados y no son muy masivos (como es el caso en los rinocerontes africanos), y tampoco están sujetos por un septo nasal osificado. En la actualidad hay dos especies de *Rhinoceros* (en el subcontinente indio y el sureste asiático) y una de *Dicerorhinus* (en el sureste de Asia). Estas especies están en peligro de extinción, pero pertenecen a linajes que han tenido una distribución más amplia y *Rhinoceros* ha estado presente en China hasta el final del Pleistoceno. *Stephanorhinus* y *Coelodonta* son un grupo de rinocerontes que tienen dos cuernos grandes; tienen el septo nasal osificado y han perdido los incisivos. *Coelodonta* es más hiposodonto y está adaptado a ambientes áridos. Su registro fósil más antiguo está en el norte de China. *Stephanorhinus choukoutienensis* es una forma con un cráneo primitivo, como en *S. kirchbergensis*, pero con dentición más próxima a *S. hemitoechus* (Sahni & Kahn, 1988; Stremme, 1911; Tong Haowen & Moigne, 2000; Tong Haowen, 2001).

Los Artiodactyla del Pleistoceno de Asia incluyen a las mismas familias que en África y a los Moschidae. Los Suidae son menos diversos que en África, pero lo son mucho más que en Europa. Un elemento arcaico es «*Dicoryphochoerus*» *ultimus* (= «*Potamochoerus nodosarius*»), que es probablemente un descendiente del género *Hippopotamodon*, muy común en el Mioceno tardío de Eurasia. El género *Sus* está caracterizado por la morfología del cuarto premolar inferior y de los segundos y terceros incisivos superiores. La especie *Sus lydekkeri*, del norte de China y Japón, es probablemente idéntica a *Sus scrofa*, lo que implicaría que el origen del jabalí común está en Asia oriental. *Sus xiaozhu*, del Plioceno final y de parte del Pleistoceno de China, es una especie muy pequeña, parecida en tamaño a la especie *Sus salvanius* que vive en la actualidad en el Himalaya, pero difiere en detalles morfológicos. *Sus australis* (= *Sus pei*), del final del Plioceno chino, es una especie grande, posiblemente próxima a la especie europea *Sus strozzii*. La especie *Sus barbatus* es muy grande y comparte alguna

característica con la especie *S. australis*. Las especies *S. celebensis* y *S. cebifrons* son copias pequeñas de *S. barbatus* y viven en islas relativamente pequeñas con ecología insular. *Sus liuchengensis* (= ? *S. bijaihanensis*) es una forma de talla media y en rasgos generales se parece a las especies *Sus arvernensis* del Plioceno de Europa y *Sus brachygnathus* del Pleistoceno de Java. *Sus falconeri* (= ? *S. namadicus*) del subcontinente indio comparte con el linaje *Sus macragnathus*-*S. verrucosus* la morfología de los premolares, pero tiene una tendencia a aumentar la altura de la corona de los últimos molares. Probablemente se ha separado de este linaje cuando *S. macragnathus* se dispersó a Indonesia. La transición a la especie *S. verrucosus* está marcada por una reducción de la talla (Colbert, 1935; Han Defen, 1987; Hardjasasmita, 1987).

Los Anthracotheriidae han sido muy abundantes en Asia desde el Eoceno, pero el grupo ha empobrecido mucho durante el Mioceno, y sólo un linaje ha llegado al Pleistoceno, el género *Merycopotamus*. La presencia en Java (Koenigswald, 1933) data probablemente del final del Pleistoceno temprano, mientras que el último registro en el subcontinente indio es del «Tatrot», lo que coincide con el Plioceno final (Steensma & Hussain, 1992).

Los Hippopotamidae tienen un esqueleto poscranial como los Anthracotheriidae, pero más robusto, difieren de esta otra familia, sobre todo en la morfología de las cúspides de los molares que, con un poco de desgaste, tienden a mostrar el típico «patrón trébol». Los Hippopotamidae están representados por el género *Hexaprotodon*, que se ha dispersado hace unos 8 Ma desde África en el subcontinente indio, el sureste de Asia y, más tarde, en Indonesia. El nombre se refiere al número de incisivos; tiene seis incisivos inferiores, mientras que *Hippopotamus* tiene cuatro. Las formas del Pleistoceno suelen ser atribuidas a una sola especie, *H. sivalensis*, con la excepción de la forma endémica del Pleistoceno inferior de Java, *H. simplex* (Van den Bergh *et al.*, 2001; Hooijer, 1950; Koenigswald, 1933).

Los Camelidae incluyen a *Paracamelus* y su descendiente *Camelus*. La primera forma es de mayor tamaño y ha llegado desde América al Viejo Mundo al final del Mioceno. Los camellos están adaptados a la vida en la zona árida que se extiende desde el Sahara al Medio Oriente y centro Asia. Con fluctuaciones de aridez han entrado en zonas periféricas, como el sureste europeo. Han sido domesticados.

Los Tragulidae fueron muy abundantes en el Mioceno del subcontinente indio. El género *Dorcabune* ha sido citado en el Plioceno final/Pleistoceno inicial de China. El género *Vishnumeryx* del subcontinente indio (y probablemente de Java) está muy próximo al género actual *Tragulus*, que tiene una especie en India y Sri Lanka y dos en las islas continentales de Indonesia y el sureste de Asia.

Los Moschidae son unos rumiantes primitivos. El género *Moschus* tiene registro fósil en China (Colbert & Hooijer, 1953) y en la actualidad está representado con cuatro especies en Asia oriental.

Los Cervidae son rumiantes en los que los machos, y en el caso de los renos también las hembras, tienen astas. Cada año, las astas se caen y después crecen de nuevo,

y cada vez son más grandes y complejas hasta que el individuo llega a su máxima fuerza. Existen tres subfamilias actuales: Muntiacinae, Odocoilinae y Cervinae. A excepción de los renos, viven en ambientes cerrados o próximos a la transición de espacios abiertos y cerrados.

Los Muntiacinae son ciervos con metápodos relativamente cortos (están adaptados a ambientes cerrados) en los que los machos tienen unas astas muy simples, dirigidas hacia atrás y unos caninos superiores funcionales. Están representados por el género *Muntiacus* en todo el Pleistoceno de China, SE Asia y también en las islas continentales de Indonesia y Taiwán gracias a que existieron conexiones intermitentes con el continente (Black *et al.*, 1933; Colbert & Hooijer, 1953; Han Defen, 1987). Vive en la actualidad también en el subcontinente indio. *Elaphodus cephalophus* es un ciervo con unas astas muy pequeñas y caninos grandes y está considerado como un muntiac. Aparece durante el Pleistoceno medio en China, donde vive en la actualidad. *Hydropotes* está incluido en los Cervidae, aunque no tiene astas. Los machos tienen unos caninos superiores muy grandes. En general, estos caninos suelen reducirse cuando, por evolución, aparecen y aumentan las astas. Estos dos datos sugieren que *Hydropotes* quizás nunca ha tenido astas y que es el ciervo más primitivo, o que quizás no es un ciervo de verdad. Aparece en el Pleistoceno medio del norte de China, donde vive en la actualidad (Black *et al.*, 1933).

Los Odocoilinae están representados por el alce, el corzo y el reno. Son ciervos telemetacarpales, lo que quiere decir que preservan las partes distales de los metacarpianos laterales. Además se caracterizan por tener unas astas que no se originan sobre las órbitas (como en los Cervinae), sino más atrás, sobre el neurocráneo, lo que implica una extensión posterior de los frontales. También tienen caracteres típicos de la dentición, como premolares relativamente grandes y una morfología particular de los molares. El alce *Alces* tiene su origen en el norte de Asia. Esta línea ya se conoce desde la primera parte del Plioceno tardío del sur de Siberia. Su distribución se ha extendido probablemente más hacia el sur durante los glaciales, y en el último glacial ha llegado a aparecer en el norte de China. *Capreolus* es un descendiente de alguna especie del género *Procapreolus*, que ha vivido en grandes partes del norte de Eurasia. La distribución temporal de los dos géneros se solapa, y *Capreolus* ya existía en la primera parte del Plioceno tardío del sur de Siberia (Vislobokova *et al.*, 1995). A partir de la segunda parte del Pleistoceno medio extiende su distribución por el norte de China. El reno *Rangifer* es una forma adaptada al ambiente ártico. Morfológicamente hay una secuencia *Capreolus-Odocoilus-Rangifer*, lo que hace pensar que el reno puede haberse originado en la zona ártica a partir de una forma próxima a *Odocoilus*.

Los Cervinae son ciervos plesiometacarpalios, lo que quiere decir que mantienen las partes proximales de los metacarpianos laterales. Es un grupo muy diverso.

Las afinidades de *Eucladoceros* no están del todo claras. Es de tamaño mediano a grande y tiene astas con muchos candiles que salen hacia delante. En *E. boulei* puede ocurrir que dos candiles próximos tengan una conexión ósea relativamente fina entre ellos (como «pata de pato») (Teilhard de Chardin & Piveteau, 1930). Una forma similar ha sido citada de Grecia (Steensma, 1988). *Eucladoceros* no ha sido citado del

sur de China u otras partes meridionales de China. Igual que en Europa, ha sido sustituido por *Megaloceros*.

El género *Elaphurus* se caracteriza por una separación del asta en dos ramas subiguales, cada una puede tener varios candiles o bifurcaciones en ramas subiguales. *Elaphurus eleonora* (= ? *E. pamiroalajaensis*) del Plioceno final de Tadyikistán tiene un primer candil largo y una rama principal mucho más grande y se parece casi más a *Megaloceros kongwangliensis* que a la especie *Elaphurus davidianus* actual. La especie actual ha tenido una distribución natural en el noreste de China, pero existe ahora solamente en cautividad o feral.

Han sido citadas varias especies de *Megaloceros*, algunas de ellas son probablemente sinónimos. *Megaloceros kongwangliensis* del Pleistoceno inferior de China (Hu Changkang & Qi Tao, 1978) es una forma que puede estar muy próxima al origen del grupo *M. pachyosteus*/*M. savini*/*M. giganteus*. Tiene un asta con la primera bifurcación en posición alta, el primer candil es palmar y tiene tres candiles al final de la rama principal. En este último carácter se parece a *Arvernoceros* del Plioceno tardío de Europa. *Megaloceros pachyosteus* tiene la primera bifurcación más baja y una palmación distal que puede haber evolucionado de los tres candiles de la especie anterior. La última especie aparecía alrededor de la transición Pleistoceno temprano-medio. *Megaloceros* aparece en el norte de Asia hasta el norte de China, pero no en el sur de este país.

Rusa posiblemente está relacionado con *Cervus* y muchas veces es incluido en este género. Ha sido citado de partes del Pleistoceno chino y de Indonesia. En la actualidad vive en el sur de China, SE Asia, el subcontinente indio, las islas continentales de Indonesia y en Taiwán y Sri Lanka, así como en algunas islas oceánicas de Indonesia y Filipinas. A lo largo del Pleistoceno, su distribución se ha desplazado hacia el sur. *Axis* es un ciervo con patas posteriores relativamente largas, lo que suele ser típico de animales de ambientes cerrados. Las astas son simples. Comparten detalles morfológicos de la dentición con *Cervus*. Desaparecía durante el Pleistoceno temprano del registro chino, aparecía al final del Pleistoceno temprano en Java, y vive en la actualidad en el subcontinente indio y el sureste de Asia. *Cervus nippon* (= *Pseudaxis*) es un ciervo con astas relativamente simples. Aparece a partir del final del Pleistoceno temprano en el norte de China y al final del Pleistoceno medio también en el sur de China. Vive en la actualidad también en Japón y Taiwán. *Cervus elaphus* es más grande y tiene astas más complicadas, y cuando es adulto tiene un «bez-tine», un candil adicional entre el primero y segundo y muy próximo al primero. Tiene su origen probablemente en el norte de Asia y solamente en el Pleistoceno tardío apareció en el norte de China. Vive en la actualidad en grandes partes de Eurasia en las latitudes medias y en América del Norte. Las poblaciones de América, Asia oriental y el sur de Siberia hasta el lago Baikal no han adquerido corona, mientras que las poblaciones de Europa, Asia occidental, el norte de la India y Tíbet la tienen.

Los Giraffidae están adaptados a ambientes abiertos y más o menos áridos y se encuentran en el centro de Asia y el Medio Oriente. Los Sivatheriinae son formas muy robustas, con patas y cuellos no muy largos y con unos apéndices craneales más gran-

des que los Giraffinae. La primera subfamilia está representada por *Sivatherium* (Colbert, 1935) y la segunda por *Mitilanotherium* (= *Macedonitherium*, = *Sogdianotherium*), conocida del Plioceno terminal de Tadyikistán, los Balcanes, e incluso España; y del Pleistoceno inicial de Grecia (Sharapov, 1986) y por *Giraffa*, una forma africana, pero conocida también del Pleistoceno inferior de Israel (Tchernov *et al.*, 1994).

Los Bovidae están representados por varias subfamilias. Los Antilopinae son más diversos. El género *Gazella* tiene un registro continuo en las zonas áridas o abiertas de Asia central y el Medio Oriente y está representado por varias especies. El género reciente *Antilope* tiene cuernos en forma de espiral. El grupo de *Gazellospira*, *Antilospira* y *Spirocerus* tiene núcleos óseos con torsión similar. *Pontoceros* es parecido, pero tiene núcleos óseos con torsión inversa. Este género aparece en Europa oriental alrededor de la transición Pleistoceno inferior-medio. *Saiga* (saiga) es una forma parecida a *Gazella*, pero tiene una nariz casi como una trompa, lo que constituye una adaptación al frío y/o al polvo de los ambientes áridos. Esta forma vive en la actualidad en una zona reducida en la estepa centro-asiática, pero ha extendido su distribución hasta Europa occidental en los últimos glaciales.

Los Caprinae son un grupo importante, probablemente originario de Asia, con una evolución marcada por los ambientes de la cadena alpina. Se caracterizan por molares muy hipsodontos sin columna interlobular, metápodos robustos y morfologías típicas en las falanges, carpales y tarsales. Tradicionalmente se reconocen tres tribus Caprini, Ovibovini (con *Ovibos* y *Budorcas* y varias formas fósiles) y otro primitivo, del que puede variar el nombre según autor (*Nemorhaedini*, *Rupicaprini*). El análisis de ADN demuestra una agrupación algo diferente (Lalueza-Fox *et al.*, 2000): agrupa *Nemorhaedus*, *Capricornis* y *Ovibos* (serían los Ovibovini), otro grupo es *Myotragus*, *Budorcas* y *Ovis* y un tercer grupo *Pseudois*, *Hemitragus* y *Capra* (los Caprini). La inclusión de *Budorcas* en los Ovibovini parece ser errónea y *Nemorhaedus* está más próximo a los Ovibovini de lo que se suponía.

Capricornis (serau) y *Naemorhedus* (goral) tienen unos cuernos simples dirigidos hacia atrás, como *Galogoral* del Plioceno terminal de Europa. Estas formas aparecen en el Pleistoceno medio de China y *Nemorhaedus* vive en la actualidad desde el sureste de Siberia hasta Birmania; y *Capricornis* vive en el sur de Asia desde Kahsmir hasta Sumatra y en Taiwán y Japón. Los Ovibovini (sentido tradicional) son un grupo que se caracteriza por tener los núcleos óseos de los cuernos dirigidos hacia afuera y la tendencia de dirigir las partes distales de estos núcleos y cuernos hacia abajo y hacia delante y además la tendencia de aumentar la robustez de los metápodos. La forma *Megalovis* es conocida en el Plioceno terminal de China y de Europa. Tiene metápodos relativamente poco robustos y los cuernos dirigidos hacia arriba. *Soergelia* tiene los metápodos más robustos y los cuernos dirigidos hacia delante, ligeramente en una especie y mucho en otra especie; y las partes distales de los cuernos ya no están dirigidas hacia arriba. Este género es conocido en el norte de Asia y en Europa y en América. *Praeovibos* y *Ovibos* tienen los cuernos dirigidos más claramente hacia abajo y metápodos mucho más robustos. Los dos géneros se diferencian solamente en un detalle en la base de los núcleos óseos, siendo *Ovibos* más «derivado». *Praeovibos* aparece en el norte de Siberia en el Pleistoceno inferior. El género americano *Bootherium*

es morfológicamente intermedio entre *Soergelia* y *Praeovibos*, lo que sugiere que el origen del último género podría estar allí. Otro posible ancestro es el género *Boopsis* de China, que es muy mal conocido.

Budorcas se parece mucho a los Ovibovini, por ejemplo en sus metápodos extremadamente robustos, pero esto es probablemente por evolución convergente. No hay registro anterior al Pleistoceno tardío en Asia y vive en la actualidad en el Himalaya; curiosamente el registro más antiguo es de África (Gentry, 1996). *Ovis* tiene los metápodos todavía relativamente gráciles, y tiene unos cuernos muy grandes. Este género está presente en todo el Pleistoceno del norte de China, mientras que en el sur el registro es mucho más corto y en la actualidad vive en las partes de Asia que son áridas o montañosas con paisaje abierto. Ha dado lugar a la oveja doméstica, probablemente en el Medio Oriente; la forma doméstica suele ser más pequeña, con cuernos de tamaño menor.

Pseudois (baral) es una forma próxima, que aparecía al final del Pleistoceno medio y que sigue viviendo en las zonas montañosas de Asia central. El tar *Hemitragus* tiene los núcleos óseos cortos, aplanados y con quilla anterior; y tiene metápodos robustos. Quizás es un descendiente de *Sinocapra* del Plioceno de China (Chen Guanfang, 1991), que ya tiene núcleos óseos con esta morfología. Vive en la actualidad en el Himalaya, la India y Oman. *Capra* es un animal semejante, pero con cuernos más grandes y con alguna adaptación en el esqueleto poscraneal que está ausente en *Hemitragus*. Vive en la actualidad en la zona montañosa desde Anatolia hasta el Himalaya (y en los Alpes y Pirineos). Aparece en el Pleistoceno superior del norte de China. Ha sido domesticado.

Los Bovinae asiáticos de los últimos dos millones de años incluyen a los Boselaphini y Bovini. Los Boselaphini han sido muy abundantes en el Mioceno (si realmente todos pertenecen a esta tribu), pero en la actualidad incluyen solamente a *Tetraceros*, un bóvido pequeño y curioso con cuatro cuernos en vez de dos, y a *Boselaphus*. Existe una especie fósil de *Boselaphus*, y los dos están tan próximos a *Duboisia* de Java, que se puede cuestionar la separación en dos géneros.

Los Bovini son un grupo muy amplio y se incluyen en esta tribu también formas del Mioceno final y Plioceno, como por ejemplo *Parabos*, que todavía no tienen la morfología tan característica de la dentición. Los siguientes géneros tienen molares con columnas interlobulares muy bien desarrolladas, y molares superiores con una extensión bucal, que se mete cierta distancia entre lóbulos antes de fusionarse con uno de ellos. Además, los molares inferiores tienen paredes linguales con estilidos muy marcados y con las cúspides también muy marcadas por crestas. Los molares superiores tienen una morfología similar en la cara bucal. En *Leptobos* y algún otro género, como *Ioribos* (Plioceno) y *Proamphibos*, las hembras no tienen cuernos, y los núcleos óseos de los cuernos de los machos se originan del frontal a poca distancia de la órbita. Son animales relativamente gráciles, con metápodos gráciles. *Proamphibos* tiene unos cuernos rectos dirigidos hacia atrás y muy inclinados, rasgo en el que se parece a *Leptobos brevicornis* de China. *Hemibos*, con cuernos más o menos rectos, es bastante parecido en la morfología del cráneo y sobre todo la orientación de la parte basal de los núcleos óseos de los cuernos a *Leptobos falconeri* del subcontinente indio; que a su vez está muy próximo a *Epileptobos groeneveldti* de Java.

Las dos últimas especies, con cuernos muy grandes, son parecidas a *Leptobos elatus* de Europa en los cuernos, que están dirigidos lateralmente o postero-lateralmente y después curvados hacia antero-superior. *Leptobos elatus* tiene los cuernos más pequeños y con un origen que parece algo más posterior y es muy parecido a *Adjiderebos*. Estas formas se parecen en la curvatura de los cuernos a *Bos* (Duvernois, 1990; Hooijer, 1958; Hu Changkang & Qi Tao, 1978; Pilgrim, 1937; Sahni & Kahn, 1988).

En las siguientes especies machos y hembras tienen cuernos. Estos cuernos se suelen originar más posteriormente, lo que implica una extensión posterior del frontal, que en *Bos* llega hasta el límite posterior del cráneo y está encima de los parietales y el occipital. Todas estas formas son más robustas y generalmente más grandes que las formas anteriores. *Bubalus* (búfalo asiático) puede ser particularmente robusto y grande, con cuernos que suelen tener una sección triangular con una cara superior muy plana. Las formas de la India y Java son muy grandes; las de China más pequeñas y con cuernos más modestos. *Anoa* es una forma enana insular de Sulawesi y Filipinas. *Bison* es robusto o muy robusto, particularmente en los metápodos, tiene un cráneo ancho y los núcleos óseos de los cuernos originados bastante después de las órbitas; pero no tanto como en *Bos*, dirigidos hacia fuera y curvados hacia arriba. Hay diferentes especies, más o menos robustas, y con cuernos más o menos grandes. *Dmanisibos* es un bóvido que se parece a *Leptobos etruscus* pero también un poco a los bisontes primitivos como *B. voigtstedtensis*. El yak, *Bos grunniens*, es una forma con metápodos muy cortos y robustos, que algunos aproximan a *Bos* y otros a *Bison*. Tiene un registro fósil muy corto en Siberia y vive en la actualidad en el Himalaya. Está adaptado al frío. Se supone que *Eobison palaeosinensis* está próximo al origen de los bisontes, pero el cráneo y la orientación y forma de los núcleos óseos de los cuernos se parecen mucho a *Bos* (*Bibos*) de Java. Hay varias especies de *Bos* en el subcontinente indio y en el suroeste de Asia. La especie *Bos primigenius* es conocida en primer lugar en Europa, pero también en Asia (Israel, etc.) (Hooijer, 1958; Van Maarel, 1932; Sahni & Kahn, 1988; Stremme, 1911; Teilhard de Chardin & Piveteau, 1930; Vekua, 1995).

EVOLUCIÓN FAUNÍSTICA Y CLIMA. PATRONES BIOGEOGRÁFICOS

Suroeste de Asia

La conexión terrestre entre África y Eurasia está al norte del mar Rojo y ha estado allí durante el tiempo que nos interesa aquí. No obstante, también puede haber existido durante algunos glaciales una segunda conexión al sur del mar Rojo, en el estrecho de Bab el Mandeb. Toda esta zona es árida y forma parte del cinturón árido que va desde el Sahara hacia el desierto de Gobi. En toda esta zona, la fauna es típica de ambientes abiertos o áridos, pero la conexión estrecha entre África y Asia se hace notar en la fauna. En Asia este cinturón árido tiene en el norte una zona amplia de transición hacia la región más húmeda con fauna mixta. Probablemente la aridez de este cinturón ha disminuido durante los glaciales, resultando una zona muy amplia donde se puede encontrar faunas fósiles mixtas. La mayoría de los yacimientos están en Israel, Líbano, Turquía, Georgia, Armenia y Azerbayán, pero hay otros más al este con faunas todavía parecidas hasta por lo menos en Tadyikistán.

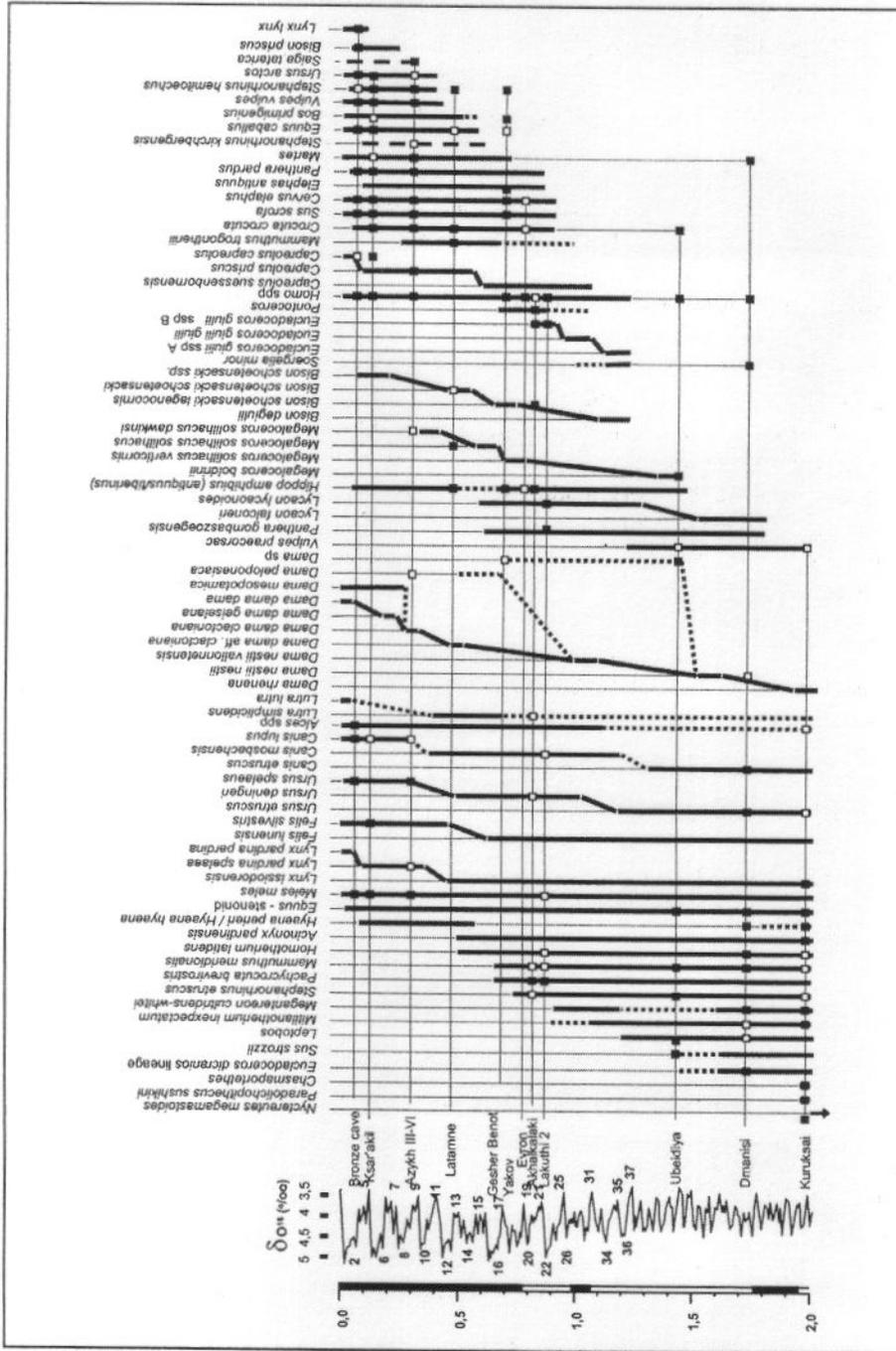
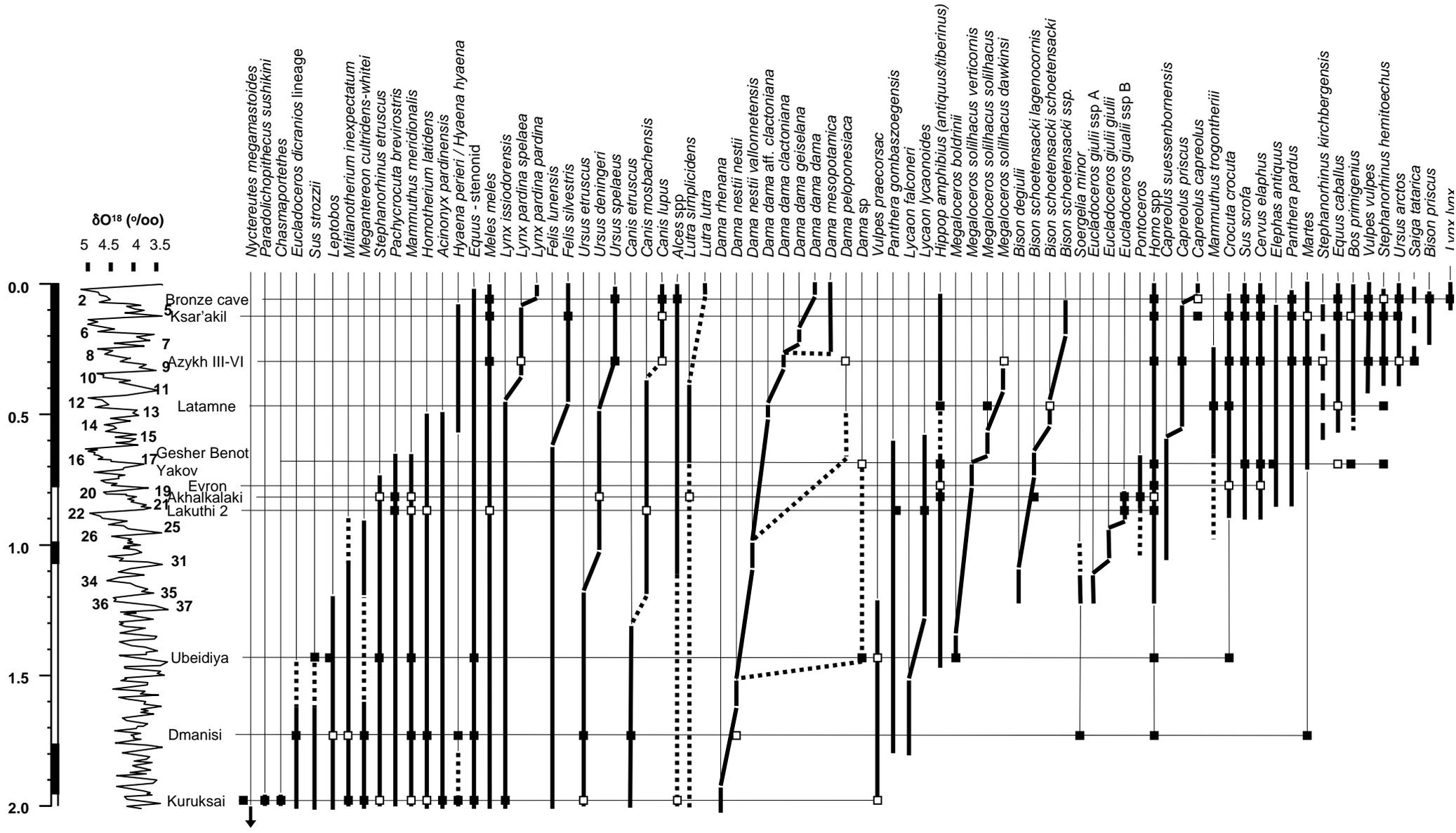


FIG. 3.2. La distribución temporal de los grandes mamíferos del sur-este de Asia y Tadzhikistán, comparado con Europa (ver figura 4.2) (basado en la literatura, principalmente: Tchernov et al., 1994; Ron et al., 2003; Hooijer, 1961; Sharapov, 1986; Janashvili, 1978; Sotnikova & Vistobokova, 1990; Vekua, 1986, 1995). Cuadros indican presencia en los yacimientos, cuadros blancos indican «cf.», «aff.», «sp.» o «?». La flecha indica presencia anterior. Kuruksai puede ser más antiguo que 2 Ma.



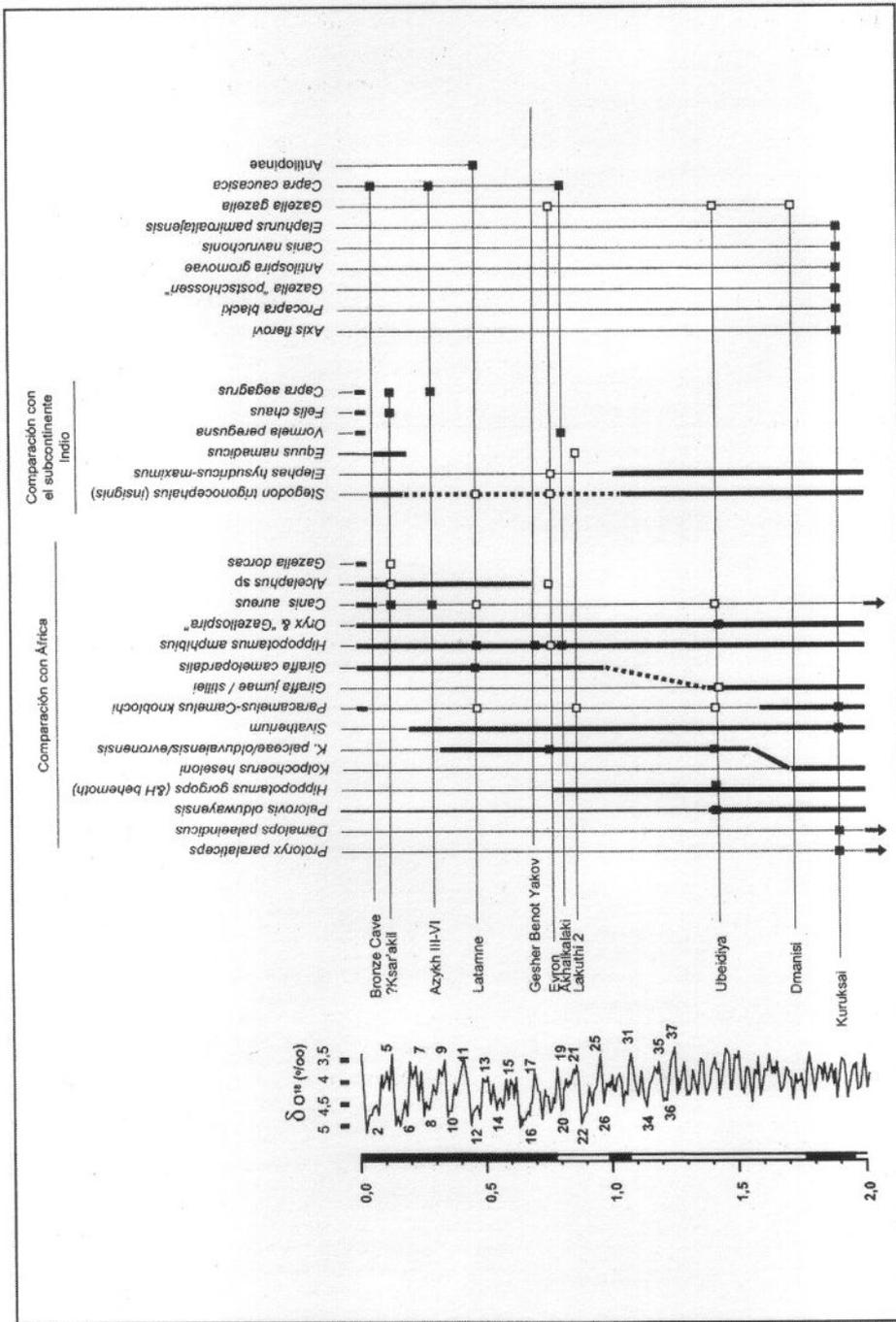
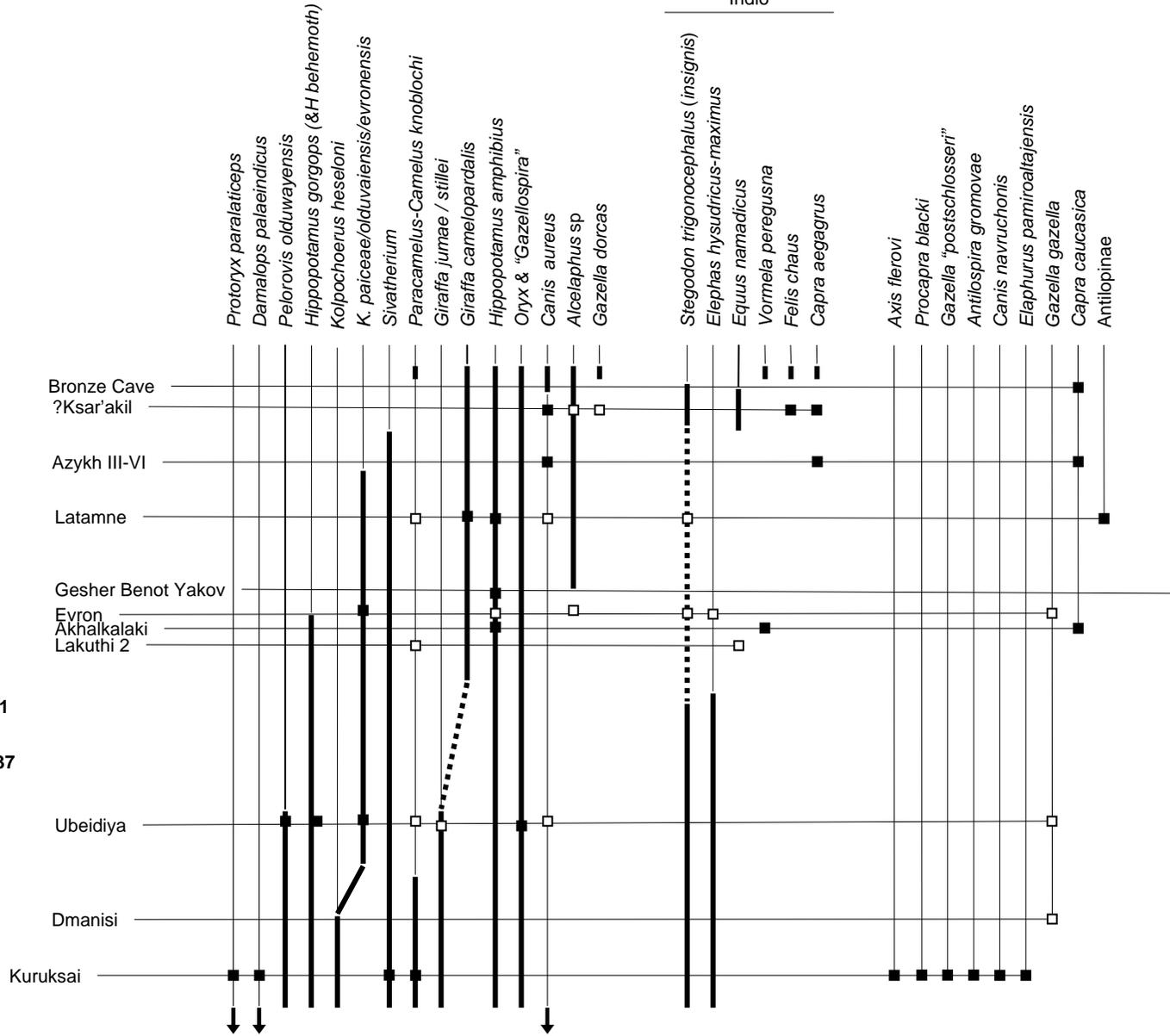
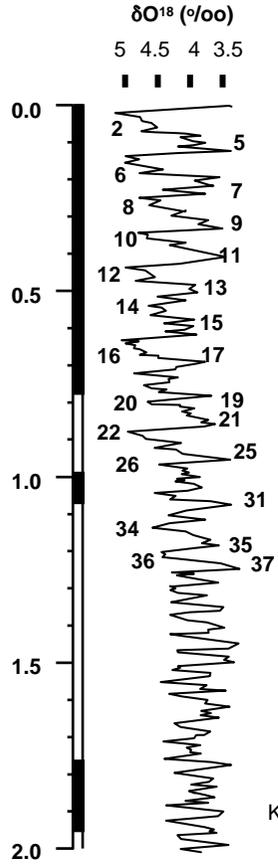


FIG. 3.2. (Continuación). Estos taxones no son conocidos de Europa; y su distribución temporal está comparada con la distribución temporal de sus más especies (o especies comparables) de África (figuras 2.3, 2.5, 2.6 y 2.7) y el subcontinente indio (figura 3.3).

Comparación con África

Comparación con el subcontinente Indio



Frecuentemente se relaciona la dispersión de *Homo* desde África hacia esta zona con la (supuesta) dispersión de otros animales o la extensión de la bioprovincia etiópica en el suroeste de Asia. Por esto es interesante considerar aquí las faunas de esta zona con respecto a su relación con las zonas colindantes. La figura 3.2 muestra una selección de faunas de la zona árida con «influencia» del norte euroasiático y comparan la presencia de los grandes mamíferos en estos yacimientos (según Janashvili, 1978; Ron *et al.*, 2003; Sharapov, 1986; Sotnikova & Vislobokova, 1990; Tchernov *et al.*, 1994; Vekua, 1986; 1995) con su distribución temporal en Europa, África y el subcontinente indio (como está indicado en otras figuras en este volumen). El yacimiento Kuruksai es probablemente algo más antiguo de 2 Ma, pero está incluido aquí porque es un yacimiento rico e interesante. Si un taxón es conocido en Europa y en África o en el subcontinente indio, se compara con Europa y después con África, aunque no se lleva esto al extremo de incluir *Sivatherium* en Europa, por un hallazgo próximo a Edirne. Este método sobrevalora la afinidad con Europa (sobre todo a costa de otras partes de Eurasia) e infravalora la afinidad con India. La mayoría de los yacimientos tienen elementos de varias zonas colindantes y elementos «propios» (o del norte de Asia). Especies de la última categoría aparecen también en las zonas colindantes y por esto esta categoría parece infrarrepresentada. Hasta en los yacimientos de Israel y Líbano, la «influencia europea» es notable y es mayor en los más recientes. Este fenómeno probablemente está relacionado con un impacto progresivo de los glaciales. Parece que hay poco fundamento para relacionar la dispersión humana con una dispersión de especies africanas o una extensión de la «influencia» de las faunas africanas en general. Dmanisi muestra una afinidad europea clara. El avestruz está presente en Dmanisi, y se menciona a menudo como «influencia» africana, pero es una forma que ha tenido una amplia distribución en Asia durante mucho tiempo antes de la dispersión humana (Lowe, 1931), y que en tiempos más recientes se ha restringido a África.

También existen diferencias del registro fósil de esta zona con el de Europa. Hay taxones con afinidades africanas o indias, notablemente *Stegodon* y *Elephas hysudricus*. Parece que en varias ocasiones se ha separado un linaje de *Dama* (de afinidades europeas) en esta zona. Probablemente estas especiaciones se han producido durante los glaciales, cuando las poblaciones de los diferentes refugios estaban separadas. Es llamativa la presencia en esta zona de taxones que mucho más tarde aparecieron en Europa, como *Homo*, *Crocota* y *Soergelia minor*. Este fenómeno parece repetirse más tarde con las especies *Stephanorhinus hemitoechus* y *Bos primigenius* y con el género *Capra*. No hay buenos ejemplos de supervivencias más tardías en los dos últimos millones de años, pero un caso importante es la de la extinción de *Gazella* en Europa, que ocurrió hace unos 2 Ma (coincidiendo con la aparición de *Canis*), mientras que este género persiste en el Medio Oriente. Las diferencias con Europa consisten generalmente en la presencia o distribución temporal de formas adaptadas a ambientes áridos o abiertos. Es un patrón persistente ya desde el Mioceno (Van der Made *et al.*, en prensa): gacelas, otros antílopes, *Orycteropus*, hyracidos, *Mesopithecus*, y otros taxones han llegado a Turquía y o Grecia y han tardado en dispersarse por Europa occidental, en algunos casos han tardado millones de años en hacerlo. La dispersión de un animal «africano» en esta zona no implica una dispersión a Europa en el mismo momento, sino que puede tardar más tiempo. Correlaciones bioestratigráficas basadas en apariciones de taxones pueden ser erróneas.

Subcontinente indio

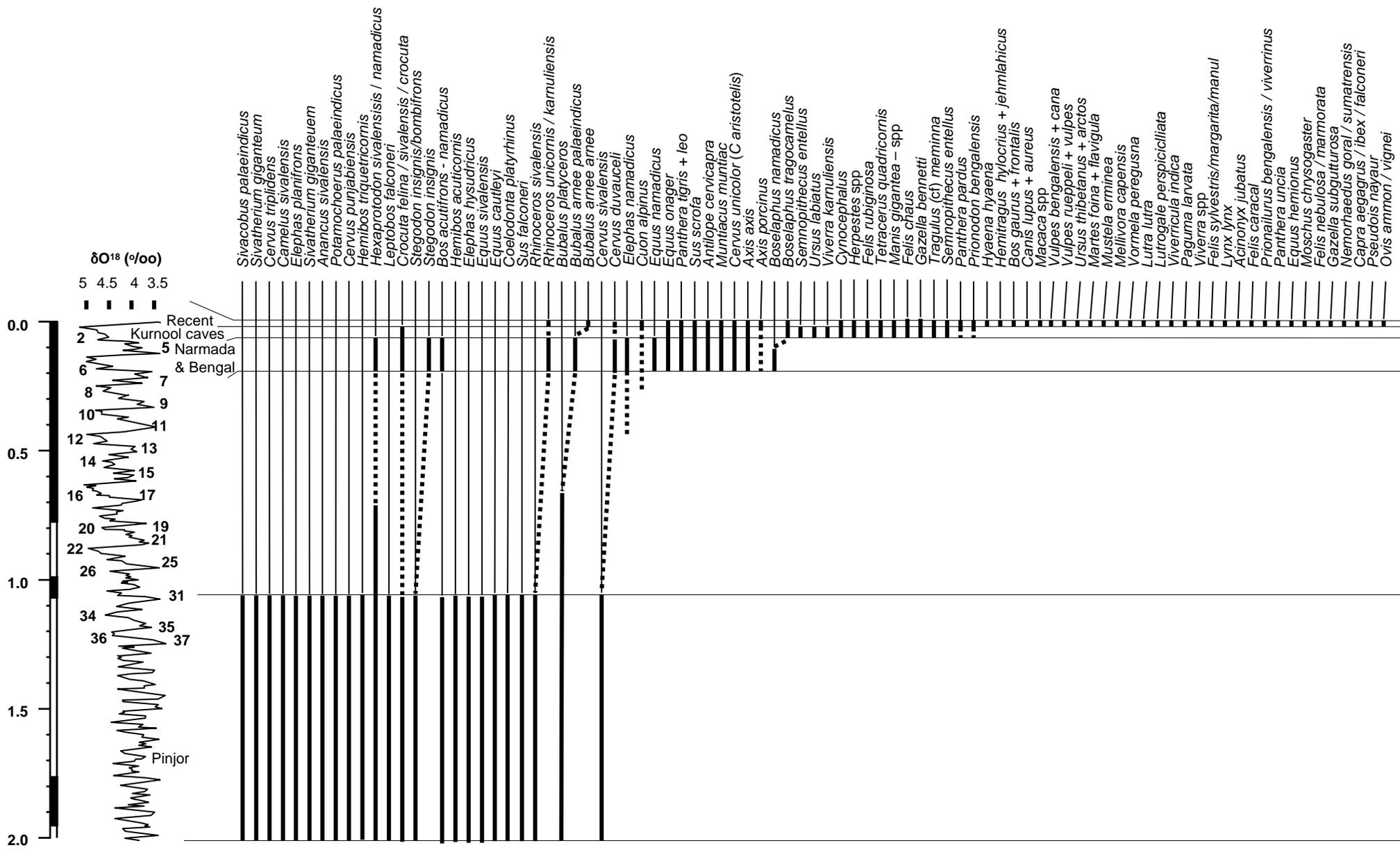
Cuando se habla aquí del subcontinente indio se incluye a Pakistán, que es de donde procede gran parte del registro fósil. Se ha descrito industria lítica de la zona de Riwat de más de dos millones de años y de los montes de Pabbi con más de un millón de años (Dennell *et al.*, 1988a; Dennell *et al.*, 1994). En estas zonas también se ha descrito una secuencia de faunas del Plioceno superior (Hussain *et al.*, 1992).

Las faunas del Mio-Plioceno del subcontinente indio son generalmente mejor conocidas que las del Pleistoceno. El problema con las faunas del Pleistoceno es que frecuentemente se desconoce el origen estratigráfico exacto de los fósiles, por lo menos con la precisión que se necesita hoy. La estratigrafía clásica es la formación de Tatrot, formación de Pinjor y el *Boulder Conglomerate*. Los nombres Tatrot y Pinjor (o Pinjaur) han sido utilizados como asociación faunística, tiempo, piso o formación. El uso de estos nombres persiste, pero se aplican nombres de formaciones locales, como Dhamla y Kargocha (más o menos equivalentes a Tatrot) y Kansal y Marwat (aproximadamente Pinjor). Se divide el *Boulder Conglomerate* en inferior y superior, separados por una discordancia angular y se reconoce un *Bain Boulder Bed* dentro de la formación Marwat. La aparición de los conglomerados parece ser diacrónica, con grandes diferencias de una zona a la otra. El Pinjor ha sido correlacionado con la escala paleomagnética de diferente manera: desde el final del Gauss hasta el final del Olduvai (Azzaroli & Napoleone, 1982); o desde el fin del Olduvai hasta el principio del Brunhes (Yokoyama, 1981); o desde el final del Gauss hasta después del principio del Brunhes (West, 1981). Johnson *et al.* (Johnson *et al.*, 1982) correlacionaron la transición Tatrot-Pinjor con el límite Gauss-Matuyama. Sahni & Kahn (1988) consideraron Pinjor (o Pinjaur) Pleistoceno temprano. Se supone que los taxones indicados por Yokoyama (1981) llegan al final de Tatrot. Las faunas del final del Plioceno, presentadas por Hussain *et al.* (1992), difieren en su composición; por ejemplo, no tienen *Hippohyus*, ni *Hipparion*, pero sí tienen *Cervus triplidens* y jiráfidos. Esto podría indicar que la transición Tatrot-Pinjor coincide con la transición Gauss-Matuyama, según la opinión de la mayoría de los autores. El *Boulder Conglomerate* representa un ambiente poco favorable a la fosilización y ha proporcionado muy pocos fósiles.

Los sedimentos del Narmada (o Narbada, Nerbudda) se suelen dividir en inferiores y superiores (Biswas, 1987). Sahni & Kahn (1988) consideraron que la mayoría de los fósiles tienen edades entre 120 y 60 ka. Existen terrazas con fauna fósil de otros ríos, que también serán post-*Boulder Conglomerate*. Lo mismo sucede con el caso de los depósitos fosilíferos de la cueva del Carnool Cave (o Kurnool).

Las descripciones clásicas siguen siendo importantes (Fauna Antiqua Sivalensis; (Colbert, 1935; Lydekker, 1885; 1886; Pilgrim, 1911, 1926, 1937, 1939), pero también existen descripciones de material encontrado más recientemente (Dassarma *et al.*, 1982; Prasad, 1996; Sahni & Kahn, 1988) y discusiones sobre colecciones antiguas (Gentry, 1997). La fauna del Pleistoceno de Sri Lanka ha sido descrita por Deraniyagala, (1958), y la reciente por Corbet & Hill (1992) y Roberts (1997).

La figura 3.3 indica de forma muy imprecisa la distribución temporal de la fauna, utilizando el esquema estratigráfico indicado arriba, con todos sus problemas de datación. Sahni & Kahn (1988) señalaron la presencia de *Sivatherium* en Pinjor y un posible *Elephas namadicus* en el conglomerado superior. Pilgrim (1926) indicó la exis-



tencia de *Sus falconeri* para Pinjor. West indicó la persistencia de *Equus*, Cervidae y Hippopotamidae en el Pleistoceno medio en los Pabbi Hills. Pilgrim (1937) describió un cráneo de *Bubalus cf. platyceros* que proviene de encima del *Boulder Conglomerate*. La fauna de Narmada está tomada de Gentry (1997) sin tener en cuenta la posible división entre niveles inferiores y superiores. La fauna descrita por Dassarma & Biswas (1982) tiene que ser aproximadamente de la edad de Narmada y está incluida aquí; y el *Cuon* de Acharyya (2003) posiblemente también. La fauna de las cuevas de Kurnool está tomada de Lydekker (1886) y Prasad (1996). La fauna reciente se basa en la obra de Roberts (1997). Seguramente hace falta revisar aspectos de taxonomía.

El gran número de formas recientes sin registro fósil (del norte del subcontinente) ya demuestra claramente que la figura es muy incompleta, además el hiato en medio de la figura puede representar una fase con especies que no han estado presentes en los tiempos de los que tenemos registro. Formas como *Sivacobus* y *Sivatherium* demuestran cierta afinidad con África. Formas tempranas de *Crocota* de África están asignadas a *Crocota crocuta*; no está muy claro si son realmente diferentes de *Crocota* del subcontinente indio. *Potamochoerus* es un suido que apareció más tarde en África. Ciertas formas demuestran una afinidad con Java. *Bubalus platyceros* y *Leptobos falconeri* podrían ser ancestrales a *Bubalus palaeokerabau* y *Epileptobos*. *Sus falconeri* es próximo al linaje de *Sus macrognathus-verrucosus*, pero es más derivado en ciertos caracteres. *Rhinoceros* y *Hexaprotodon* son otras formas que indican afinidad y *Boselaphus* está estrechamente relacionado con *Duboisia* de Java. *Panthera tigris*, *Stegodon*, *Axis*, *Munac*, etc., muestran una afinidad con el este de Asia en general. *Elephas namadicus* es una forma muy próxima a *Elephas antiquus* y *Elephas naumanni*, y representa una dispersión desde África hace unos 0,9 Ma (fecha de la llegada de *E. antiquus* a Europa). El único de estos autores que cita *Coelodonta*, es Yokoyama (1981), que lo hace de forma un poco sospechosa, aunque si se confirmara la presencia tan temprana y tan al sur sería un dato interesante.

El sur de China

El sur de China tiene muchos yacimientos importantes con fauna y (aunque en algún caso se ha discutido) industria lítica o restos de *Homo* o *Gigantopithecus*: Liucheng, Longuppo, Yuanmou, Mapa (o Maba), etc. El yacimiento de Longuppo tiene un interés especial, porque es del Plioceno final y tiene posiblemente *Homo* e industria. Además tiene *Gigantopithecus*, una especie de orangután gigante. Las capas de donde proceden estos restos tienen polaridad normal, que originalmente ha sido interpretada como Reunion (2,01-2,04 Ma), y más tarde como Olduvai (1,96-1,78 Ma). Este yacimiento tiene una fauna rica que recuerda a la de Liucheng (Wanpo *et al.*, 1991; Wanpo *et al.*, 1995). El yacimiento de Liucheng parece ser algo más viejo y es conocido por los restos de *Gigantopithecus*, con una fauna abundante del final del Plioceno (Han Defen, 1987; Pei Wenzhong, 1987). Otra fauna importante es la de Yenchingkou (Colbert & Hooijer, 1953).

La secuencia del sur de China está indicada en figura 3.4 (basada en Xue Xiangxi & Zhang Yunxiang, 1991); la correlación con la escala cronológica es tentativa. Ver también Zheng & Han (1991) y Huang (Wanpo, 1991). Sin duda quedan asuntos taxonómicos por resolver. Por ejemplo, varias especies como *Pseudaxis grayi*, *Cervus hortulorum* parecen ser idénticas a *Cervus nipon* (Nakaya, 1993). Las faunas del sur

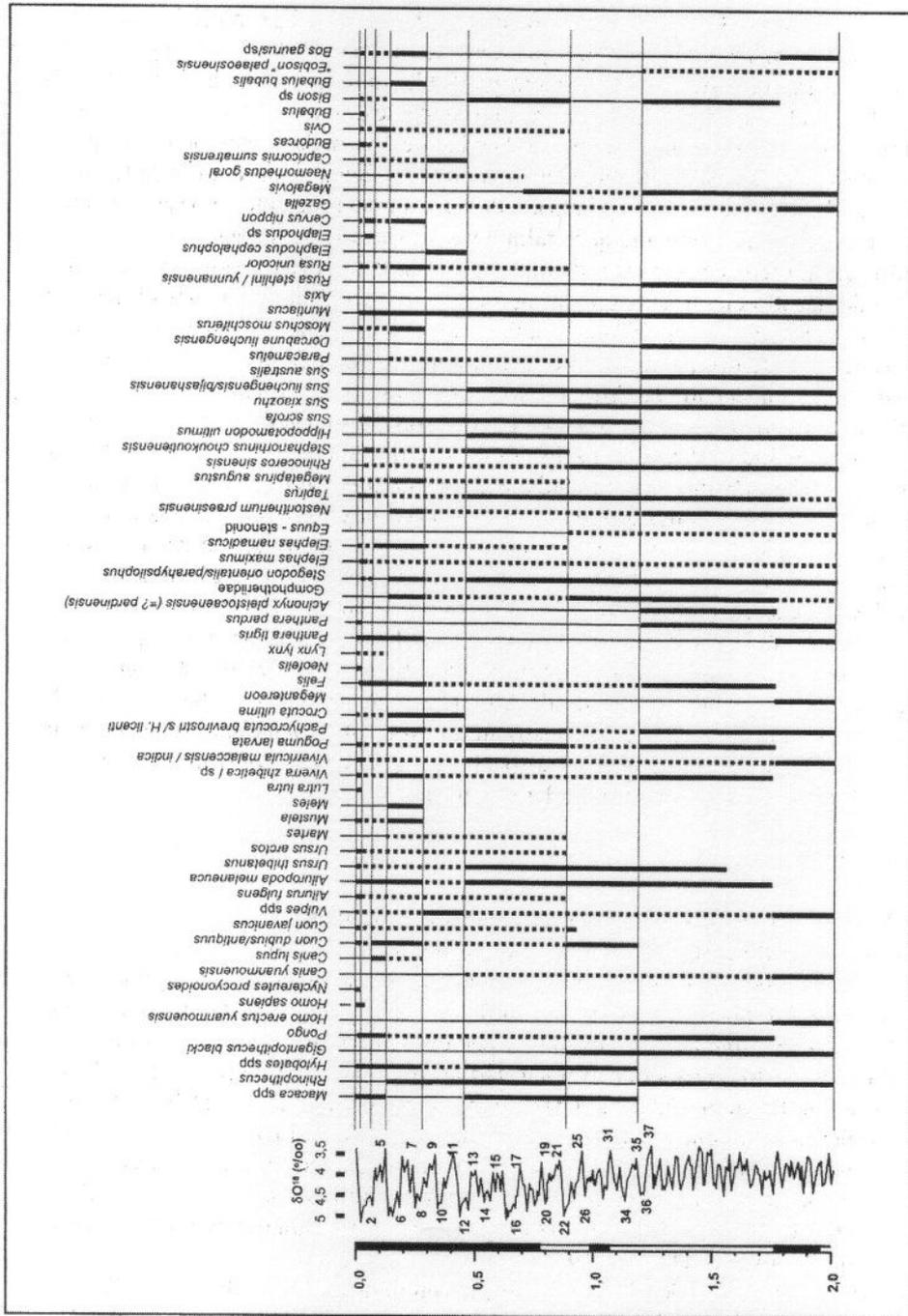
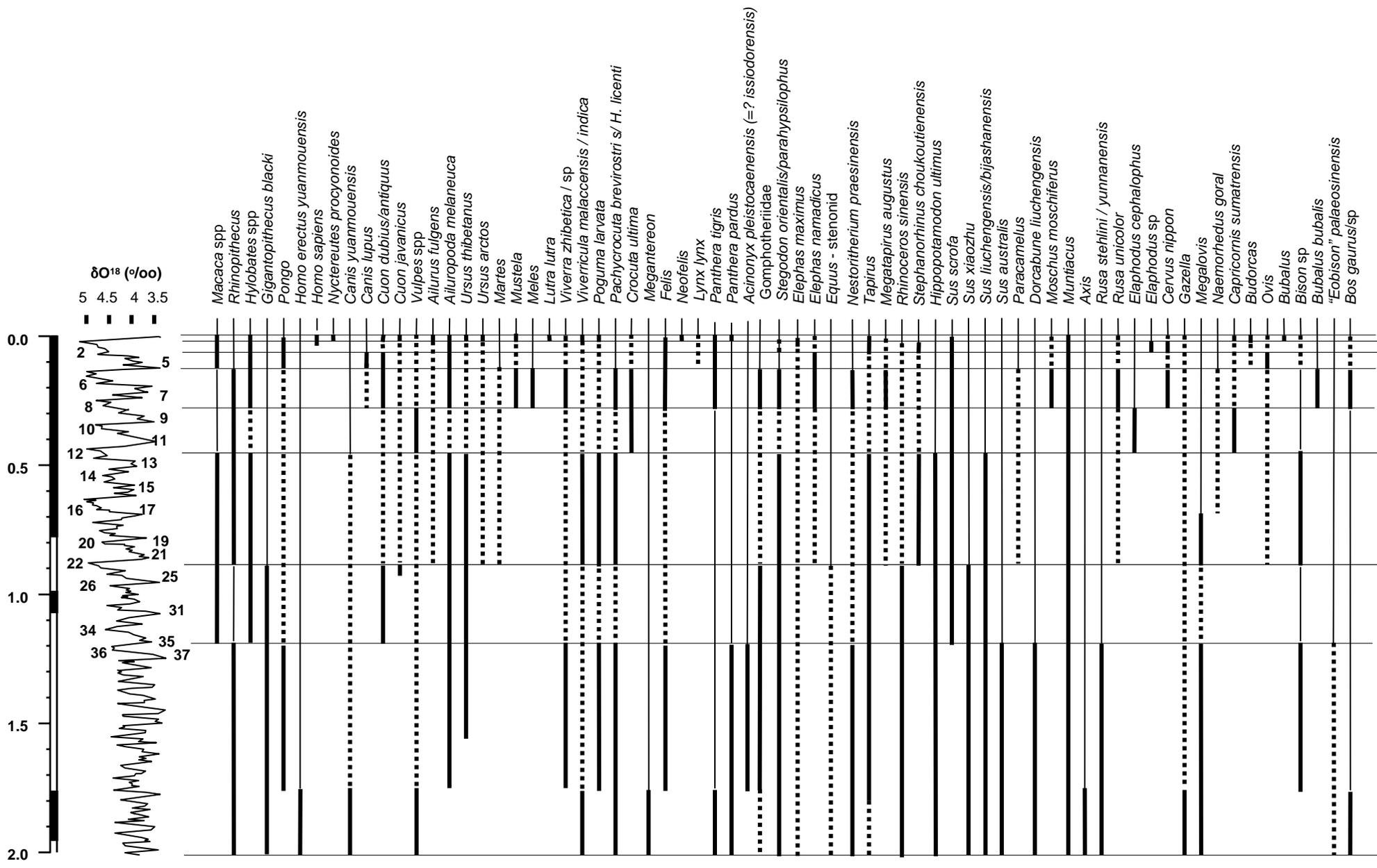


FIG. 3.4. La distribución temporal de los grandes mamíferos del sur de China (modificado de Xue & Zhang, 1991).



de China son parecidas a las del sureste asiático (Olsen & Ciochon, 1990; Tougard, 2001; Vu The Long *et al.*, 1996), pero en esta zona se incorporan especies del subcontinente indio. Lo primero que llama la atención es la larga duración de las especies, sobre todo en comparación con el registro europeo, aunque los rangos de muchas especies son discontinuos (o con determinaciones inciertas: «cf.», «aff.», «?» «sp.»). Esto probablemente es debido a que esta zona no ha sufrido de la misma manera los trastornos glaciales. Quizás los límites de la distribución de las especies han retrocedido hacia el sur durante los glaciales, pero las especies han seguido viviendo y se han recuperado en cada interglacial.

Durante el Pleistoceno temprano entran relativamente muchos taxones o linajes nuevos en el registro. Algunos, como *Pongo*, son de afinidades meridionales, lo que es contrario a lo esperado; y quizás se trata más bien de un registro incompleto. Al final del Pleistoceno medio hay otro momento álgido en las apariciones. Muchos de los linajes que aparecen son de afinidades septentrionales, o por lo menos tienen un registro anterior allí (por ejemplo, *Meles*, *Lynx*, *Ovis*). Resulta llamativa la perduración tardía de formas hoy extintas, como Chalicotheriidae (*Nestoritherium*) y el tragulido *Dorcabune*, o con una distribución hoy en día mucho más reducida, como el orangután (*Pongo*), tapirs y *Rhinoceros*. Mientras que la aparición de formas septentrionales refleja probablemente el aumento del impacto de los glaciales, la extinción o extinción local de formas primitivas puede ser por un deterioro del clima, o estar relacionada con la aparición de *Homo sapiens*.

El norte de China

El norte de China tiene faunas importantes como Nihewan, Gongwangling y Zhoukoudian. Hay varias faunas en la zona de Nihewan (Teilhard de Chardin & Piveteau, 1930). El yacimiento de Gongwangling ha sido datado en 1 Ma o menos (Wu Xinxhi & Wang Linghong, 1985) o unos 1,1-1,2 Ma (Hyodo *et al.*, 2002); la fauna coincide más con la última datación. El yacimiento ha proporcionado un cráneo fragmentario y una fauna interesante (Hu Changkang & Qi Tao, 1978). Zhoukoudian es muy conocido. Hay varios yacimientos, entre los cuales el 1 es el más grande, con una secuencia muy larga y con más material. Las faunas de los diferentes yacimientos y niveles han sido descritas en numerosas publicaciones (Black *et al.*, 1933; Pei Wenzhong, 1939; Young, 1932; Zdansky, 1928).

La secuencia del norte de China está indicada en la figura 3.5 y se basa principalmente en Xue & Zhang (1991), aunque Zheng & Han (1991) y Huang (1991) dan una información parecida. Como en la figura 3.4, quedan asuntos cronológicos y taxonómicos por resolver. Las faunas del norte de China incluyen algunos elementos del norte de Asia (ver siguiente apartado). Como en el caso del sur de China, hay muchos linajes de larga duración, más que en Europa, pero en contra de la situación en el sur de China, las entradas de nuevos linajes son más tardías. Si los picos de entradas están relacionados con el clima, se puede suponer que corresponden a los estadios isotópicos 36, 22 y 12. Es llamativa la presencia temprana de *Coelodonta*. Este rinoceronte es de la estepa, pero más tarde apareció en Europa como elemento «glacial». Igualmente *Ovis* está presente muy temprano. El corzo, *Capreolus*, aparece durante el Pleistoceno medio, mucho tiempo después de su origen al norte del Himalaya. *Alces* apareció todavía más tarde. La aparición tardía

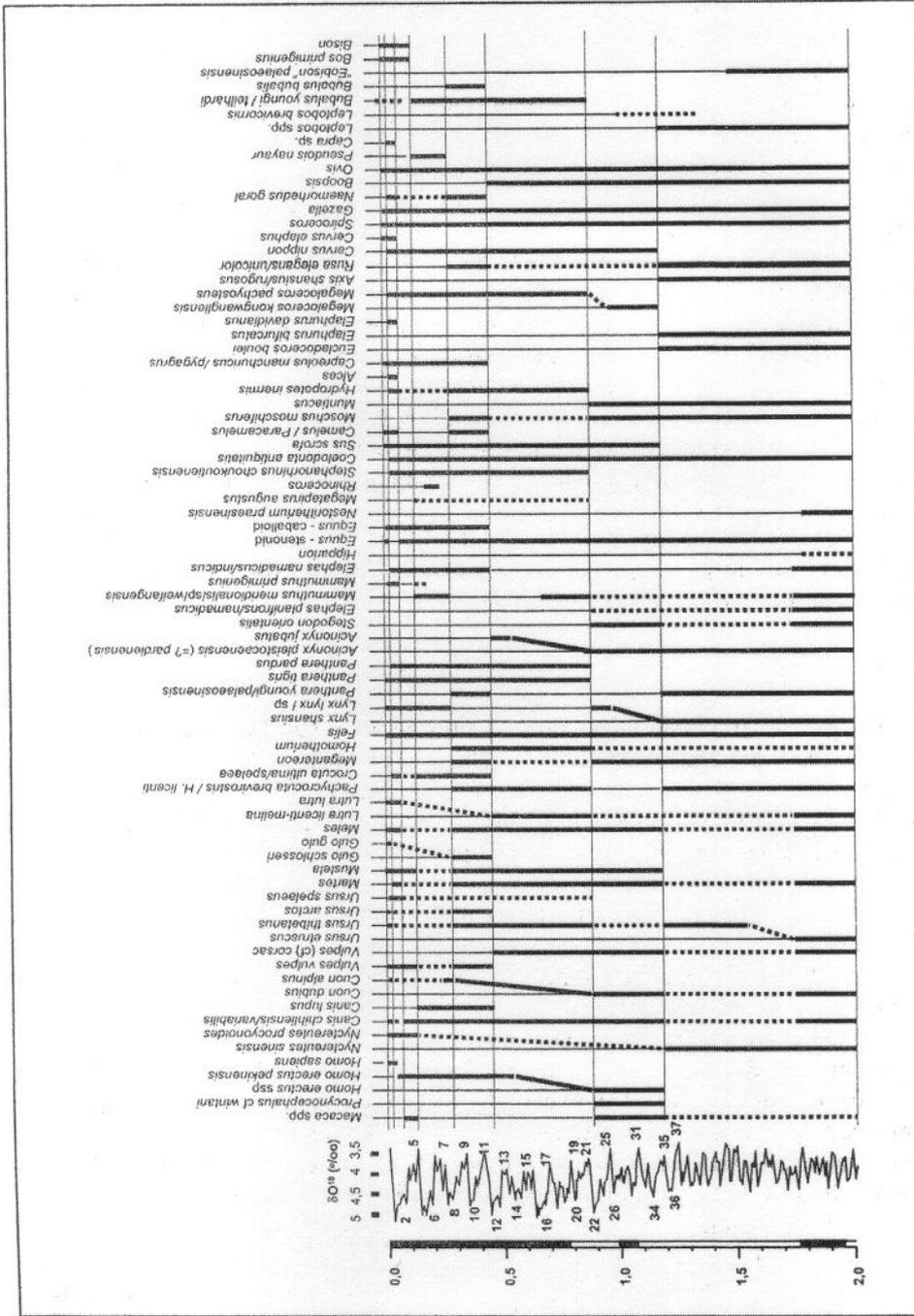
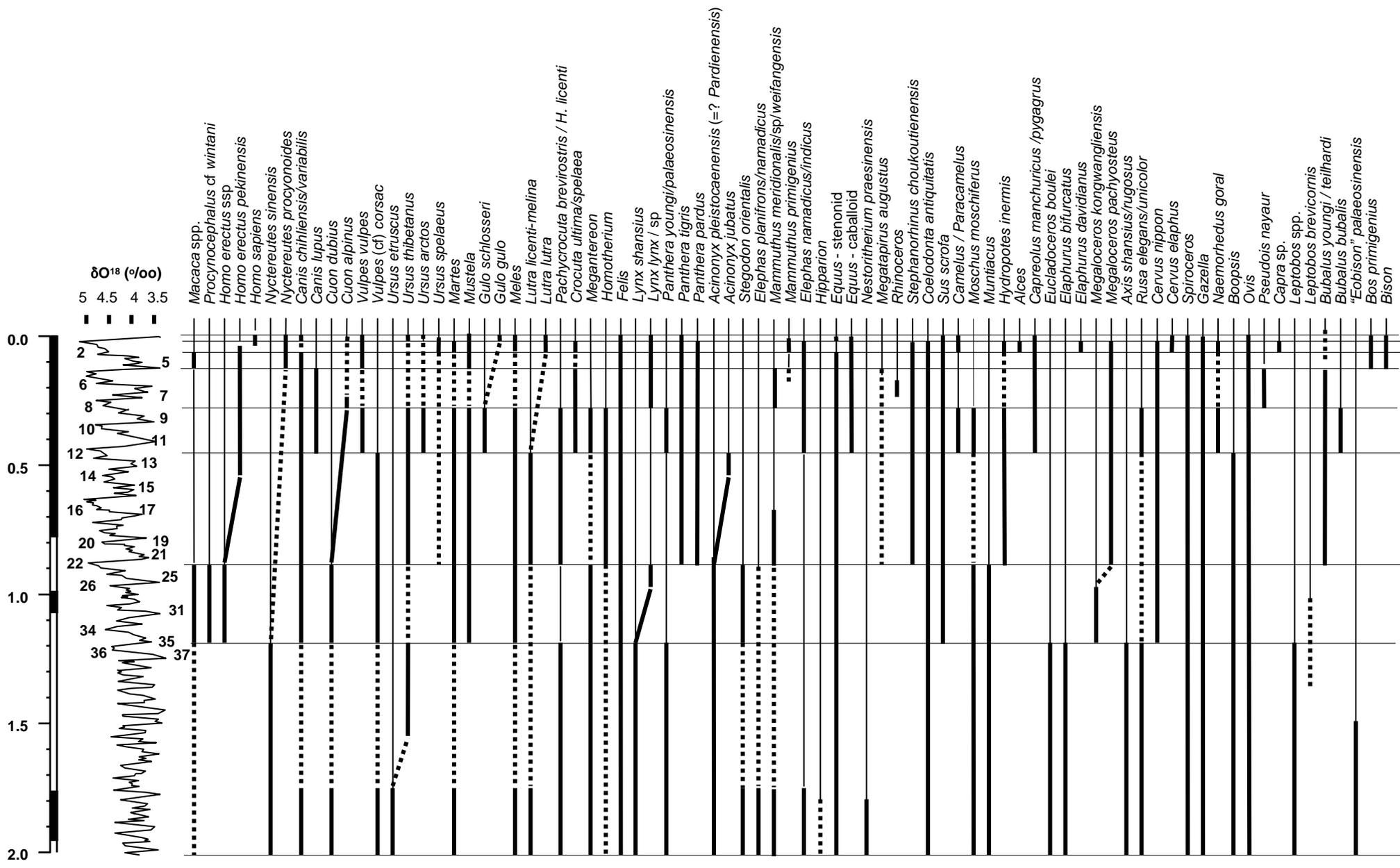


FIG. 3.5. La distribución temporal de los grandes mamíferos del norte de China (modificado de Xue & Zhang, 1991).



de *Cervus elaphus* podría corresponder a uno de los últimos glaciales. Es curiosa esta aparición tardía, pero quizás es por competencia con otros ciervos como *Rusa*.

El norte de Asia

El norte de Asia tiene la siguiente zonación de ambientes de norte a sur: tundra-taiga-estepa. Durante los glaciales desaparece la taiga y la tundra y estepa se unen en la «estepa de mamuts» (Guthrie, 1990). La fauna glacial de la estepa de mamuts se origina sobre todo en la tundra y en la estepa; pero también los animales adaptados a los ambientes montañosos adquieren una distribución más amplia. Durante los glaciales la fauna «interglacial» sobrevive en los refugios, en el oeste las penínsulas del sur de Europa, Anatolia y zonas colindantes y en el este en China. En el centro está el Himalaya y posiblemente no hay refugio en el sur. Como resultado hay dos centros de evolución de fauna «interglacial»: el este de Eurasia y el oeste; y la última zona es algo más amplia que Europa. La recolonización del norte de Eurasia por la fauna interglacial ocurre desde estas zonas, frecuentemente por especies diferentes del mismo género, o por subespecies diferentes de la misma especie. La fauna «interglacial» del norte de Asia tiene elementos de las faunas de los refugios europeos y chinos.

Más interesante es el hecho de que en esta zona se ha originado la fauna «glacial» (Sher, 1986; 1992). El Olyoriense está definido en la zona del río Chokochya dentro del círculo ártico, y tiene una edad entre 1,4/1,2 y 0,6/0,5 Ma. La fauna incluye roedores como *Lemmus* y *Dicrostonyx*, y los grandes mamíferos *Rangifer*, *Soergelia*, *Praeovibos* cf. *priscus*, *Ovibos beringiensis*, *Bison* (tipo *B. schoetensacki*), varias especies de *Equus*, *Alces latifrons*, *Cervus* («del grupo de *C. elaphus*») y posiblemente *Saiga*. Estas formas son las mismas o posiblemente ancestrales (como es el caso en *O. beringiensis*) a las que aparecen en las primeras faunas frías bien conocidas de Europa occidental (por ejemplo, Süssenborn y Bad Frankenhausen).

La fauna glacial en su forma más desarrollada es tema de muchas publicaciones (Guthrie, 1990; Kahlke, 1999). Para el Pleistoceno final, puede consultarse Markova *et al.* (1997), Vereshchagin & Baryshnykov (1984) y MacPhee *et al.* (2002).

Las islas del este asiático y la conquista del mundo insular

La llegada de *Homo* a las islas es un marcador de su nivel tecnológico, porque en muchas ocasiones está unido a la invención de barcos, en importancia comparable a la invención de industria lítica, el dominio del fuego, la domesticación de animales y plantas, la invención de la rueda, etc. En otras ocasiones, *Homo* llegó a las islas andando, porque un glacial provocó un descenso del nivel marino eustático. La diferencia entre los dos escenarios se puede ver en la fauna, pero no siempre es fácil. La zona donde quizá está mejor estudiado el contexto de la llegada de *Homo* a las islas es en el Mediterráneo, pero parece lógico que *Homo* se ha acostumbrado primero al contacto con el agua en zonas tropicales donde el agua no está tan fría.

El ambiente insular frecuentemente era un ambiente atípico, dando lugar a gigantismo en unos animales y enanismo en otros; y a adaptaciones locomotoras, visuales y dentarias (Sondaar, 1977; 1986). Al final del Pleistoceno, el 14 % de las especies de mamíferos eran insulares, y ahora el 27 % de ellos han desaparecido, entre



FIG. 3.6. La llegada de los mamíferos a las islas según el modelo de Sondaar (1977; dibujo de W. Smit). Algunos animales, como hipopótamos, elefantes y ciervos, son buenos nadadores, pueden cruzar un brazo de mar, que es una barrera para otros animales. Si la distancia es corta, lo pueden hacer varias veces, y se ha observado a elefantes que han pasado un tiempo en una isla para después regresar.

ellos sobre todo las formas biológicas no conocidas en los continentes (Alcover *et al.*, 1998b). El modelo clásico de evolución insular (Sondaar, 1977; 1986) mantiene que cérvidos, hipopótamos y proboscídeos son buenos nadadores, que pueden llegar a las islas que están fuera del alcance de perisodáctilos y carnívoros (fig. 3.6). Los micromamíferos llegan en «balsas naturales». La probabilidad de que de esta forma un grupo pequeño de individuos o una hembra preñada llegue a una isla y funde una nueva población sería mayor durante un glacial, cuando el nivel marino es más bajo, y la distancia entre las islas y los continentes menor. En ausencia de carnívoros, los micromamíferos se hacen «gigantes» y los grandes mamíferos se hacen «enanos», adquieren locomoción lenta (pero energéticamente menos costosa) y adaptaciones dentarias y visuales (fig. 3.7). Muchas islas terminan con una fauna de tipo continental, que se puede explicar por glaciales progresivamente fuertes, que hacen posible la llegada de carnívoros y *Homo* (fig. 3.8).

El modelo clásico no profundiza mucho en los casos de carnívoros que deben haber llegado a una isla nadando. Es posible ordenar todos los taxones insulares según la distancia que deben haber nadado o (en el caso de micromamíferos) viajado en «balsas naturales» para llegar a la isla en que vivían. Los hipopótamos son capaces de nadar más de 300 km, los elefantes más de 60 km, los ciervos más de 30 km, etc. Cánidos y úrsidos deben de ser capaces de nadar unos 10-15 km, mientras que los félidos e hiénidos muy poco. El modelo clásico tampoco explica la génesis de faunas endémicas en islas que han estado conectadas al continente y que se han separado por tectónica o por un cambio en el nivel marino. Han existido faunas insulares que en un principio han tenido carnívoros, pero que los han perdido. Para explicar esto, se ha sugerido que la superficie de una isla puede ser un factor que limita la supervivencia de carnívoros (Van der Made, 1999d). También los perisodáctilos se extinguen rápidamente en ambiente insular y rinocerontes y tapires son solamente conocidos en las islas mayores. A partir de la extinción de parte de la fauna existe otra ecología, y puede evolucionar una fauna típica insular.

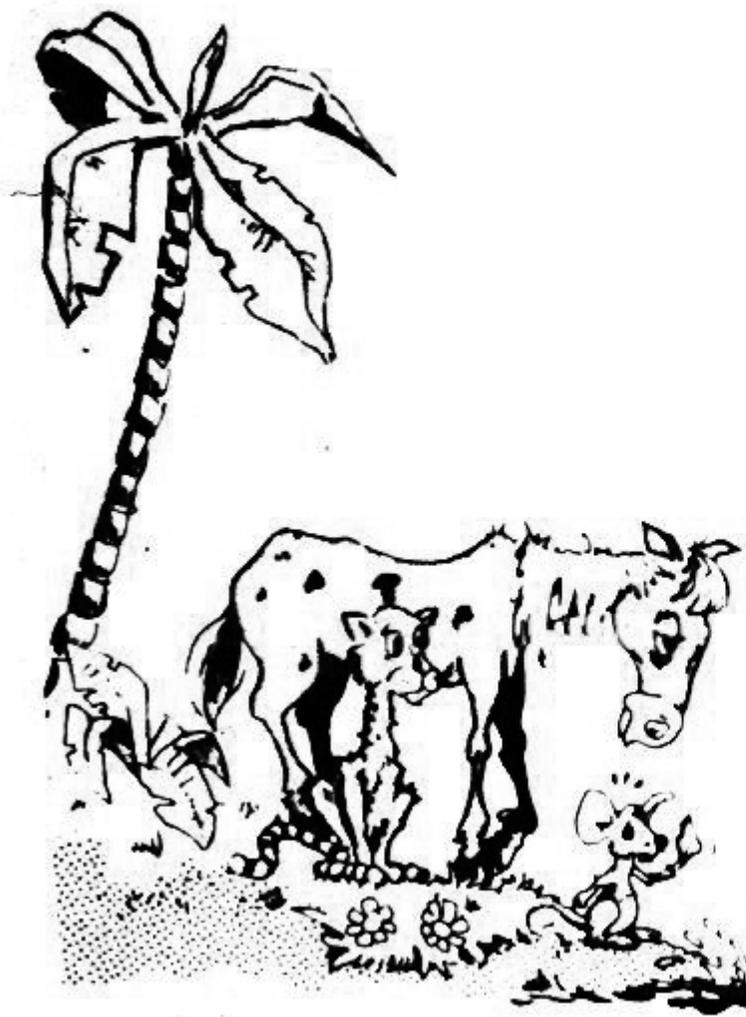


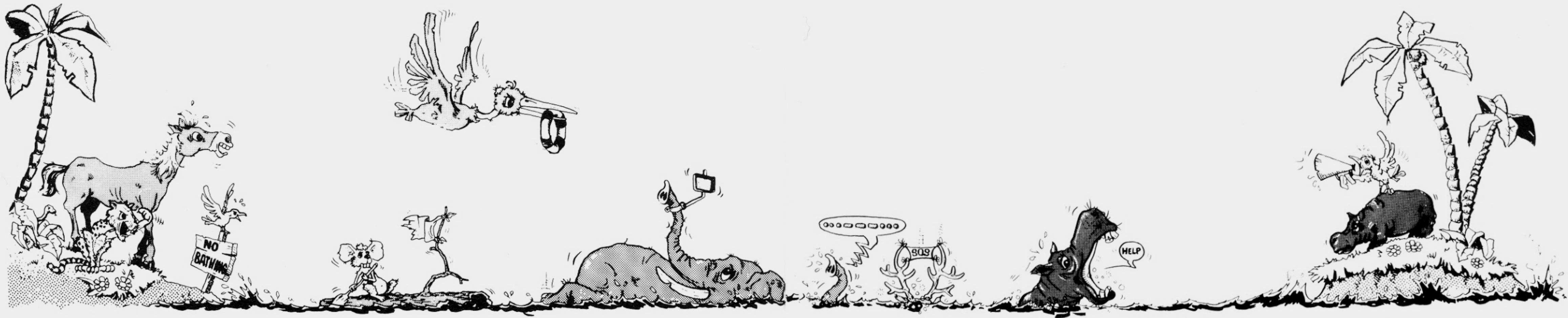


FIG. 3.7. Aislamiento y evolución de los mamíferos en las islas según el modelo de Sondaar (1977; dibujo de W. Smit). Si la distancia es mayor, cruzar un brazo de mar no ocurre habitualmente, pero puede resultar de un accidente: un individuo o grupo de individuos puede ser llevado por la corriente del mar. Con suerte algunos llegan vivos a una isla y, si son un grupo o una hembra preñada, fundar una nueva población. Son eventos muy raros, pero a escala geológica pueden ocurrir. Animales grandes pueden llegar nadando, animales pequeños pueden llegar en balsas naturales. El aislamiento y la ausencia de depredadores causan que las poblaciones nuevas evolucionan en nuevas especies. Animales grandes suelen convertirse en enanos, como el hipopótamo en la figura.

Estudiando la composición de las faunas insulares según la distancia al continente y la superficie de las islas, es posible establecer qué tipo de animales tienen más probabilidad de sobrevivir en una isla, por ejemplo bóvidos y elefantes «pierden» frente a los cérvidos. Este patrón está corroborado en secuencias temporales de faunas insulares. Cuanto más pequeña la isla, más dura la selección y menos taxones sobreviven. Los grandes mamíferos insulares se hacen «enanos» y los pequeños se hacen «gigantes», existe entonces una tendencia a evolucionar hacia lo que sería el tamaño ideal. El herbívoro que ocupa el nicho del tamaño ideal será la forma más competitiva en el ambiente insular. Resulta que los cérvidos pueden ocupar estos nichos, y si lo hacen, los elefantes no se hacen muy pequeños, ni los mórvidos y lagomorfos se hacen muy grandes.



FIG. 3.8. Extinción de la fauna insular según el modelo de Sondaar (1977; dibujo de W. Smit). El efecto de un «puente terrestre» (como puede resultar durante un glacial) sobre la fauna insular. La llegada de depredadores como carnívoros y Homo significa la extinción de la fauna endémica. La persona a la izquierda que lleva el hueso es el paleontólogo Paul Sondaar, que ha trabajado mucho sobre faunas insulares.





William

El grado de adaptación dental varía con la ecología insular; cuanto más reducido es el tamaño de la isla y el número de herbívoros en ella, más fuerte la hipsodoncia, más espeso el esmalte de los dientes y más reducidos los premolares e incisivos laterales. Las adaptaciones locomotrices y visuales varían en función de la presencia de carnívoros. En presencia de depredadores, los herbívoros insulares pueden evolucionar a una locomoción más veloz.

Existen distintos tipos de islas: islas en la plataforma continental, islas que consisten en una placa continental separada del continente por rifting, arcos insulares (islas que se forman encima de una zona de subducción), islas por levantamiento vertical relacionado con fracturas con movimientos dominantes horizontales (tipo «*strike slip*») y volcanes y atolones. Según el tipo de isla, es previsible una cierta evolución. Por ejemplo, los arcos insulares encima de una zona de subducción tienden a crecer y pueden llegar a unirse con un continente.

La tectónica puede provocar cambios verticales relativamente rápidos (en el orden de 1-1,5 m por milenio) (Kimura, 2000), pero los cambios del nivel eustático marino pueden ser probablemente todavía más rápidos. Como estos últimos cambios están relacionados con el clima global, existe un cierto grado de sincronía en los acontecimientos en las islas. Por ejemplo, un glacial puede provocar un nivel marino bajo, que a su vez hace que a una isla lejos del continente lleguen los primeros mamíferos, probablemente elefantes e hipopótamos, mientras que puede provocar la llegada de ciervos y la extinción de elefantes e hipos endémicos en otra isla, y en una tercera isla puede provocar la llegada de depredadores y el final de la fauna endémica insular.

Las islas suelen tener una superficie limitada y por esto el registro fósil tiene más posibilidades de ser incompleto. Como además los linajes evolutivos son restringidos a una isla y pueden sobrevivir millones de años después de la extinción de la forma ancestral en el continente, la correlación de los registros insular y continental es problemática. El estudio de las faunas insulares es difícil, pero interesante, y las islas son consideradas como «un laboratorio de la evolución». La llegada de *Homo* al ambiente insular no solamente es un acontecimiento importante en el desarrollo técnico de nuestro género, pero también para las faunas insulares, y además fácilmente detectable por el efecto desastroso para estas faunas (Diamond, 1982, 1991, 2000).

Java

En el estudio de la evolución humana, la isla de Java ocupa un lugar especial. Es donde E. Dubois encontró los restos humanos que consideraba una especie ancestral a la nuestra, que llamó *Pithecantropus erectus*. Son los primeros fósiles descritos como un «eslabon» entre nosotros y otros primates y ahora esta especie está considerada como perteneciente a nuestro género: *Homo erectus*. El yacimiento donde han sido encontrados es Trinil. Dubois no solamente encontró restos humanos, sino también (o sobre todo) miles y miles de restos de otros animales. El gran interés que el registro fósil de Java ha recibido antes y sobre todo después de los hallazgos de Dubois ha dado lugar a importantes colecciones de fósiles (Badoux, 1959; Von Koenigswald, 1933; Van Maarel, 1932; Martin, 1887; Stremme, 1911). No obstante, las edades relativas y absolutas de los yacimientos y sus faunas siguen siendo controvertidas (Hyodo *et al.*, 2002; Larick *et al.*, 2001; Leinders *et al.*, 1985; Sondaar, 1984; Swisher III *et*

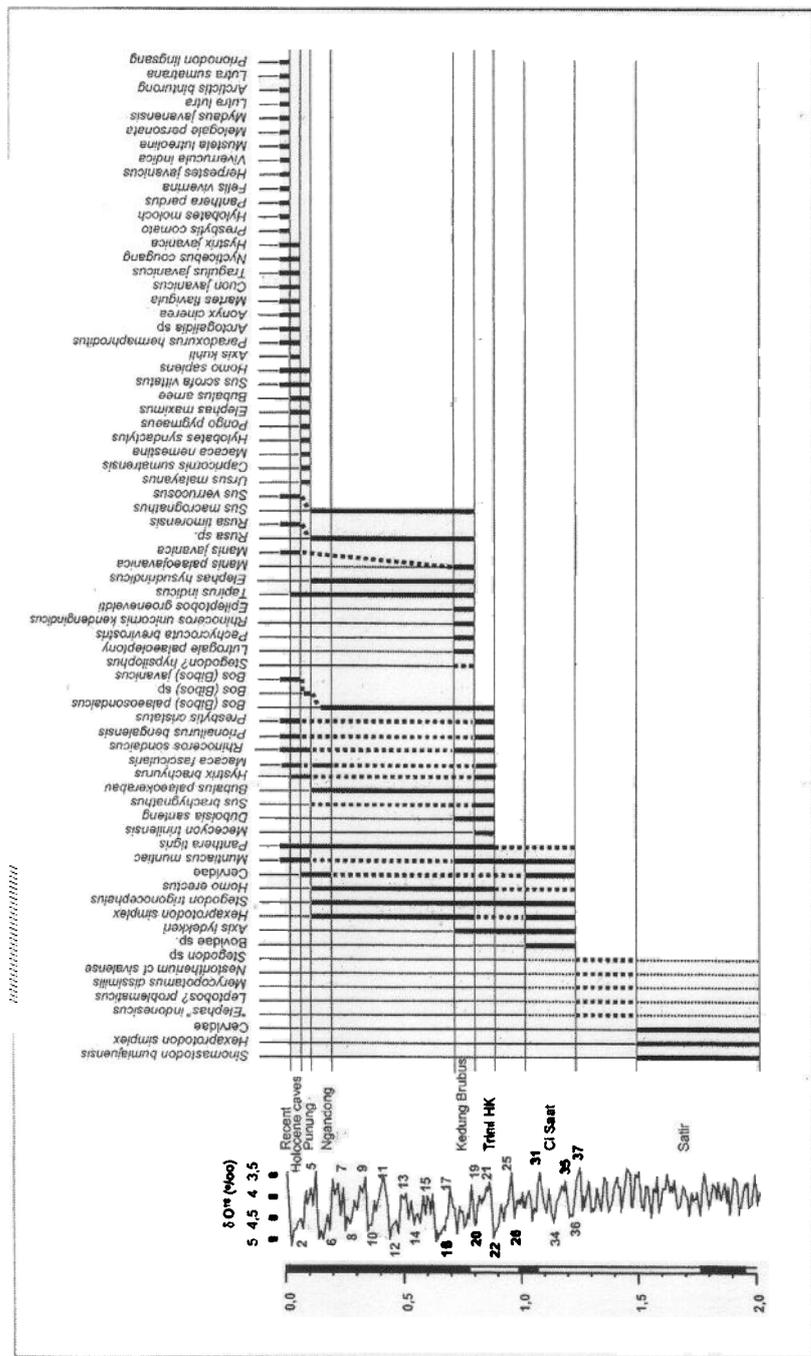
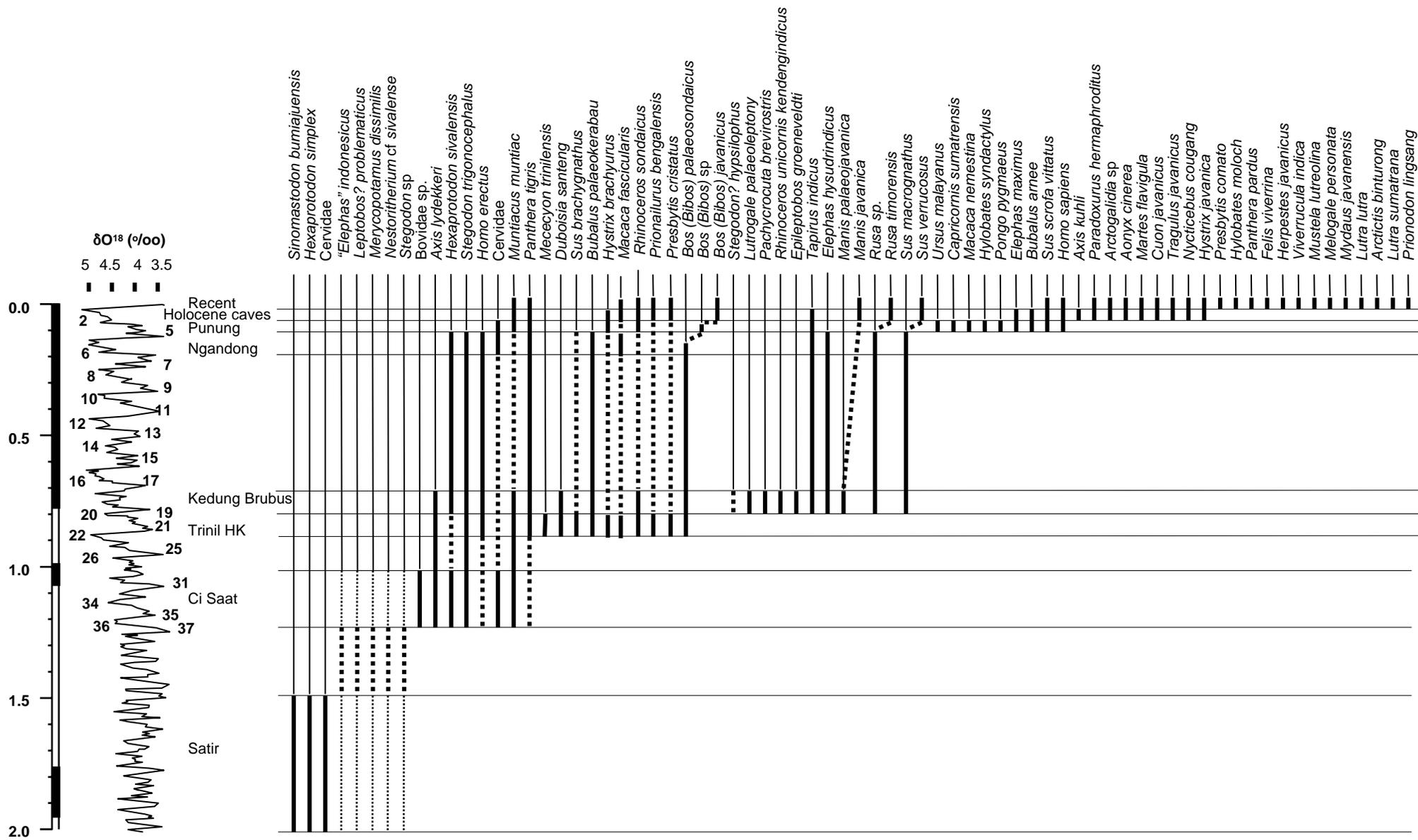


FIG. 3.9. La distribución temporal de los mamíferos grandes de Java según Van den Bergh et al. (2001). Líneas continuas indican presencia en las faunas de referencia, líneas punteadas indican posible presencia o simplemente conectan líneas continuas. Las edades de las faunas de referencia han sido indicadas como: Saitir 2.0-1.5 Ma, Ci Saet 1.2-1.0 Ma, Kedung Brubus 0.8-0.7 Ma, Ngandong Pleistoceno tardío, Punung 125-60 ka, Cuevas Holocenas 10-6 ka. De los taxones «Elephas» indonesicus, Leptobos? problematicus, Merycopotamus dissimilis, Nestoritherium cf. sivalense y dos formas de Stegodon la posición estratigráfica no es bien conocida, aunque se supone que vienen del Plioceno superior o Pleistoceno inferior. Ocho otros taxones son conocidos fósil, pero se desconoce su origen estratigráfico.



al., 1994; De Vos *et al.*, 1982; De Vos & Sondaar, 1994; Watanabe & Kadar, 1985). Aquí se sigue a Van den Bergh *et al.* (2001), que son quienes relacionan las edades a las faunas (fig. 3.9).

La primera fauna es la de Ci Saat, con una edad estimada entre 2,0 y 1,5 Ma, que consta de proboscídeos, hipos y cérvidos. La presencia de este tipo de animales, además con especies endémicas, y la ausencia de carnívoros es típica de las faunas insulares. Estos animales son buenos nadadores y pueden llegar a islas que están tan lejos del continente que otros animales no son capaces de llegar. Su llegada a islas tan lejanas suele ser accidental, pero a escala temporal geológica no es raro que ocurran estos accidentes. Una vez en una isla, las especies se adaptan a una ecología diferente, generalmente sin carnívoros, y desarrollan adaptaciones como enanismo en los macromamíferos, gigantismo en los micromamíferos, una locomoción lenta pero energéticamente más eficaz, etc. Para una discusión más amplia sobre las faunas insulares, pueden consultarse los apartados sobre las islas Mediterráneas en el capítulo sobre Europa. Es poco probable que *Homo* formara parte de esta fauna insular: no se han encontrado restos de *Homo* en este conjunto. La llegada de *Homo* a las islas suele provocar extinciones de las especies con adaptaciones típicas insulares, y el grado de endemismo indica una distancia grande de Java al continente y no hay indicios de que *Homo* pudiera cruzar ya brazos de mar tan importantes.

El origen estratigráfico de algunas especies no es bien conocido. Pero el *Merycopotamus* de Java debe ser el último representante de los Anthracotheriidae en todo el mundo. Los Anthracotheriidae son unos animales relacionados con los hipopótamos. *Nestoritherium* es el último representante de los Chalicotheriidae, unos perisodáctilos con dentición parecida a la de rinocerontes, pero con una postura muy particular y con garras en vez de uñas. Su ausencia en las faunas más recientes de Java sugiere que forma parte de las faunas antiguas. Posiblemente estos animales primitivos son intermedios en edad entre las faunas de Satir y Ci Saat, aunque también pueden ser representantes raros de la última fauna.

La unidad faunística «Ci Saat» está empobrecida, pero son formas normales y probablemente está presente *Panthera*. Se ha propuesto que esta fauna empobrecida puede haberse originado por una vía de acceso a la isla que ha funcionado como un filtro. Una explicación alternativa es que el tamaño de la isla en esta época era demasiado pequeño para soportar una fauna muy diversa.

En las siguientes faunas aumenta la diversidad, lo que probablemente está en relación con los niveles oceánicos cada vez más bajos por los glaciales. La fauna de Trinil ya tiene perisodáctilos y varios carnívoros. Hay todavía importantes hiatos en la secuencia faunística, sobre todo una gran parte del Pleistoceno medio es mal conocida.

Las secuencias de Sumatra y Kalimantan (Borneo) son menos conocidas, pero probablemente se parecen, por lo menos a partir del final del Pleistoceno temprano, a la de Java.

Sulawesi

Sulawesi (Celebes) es una isla con origen complicado, que consta de varias partes que se han unido en época relativamente reciente para formar una sola isla (Van den Bergh, 1999). El origen de la isla está relacionado con la subducción de placas

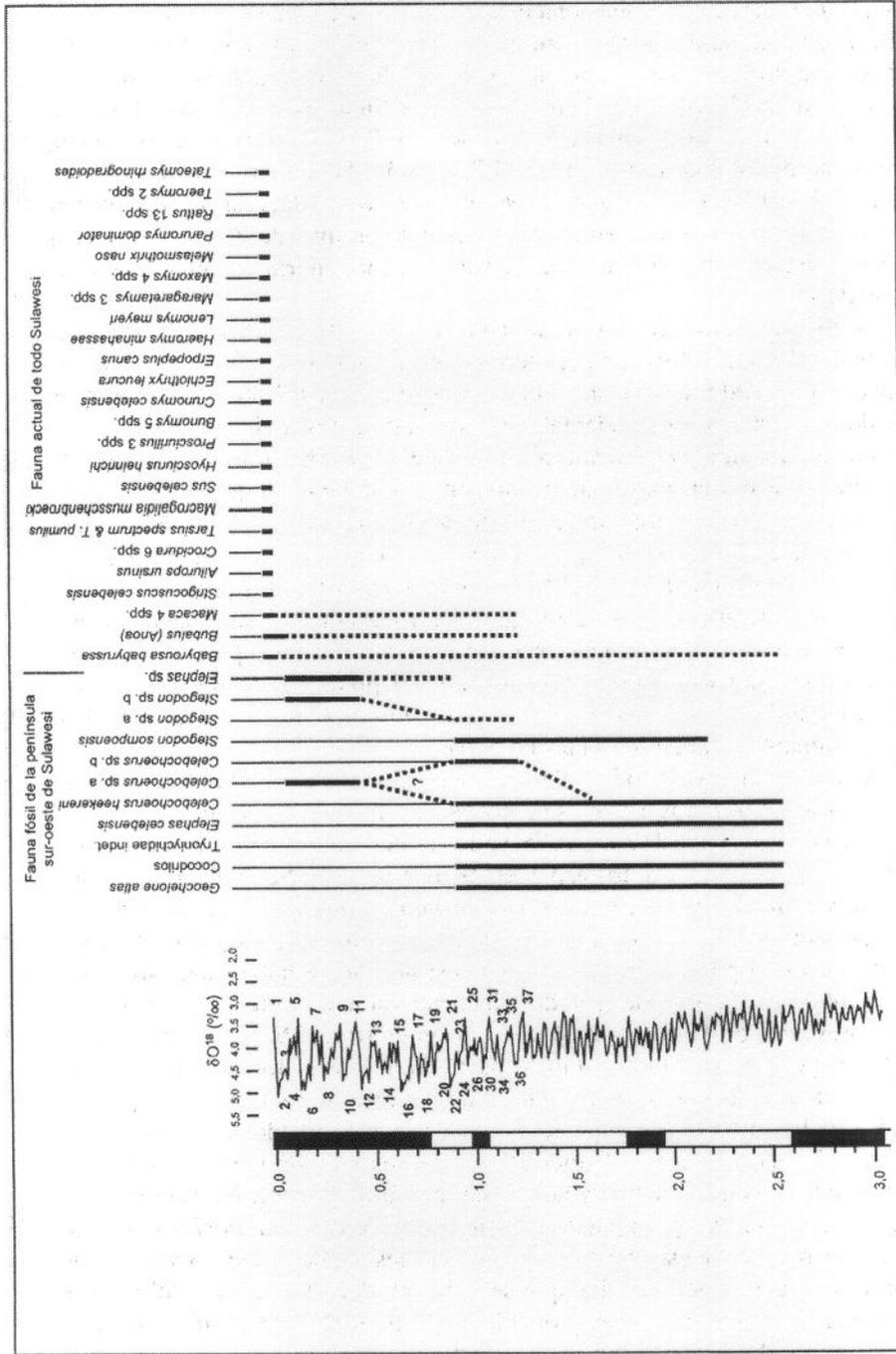
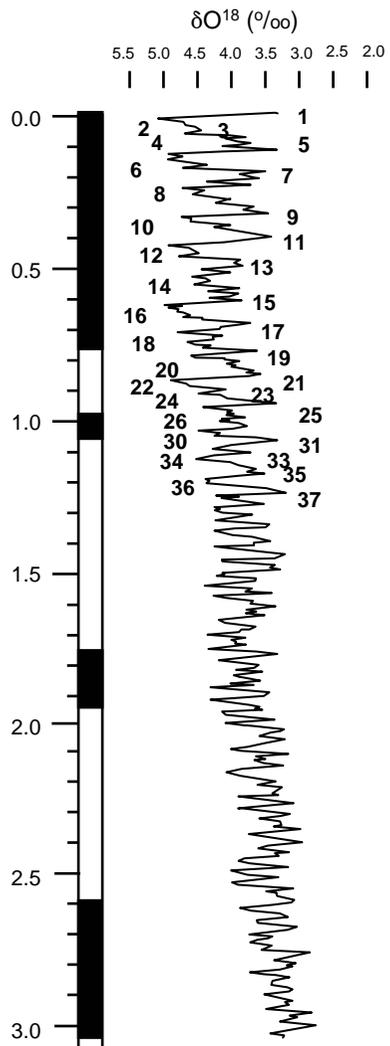
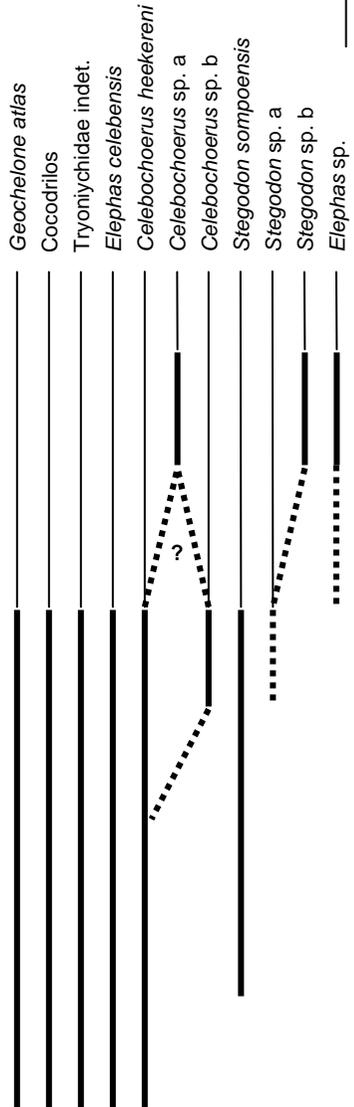


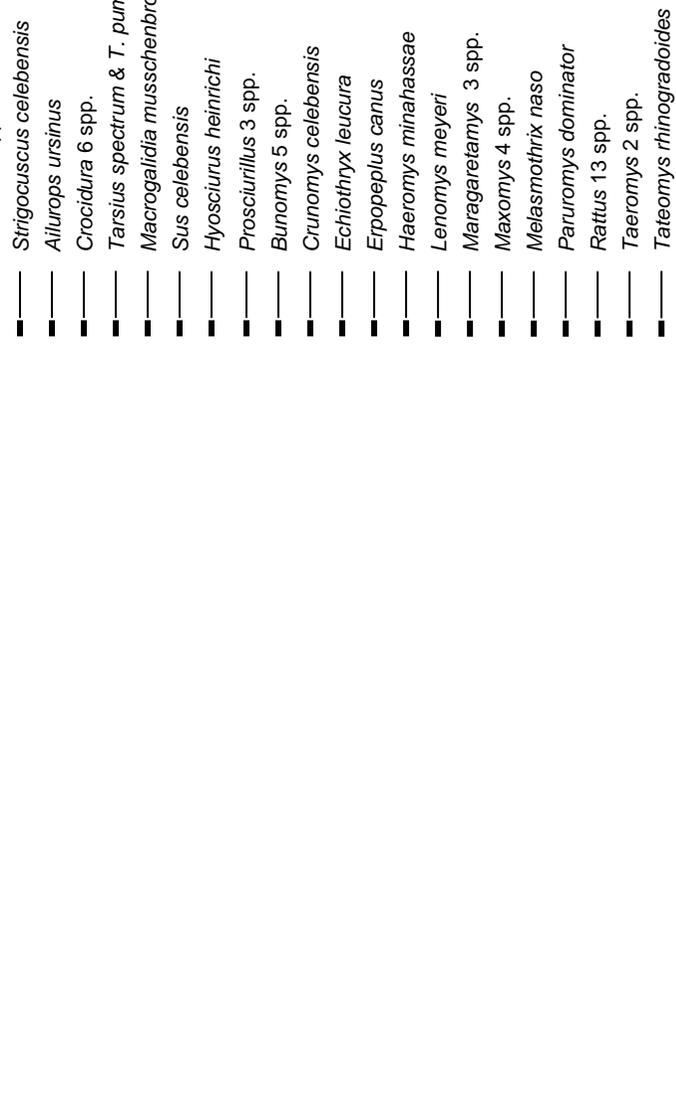
FIG. 3.10. Secuencia faunística (mamíferos y algunos reptiles, pero sin quirópteros) de Sulawesi. El registro fósil es de la península sur-oeste (según Van den Bergh et al., 2001) y la fauna reciente es de todo Sulawesi (según Earl of Cranbrook, 1991; Wilson & Reeder, 1992). Las edades de las faunas fósiles son muy aproximadas. Para *Babyrousa*, *Anoa* y *Macaca* su posible tiempo de aislamiento en ambiente insular está indicado.



Fauna fosil de la peninsula sur-oeste de Sulawesi



Fauna actual de todo Sulawesi



oceánicas y fracturas con desplazamiento horizontal (Hall & Holloway, 1998; Whitmore, 1981). La parte norte está sobre una zona de subducción y forma un arco insular con Filipinas. En la actualidad la distancia entre Sulawesi y Filipinas es grande y el arco está sumergido tan profundamente, que no emergería durante un período de nivel de mar bajo, como en un glacial. Hay algunas islas entre Sulawesi y Filipinas. La parte suroeste de Sulawesi tiene ahora una superficie de unos 20.000 km² y ha sido una isla separada del resto durante la última parte del Plioceno y la primera del Pleistoceno. La parte central de Sulawesi está separada por el estrecho de Macasar de Kalimantan (Borneo), que se une con el continente asiático cuando el nivel del mar es bajo. Con un nivel marino como en un máximo glacial, este estrecho tendría hoy en día una anchura de más de 40 km.

Se conocen unas faunas fósiles de la península suroeste de Sulawesi (fig. 3.10, basada en Van den Bergh, 1999). Una primera fauna es muy endémica. Los proboscídeos son enanos y el suido tiene adaptaciones locomotrices y un aumento del grosor del esmalte de los molares y una adaptación particular en los incisivos. Resulta curiosa la presencia del suido *Celebochoerus*, en vez de cérvidos, en una fauna tan endémica. El suido parece estar más relacionado con *Potamochoerus* que con el género *Sus*; no se conoce su ancestro directo en el este de Asia (Hooijer, 1954). Esta fauna puede haber entrado en Sulawesi, o la parte suroeste de lo que es ahora Sulawesi, hace unos 2,6 Ma. Más tarde, se extinguen el *Geochelone* y aparecen dos proboscídeos de tamaño más o menos pequeño y más largos que las formas anteriores. El hecho de que los proboscídeos ya no sean tan pequeños sugiere que desconocemos parte de la fauna, la parte que les impedía hacerse más pequeños: unos depredadores o unos rumiantes competidores. De todas formas, parece que faltan roedores e insectívoros en la lista faunística; seguramente estaban presentes en la isla.

La fauna (sub)reciente de toda Sulawesi incluye a los suidos *Babyrousa* y *Sus celebensis*, el búfalo *Anoa*, dos especies de primates primitivos (*Tarsius*), cuatro especies de macacos, el viverrido *Macrogalida*, varios insectívoros del género *Crocidura*, un gran número de roedores y a dos especies de marsupiales. Se considera que los viverridos *Viverra tangalunga* y *Paradoxurus hermaphroditus*, el ciervo *Cervus timorensis* y el puercoespín *Hystrix javanica* han sido introducidos por el hombre. La fauna anterior de la parte suroeste de Sulawesi no parece haber aportado nada a la fauna reciente. Los marsupiales son de origen australiano/guineano y formas parecidas están presentes en Timor y las Molucas. Comen fruta, hojas, insectos y huevos. *Strigococus* pesa hasta 4 kg y *Ailurops* hasta 7 kg. Parece lógico que su introducción en la fauna de Sulawesi es por unión de la parte oriental de la isla con la parte central. Muchas de las otras especies o géneros son conocidos en Kalimantan, Filipinas y otras islas de la zona. El suido *Babyrousa* es muy derivado en sus caninos, que están dirigidos hacia arriba y atraviesan el labio superior. No está relacionado estrechamente con *Sus*, pero puede estar relacionado con *Celebochoerus*, aunque no es un descendiente de este género, sino que los dos pueden tener un antepasado común. Como los otros únicos suidos que se conocen del Pleistoceno del sureste Asiático pertenecen al género *Sus*, es probable que *Babyrousa* haya tenido una historia larga desconocida en ambiente insular. Esto ha ocurrido posiblemente en la parte central o norte de lo que es ahora Sulawesi, pero también ha sido encontrada una forma similar en las Filipinas (ver más adelante). *Sus celebensis* es parecido a *Sus barbatulus*, pero es una forma pequeña. Formas similares aparecen en varias is-

las en faunas subrecientes, así que puede ser una adición muy reciente a la fauna de Sulawesi. Ninguna de estas especies tiene adaptaciones locomotrices o una adaptación dentaria como hipsodoncia o esmalte grueso, como es típico en formas insulares. *Anoa* es un búfalo enano. Búfalos han aparecido en ambiente insular en Japón y Taiwán alrededor de la transición Pleistoceno temprano-medio y posiblemente todavía más temprano en Java. También la fauna reciente de Filipinas tiene un búfalo. *Anoa* puede tener entonces una historia de más de un millón de años en ambiente insular. El viverrido *Macrogalida* parece estar relacionado con *Paradoxurus* (común en la zona), pero las diferencias y mayor tamaño (hasta 6 kg) sugieren una evolución relativamente larga en Sulawesi. También el grado de endemismo de los roedores y el grado de evolución de los macacos sugieren un aislamiento de cierta duración. Las cuatro especies de *Macaca* presentan probablemente una radiación dentro de Sulawesi a partir de una especie que pertenece a un grupo de macacos que se ha dispersado anteriormente a la aparición de los macacos que viven en la actualidad en las Filipinas, Kalimantan y Java. *Macaca* sp. aparecía en Java durante el Pleistoceno temprano y podía haberse introducido en Sulawesi a partir de esta época. La fauna recuerda a la de Cerdeña en la presencia de *Macaca*, suidos y un bóvido y podía ser el resultado de la selección insular sobre una fauna continental. La ausencia de adaptaciones muy marcadas como esmalte grueso, reducción de premolares e incisivos laterales, y adaptaciones visuales y locomotrices sugieren la presencia de un depredador.

Es muy tentador buscar una conexión entre las Filipinas y Sulawesi. Podría resolver el problema del origen de *Babyrousa*. Existen las islas de Sangihe entre Filipinas y Sulawesi, y comparten *Phalanger celebensis*, *Callosciurus* y *Tarsius spectrum* con Sulawesi (Groves, 1975), aunque la distancia en la actualidad es de unos 170 km.

Flores

En los últimos años, la isla de Flores ha recibido mucha atención por dos acontecimientos importantes. La presencia de *Homo* en ambiente insular hace unos 800 ka ha sido interpretada como «sweepstake», una llegada por accidente en una balsa natural o simple (Sondaar *et al.*, 1994) o como evidencia de «tecnología naval» (Morwood *et al.*, 1998). Recientemente se ha descrito una nueva especie endémica enana con cerebro reducido, *Homo floresiensis* (Brown *et al.*, 2004; Morwood *et al.*, 2004).

Las islas de Sumatra, Java, Bali, Lombok, Sumbawa y Flores forman parte de un arco insular sobre una zona de subducción. En la actualidad existe una separación profunda entre Bali y Lombok, pero el resto de estas islas está separado por brazos de mar poco profundos. La «Línea de Wallace» es la primera de las «líneas» definidas que marcan la separación entre las faunas y floras de Asia y Australia y pasa entre Bali y Lombok, entre Kalimantan/Filipinas y Sulawesi. También Huxley y Lydekker han definido sus «líneas» para marcar esta separación. La de Huxley difiere de la de Wallace, excluyendo a las Filipinas del conjunto asiático y marca así el límite de Asia. La de Lydekker está más al este y marca (como sabemos ahora) el límite de la masa continental de Australia y Nueva Guinea. Las islas entre las líneas de Huxley y Lydekker tienen una fauna mixta, frecuentemente con más raíces en Asia. Flores es una de ellas y tiene un registro fósil interesante. La isla tiene una superficie de unos 14.250 km² y está separada por mar poco profundo de Sumbawa y Lombok,

mientras que la separación entre Lomok y Bali sería durante un glacial solamente unos 20 km.

Sondaar *et al.* (1994) interpretaron una fauna que incluye al elefante enano *Stegodon sondaari*, la tortuga gigante *Geochelone*, cocodrilos y el lagarto gigante *Varanus komodoensis* como de edad Pleistoceno antiguo. Una fauna datada entre 0,7 y 0,8 Ma incluye al varano, cocodrilos y a un proboscídeo de mayor tamaño *Stegodon florensis* y la rata gigante *Hooijeromys nusatenggara*. Junto a esta fauna se ha encontrado industria lítica, que se atribuye a *Homo erectus*. Se ha interpretado que la presencia humana ha provocado la extinción del proboscídeo enano y de la tortuga gigante y que ha inhibido que el proboscídeo recién llegado haya reducido su tamaño corporal. Como ya hemos dicho, la presencia humana en esta isla ha sido interpretada de formas diferentes, como una llegada por accidente (Sondaar *et al.*, 1994), o como indicio de poder viajar voluntariamente entre las islas (Morwood *et al.*, 1998). La fauna que se conoce sorprende por su pobreza, ni siquiera hay hipopótamos, ciervos, suidos, o micromamíferos comunes en otras islas de la zona. Probablemente desconocemos parte importante de la fauna para llegar a unas conclusiones correctas. Con la tectónica tan activa en la zona, no se puede descartar una conexión breve con el conjunto de Java, seguida por un empobrecimiento de la fauna.

Un conjunto datado entre 38 y 18 ka incluye a la especie enana *Homo floresiensis*, un *Stegodon* enano, el dragón de Comodo, otro varanido mayor, roedores y vertebrados inferiores de menor tamaño (Morwood *et al.*, 2004). La especie humana puede ser descendiente de la forma presente en la isla hace unos 700-800 ka, es enana y tiene un cerebro reducido. Estas características son típicas del endemismo insular. El hecho de que la especie haya estado aislada en la isla sugiere que no tenía tecnología naval. La ausencia de otras especies que son buenos nadadores, como cérvidos, *Hexaprotodon* y otros elefantes, es llamativa. Posiblemente desconocemos parte del ecosistema, pero si verdaderamente no hay más fauna, esta asociación pobre sugiere un aislamiento mayor de lo que señala la situación actual.

La fauna (sub)reciente incluye a *Cervus timorrensis*, *Macaca*, *Sus* y *Homo sapiens*. Es una fauna pobre, pero sin adaptaciones típicas insulares.

Filipinas

Las Filipinas son un archipiélago que forma parte de una zona de subducción que pasa de Taiwán a la parte septentrional de Sulawesi. Palawan está próxima a Kalimantan, se unirá durante un glacial a Sunda y su fauna fósil tiene afinidades con Asia (Resit & Garong, 2001). La distancia entre Mindoro y Palawan es de unos 200 km, con varias islas en el medio. Si, con los isobates actuales, el nivel del mar bajara como durante el último glacial, Palawan se uniría a Asia a través de Kalimantan, la distancia a Mindoro sería alrededor de unos 50 km y Mindoro se uniría con Luzón, Mindanao y las islas intermedias.

El registro fósil de estas islas no es muy conocido (Van den Bergh, 1999). De la isla de Luzón, se han descrito las especies *Rhinoceros philippinensis* y *Stegodon luzonensis*, restos de bóvidos y cérvidos y una tortuga gigante, y de la isla Cabarruyan, al lado de Luzón, se ha descrito *Elephas beyeri*. Los proboscídeos son formas endémicas de pequeño tamaño. *Elephas beyeri* parece relacionado con *Elephas namadicus*, igual que *E. naumanni* de Japón. Ha sido citado un suido con premolares pareci-

dos a los de *Babyrousa* (babirusa) o *Celebochoerus*. De Mindanao ha sido citado otro *Stegodon* enano. La presencia de un rinoceronte en ambiente insular es muy particular. En los casos de las islas grandes de Japón y Taiwán *Rhinoceros* ha llegado probablemente durante una conexión con el continente y se ha extinguido probablemente durante el período de aislamiento posterior. Posiblemente, ha existido una conexión entre las Filipinas y el continente en algún momento.

La fauna (sub)reciente incluye a *Sus filippensis* y *Sus cebifrons* que son parecidos a *Sus celebensis* y que también son probablemente descendientes de *Sus barbatus*. Además hay un *Bubalus* enano, aunque es una especie diferente a de Sulawesi.

Taiwán

Taiwán es una isla grande, que en la actualidad tiene un superficie de unos 35.800 km² y está separada del continente por el estrecho de Taiwán de unos 180 km de ancho. Como el estrecho no es muy profundo, es probable que hayan existido conexiones con el continente durante los glaciales severos.

La secuencia faunística de Taiwán (fig. 3.11; basada en Van den Bergh, 1999, y en Zhang Yongzu *et al.*, 1997) incluye una primera unidad con *Parastegodon akashiensis* y *Stegodon sinensis* y 3-5 cérvidos incluido *Elaphurus formosanus*; la segunda con *Elaphurus formosanus* y otros cérvidos, *Rhinoceros sinensis hayasakai*, *Panthera* sp., *Sus* sp., *Bubalus* sp. y quizás *Macaca* sp.; la tercera con *Mammuthus armeniacus taiwanicus* y otros taxones de la unidad anterior, pero sin el rinoceronte. Una unidad más reciente tiene un elefante que ha sido asignado a *Palaeoloxodon naumanni* (= *Elephas naumanni*) o *Palaeoloxodon huaihoensis*. Existe discusión sobre la clasificación exacta de estos taxones, pero parece que la primera unidad es una fauna endémica e insular, parecida a la de Japón y se ha llegado a sinonimizar *Stegodon akashiensis* de esta isla con *S. aurorae* de Japón (lo que implicaría una continuidad genética de las poblaciones y de la geografía, es decir un arco insular emergido de Taiwán hasta Honshu). La segunda fauna sugiere contacto directo con el continente y se ha sido sugerido que este contacto se produjo al final del Pleistoceno temprano; la tercera sugiere un ligero empobrecimiento y la cuarta una nueva fauna con *Elephas naumanni*. Esta secuencia se parece a la de Honshu y posiblemente fueron los mismos cambios de nivel eustático marino los que provocaron los cambios faunísticos.

Japón

A lo largo de la costa oriental de Asia hay una zona de subducción, que forma un «arco insular» con las islas (del norte al sur) Sajalin, Hokkaido, Honshu, Shikoku, Kyushu y las pequeñas islas de Ryukyu, llegando así a Taiwán, que está situada sobre la placa de Asia. Sajalin se separa de Siberia por un estrecho muy poco profundo con una anchura de unos 7 km y de Hokkaido, con un superficie de casi 80.000 km², por un estrecho también muy poco profundo y con una anchura de unos 40 km. Estas islas han formado una península de Siberia durante los últimos glaciales. La mayor isla del arco es Honshu y está separada por estrechos poco profundos de las islas Shikoku y Kyushu, en el sur, y por un estrecho más profundo de la isla Hokkaido en el norte. La historia faunística de Honshu y Kyushu es similar, pero no idéntica. Además hay otras islas más pequeñas y más aisladas, como las islas Ryukyu, que tienen su propia

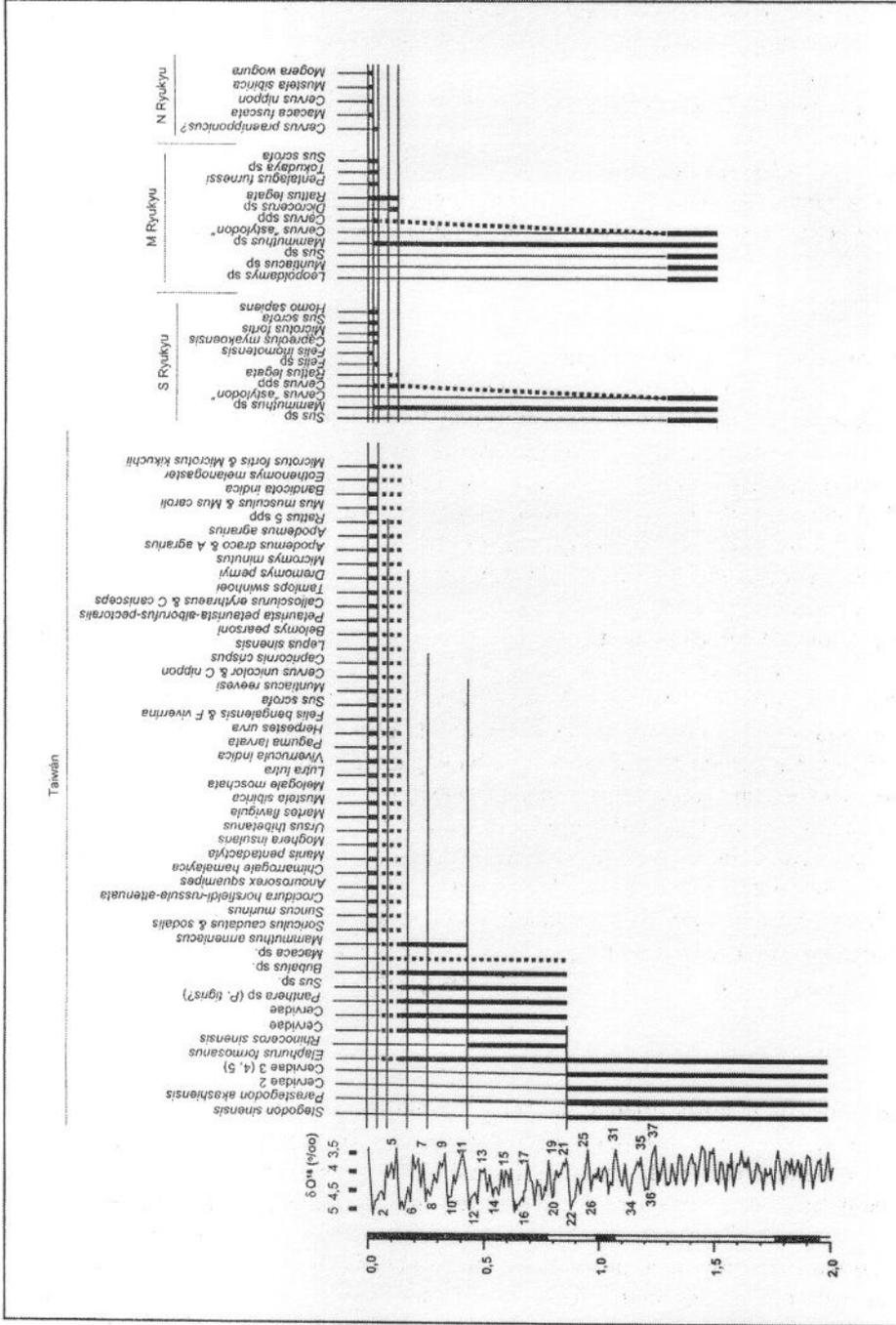
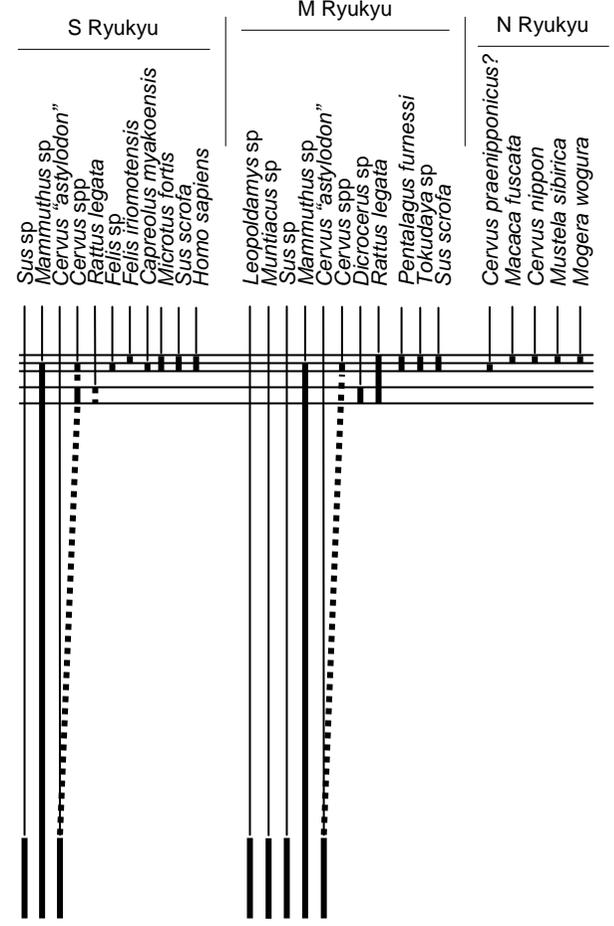
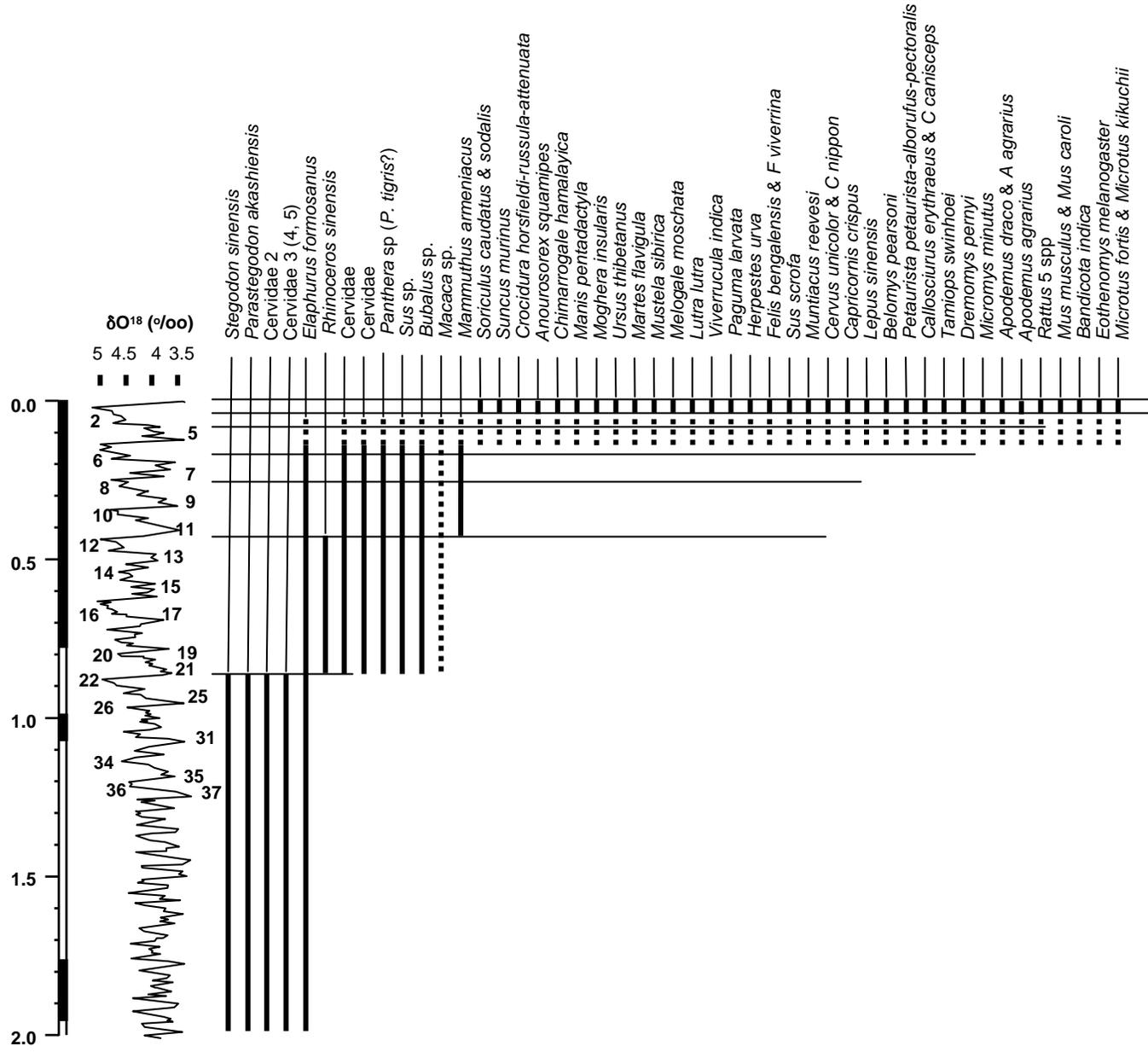


FIG. 3.11. La distribución temporal de los mamíferos de Taiwán (según Van den Bergh, 1999; fauna reciente según Zhang et al., 1997) y de las islas Ryukyu (sur, central, norte) (según Otsuka & Takahashi, 2000).

Taiwan



historia faunística. En la actualidad, la superficie de Honshu-Shikoku-Kyushu es de más de 290.000 km². El estrecho de Corea no es muy profundo, pero tiene unos 180 km de ancho, y durante los últimos glaciales ha sido tierra, conectando Honshu con Corea. A causa de la tectónica activa, estos datos no son indicativos para el Pleistoceno temprano. Al oeste de la mayor parte de Japón existe un mar profundo, separando las islas del continente asiático.

El registro fósil de Hokkaido es mucho peor conocido que de Honshu y difiere en tener el mamut *Mammuthus primigenius*, mientras que Honshu tiene *Elephas naumanni*.

La figura 3.12 da la distribución temporal de los mamíferos (excluidos quirópteros) de Japón (islas de Kyushu y Honshu) y está basada en diversas publicaciones (Kawamura *et al.*, 1989; Kawamura & Matshuashi, 1989; Kawamura, 1991, 1992, 1994, 1998). El Cuaternario de Honshu empieza con elefantes y ciervos endémicos. Los hipopótamos no han llegado a vivir en China, ni en las partes más septentrionales de Asia oriental, así que su ausencia en estas faunas es normal. *Stegodon aurorae* es un descendiente de *S. zdanskyi* del continente y ha aumentado la hipsodóncia y disminuido la talla. El grado de endemismo de la fauna sugiere una distancia al continente relativamente grande en los momentos con un nivel marino bajo. La ausencia de nutrias y otros mustélidos, cánidos y úrsidos sugiere una distancia al continente de más de unos 15 km. *Cervus (Rusa) kyushuensis* (Otsuka, 1966) pertenece a esta o a la siguiente asociación. Una fase siguiente empieza probablemente durante OIS 22, cuando aparecen una nueva especie de *Stegodon*, el búfalo y *Apodemus*. Este múrido es el único mamífero insular que sobrevive a los siguientes cambios (la supuesta supervivencia de *Cervus kazusensis* parece poco probable y probablemente se trata de *Cervus nippon* (Nakaya, 1993).

Durante el Pleistoceno medio, probablemente durante OIS12, se produjo una conexión con el continente, dejando entrar en masa una fauna continental, incluyendo a los depredadores (Ono, 1994) y otros depredadores, dando lugar a una extinción de toda la fauna endémica, salvo un ratón. Los grandes mamíferos no tienen las adaptaciones locomotrices típicas insulares; por ejemplo *Megaloceros yabei* es un cérvido grande (más grande que *M. pachyosteus*) y con metápodos relativamente gráciles (Shikama & Tsugawa, 1962). En los siguientes 300 ka llegaron algunos pequeños mamíferos nuevos y se extinguieron varias especies. No parece que las extinciones resulten de la llegada de las nuevas especies. No se ha producido un endemismo marcado, con las adaptaciones locomotrices y dentarias típicas insulares, como en islas pequeñas, pero más de la mitad de las especies son endémicas. Llama la atención durante esta fase la extinción del rinoceronte *Rhinoceros sinensis* y la ausencia de registro de depredadores grandes (salvo el lobo y *Ursus tibethanus*) en estas islas muy grandes (los perisodáctilos suelen estar entre los primeros taxones que se extinguen en ambiente insular) Esto, y la llegada de solamente algunos taxones nuevos, sugiere que quizás no se ha producido una conexión con el continente durante OIS 10 y 8, que han sido glaciales menos severos. De todas formas, la fauna tiene que haber estado aislada del continente durante los interglaciales.

Al final del Pleistoceno medio (OIS6) se produjo otra invasión, aunque no tan masiva como la anterior, incluyendo al elefante *Elephas naumanni*. También es el primer registro del tigre y del guepardo, aunque deberían haber entrado en el acontecimiento anterior. Durante OIS 4 y 2 se produjeron otras invasiones de fauna. Antes del último máximo glacial (OIS 2) empezaban a extinguirse algunos taxones, y al prin-

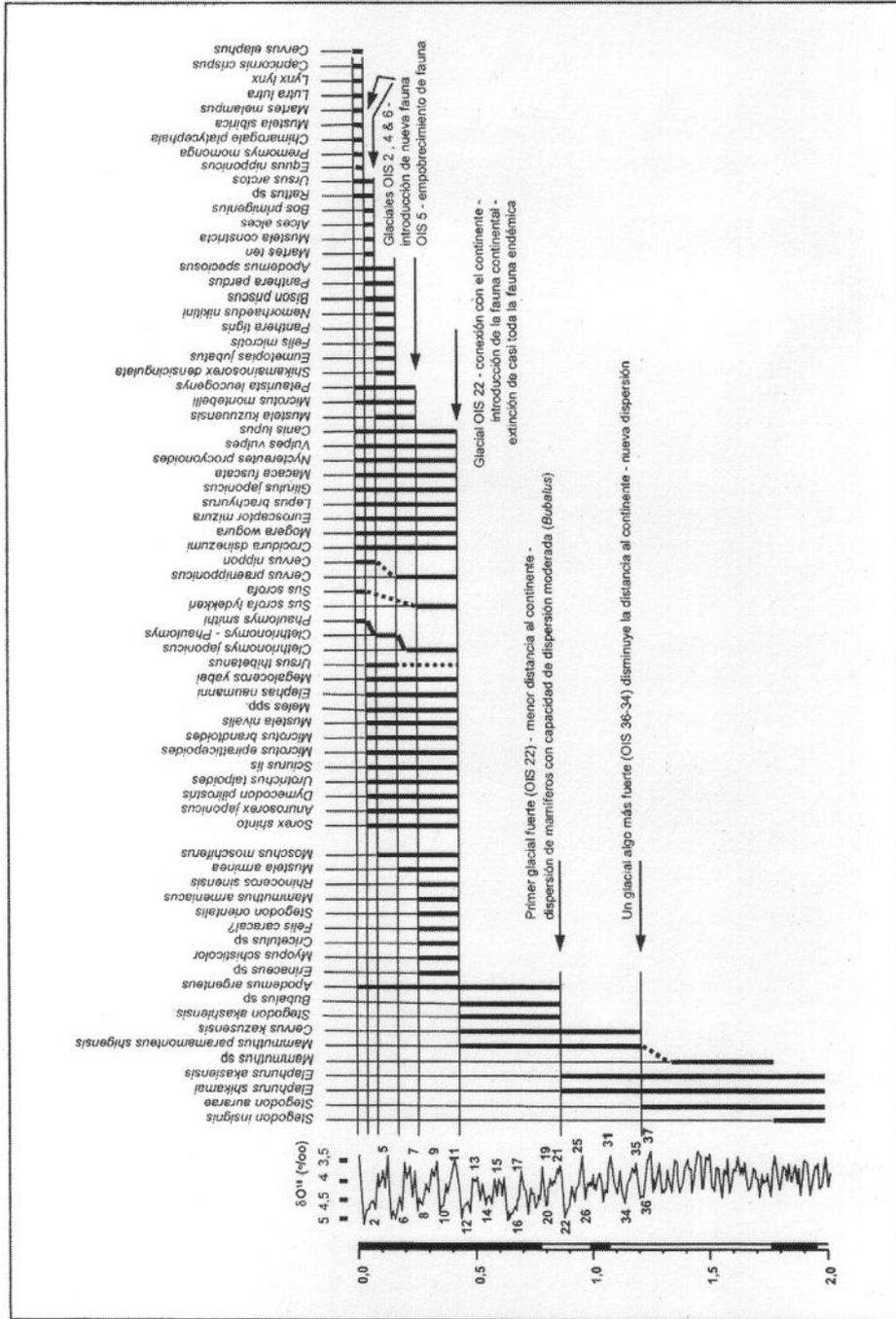
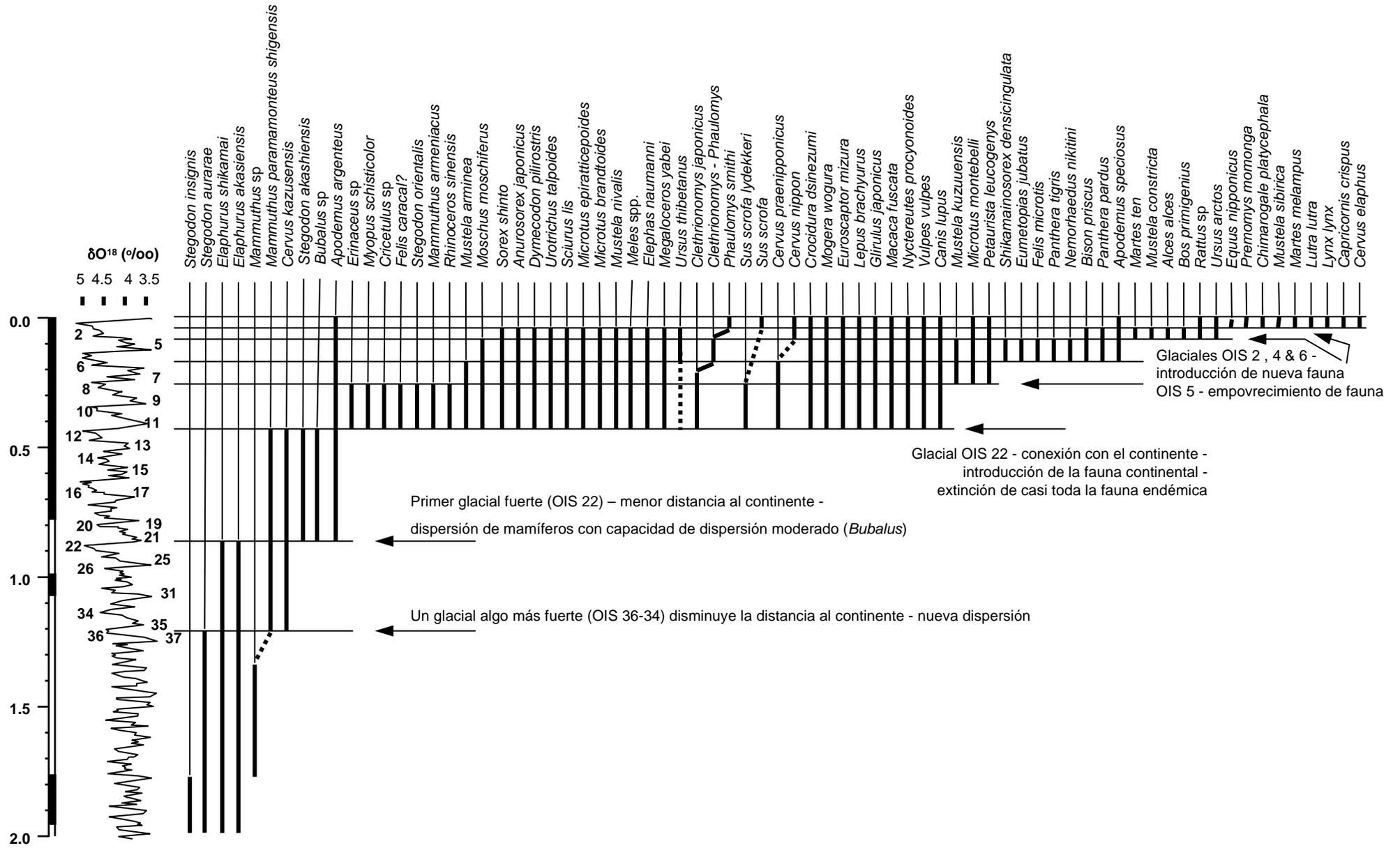


FIG. 3.12. Secuencia faunística (mamíferos, sin quiropteros) de Japón (islas de Kyushu y Honshu) basado en Kawamura (1991, 1992, 1994, 1998), Kawamura, Kamei & Taruno (1989) y Kawamura & Matsushashi (1989).



cipio del Holoceno ya no había animales más grandes que el sika (*Cervus nippon*), jabalí y *Ursus tibethanus*. Estas extinciones son probablemente provocadas por la caza, puesto que precede en el tiempo a la introducción en Japón de la agricultura, que suele estar relacionada con cambios ambientales importantes.

El archipiélago de Ryukyu se divide en tres grupos de islas que son más próximos, que tienen separaciones menos profundas entre ellos y que tienen faunas más parecidas; norte (próximo a la isla de Kyushu), central y sur (próximo a Taiwán). Okinawa es la mayor de estas islas, con una superficie que no llega a los 1.200 km². Está en el centro y su distancia a China es de unos 600 km, e incluso durante un glacial muy severo no sería menor de unos 200 km. La distancia a las islas grandes de Japón sería algo menor. Las islas Ryukyu forman la parte meridional del arco insular, que se extiende de Taiwán a las islas grandes de Japón. Esta parte del arco puede haber formado parte de Asia al principio del Pleistoceno temprano. A partir de por lo menos 1,5 Ma la parte directamente occidental de las islas actuales se ha hundido. Las islas están en un arco elevado y un estudio geológico sugiere que pueden haber estado conectadas a Taiwán durante el Pleistoceno inferior (1,6-1 Ma) y la parte final del Pleistoceno medio (200-25 ka) (Kimura, 2000), mientras que el estudio de la fauna sugiere conexiones con el continente anteriores a 1,5 Ma, anteriores a 0,12 Ma y durante el lapso 0,026-0,015 Ma, alternados con períodos de aislamiento, e incluso con niveles marinos tan altos que la superficie de las islas ha quedado muy reducida (Otsuka & Takahashi, 2000). Los mamíferos (excluidos los murciélagos) de las islas están indicados en la figura 3.11. Aunque algunos nombres sugieren que son formas conocidas en otras islas o en el continente, hay que tener precaución. También se indica *Cervus astylodon* en varias islas, pero hay gran diferencia en morfología y tamaño entre las formas de las diferentes islas, y puede haber hasta cuatro formas en un yacimiento (Matsumoto & Otsuka, 2000). Son cérvidos con metápodos robustos, como es típico en ambientes insulares muy endémicos y parece que hay muchas especies, todas parecidas. Se trata de un caso parecido a Creta (ver sección sobre Europa). Están en todos los niveles fosilíferos, lo que sugiere un aislamiento continuo, con momentos de más proximidad al continente, cuando llegan nuevas formas. La presencia del topo *Moghera* en Taiwán, las islas Ryukyu del norte y Japón sugiere conexión terrestre. Esta forma está ausente en las islas Ryukyu del centro y del sur. *Dicroceros* es un cérvido conocido en el Mioceno medio de Europa, y es extraño verlo citado aquí. El registro del norte del archipiélago indica afinidades con Kyushu, una de las islas grandes de Japón. El proboscideo del Pleistoceno inferior, puede ser *Mammuthus*, pero el proboscideo del Pleistoceno superior ha sido citado también como *Elephas (Palaeoloxodon)* (Oshiro & Nohara, 2000). *Mammuthus* indica una colonización del norte, porque ha estado presente en el norte de China, y hay *Mammuthus* endémico en las islas grandes de Japón, pero no está citado en el sur de China, y Taiwán tiene en el Pleistoceno inferior *Stegodon* en vez de *Mammuthus*. Es interesante la presencia de *Capreolus miyakoensis* en el Pleistoceno superior de la parte meridional del archipiélago. Está citado solamente en el norte de China, pero no está citado en el sur de China, Taiwán, Japón y tampoco en las partes central o septentrional del archipiélago Ryukyu. Sugiere de todas formas un contacto con el norte. Estas aparentes afinidades chocan con la interpretación de conexiones de las islas meridionales con Taiwán y la parte meridional de China. *Muntiacus* está citado como de origen meridional, pero está citado también en el Pleistoceno inferior del norte de China.

Homo de Minatogawa ha sido encontrado con fauna endémica y ha sido datado en unos 18 ka (Otsuka & Takahashi, 2000) y parece tener adaptaciones endémicas (Baba, 2000). No parece haber evolucionado hacia los humanos de Jomo del neolítico. La fauna de mamíferos endémicos ha desaparecido en gran parte y la fauna reciente es pobre, pero no tiene las típicas adaptaciones locomotrices.

HOMÍNIDOS: LAS PRIMERAS OCUPACIONES DE LOS CONTINENTES

Eudald Carbonell (coordinador)

Xosé Pedro Rodríguez, Robert Sala, Jan van der Made,
Carlos Lorenzo, Marina Mosquera, Manuel Vaquero,
Jordi Rosell, Josep Vallverdú, Francesc Burjachs, Policarp Hortolà



Ariel

AUTORÍA DE LOS CAPÍTULOS

Eudald Carbonell: 1.1, 1.3, 2.13, 3.1, 3.12, 4.1, 4.8, 4.20

Xosé Pedro Rodríguez: 1.5, 3.9, 3.18, 3.19, 4.8, 4.17, 5.2, 5.3, 5.6, 5.7, 5.8, 6.3, 6.4, 6.5, 6.6, 6.7, 6.8

Robert Sala: 2.8, 2.9, 2.10, 3.8, 3.10, 4.7, 4.10

Jan Van der Made: 1.3, 2.3, 3.4, 4.4, 4.24, 5.5, 6.2

Carlos Lorenzo: 2.4, 2.5, 2.6, 2.7, 2.17, 3.7, 3.13, 4.5, 4.6, 4.14, 5.4

Marina Mosquera: 2.12, 2.15, 2.16, 3.5, 3.11, 4.8, 4.11, 4.12, 4.13, 4.15

Manuel Vaquero: 2.18, 3.15, 3.16, 3.17, 4.18, 4.21, 4.22, 4.23

Jordi Rosell: 1.6, 2.11, 2.14, 2.19, 3.6, 3.14, 4.19

Josep Vallverdú: 1.2, 2.1, 3.2, 4.2, 5.1, 6.1

Francesc Burjachs: 1.3, 2.2, 2.3, 3.3, 4.3, 4.9, 4.16, 6.1

Policarp Hortolà: 1.4