

4.4. La fauna del Pleistoceno europeo

INTRODUCCIÓN

Durante el Pleistoceno temprano *Homo* llegó a Europa, aunque se discute el momento preciso, y por esto se trata aquí la fauna europea de todo el Pleistoceno. El registro arqueológico y paleontológico de este continente ha sido estudiado científicamente durante más de dos siglos y es relativamente bien conocido.

El subcontinente europeo limita geográficamente por los Urales, el Cáucaso, el mar Negro y el Bósforo. Hace millones de años, habían sido océanos y marcaban los límites de la placa continental europea (Rögl, 1997). Al igual que ocurre con la India, Europa ha pasado de ser un continente a un subcontinente, formando parte ahora del gran continente Euroasiático. La fauna europea tiene sus propias características, pero se extiende algo más que los límites estrictos del subcontinente. A modo de ilustración, la fauna de Anatolia o Georgia está compuesta en gran parte por formas «europeas». Si en lo siguiente se refiere a Europa, se toma en cuenta esta limitación difusa.

El ambiente europeo ha provocado una clara separación entre mamíferos grandes (macromamíferos) y pequeños (micromamíferos). Aparte de algunos peces y aves, los mamíferos son los únicos animales grandes continentales. Esta separación que se ha establecido tiene su origen en la ecología: el ambiente europeo no genera nichos para la fauna de talla intermedia. Los grandes mamíferos incluyen a Carnívora, Proboscidea, Perissodactyla, Artiodactyla y Primates, y los individuos adultos tienen

pesos que varían entre unos 15 y 4.000 kg. Algunos carnívoros, como los mustélidos, son más pequeños, alcanzando pesos corporales muy poco por encima de 100 gramos.

Los micromamíferos incluyen a los Rodentia, Lagomorpha, Insectivora y Chiroptera y tienen pesos entre poco más de un gramo en las musarañas, hasta unos 7 kg en liebres y marmotas; mientras que castores y puercoespines entran en el rango de los mamíferos grandes. Estos «micromamíferos» grandes, sin embargo, suelen ser raros.

Esta separación ecológica en dos tamaños se usa como criterio para coleccionar y estudiar sistemáticamente los fósiles de animales. Los grandes mamíferos se suelen registrar de forma tridimensional en las excavaciones, mientras que los micromamíferos (y otros pequeños animales) salen del lavado de sedimento (tamizado, utilizando agua a presión). El lavado es común en Europa, mientras que es (todavía) poco corriente en África y Asia. Las colecciones de micromamíferos suelen ser más representativas; reflejando mejor la variabilidad de las especies. Mientras que se suele estudiar solamente los dientes de los micromamíferos, de los macromamíferos se estudia también el esqueleto.

LA FAUNA

En los siguientes párrafos se discutirá la fauna europea, sus características y su clasificación y distribución. Mucha de esta información es conocida y recogida en numerosos manuales y publicaciones sobre la fauna en general y la de Europa en particular (Carroll, 1988; Duff & Lawson, 2004; McKenna & Bell, 1997; Meléndez, 1990; 1995; Nowak, 1991; Romer, 1966; Thenius, 1979; Wilson & Reeder, 1993). La fauna fósil europea o de algunos países está tratada por Guérin & Patou-Mathis (1996), Kahlke (1999), Stuart (1982), Jánossy (1986), etc. La figura 4.2 indica la distribución temporal de los macromamíferos europeos.

Se documentan tres géneros de **Primates** en el Pleistoceno europeo: macacos, un babuino grande y *Homo*. Los macacos (*Macaca*) habían entrado en Europa ya al final del Mioceno (hace unos 5,5 Ma) y son un elemento raro de las faunas de Europa meridional y las interglaciales centro-europeas. En África, este género se conoce en el Mioceno superior y vive en la actualidad en Argelia y Marruecos. El último registro europeo es del Pleistoceno superior. Las formas del Plio-Pleistoceno de Europa y Medio Oriente y las africanas recientes son atribuidas a la misma especie *Macaca sylvana* (Szalay & Delson, 1979). El babuino *Theropithecus* es un caso que ha despertado mucho interés desde el punto de vista biogeográfico (Gibert *et al.*, 1995). Dada su importancia será discutido más abajo, lo mismo que la evolución de *Homo* en Europa, explicada en próximos apartados de este mismo capítulo.

Carnívora está representado en Europa por los osos, mustélidos, cánidos, hienas y félidos. Los osos (Ursidae) son omnívoros y de gran tamaño. El grupo más abundante en el Pleistoceno europeo es la línea evolutiva que conduce al oso de las cavernas: *Ursus etruscus-U. deningeri-U. spelaeus*. Esta línea ha ido aumentando el peso corporal hasta alcanzar más de 1.000 kg y cambiando a una dieta progresivamente más herbívora. El oso pardo (*Ursus arctos*) aparece más tarde, durante el Pleistoceno me-

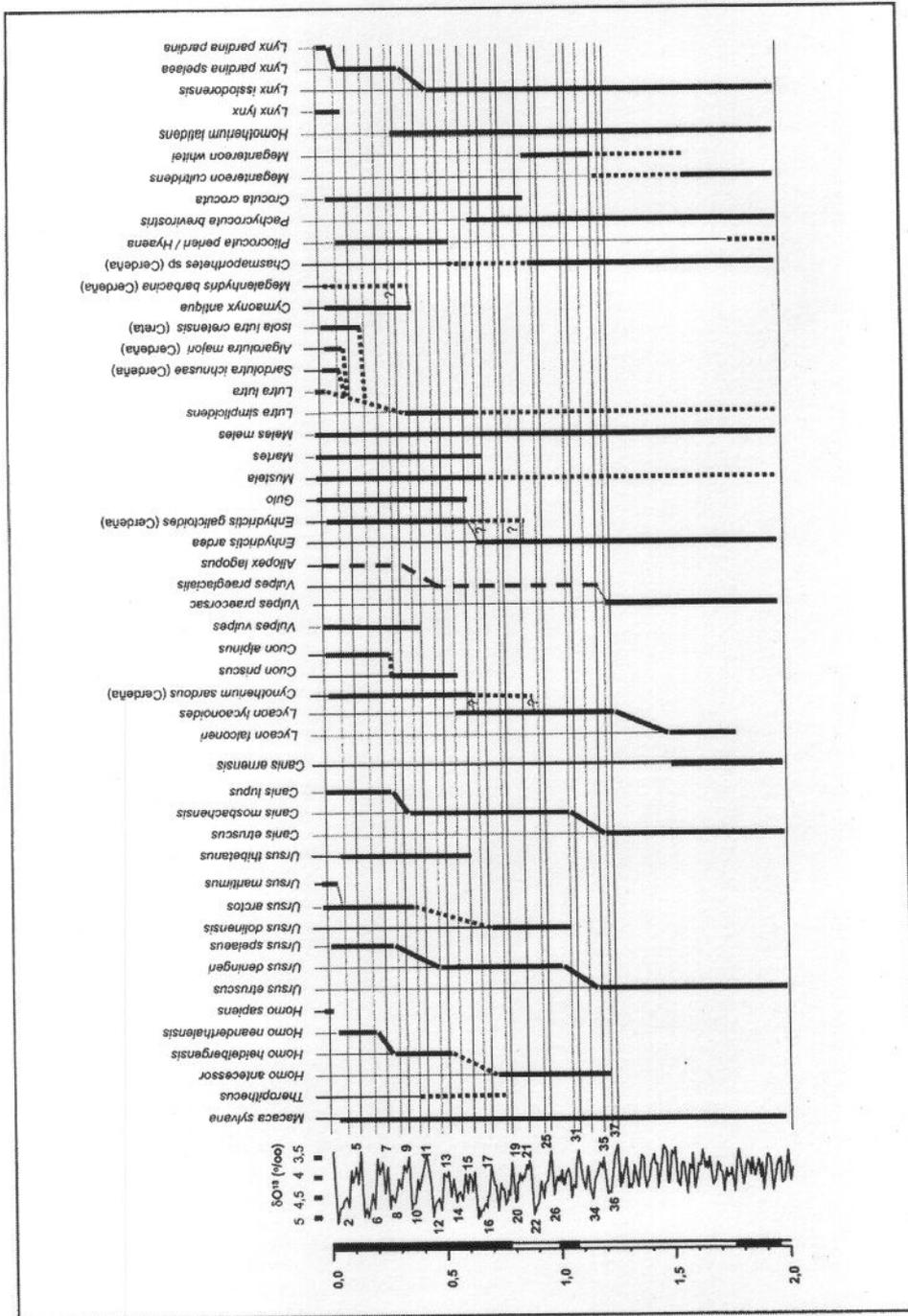
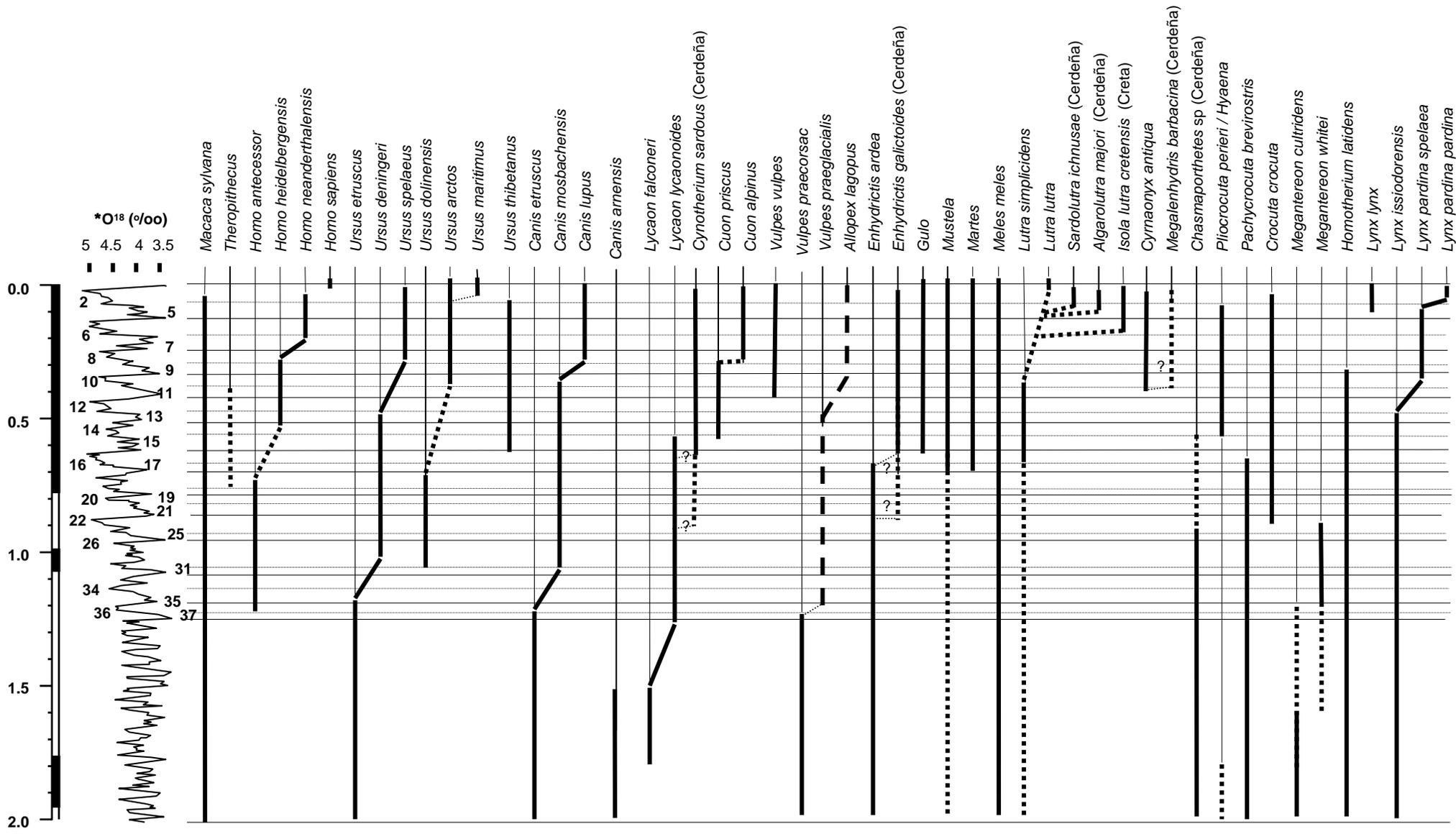


FIG. 4.2. La distribución temporal de los grandes mamíferos de Europa. Curva de isótopos de oxígeno según Shackleton (1995).



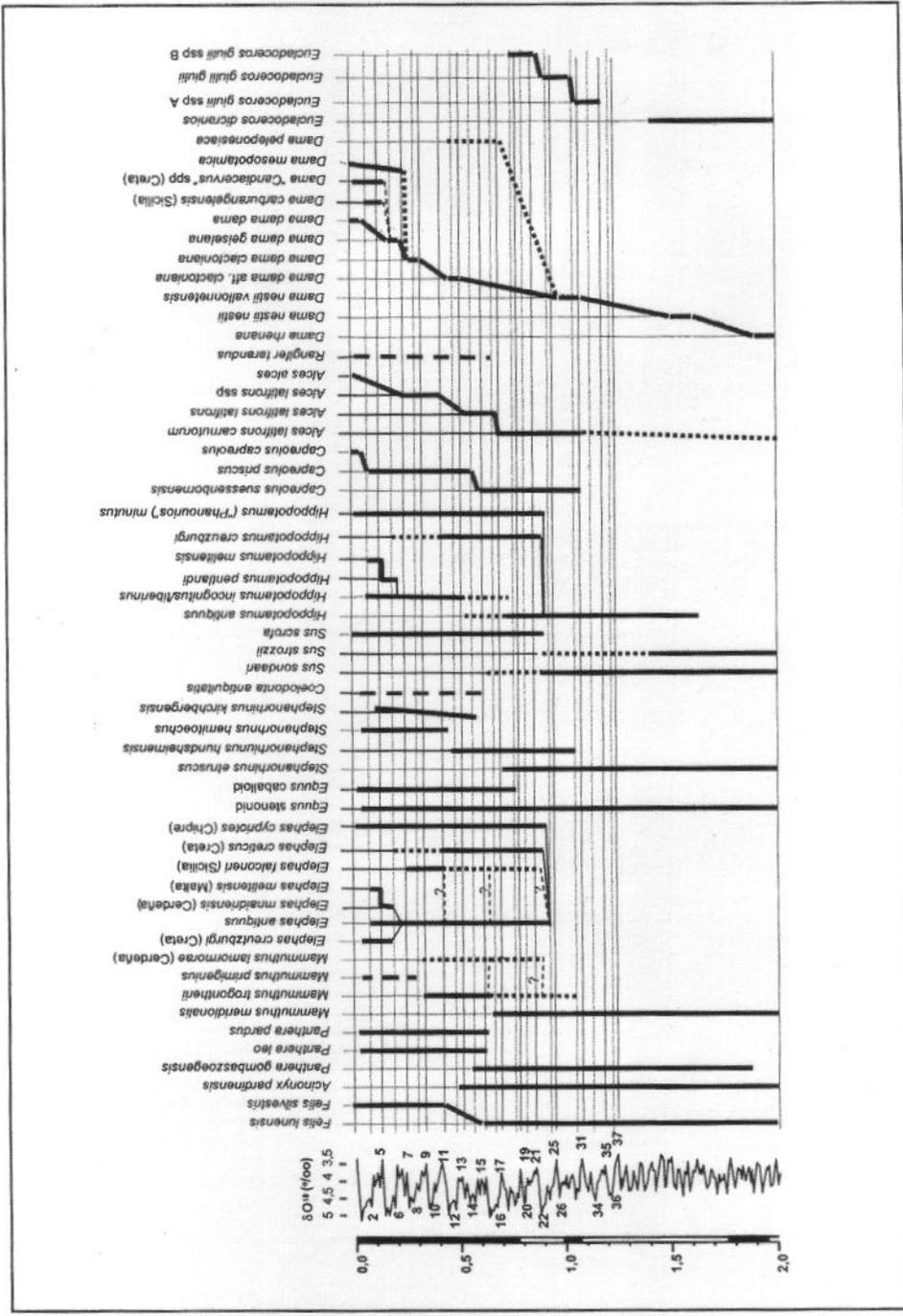
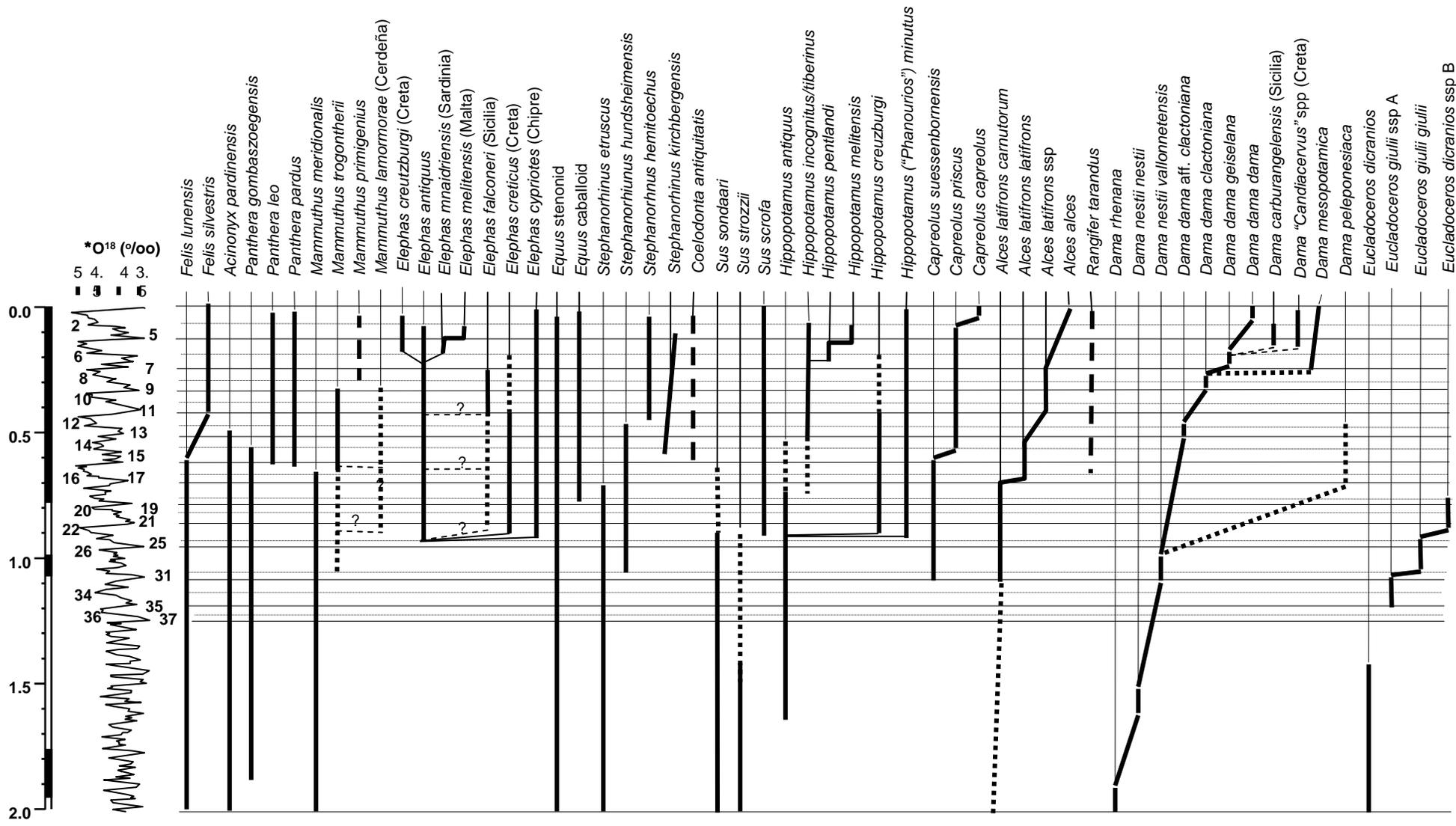


FIG. 4.2. La distribución temporal de los grandes mamíferos de Europa (continuación).



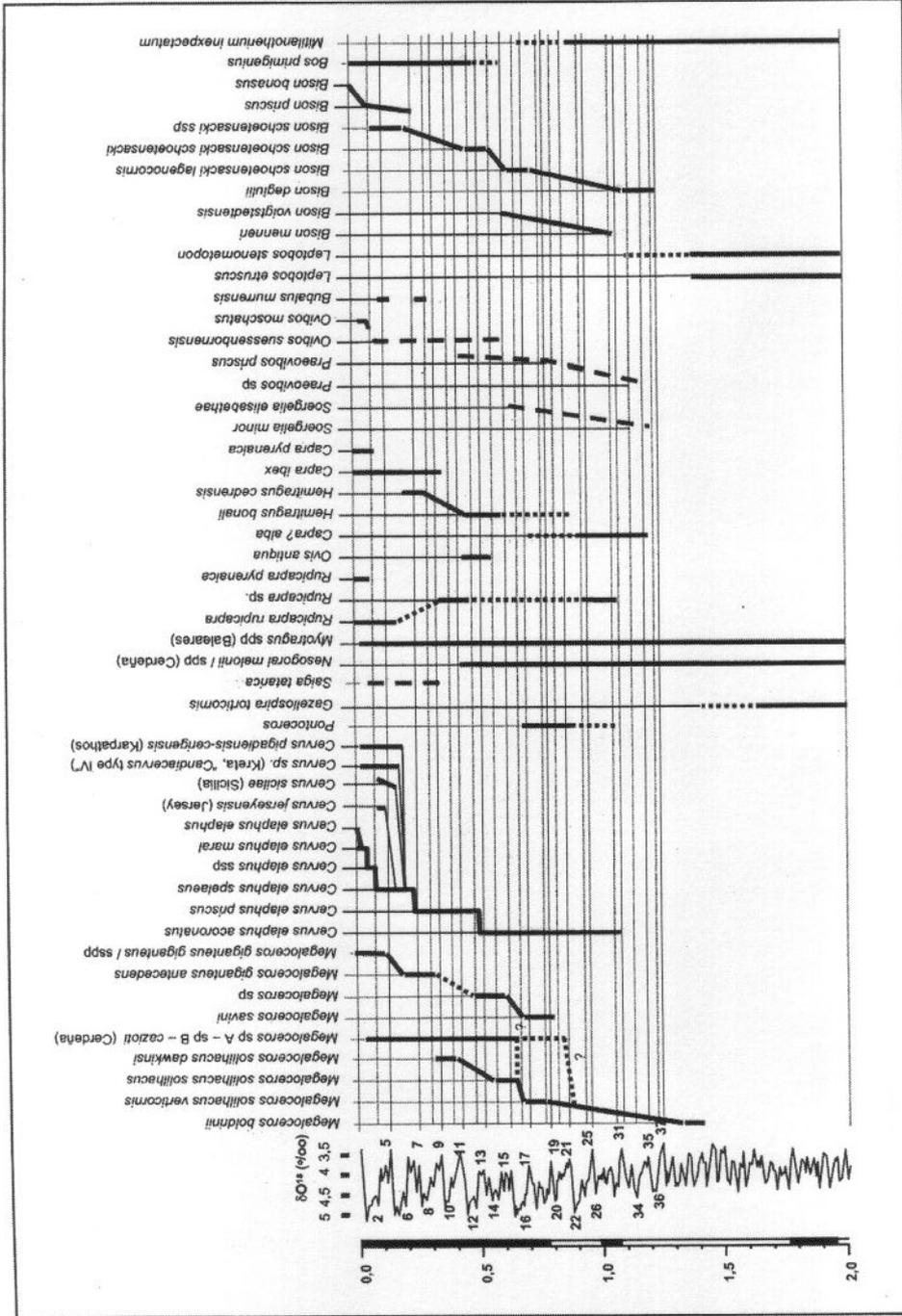
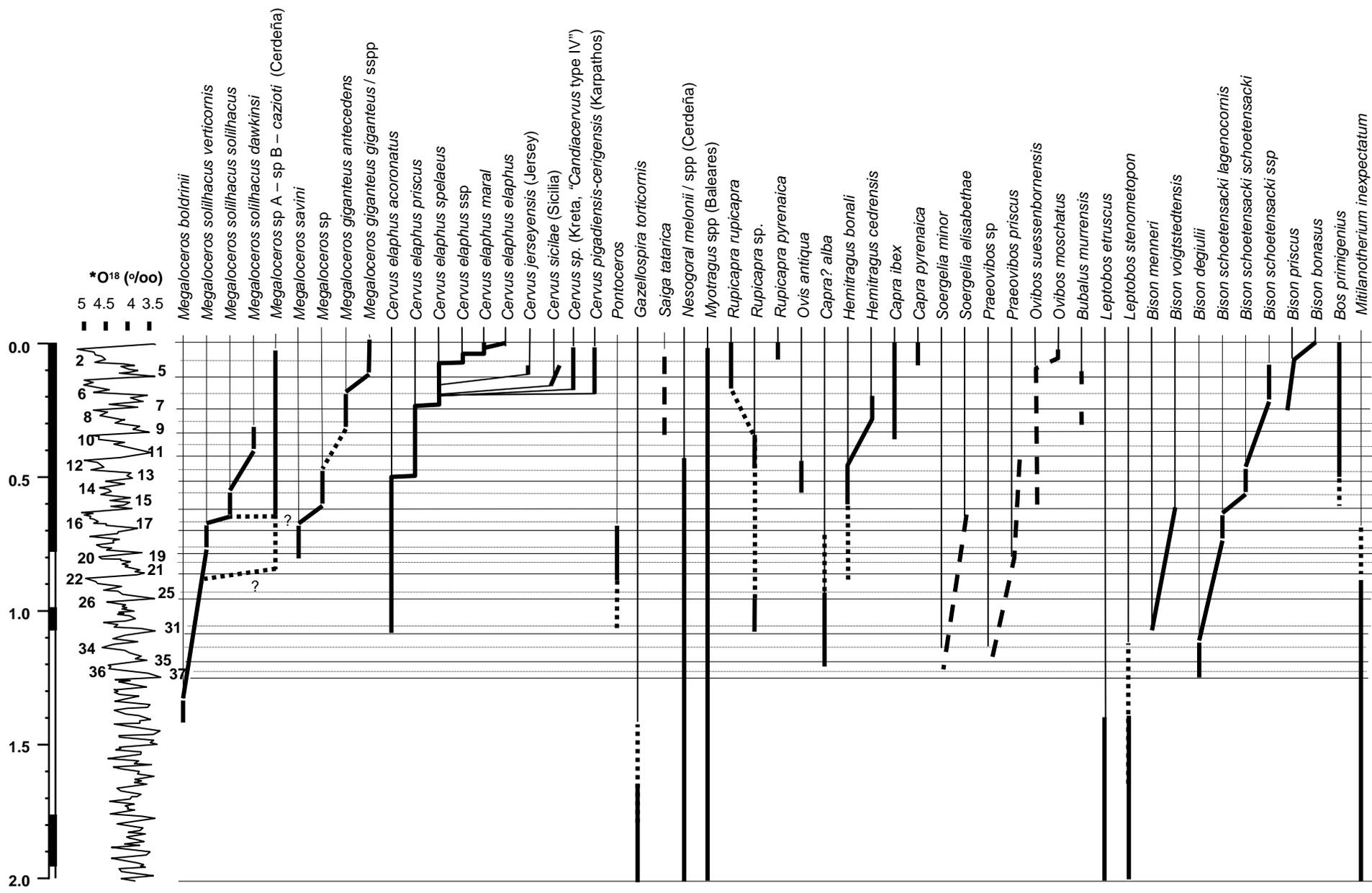


FIG. 4.2. La distribución temporal de los grandes mamíferos de Europa (continuación).



dio, y, posiblemente, es un descendiente de *Ursus dolinensis*. El oso polar (*Ursus maritimus*) se ha originado probablemente durante el último glacial a partir de unas poblaciones nórdicas del oso pardo. *Ursus thibetanus*, ahora documentado en Asia, es un oso de talla mucho más reducida (Crégut-Bonnoure, 1995; García & Arsuaga, 1999; 2001; García, 2003; Torres, 1984).

Los cánidos (Canidae) más comunes son las especies de la línea que evoluciona hacia el lobo: *Canis etruscus*-*C. mosbachensis*-*C. lupus*. La primera y la última especie (el lobo actual) son grandes, *C. mosbachensis* es más pequeño. El origen de estas formas está en el norte de América; posiblemente hace unos 2,6 Ma han entrado en Asia oriental, y su entrada, hace unos 2,1 Ma, en Europa está considerada un evento importante (llamado «Wolf Event» o «Canis Event»). Parece coincidir con un valor extremo (frío) de la curva de isótopos del oxígeno y coincide con la extinción de algunos mamíferos, entre ellos, las gacelas y el perro mapache. Éstos son animales que cazan en grupo. Posiblemente hace unos 15 ka, el perro doméstico emergió del lobo, siendo de esta manera el primer mamífero conocido domesticado. Un último caso, *Canis arnensis*, es un cánido más pequeño que el linaje de los lobos, y está presuntamente relacionado con el chacal (Bonifay, 1971; Sotnikova, 2001).

Xenocyon se incluye en el género *Canis* como subgénero. Son cánidos grandes, que originariamente poseen una carnífera con dos cúspides en el talónido, una de las cuales se reduce con el tiempo. En base al grado de reducción de esta cúspide, se reconocen dos especies *Canis (Xenocyon) falconeri* para el Plioceno final y Pleistoceno inicial y *C. (X.) lycaonoides* para el final del Pleistoceno temprano y la primera parte del Pleistoceno medio (Sotnikova, 2001). Recientemente se ha propuesto una sinonimia con *Lycaon* (Martínez-Navarro & Rook, 2003). *Cuon* ha sido confundido muchas veces con *Xenocyon*, porque está caracterizado por una carnífera con un talónido con una sola cúspide y aparece en Europa cuando el otro linaje ha llegado a la misma morfología. Se trata por lo tanto de una evolución convergente. Algunos autores reconocen tres especies, que forman una secuencia en el tiempo en la que disminuye el tamaño. La primera especie es posible que sea un *Lycaon*. Las otras dos, *Cuon priscus* y *C. alpinus*, representan un linaje o dos dispersiones en Europa desde Asia oriental donde existe un registro más antiguo (Bonifay, 1971). La forma endémica *Cynotherium* de las islas Cerdeña y Córcega (Eisenmann & van der Geer, 1999) puede haberse originado a partir de *Lycaon*.

El zorro (*Vulpes*) y el zorro polar (*Allopex lagopus*) son cánidos más pequeños que las formas anteriores (Bonifay, 1971). Algunos incluyen *Alopex* en el género *Vulpes*. Son animales solitarios. *Vulpes praeglacialis* probablemente ha evolucionado de *V. alopecoides* del Plioceno final. *Vulpes praecorsac* es una forma muy pequeña intermedia en el tiempo entre las formas anteriores. *Vulpes praeglacialis* es ancestral a *Allopex lagopus*, que se caracteriza por la reducción de varias cúspides en la carnífera. Las últimas formas son elementos comunes en las faunas glaciales. En el Pleistoceno medio tardío aparece el zorro común, *Vulpes vulpes*.

Los mustélidos (Mustelidae) pertenecen a tres subfamilias: Mustelinae, Melinae y Lutrinae. Los Melinae están representados por un solo género, *Meles*. Éste es un

género raro, y varias especies han sido adscritas al mismo, la mayoría de ellas según nuestra opinión no son válidas. Las nutrias (Lutrinae) son formas acuáticas. El registro, sin embargo, es muy incompleto. Existen dos géneros en el Pleistoceno de Europa continental; *Lutra* con dos especies (*Lutra lutra*), la actual tendrá un origen muy reciente, y *Cyrnaonyx* que está más relacionada con formas asiáticas. Los dos géneros han dado lugar a formas insulares (ver sección sobre las islas del Mediterráneo) (Willemsen, 1992).

Los Mustelinae son la subfamilia de mustélidos más diversa. Los géneros *Mustela* y *Martes* incluyen a varias especies de talla pequeña. Otros géneros reconocidos en el Pleistoceno europeo son *Baranogale*, *Enhydriactis*, *Pannonictis* y *Vormela*. La evolución de este grupo diverso no es muy bien conocida. *Mustela (Putorius) eversmanni* aparece en el Pleistoceno medio en faunas glaciales. El glotón, *Gulo gulo*, es el mayor mustélido, con varias subespecies conocidas. Es típico de ambientes cerrados y relativamente fríos, y extiende su distribución durante los glaciales.

Los hiénidos (Hyaenidae) están representados por tres formas. La hiena grande, *Pachycrocuta brevirostris*, tiene su primer registro alrededor de la transición del Plioceno al Pleistoceno y se extingue durante el Pleistoceno medio (Von Koenigswald & Heinrich, 1999; Turner & Antón, 1996). La hiena manchada, *Crocuta crocuta*, se dispersó a Europa al final del Pleistoceno temprano desde el Medio Oriente, donde ya estaba presente (García & Arsuaga, 1999). «*Pliocrocuta*» *perrieri* se extingue en la transición Plio-Pleistoceno, pero curiosamente está citada otra vez en el Pleistoceno medio, mientras que también se cita *Hyaena prisca* o *Hyaena striata* (= *H. hyaena*) (Bonifay, 1971; Von Koenigswald & Heinrich, 1999). En tiempos recientes, *Hyaena* se daba incluso en Turquía y parecen más probables unas incursiones de *Hyaena* desde allí que una reentrada de una forma desaparecida. *Crocuta* se diferencia de *Hyaena* en tener un metacónido en la carnífera y dientes más estrechos y cortantes, indicando que es más carnívoro mientras que *Hyaena* está mejor adaptada a romper huesos. De *Crocuta* reciente se sabe que tiene un cerebro relativamente más grande, es social y un cazador más eficaz. Aunque las distribuciones de *Crocuta* y *Hyaena* se solapan, *Crocuta* vive en ambientes más húmedos y más cerrados. Esta información falta para *Pachycrocuta*, pero la morfología dentaria es intermedia entre *Crocuta* y *Hyaena* (carnífera sin metacónido, dientes anchos), y su nicho ecológico posiblemente también, aunque la distribución temporal de las hienas sugiere que ha habido más competencia entre *Pachycrocuta* y *Hyaena*, que entre ambas formas y *Crocuta*.

Los félidos (Felidae) del Pleistoceno europeo pertenecen a las dos subfamilias Machairodontinae, o tigres de dientes de sable (con caninos superiores grandes y aplanados) y Felinae (con caninos con sección redonda). El machairodontino *Megantereon cultridens*, de talla media, estaba presente al final del Plioceno. Algunos consideran las formas del fin del Pleistoceno temprano como una subespecie, *M. cultridens adroveri* (Hemmer, 2001), mientras que otros piensan que esta forma es otra especie, *M. whitei*, que al principio del Pleistoceno se había dispersado desde África hacia Eurasia (Martínez-Navarro & Palmqvist, 1995). Según esta hipótesis, *M. whitei* no solamente se expande hacia Europa, pero también provoca la dispersión de *Homo* hacia este continente. *Homo* sería un carroñero que depende en gran parte de los cadáveres

que deja *Megantereon*. *Homotherium latidens*, de gran talla, también ha estado presente desde el final del Plioceno y ha llegado a coexistir con el león durante el Pleistoceno medio (García & Arsuaga, 1999; Hemmer, 2001). Algunos autores reconocen dos especies: *H. crenatidens* para las primeras formas y *H. latidens* (o *Dinoblastis latidens*) para las formas del Pleistoceno medio, que serán más pequeñas.

Los siguientes félidos son todos Felinae. *Lynx isidiorensis* es un lince grande, pero reduce el tamaño durante el Pleistoceno medio dando lugar a *Lynx pardina*, que va a ser una forma meridional. Durante el Pleistoceno tardío aparece de nuevo una forma grande, *Lynx lynx*, que actualmente vive en el centro y norte de Europa. El guepardo es un felino con metápodos, radio y tibia muy largos, para acelerar muy rápidamente y llegar a una velocidad muy alta. La forma del Plioceno y Pleistoceno temprano europeo (*Acinonyx pardinensis*) era mucho más grande que la forma del Pleistoceno medio, que es próximo a la forma actual africana (*A. jubatus*) (Hemmer, 2001).

El felino más pequeño es *Felis*, y ha estado presente ya desde antes del Pleistoceno. El gato doméstico pertenece a este género. El puma, *Puma pardoides* (= «*Panthera schaubi*»), aparecía durante el Plioceno final en Europa y restos de alrededor de la transición Pleistoceno inferior-medio son también atribuidos a este felino, que parece haber tenido una distribución paleártica durante el Pleistoceno medio, dando lugar al puma actual americano, *P. concolor*. Se extinguió en Europa con la dispersión de *Panthera pardus*, que tiene un cerebro relativamente más grande (Hemmer, 2001).

El «jaguar» europeo se conoce por varios nombres, *Panthera toscana* o *P. onca toscana* (para la primera forma) y *P. gombaszoegensis* o *P. onca gombaszoegensis* (para la última forma) (Hemmer, 2001). Parece que la forma es inicialmente pequeña, aumenta en tamaño, para llegar a su talla máxima al principio del Pleistoceno medio y después disminuir (precisamente en Gombaszög). Por lo tanto podríamos reconocer tres cronosubespecies. Esta forma desaparece poco tiempo después de la llegada de dos panteras: el león, *P. leo*, y el guepardo *P. pardus*.

En general, el león, *Panthera leo*, del Pleistoceno medio europeo es una forma mucho más grande que el león actual, y también es conocido como especie o subespecie distinta, *P. leo mosbachensis* o *P. leo spelaea*. Disminuyó de talla hacia el final del Pleistoceno, hasta adquirir el tamaño de un león actual. *Panthera pardus* es una especie rara en el Pleistoceno europeo.

Los dos géneros de **Proboscidea** del Pleistoceno de Europa, *Mammuthus* y *Elephas*, tienen su origen en África (ver capítulo correspondiente a África). La rama que evoluciona hacia el mamut lanudo consta de tres especies, *Mammuthus meridionalis* (elefante meridional)-*M. trogontherii*-*M. primigenius* (mamut), que han sido muy estudiados por su valor estratigráfico. Estas especies se caracterizan por unas tendencias en los dientes molariformes: aumenta la altura de la corona, el número de lámelas por diente y el número de lámelas por 10 cm. La última tendencia resulta en lámelas más finas y más juntas y en un esmalte más fino. Además hay una ligera disminución del tamaño corporal (Lister, 1993a). Algunos autores clasifican la primera especie en el género o subgénero *Archidiskodon*. Inicialmente se creía que las tres

formas son cronoespecies de una línea evolutiva, pero ahora varios autores se inclinan más por un modelo en que la segunda y tercera especie tienen su origen en el norte de Asia y que llegan a Europa por dispersión, ocupando el nicho de la especie anterior. Las sucesivas especies están progresivamente adaptadas al ambiente glacial, adquiriendo, entre otras características, lana y reduciendo el tamaño de las orejas (contra la congelación). La especie *Elephas antiquus* está más relacionada con el elefante indio actual que las especies mencionadas anteriormente, y algunos autores lo incluyen en el subgénero *Paleoloxodonta*. *Elephas* se dispersó hacia Europa hace unos 900 ka (Mazo, 1989), cuando se forma la ciclidad glacial, para ocupar el «nicho interglacial», mientras que *Mammuthus* se adaptó al ambiente glacial.

Perissodactyla incluye a los Equidae y Rhinocerotidae. Los équidos del Pleistoceno europeo constan de un solo género, *Equus*. Este género tiene su origen en América del Norte, y se ha dispersado por todo el Viejo Mundo durante el primer glacial importante hace unos 2,6 Ma, cuando el estrecho de Bering se convertía en tierra. Los primeros representantes son équidos del grupo «estemoniano», llamado así por la especie *Equus stenonis*. Éste incluye a los asnos y cebras actuales. Desde hace unos 600 ka, los équidos «caballinos», llamados así por *Equus caballus* (nombre basado en la forma doméstica), son los dominantes. La entrada del género en el Viejo Mundo es un marcador estratigráfico importante, pero su valor estratigráfico dentro del Pleistoceno es limitado, porque existe mucha discusión sobre la sistemática y la distribución temporal de las especies y subespecies reconocidas (Alberdi *et al.*, 1995b; Alberdi *et al.*, 1998; Azzaroli, 1990, 1995, 1999; Eisenmann, 1980, 1991, 1999; Forsten, 1988, 1992, 1998, 1999a, 1999b).

Antes se pensaba que los Rhinocerotidae, o «rinos», del Pleistoceno europeo estaban relacionados con el género *Dicerorhinus*, que vive actualmente en el sur de Asia, y se clasificaba la mayor parte de las especies dentro de este género. Pero ahora se clasifican en el género *Stephanorhinus* (Fortelius *et al.*, 1993; Guérin, 1980). Estas especies difieren de *Dicerorhinus* en tener dos cuernos grandes en vez de un cuerno pequeño, en un septum óseo en la nariz y en haber perdido los incisivos. *Stephanorhinus* estaba ya presente en el Mioceno final europeo y su separación de *Dicerorhinus* tiene que ser muy antigua. La especie de talla pequeña *S. etruscus* estaba ya presente en el Plioceno terminal. La especie mediana *S. hundsheimensis* es primitiva, ya que mantiene dientes con coronas bajas y un segundo premolar grande, lo que sugiere que era más ramoneador que las otras especies. *Stephanorhinus hundsheimensis* es raro en el Pleistoceno inferior, pero es el único rino en amplias zonas de Europa después de la extinción de *S. etruscus* y la aparición de *S. kirchbergensis* y *Coelodonta*. Quizás su repartición particular refleja la distribución de cierta vegetación. *Stephanorhinus etruscus* es algo más avanzado en la altura de la corona de sus dientes y en la reducción de los premolares (Van der Made, en prensa). *Stephanorhinus hemitoechus*, de talla media, lo es todavía más y está considerado como un animal pastador. Con el tiempo aumenta la robustez de sus patas. La especie de mayor tamaño *S. kirchbergensis* tiene dientes con coronas algo menos altas, pero con el segundo premolar reducido, y está considerado como un ramoneador, indicativo de la presencia de arbustos. Es una forma interglacial típica, que aparece en el OIS17 en el este de Europa, en el OIS 15 en Alemania, más tarde aún en Francia, y parece no haber llegado a la Península ibérica.

Parece que su refugio durante las épocas glaciales no estaba en el sur de Europa, sino quizás en alguna parte de Asia, y que se ha dispersado durante los interglaciales de nuevo hacia Europa occidental. *Coelodonta antiquitatis*, el rinoceronte lanudo, es un pastador con dientes con corona alta y premolares anteriores reducidos y es típico de ambientes abiertos. Está considerado como forma glacial, pero vivía en Alemania durante el interglacial OIS 7, que era algo más «continental», es decir, con inviernos más fríos. Tiene su origen en Asia, y apareció posiblemente en OIS16 en Alemania, más tarde en Francia, y en el último glacial en la Península ibérica. Este fenómeno, quizás, refleja la distribución cada vez más amplia de ambientes abiertos durante los glaciales (Van der Made, en prensa).

Los *Artiodactyla* incluyen a los Suidae, Hippopotamidae, Camelidae, Bovidae, Cervidae. Habitualmente se agrupan en Suiformes (suidos e hipos), Tylopoda (camellos) y Ruminantia (el resto). Los suidae son omnívoros adaptados a buscar comida en la parte superior del suelo. Por esta razón su distribución está limitada en grandes partes de Eurasia a los interglaciales. La especie *Sus strozzi* estaba presente al principio del Pleistoceno y el jabalí actual *Sus scrofa* a partir del final del Pleistoceno temprano (Faure & Guérin, 1984; Van der Made, 1999c). Esta última es la forma ancestral de los cerdos domésticos.

Los hipos (Hippopotamidae) son animales semiacuáticos y su distribución está condicionada por la presencia de agua de una profundidad suficiente (aproximadamente 1,5 m) durante todo el año y por temperaturas invernales. Estos animales han llegado a vivir en el Rin y el Támesis. Son pastadores. Con el paso del Pleistoceno, los hipos disminuyen su tamaño y algunos autores reconocen varias cronosubespecies de la especie actual *Hippopotamus amphibius*, otros reconocen otras (*H. antiquus* o *H. major*, *H. incognitus* y *H. tiberinus*) (Faure, 1985; Kahlke, 1997b; Mazza, 1991). No está claro si los hipos se han dispersado en Europa una o más veces. El primer registro fósil procede de Italia, de hace aproximadamente 1,8 Ma, pero son pocos restos y de una colección antigua. Es llamativo que solamente a partir de unos 1,2 Ma el registro es más continuo.

Los camellos (Camelidae) están adaptados a ambientes áridos. Se dan en el Pleistoceno del sureste europeo.

Los ciervos (Cervidae) del Pleistoceno europeo pertenecen a dos subfamilias: los Odocoilinae y los Cervinae. Son un grupo de rumiantes muy diverso, y se pueden encontrar en un solo yacimiento hasta cinco especies. En comparación con el Terciario, su distribución ha aumentado notablemente en el Cuaternario. Los alces, gamos y renos pertenecen a los Odocoilinae, los demás géneros a los Cervinae.

Los alces (*Alces*), de origen asiático, aparecen en Europa durante el final del Plioceno, y tienen un tamaño medio (Heintz, 1970). A partir del final del Pleistoceno temprano son comunes y muy grandes (Kahlke, 1997a). Aumentan en tamaño hasta el OIS16, después disminuyen notablemente, aunque la especie actual es el ciervo vivo más grande. Los primeros alces tienen las astas dirigidas hacia fuera y con una palación al final de una rama recta y larga. A lo largo de la evolución esta rama recta

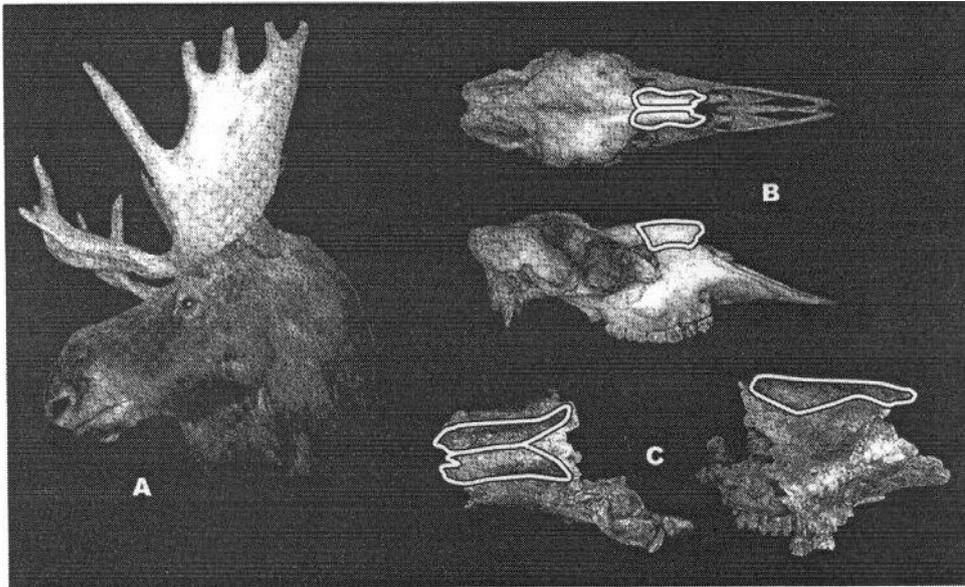
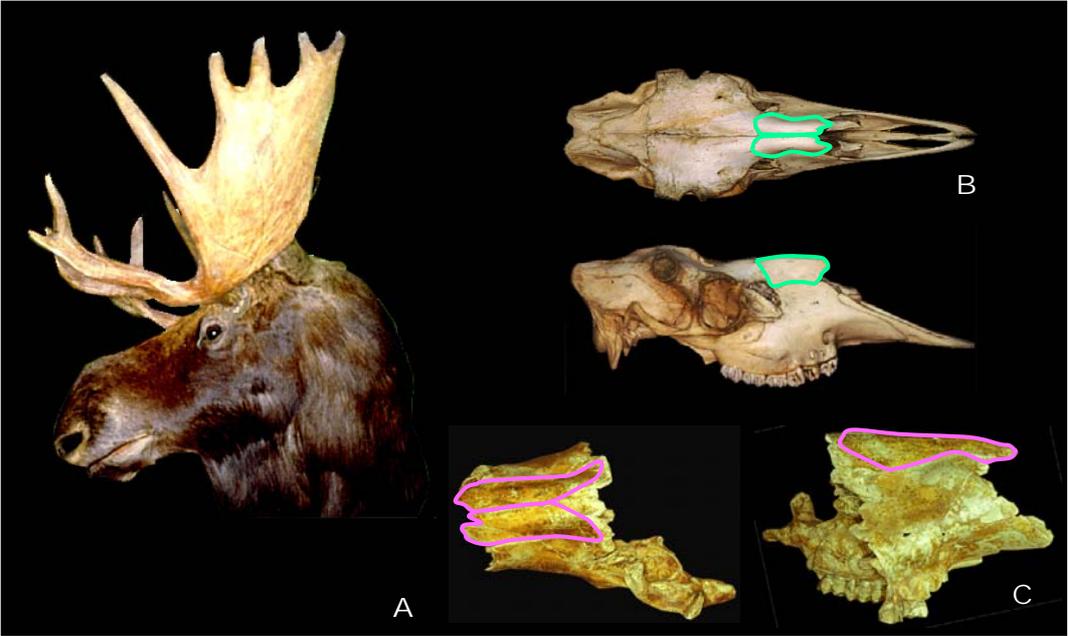


FIG. 4.3. Adaptación al ambiente frío del alce (*Alces*). El alce actual tiene una nariz grande, para calentar el aire antes de entrar en los pulmones (a). La nariz grande se nota en los nasales reducidos (b). Un fragmento craneal de alce del yacimiento de Süssenborn, con una edad de unos 650 ka, tiene los nasales de tamaño normal (c). Esta adaptación data entonces de después de hace 650 ka. (Ejemplar de figura A, Naturhistorisches Museum Basel; figura B, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid; figura C, Institut für Quartärpaläontologie, Weimar.)

se hace más corta (Lister, 1993b). Los alces actuales viven en la taiga y están adaptados al frío. Aunque no son animales «glaciales», durante los glaciales su distribución se desplaza hacia el sur de Francia y el norte de Italia, pero no existen pruebas de que hayan llegado a entrar en la Península ibérica. Una de las adaptaciones al frío que tienen los alces actuales es una nariz grande con mucho flujo sanguíneo, que calienta el aire antes de que entre en los pulmones. Es un fenómeno común que una nariz grande se refleje en unos huesos nasales reducidos (por ejemplo, en los tapires también ocurre). *Alces latifrons latifrons* tenía todavía nasales grandes, indicando que, por lo menos, una adaptación al frío ha evolucionado después de la primera mitad del Pleistoceno medio (fig. 4.3; Kahlke, 1990).

Los corzos (*Capreolus*) evolucionaron en Asia a partir del género *Procapreolus*, que también estuvo presente en el Plioceno europeo, y se dispersaron al final del Pleistoceno temprano (Vislobokova *et al.*, 1995). Son los ciervos más pequeños del Pleistoceno europeo. La primera especie, *C. suessenbornensis*, es relativamente grande y tiene proporciones como en el gamo, pero *C. priscus* es más pequeño y ya tiene las proporciones típicas de un animal de talla reducida de ambiente cerrado con patas anteriores más cortas. La especie actual es todavía más pequeña (Pfeiffer, 1998).



El reno (*Rangifer*) está estrechamente relacionado con *Odocoilus*, un ciervo americano morfológicamente intermedio entre *Capreolus* y *Rangifer*, y posiblemente tiene su origen en la zona ártica de América y/o Asia. El primer registro conocido de Europa occidental es de Alemania (Kahlke, 1967) y data del OIS 16. En la actualidad los renos viven en la tundra y tienen una distribución ártica en Eurasia y América. Son un elemento importante en las faunas glaciales. Durante el último glacial llegaron a entrar en el norte de la Península ibérica (García & Arsuaga, 2003). Tienen el tamaño de un gamo, y generalmente reno y gamo son excluyentes, aunque han sido encontrados juntos en Aragón en el sur de Francia y en Can Rubau en el norte de la Península ibérica.

Los gamos (*Dama*) se han dispersado en Europa hace por lo menos unos 2,6 Ma. Un análisis cladista agrupa las formas primitivas con la especie actual (Pfeiffer, 1999). Es posible ver las formas de Europa occidental como una sola línea evolutiva, caracterizada por un aumento de complejidad de las astas, que llegan a ser palmadas, y fluctuaciones de talla, aunque siempre son ciervos relativamente pequeños (Van der Made, 1999c, 2001). Algunos autores clasifican las formas primitivas en *Pseudodama*, y suponen una filogenia más compleja (Azzaroli, 1992; Di Stefano & Petronio, 2002). La evolución de los gamos se desarrolla en Europa y el Medio Oriente, y desde allí han llegado a entrar en el norte de África. Actualmente existen dos especies, *Dama dama* en Europa y Anatolia y *Dama mesopotamica* en una reducida zona que incluye el este de Anatolia e Irak. El grado de palmación, que no es completo, sugiere que se ha separado de la línea evolutiva de *Dama dama* durante OIS 10, cuando *D. dama clactoniana* se refugiaba en las penínsulas meridionales de Europa y la población que dio lugar a *D. mesopotamica* en el Medio Oriente. Éste es un ejemplo de especiación por aislamiento geográfico durante los períodos glaciales.

Los huesos y dientes de *Dama* y de *Cervus* son muy parecidos, pero pueden ser separados en base a pequeñas diferencias en la morfología (Lister, 1996). El ciervo *Cervus elaphus* apareció en Europa al final del Pleistoceno temprano (Franzen *et al.*, 2000; Van der Made, 1999c). Una forma probablemente muy relacionada con éste (*Cervus perolensis*) ha vivido durante un tiempo corto al final del Plioceno en Europa. *Cervus elaphus* es un ciervo de talla media caracterizado por un candil adicional ligeramente por encima del primer candil, dirigido hacia el exterior. Existen varias subespecies, que se diferencian en la talla y en la presencia o ausencia de una corona en los individuos bien desarrollados. En este sentido, un asta tiene corona si termina con tres o más candiles radiales en vez de orientados dentro de un plano. Ésta aparecía por primera vez hace 0,5 Ma en la subespecie *C. elaphus priscus* (Van der Made, 2001).

El ciervo *Eucladoceros* se dispersó hace unos 2,6 Ma en Europa, y a partir de ese momento es un elemento característico de las faunas (Heintz, 1970; Spaan, 1992). Sus metápodos son de una robustez comparable a la que presentan los de *Cervus elaphus* e, inicialmente, también tiene el tamaño de un representante de gran talla de esta especie, pero aumenta lentamente el tamaño, y complica la estructura de las astas, por bifurcación de los candiles. La especie *E. dicranios* es la más avanzada en este aspecto y llegó hasta el principio del Pleistoceno (De Vos *et al.*, 1995). Más tarde se dispersó *E. giulii* (Kahlke, 1997a). Posiblemente, el evento de distribución en el que el género ha entrado en Europa ha provocado una especiación por aislamiento geo-

gráfico y la población que ha dado lugar a *E. giuli* ha aumentado el tamaño, en vez de aumentar la complejidad de las astas. La entrada de *E. giulii* en Europa coincide con una primera ola de dispersiones que marcan un cambio faunístico y climático importante (Van der Made, 2001).

La línea evolutiva *Megaloceros boldrini*-*M. soleilhacus*-*M. dawkinsi* aparecía inicialmente en un área que incluye a Israel e Italia. La dispersión ocurría durante la parte central del Pleistoceno temprano y no parece estar relacionada con un evento climático o faunístico importante (Van der Made *et al.*, 2003). Algunos autores ponen esta línea en otro género: *Praemegaceros* o *Megaceroides* (Azzaroli & Mazza, 1993; Lister, 1993b). En la evolución de este grupo hay fluctuaciones del tamaño y los dos primeros candiles del asta tienden a reducirse, y la parte distal forma una palmación. Desde su aparición, estos ciervos se caracterizan por tener metápodos robustos (Van der Made, 1999c).

Las especies *Megaloceros savini* y *M. giganteus* están relacionadas (Azzaroli, 1953), y parecen formar una línea evolutiva (Van der Made, 2001, 2004), que quizás tiene su origen en *M. kongwangliensis* de China. La primera forma se caracteriza por un tamaño comparable a un *Cervus* grande, un primer candil con posición relativamente alta y con palmación que se inclina siempre hacia dentro, y por una parte distal del asta sin palmación, pero con ramas largas y delgadas (Kahlke, 1967). En la evolución de esta línea, aumenta el tamaño, se baja la posición del primer candil, que se inclina hacia el exterior (en los adultos, pero no en los juveniles), y se forma una palmación en la parte distal. Las primeras formas posiblemente tengan metápodos gráciles pero las formas posteriores los tienen robustos (Lister, 1994; Van der Made, 1999c, 2004).

Los Bovidae son rumiantes en que los machos, y en algunas especies también las hembras, tienen cuernos. Los cuernos son estructuras que consisten en un núcleo óseo (que generalmente se fosiliza bien), que forma parte del hueso frontal, y una capa de queratina (que se preserva solamente en circunstancias muy particulares). Se trata de una formación de la piel que tiene la misma composición que las uñas y el pelo. Existen dos grupos mayores de bóvidos en el Pleistoceno de Europa, los Bovinae y los Caprinae, además de algún representante de otra subfamilia.

Los Bovinae incluyen a formas grandes, como bisontes y las vacas domésticas. Se trata de un grupo con una tendencia a que los cuernos se sitúen en una posición progresivamente más atrasada, llegando al extremo en el género *Bos*. En éste los cuernos están totalmente hacia atrás y los frontales se extienden hasta el borde posterior del cráneo, donde entran en contacto con el occipital, mientras que los huesos parietales, que normalmente se encuentran entre el occipital y los frontales, se han reducido y son solamente visibles en las caras laterales del cráneo. Además la dentición es típica con los stilos y pilares interlobulares muy pronunciados en los molares.

El género *Leptobos* incluye a dos grupos (Duvernois, 1990), que posiblemente forman dos líneas evolutivas. La del *Leptobos stenometopon* que apareció hace unos 3,5 Ma y está caracterizada por unos cuernos que se disponen lateralmente y se curvan hacia arriba y hacia delante. La línea evolutiva de *Leptobos etruscus* apareció hace unos 2,6 Ma

y está caracterizada por unas estructuras óseas que se curvan hacia detrás. La aparición de *Leptobos*, junto con las de caballos (*Equus*) y mamuts (*Mammuthus*), hace aproximadamente 2,6 Ma, ha servido durante mucho tiempo para definir el principio del Pleistoceno. Ahora se sabe que la línea de *L. stenometopon* apareció antes, y además se ha cambiado la definición del Pleistoceno, en favor de un límite inferior próximo a 1,8 Ma. Los dos linajes de *Leptobos* se extinguieron durante el Pleistoceno temprano.

Los bisontes (género *Bison*) suelen ser más grandes y robustos que los *Leptobos* y con premolares más reducidos. Los bisontes más primitivos son de la línea *Bison menneri*-*B. voigtstedtensis* (Fischer, 1965; Van der Made, 1999c; Sher, 1997). Se parecen a los *Leptobos etruscus* en los metápodos, que son relativamente gráciles, y en el cráneo, que es relativamente alargado y con cuernos dirigidos hacia detrás. La línea de *Bison degiulii*-*B. schoetensacki* tiene los metápodos mucho más robustos, y tiene el cráneo muy ancho con cuernos dirigidos lateralmente y evoluciona a más grande con metápodos ligeramente más robustos (Masini, 1989; Sala, 1987; Sher, 1997). El grupo de *Bison priscus*-*B. bonasus* tiene los metápodos todavía más robustos. La forma actual es de talla menor, con cuernos relativamente pequeños. Los primeros *Bison* aparecieron en Europa hace unos 1,2 Ma, y están representados por la especie *B. degiulii*, que posiblemente ha coexistido con los últimos *Leptobos*. La línea de *B. schoetensacki* ha coexistido con la línea de *B. voigtstedtensis*, estando estos últimos quizás más adaptados a los ambientes algo más cerrados, húmedos o interglaciales. Estos ecosistemas más tarde serán ocupados por *Bos*. Al final de su existencia, *B. schoetensacki* es más abundante en las faunas interglaciales, mientras que en las faunas glaciales aparece *B. priscus*.

Bos primigenius tiene unos cuernos que se originan en la parte posterior del cráneo, que inicialmente se dirigen hacia fuera, y después hacia arriba y hacia delante. Los metápodos son más robustos que en *Bison menneri*, pero menos que en *B. schoetensacki*. Es un elemento de las faunas interglaciales y se extiende hasta el Medio Oriente. Como existen otras especies en distintas partes de Asia, se puede deducir que *B. primigenius* se ha refugiado durante los glaciales en el sur de Europa. Esta especie ha sido domesticada y la forma silvestre se ha extinguido hace tan sólo un par de siglos (Van Vuure, 2003).

Bubalus murrensis es un búfalo pequeño, más relacionado con los búfalos del Pleistoceno de China que con los que viven actualmente en la India (Koenigswald, 1986). Llegó a Europa occidental (Alemania y los Países Bajos) durante dos interglaciales, OIS 9 y OIS 5, aparentemente cruzando Asia al norte del Himalaya. Un registro fósil localizado en Grecia podría ser algo más antiguo (Sickenberg, 1976).

Los Caprinae son bóvidos de talla pequeña y media con dientes de coronas generalmente muy altas y sin columna interlobular. Suelen tener unas morfologías típicas en el esqueleto poscraneal, que reflejan adaptaciones a ambientes probablemente áridos o montañosos. Los Ovibovini (*Soergelia*, *Praeovibos*, *Ovibos*) suelen ser más grandes y con el paso del tiempo van formando parte de las faunas glaciales. Los Caprini (*Ovis*, *Rupicapra*, *Hemitragus*, *Capra*) son animales de ambiente montañoso, que tienen una distribución más amplia durante los glaciales.

Soergelia apareció hace unos 1,2 Ma con una especie relativamente pequeña, *S. minor* (Moyà-Solà, 1987). No es una forma muy bien conocida, pero parece aumentar gradualmente el tamaño hasta aparecer por última vez en Europa durante OIS16, con *S. elisabethae* (Kahlke, 1967). No está claro si se trata de sucesivas poblaciones europeas que presentan dispersiones de sucesivos estadios evolutivos de un linaje asiático, o bien se trata de un solo linaje europeo.

Praeovibos (un buey almizclado primitivo) apareció no más tarde de hace 1,2 Ma. Como *Soergelia*, inicialmente coexistía en la Península ibérica con *Hippopotamus*, aparentemente en un ambiente que no era glacial, pasando más tarde a ser un elemento de la fauna glacial. *Ovibos* descendía de una rama del género *Praeovibos*, y coexistía con otra rama de éste. Los dos tienen metápodos muy robustos, pero los de *Ovibos* lo eran más, aparentemente una adaptación al ambiente glacial o ártico. El origen de los *Ovibovini* está probablemente en la zona árida de Asia central, que puede haber sido su refugio durante los interglaciales, pero, en cierto momento, han pasado a ser animales árticos durante los interglaciales (Crégut-Bonnoure & Guérin, 1979; Crégut-Bonnoure, 1984; Kahlke, 1963; Sher, 1986, 1992).

La oveja *Ovis antiqua* aparecía en Europa durante un lapso corto de tiempo, hace unos 0,5 Ma (Crégut-Bonnoure, 1999). Es un animal relativamente grande, y mucho mayor que la forma doméstica, que aparece durante el Holoceno. Tiene unos cuernos inmensos y metápodos muy gráciles para un caprino.

Rupicapra es una forma pequeña con cuernos verticales, con puntos que curvan hacia atrás. Apareció durante la última parte del Pleistoceno medio (Crégut-Bonnoure, 1992). En la actualidad existen dos especies: *R. rupicapra* en los Alpes y *R. pyrenaica* en la Península ibérica.

El tar, *Hemitragus*, y la cabra, *Capra*, son dos formas estrechamente relacionadas. La primera forma que apareció en Europa es *Capra alba*, o *Hemitragus albus* (existen opiniones distintas sobre las afinidades de la especie) (Crégut-Bonnoure, 1999; Montoya *et al.*, 1999; Moyà-Solà, 1987). Tiene cuernos largos sin cresta anterior, como en *Capra*, y una morfología poscraneal como en *Hemitragus*. Posiblemente, *Capra alba* mantiene, en parte o completamente, la morfología primitiva, de una forma ancestral a los *Capra* y *Hemitragus* típicos. Todavía no está muy claro a qué especie pertenecen los restos del inicio del Pleistoceno medio, pero hace unos 0,5 Ma es seguro que existe otra forma: *Hemitragus bonali* (Daxner, 1968). Tiene metápodos más robustos que *Capra alba* y núcleos óseos de los cuernos cortos con cresta anterior. Disminuyendo en talla, *H. bonali* evoluciona hacia *H. cedrensis* más o menos cuando aparece *Capra ibex*. Más tarde surge la especie ibérica *Capra pyrenaica* (Crégut-Bonnoure, 1989; 1992).

Los Antilopinae están más relacionados con los Caprinae que con los Bovinae y comparten características de la dentición y del esqueleto poscraneal con los Caprinae. La saiga (*Saiga tartarica*) es un antilope pequeño que vive en la actualidad en la estepa centroasiática. Tiene adaptaciones, como una nariz muy grande que es casi una trompa pequeña, que filtra el polvo y que es capaz de calentar el aire que respira an-

tes de que entre en los pulmones. Es una adaptación al ambiente con clima árido y continental en que vivía, caracterizado por grandes fluctuaciones en la temperatura. Este atributo hace que el animal esté preadaptado al ambiente glacial, y durante los últimos glaciales, esta especie ha extendido su distribución hasta Europa occidental, siendo encontrado incluso en el norte de la Península ibérica.

Pontoceros es un antílope con unos cuernos desarrollados en espiral. Generalmente, si los bóvidos tienen cuernos con torsión, la dirección de ésta en el cuerno izquierdo es similar a de un sacacorchos; en *Pontoceros* es al revés. Este antílope aparece en yacimientos de alrededor de la transición Pleistoceno inferior-medio del sureste de Europa (Kostopoulos, 1997), y probablemente ha tenido una distribución más amplia en Asia. Salvo en la dirección de la torsión, este bóvido se parece a *Gazellospira*, un género típico del fin del Plioceno europeo.

Los micromamíferos incluyen a los Lagomorpha, Rodentia, Insectivora y Chiroptera y son mucho más diversos que los macromamíferos. No es nuestra intención tratar aquí a estos animales con gran detalle.

Los **Insectivora**, o insectívoros, europeos incluyen a tres familias: Erinaceidae, Soricidae y Talpidae. En la fauna interglacial hay abundancia de insectívoros. Los Erinaceidae o erizos (Chaline *et al.*, 1974) son los insectívoros europeos más grandes, y pueden llegar a pesar más de un kilo. Son poco diversos. Los Soricidae, o musarañas, son animales muy pequeños e incluyen a los mamíferos de menor talla existentes. Esta característica les hace más sensibles a la temperatura y algunas formas son indicadores de un paleoambiente cálido (Reumer, 1995; 1997). Talpidae incluye a dos subfamilias, Talpinae y Desmaninae. Desmaninae, con los géneros *Galemys* y *Desmana*, son formas acuáticas (Rümke, 1985). Talpinae, con el único género *Talpa* en el Pleistoceno europeo (Chaline *et al.*, 1974), son formas subterráneas, que se alimentan sobre todo de lombrices. Como las lombrices están restringidas a suelos con un cierto pH, un contenido mínimo de material orgánico y una mínima humedad, y entonces, los Talpinae también (Van der Made, 1992).

Chiroptera, o murciélagos, son un grupo muy diverso (Sesé & Sevilla, 1996; Sevilla, 1988), pero el registro fósil es relativamente mal conocido.

Los lagomorfos y roedores comparten unas adaptaciones para poder roer muy eficazmente: una articulación particular entre mandíbula y cráneo, un diastema largo, incisivos centrales de crecimiento continuo, y pérdida completa, o casi completa, del resto de los incisivos, los caninos y los premolares anteriores, o, incluso, todos los premolares. Se trata de animales herbívoros. **Lagomorpha** incluye a los conejos (*Oryctolagus*), liebres (*Lepus*) y picas (*Ochotona*, *Prolagus*). *Ochotona* vive en la actualidad en ambientes esteparios y durante algunos glaciales su distribución geográfica ha incluido Europa occidental. *Prolagus* ha persistido hasta tiempos históricos en ambiente insular (Córcega y Cerdeña) (López Martínez, 1989).

Rodentia o roedores incluye: arvicólidos, múridos, cricétidos, sciúridos, glíridos, castores y puercoespines (Chaline *et al.*, 1974; Kowalski, 2001; Repenning

et al., 1990; Sesé, 1994; Sesé & Sevilla, 1996). Los Sciuridae incluyen a las ardillas y las marmotas. Las ardillas incluyen a formas arbóreas (representadas entre otras por *Sciurus*) y otras de ambiente abierto, como *Spermophilus*. Las marmotas (*Marmota*) son animales grandes que viven en ambientes abiertos. En la actualidad viven en los Alpes, pero han tenido una dispersión mucho más amplia durante los glaciales. Gliridae, o lirones, suelen ser especies pequeñas.

Algunos autores consideran Arvicolinae, Murinae y Cricetinae como subfamilias dentro de la familia Muridae, otros les consideran como familias distintas. Los Cricetinae, o hámsters, y Murinae han sido muy diversos en Europa durante el Terciario. Los Murinae incluyen a la rata (*Rattus*) y ratones como *Apodemus* y *Mus*. Los Arvicolinae son muy diversos y son importantes para la interpretación del ambiente y edad de los yacimientos en que se encuentran sus fósiles. Los lemmings, *Lemmus* y *Dicrostonyx* son indicadores de un ambiente glacial. Todos los Arvicolinae tienen los molares adaptados a una dieta abrasiva y son hipsodontos o hipselodontos. La transición evolutiva entre hipsodonto, con molares de coronas altas, y hipselodonto, con molares de crecimiento continuo (es decir, no se forman las raíces nunca, y la corona crece sin cesar), se ha producido varias veces en este grupo.

De particular interés es la sustitución, poco después de la transición Pleistoceno temprano-medio (entre unos 650 y 700 ka), del género hipsodonto *Mimomys* por el género hipselodonto *Arvicola* (Von Koenigswald & van Kolfschoten, 1996; Von Koenigswald & Heinrich, 1999). Estos animales tienen dientes prismáticos y en *Arvicola* hay un cambio evolutivo y gradual en el espesor del esmalte; en las formas más primitivas, el esmalte es más espeso en la cara anterior y más fino en la cara posterior, pero en las formas más recientes el esmalte de la cara posterior es más espeso. Para cuantificar este carácter se calcula el índice SDQ cuyo valor es indicativo de la edad de la muestra. Estos caracteres, y otros estudiados en las diferentes especies de Arvicolinae, son un instrumento importante en bioestratigrafía.

Los castores (Castoridae) incluyen dos especies, la forma actual *Castor fiber* y la forma fósil *Trogontherium cuvieri*. Ambas especies son acuáticas, pero *Castor* está más adaptado, y tiene una cola aplanada, mientras que las vértebras de *Trogontherium* indican que tenía una cola redonda (Schreuder, 1929). Los castores son animales grandes (la especie actual puede pesar hasta 40 kg) y construyen lagos artificiales y de esta forma tienen un impacto importante sobre el ambiente en el que viven.

Los puercoespines (Hystricidae) del Pleistoceno europeo pertenecen al género *Hystrix*. Son animales grandes y los adultos de la especie *H. cristata* pesan entre 10 y 15 kg. Este género vive en la actualidad en ambientes áridos en el sur de Italia y en Albania, y fuera de Europa, en África y Asia. La distribución actual y fósil indica que se dispersó por Europa durante los interglaciales en los ambientes áridos o abiertos.

Los vertebrados no mamíferos incluyen a las aves, reptiles, anfibios y peces. Generalmente no tienen una evolución tan rápida como los mamíferos, y muchas de las especies actuales han existido ya durante gran parte del Cuaternario. Estos animales pueden dar información importante sobre el ambiente y la historia geográfica.

Tratamos aquí solamente algunos ejemplos. La dispersión de los peces de agua dulce que no pueden vivir en agua salada da información muy interesante. Para dispersarse de una cuenca a otra tiene que pasar algo particular, como la decapitación de un río por otro; los peces que viven en la parte superior del río decapitado pueden dispersarse por la otra cuenca. Otra posibilidad es que durante un glacial se unan dos ríos, como ocurrió con gran parte del mar del Norte, que se convirtió en tierra firme, uniéndose el Rin y el Támesis. Según el glacial, la unión de estos ríos llegaba al mar por la zona del canal de la Mancha, o por el norte. Tales situaciones permiten a los peces dispersarse por otras cuencas.

Reptilia y Amphibia son exotermos, y aunque algunas especies tienen adaptaciones o comportamientos que les permiten sobrevivir en ambientes fríos, su distribución da información sobre las paleotemperaturas. En el caso del galápago *Emys orbicularis* es necesaria una temperatura de unos 17-18 °C para que se puedan reproducir (Stuart, 1982), lo que da una indicación de las temperaturas mínimas de parte del año. La distribución de los reptiles y anfibios en Gran Bretaña e Irlanda reflejan la historia geográfica y ambiental: están ausentes durante un máximo glacial. Como resultado de estos procesos, después del último glacial algunos reptiles y anfibios llegaron hasta Irlanda (como el lagarto *Lacerta vivipara*), otros solamente hasta Gran Bretaña (como la víbora *Vipera berus*), mientras que otros no llegaban a estas islas (como *Lacerta viridis*) (Spellerberg, 1982).

Las **Aves** presentan otra particularidad. Algunos pájaros son animales migratorios. Hibernan en el sur, pero si los inviernos no son muy fríos, no son migratorios. Se puede suponer que el patrón de migraciones se establece de nuevo en cada ciclo glacial, aunque éste es un tema todavía poco investigado.

Los **invertebrados** incluyen a grupos muy diversos de animales. Aunque los estudios sobre foraminíferos, ostrácodos, insectos (Elias, 1994) y otros grupos son muy importantes para el conocimiento del Pleistoceno, no se trata aquí más que un ejemplo. Las conchas de los moluscos fosilizan bien y están bien estudiadas. Dan mucha información sobre el ambiente y también pueden llegar a dar información importante sobre la estratigrafía. En centro-Europa las faunas interglaciales de moluscos se dispersan a partir del sur después de cada glacial. Los refugios meridionales tienen ambientes distintos y faunas de moluscos adaptados a estos ambientes. En Turingia llegaron unos moluscos desde el sureste de Europa, entre ellos *Helicigona banatica*, durante varios interglaciales, como OIS 11, 9 y 5, pero no durante el OIS 7 (Mania & Mai, 2001). Este último interglacial ha tenido un clima más «continental» en que persistía el rinoceronte lanudo *Coelodonta* en Turingia. Los interglaciales OIS5 y OIS9 se caracterizaban por un clima más suave, y búfalos de origen asiático tropical se dispersaron hasta Alemania e hipopótamos hacían lo mismo en el OIS5.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los métodos geofísicos de datación son cada vez más diversos y mejores, pero todavía no se aplican en todos los yacimientos, y el estudio de los mamíferos fósiles

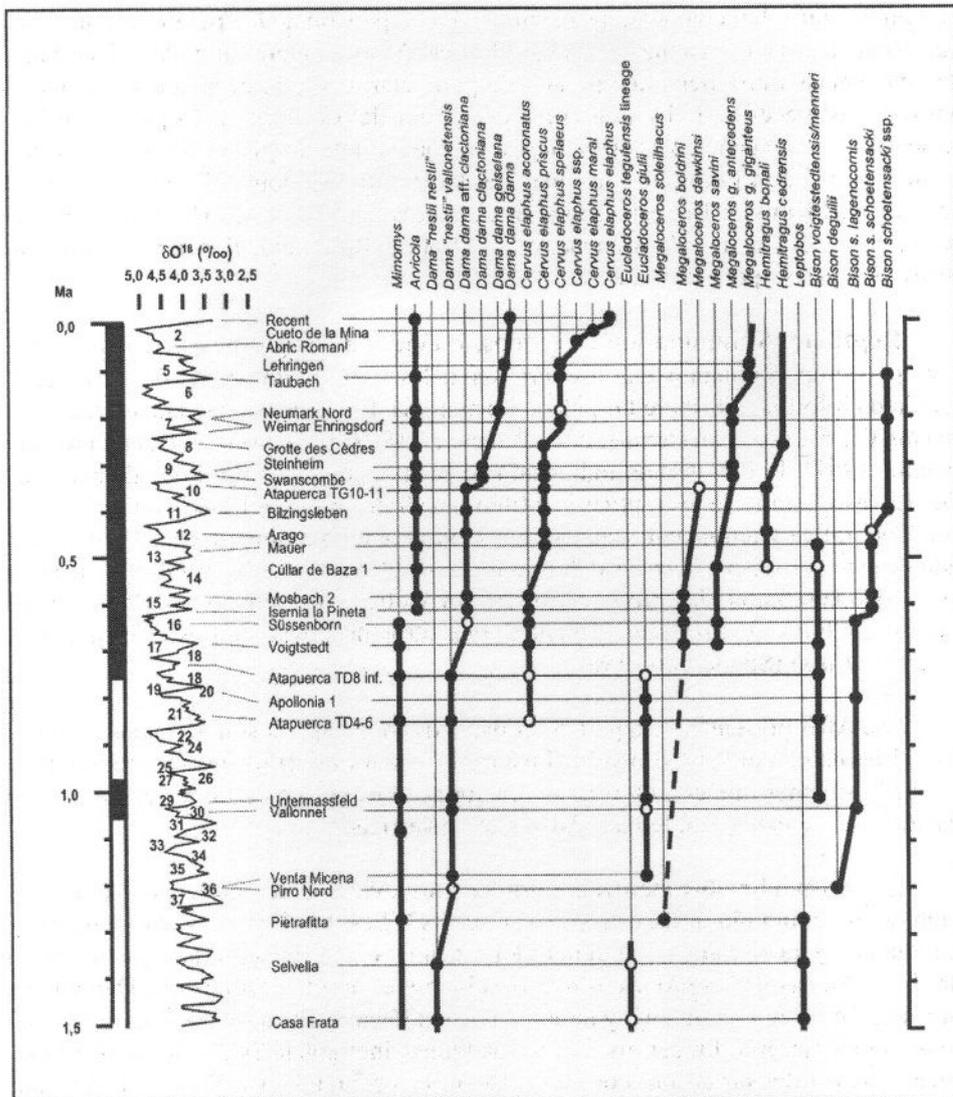
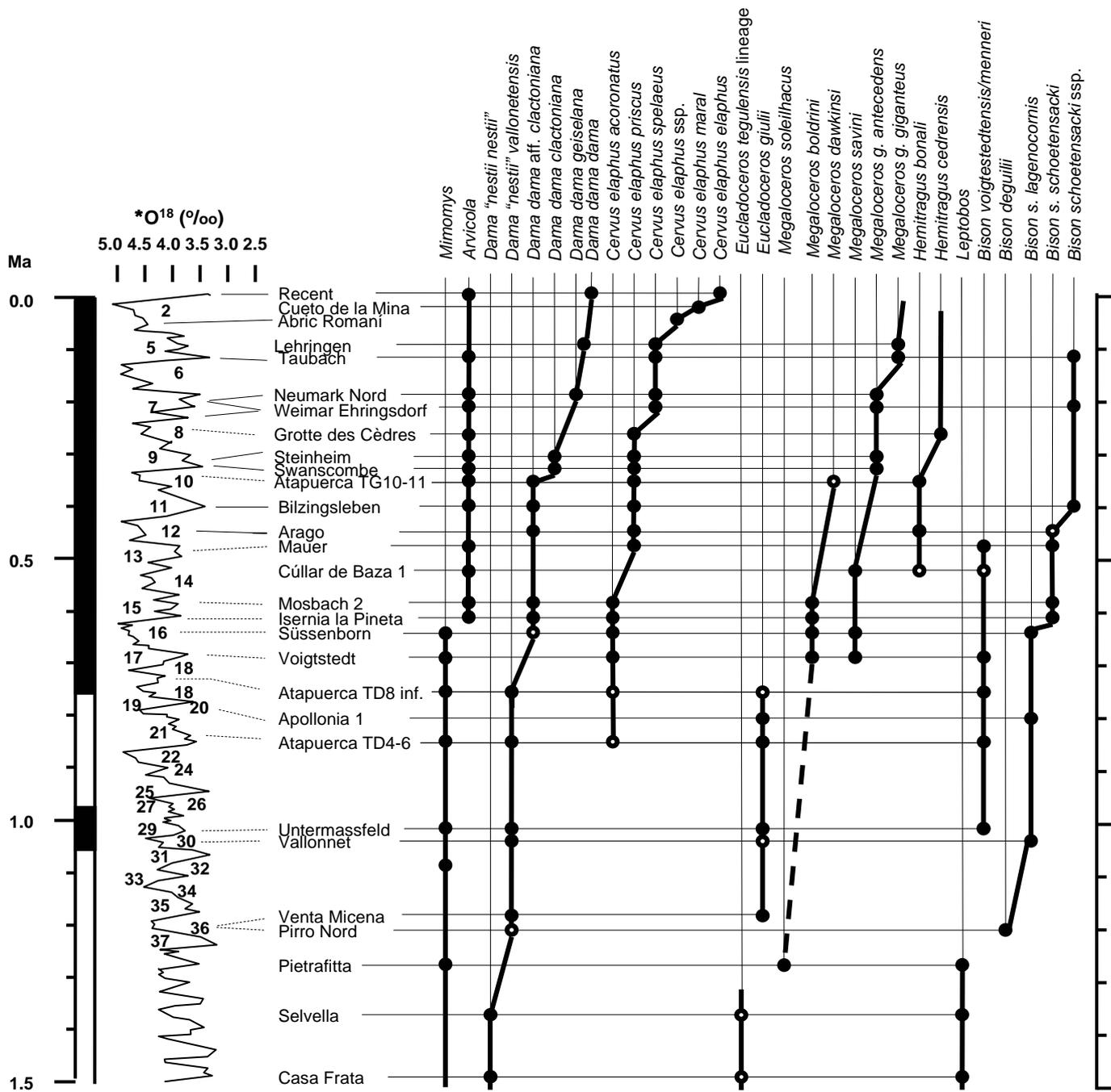


FIG. 4.4. Bioestratigrafía de Europa. Ver discusión en el texto. Puntos negros indican presencia; círculos indican incerteza o falta de precisión («sp», «aff», «cf», «?»).

puede dar información rápida y bastante precisa sobre la cronología del registro fósil. Para el Pleistoceno europeo existen varias biozonaciones (la más importante es la de Faure & Guérin, 1984; Guérin, 1980; 1982), otro es lo de Agustí *et al.* (Agustí *et al.*, 1987), pero no todas tienen el potencial de reconocer cada ciclo glacial del Pleistoceno medio y tardío. Además suele utilizarse la entrada de ciertos géneros o especies por dispersión. Pero estas dispersiones no son siempre sincrónicas, como la del rinoceronte *Stephanorhinus kirchbergensis*, que es diacrónica, y esta especie apareció pri-



mero en Europa oriental junto con el roedor *Mimomys*, un interglacial más tarde en Alemania con *Arvicola*, todavía más tarde en Francia, y no llegó del todo al centro de la Península ibérica (Van der Made, en prensa).

La figura 4.4 explica un sistema bioestratigráfico, todavía no formalizado como biozonación, que puede llegar a reconocer la fauna de todos los ciclos climáticos del último millón de años (Van der Made, 2001; Van der Made *et al.*, 2003). Estos ciclos corresponden con los estadios de isótopos de oxígeno, indicados con el prefijo OIS (= *oxygen isotope stage*) y un número (Shackleton, 1995). La bioestratigrafía se basa en el grado de evolución de linajes: cada estadio evolutivo tiene su distribución en el tiempo, y la combinación de dos estadios evolutivos de linajes diferentes puede caracterizar un solo ciclo glacial. Por ejemplo, el yacimiento de Ehringsdorf tiene una combinación típica de *Cervus elaphus spelaeus* y *Megaloceros giganteus antecedens*. El conjunto faunístico más reciente, como en los yacimientos de Taubach y Burgtonna, tiene la misma subespecie de *Cervus*, pero tiene un grado más avanzado del ciervo gigante, *Megaloceros giganteus giganteus*, y el conjunto faunístico anterior tiene la misma subespecie de ciervo gigante, pero se diferencia en tener *Cervus elaphus priscus*. El yacimiento de Ehringsdorf ha sido datado en poco más de 200 ka, u OIS7 (Mallik *et al.*, 2000). Muchos de los conjuntos faunísticos pueden ser correlacionados con estadios isotópicos, por ejemplo Burgtonna lo es con el OIS5.

Este sistema se basa hasta ahora en especies «interglaciales», pero puede incorporar también especies «glaciales», y tiene su mayor precisión al norte de los Pirineos y Alpes, donde cada fauna interglacial es un conjunto discreto limitado por dos faunas glaciales. En Europa meridional no existe esta alternancia y la fauna «interglacial» está presente durante todo el ciclo glacial, y es más difícil dividirla en conjuntos bioestratigráficos (las distribuciones temporales indicadas en la figura 4.2 se basan en este sistema).

EVOLUCIÓN FAUNÍSTICA Y CLIMA. PATRONES BIOGEOGRÁFICOS

La fauna europea del Pleistoceno no evolucionó gradualmente, pero muestra una serie de cambios más o menos acusados. A continuación se describen los acontecimientos principales.

Formación de la fauna del Pleistoceno temprano

La fauna europea del principio del Pleistoceno emergió hace 2,6 Ma. En este momento tuvo lugar un cambio climático, caracterizado por un primer glacial importante en el hemisferio norte y por un aumento cíclico de la estacionalidad en las latitudes altas. Esto fue consecuencia del aumento del efecto de la ciclicidad de 42 ka de Milankovich en el clima. Se extinguieron varias especies, como el elefante *Mammuthus borsoni* y el ciervo *Arvernoceros ardei*. Al mismo tiempo, se dispersaron por Europa unas especies que iban a ser muy importantes para la fauna europea (fig. 4.5), ya sea por su biomasa o por su número de individuos: el elefante *Mammuthus* (de origen africano, pero probablemente presente en el sureste de Europa antes de 2,6 Ma), el bóvido *Leptobos etruscus* (de origen asiático), el caballo *Equus* (de origen americano), el ciervo de gran tamaño *Eucladoceros* y el gamo *Dama* (ambos de origen asiático).

El équido pudo llegar al Viejo Mundo gracias al glacial que provocó una regresión marina, que convirtió el estrecho de Bering en tierra firme.

Wolf Event («El Evento del Lobo»)

El registro de isótopos del oxígeno sugiere que, hace 2,1 Ma, las temperaturas llegaron a un valor muy bajo. Este evento climático provocó probablemente la extinción de formas como el perro mapache (*Nyctereutes*) y las gacelas (*Gazella borbonica*), y la dispersión hacia Europa de varias formas: *Canis etruscus* (el supuesto ancestro del lobo), el suido *Sus strozzi*, el ciervo *Alces* y los bóvidos *Megalovis*, *Galogoral* y *Procamptoceras* (fig. 4.5). Esta dispersión incluía a más especies que el evento de hace 2,6 Ma. El paleontólogo italiano Azzaroli ha llamado a este acontecimiento el «Wolf Event» o «Canis Event» (Azzaroli, 1983; Azzaroli *et al.*, 1988). El género *Canis* tiene su origen en América del Norte. Posiblemente, no más tarde de hace unos 2,6 Ma, se introdujo en Asia oriental, y hace unos 2,1 Ma se dispersó hacia Europa y África.

Se discute mucho este acontecimiento porque hay colegas que proponen que el «Wolf Event» es un evento en el que el género *Homo* migra hacia Europa (Martínez-Navarro & Palmqvist, 1995). Existe una tendencia de agregar varios eventos de dispersión en un gran evento hace alrededor de 1,8 Ma, próximo a la edad de Dmanisi, donde la presencia humana es indiscutible. Así el Wolf Event llega a ser presentado como la dispersión de *Canis (Xenocyon) falconeri* (= *Lycaon falconeri*) (como ancestro al lobo), *Hippopotamus*, *Megantereon whitei*, *Homo* y *Theropithecus* desde África hacia Europa. Se sugiere por lo menos para algunas especies que la vía de dispersión es a través del estrecho de Gibraltar. Azzaroli reconocía la dispersión de *Canis etruscus* en la unidad de Olivola y las dispersiones de *Xenocyon* e *Hippopotamus* en la unidad de Il Tasso (Azzaroli, 1977). En la actualidad este modelo parece más probable. *Hippopotamus* no está presente en Dmanisi (fig. 3.2), pero aparece en yacimientos más recientes de Georgia. *Megantereon whitei* (o *M. cultridens adroveri*) está citado en esta localidad, pero *M. cultridens* está citado en el Valdarno (Martínez-Navarro & Palmqvist, 1995), posiblemente en la unidad de Il Tasso, lo que deja abierto dos escenarios: 1) una dispersión sincrónica entre ambos yacimientos, y 2) una dispersión diacrónica, con llegada a Georgia alrededor de 1,8 Ma y a Europa occidental alrededor, o algo antes de 1,2 Ma (ver más adelante). *Theropithecus* es conocido en España por un solo diente de Cueva Victoria cerca de Cartagena, y los micromamíferos de este yacimiento sugieren una edad de alrededor de 1 Ma, mientras que los macromamíferos sugieren una cronología de alrededor de 0,5 Ma (Crégut-Bonnoure, 1999; Van der Made, 2004). El «Wolf Event» de algunos autores abarca distintos eventos: unos antiguos, de 2,1 Ma, y otros, quizás, mucho más recientes, de 0,5 Ma.

Dispersión a través del estrecho de Gibraltar

Aunque podían haberse producido dispersiones a través del estrecho de Gibraltar durante todo el Pleistoceno, como ya hemos planteado en el inicio de este capítulo, el tema surge aquí por primera vez en relación con el Wolf Event. Encontrar una misma especie en la Península ibérica y en África no es suficiente para demostrar una dispersión a través del estrecho, aunque esta especie no aparezca en el resto de Europa. En el transcurso del Neogeno se documentan animales que han perdurado mucho

tiempo (hasta millones de años) en las zonas áridas de los Balcanes y/o Anatolia antes de dispersarse hacia los ambientes más áridos y septentrionales sin dejar rastro en centro Europa (por ejemplo, *Palaeoryx*, *Protoryx*) (Van der Made, 1999b; Van der Made *et al.*, en prensa). Estas dispersiones ocurrían probablemente durante períodos muy cortos y con densidades muy bajas en los hábitats menos favorables de centroeuropa. Por tanto, es difícil, aunque no imposible, demostrar que un mamífero se ha dispersado por Europa (o África) a través del estrecho y no a través del Medio Oriente. Si se puede demostrar que unas poblaciones de una especie en el noroeste de África y en la Península ibérica comparten un mismo carácter derivado, mientras que este carácter falta en las poblaciones del noreste de África, Medio Oriente o sureste de Europa, es probable que se haya producido una dispersión a través del estrecho. Hasta ahora, tal fenómeno no ha sido descrito. En consecuencia, a la luz de los conocimientos actuales debemos plantearnos que la salida de los mamíferos del continente africano se produjo a través del Próximo Oriente, y de este a oeste.

En discusiones sobre posibles dispersiones de África a Europa se hace frecuentemente referencia a la corta distancia de los continentes en la zona del estrecho de Gibraltar. Basándose en la geografía actual, la anchura mínima de este estrecho habrá variado entre unos 15 y 9 km, dependiendo del nivel del mar, que a su vez está en función de los glaciales. Durante estos episodios pueden surgir islas pequeñas, y aunque cruzando de isla en isla aumenta la distancia total de travesía, se reducen los tramos marítimos, facilitando de esta manera el posible salto hacia Europa. Como el clima era más suave en el Pleistoceno temprano, la distancia mínima en esta época debió ser algo mayor. Pero posiblemente, la geografía en el Pleistoceno temprano era distinta, lo que impide utilizar de forma concluyente estos datos. De todas maneras, las grandes glaciaciones provocaron no solamente una distancia menor en la zona del estrecho, sino también temperaturas bajas en esa región, poco favorables para cruzar ese brazo de mar. El estudio de las faunas insulares (ver secciones sobre las islas mediterráneas y pacíficas) puede también dar información sobre qué clase de animales podrían haber cruzado el estrecho de Gibraltar y, efectivamente, incluye a un buen número de herbívoros y algunos carnívoros, pero no hay indicios de que especies de félidos hayan cruzado un brazo de mar de 9 o 12 km llegando a islas. Parece entonces poco probable que *Megantereon* pueda haber cruzado el estrecho de Gibraltar.

Especies europeas o estrechamente relacionados con ellas, que han sido descritas o citadas en el Pleistoceno del norte de África, incluyen a: *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*, *Sus scrofa*, *Bos primigenius*, *Dama «schaeferi»*, *Cervus elaphus*, *Megaloceros algericus* (un descendiente del grupo de *M. soleilhacus*), *Stephanorhinus etruscus*, *Lepus capensis*, *Hystrix*, *Mus musculus* y *Apodemus* (fig. 2.6) (Kowalski & Rzebik-Kowalska, 1991; Maglio & Cooke, 1978). Dejando a parte *Dama*, los grandes mamíferos mencionados han evolucionado mucho y demasiado tarde para poder haber participado en el Wolf Event, y además, la mayoría ha aparecido en el registro fósil de Oriente Medio. El grupo de especies de origen africano no más antiguas de 2,6 Ma incluyen en Europa a *Panthera leo* y *Crocota* (con presencia previa en Oriente Medio), *Panthera pardus*, *Hyaena hyaena* (?), *Mammuthus*, *Elephas*, *Hippopotamus*, *Theropithecus*, *Homo* y, quizás, *Megathereon whitei* (la introducción en época reciente de animales como la ginebra y el camello por los árabes no tiene importancia aquí). La dispersión de ninguna de estas formas coincide con el Wolf Event. Dejando de lado *Mammuthus* e *Hippopotamus*, ninguna tiene un registro europeo contrastado de más

de 1,2 Ma y todas tienen un registro en Oriente Medio o en el sureste de Europa, que además, generalmente, es previo al primer registro en Europa central y occidental. Especies africanas que podían vivir en las zonas más o menos áridas de la Península ibérica incluyen a muchos bóvidos (por ejemplo, *Syncerus*, *Pelorovis*), jiráfidos (*Giraffa*) y suidos (*Kolpochoerus*, *Phacochoerus*), conocidos en el norte de África. Pero aparentemente ninguna de estas formas ha cruzado el estrecho; por el contrario alguna sí ha sido encontrada en Oriente Medio.

Concluyendo, puede decirse que no solamente no hay pruebas de dispersiones de fauna y de *Homo* primitivo a través del estrecho de Gibraltar, sino también que parece improbable que tales pruebas lleguen a aparecer.

Dispersiones entre Europa y África a través de Sicilia

Es un tema relacionado con el anterior, pero existen todavía más indicios de que tales dispersiones son improbables. Como se verá en las secciones sobre las islas mediterráneas, las faunas del Pleistoceno de la isla de Sicilia están formadas solamente por especies descendientes de formas conocidas de Europa, y de ninguna especie que pueda haber llegado exclusivamente de África. Las faunas anteriores a las del fin del Pleistoceno medio tienen un alto grado de endemismo, indicando un aislamiento importante. Los animales presentes descendían de buenos nadadores, sugiriendo una distancia de más de cincuenta kilómetros al continente más próximo. Las faunas a partir del fin del Pleistoceno medio indican una gran proximidad a Europa y tienen un grado de endemismo variable.

Límite biogeográfico entre Europa y Oriente Medio

El clima actual en la mayor parte de Europa occidental y central es relativamente húmedo y la vegetación más o menos boscosa, mientras que Oriente Medio es árido con un ambiente abierto. Este patrón ya existía en el Pleistoceno temprano, y se ha mantenido durante los interglaciales. La zona árida que se extiende desde el Sahara y del este africano hacia Oriente Medio continúa en Asia central, eso sí, en latitudes más altas. Esta zona ha sido habitada por animales adaptados a cierto grado de aridez y muchas especies (mamíferos, pero también aves, como el avestruz) han tenido un área en África y en parte de esta zona árida fuera de África (Lowe, 1931). Y no solamente esto: hubo eventos faunísticos importantes en Europa que no fueron evidentes, o lo hicieron de otra forma o en otro momento en Oriente Medio. *Crocota*, de origen africano (¿o indio?), ya estaba presente en Israel ('Ubeidiya) hace aproximadamente 1,4 Ma y se dispersó hace unos 0,8 Ma por Europa (figs. 3.2 y 4.2). Las gacelas se extinguieron de Europa durante el «Wolf Event» (hace unos 2-2,1 Ma), pero siguen viviendo en Oriente Medio y en África. Estos y otros muchos casos demuestran que el Medio Oriente es una zona con otra fauna y con otra historia faunística que Europa.

El límite entre estas dos zonas es gradual y fluctúa con los cambios climáticos. El areal de algunas formas áridas se puede extender hasta en el sureste de Europa. La Península ibérica también es árida, pero está aislada. En algunas ocasiones llegaron formas de ambiente árido o abierto, cruzando aparentemente toda Europa, sin que hayamos encontrado registro fósil. Estas observaciones son importantes aquí. Los mis-

mos autores que defienden un «Wolf Event» que trae *Homo*, *Hippopotamus*, *Megantereon whitei*, etc., desde África a Europa toman la edad de Dmanisi (1,8 Ma) como fecha de la entrada de estas formas en Europa e incluso en la Península ibérica. Especies o linajes que aparecen tanto en Oriente Medio como en Europa, pueden hacerlo medio millón de años, o incluso más, más tarde en una zona que en otra.

Dispersiones de la primera parte del Pleistoceno temprano

El primer registro europeo de *Hippopotamus* es de las colecciones antiguas de Il Tasso en Italia. Este yacimiento estaría próximo al límite superior del Evento de Olduvai. Material de las antiguas colecciones de otros yacimientos en el Valdarno serían algo más recientes. A partir de aproximadamente 1,2 Ma existe un registro más continuo y fuera del Valdarno. *Megaloceros boldrini* (o *M. obscurus*) se conoce en Pietrafitta (Italia), con una edad estimada próxima a 1,4 Ma (Azzaroli & Mazza, 1993), y una forma semejante aparece en 'Ubeidiya (Israel), con una edad similar, representando los primeros registros de un grupo de mamíferos que iba a ser importante en el Pleistoceno medio europeo. Su origen es probablemente asiático.

Enriquecimiento de la fauna europea a partir de hace 1,2 Ma

Un cambio en la fauna europea es conocido como «End Villafranchian Event» (Azzaroli, 1983). En realidad no es un evento, sino un conjunto de ellos que tienen lugar durante más de 0,6 Ma (fig. 4.5). Con intervalos cortos se dispersan muchos animales hacia Europa. Gran parte de estos animales son de origen asiático, algunos de origen africano, y parte o todos ellos ya estaban presentes en Oriente Medio varios cientos de miles de años antes de entrar en nuestro continente. Algunas especies se extinguieron, pero en general aumenta la diversidad, sobre todo de los ungulados y subungulados (elefantes). En poco más de medio millón de años se dispersaron tantas especies hacia Europa, que en su conjunto constituyen el mayor evento faunístico en este continente desde el «Grande Coupure», hace unos 35 Ma. Parece lógico que un evento faunístico tan importante esté provocado por un cambio climático y ambiental.

Como ya se ha visto (capítulo 1.3), aproximadamente antes de 1 Ma, el ciclo de Milankovich de la oblicuidad, con una duración de unos 42 ka, tenía una influencia dominante sobre el clima. Después de esa fecha, en cambio, el ciclo de la excentricidad, de unos 100 ka de duración, tenía una influencia dominante sobre el clima global. La primera ciclicidad se hace patente en variaciones en la estacionalidad, la segunda en los ciclos glaciales. El registro de isótopos del oxígeno es una indicación para la temperatura y refleja estas ciclicidades. Se puede observar (fig. 4.5), 1) que este registro empieza a indicar temperaturas más bajas a partir del estadio OIS 36; 2) que aumenta la amplitud, porque también OIS 37 tiene un valor extremo (pero en la dirección contraria); y 3) que aumenta el período de la ciclicidad, porque los OIS25 a 22 en realidad ya responden a un ciclo de 100 ka. El primer registro con gran diversidad de taxones se aprecia en yacimientos que muy probablemente son poco anteriores al evento de Jaramillo, como Venta Micena y Pirro Nord (Agustí *et al.*, 1987; De Giuli *et al.*, 1987; Sardella *et al.*, 1998). Si se parte de la base que un cambio faunístico tan importante estaría relacionado con un cambio climático, sería lógico pen-

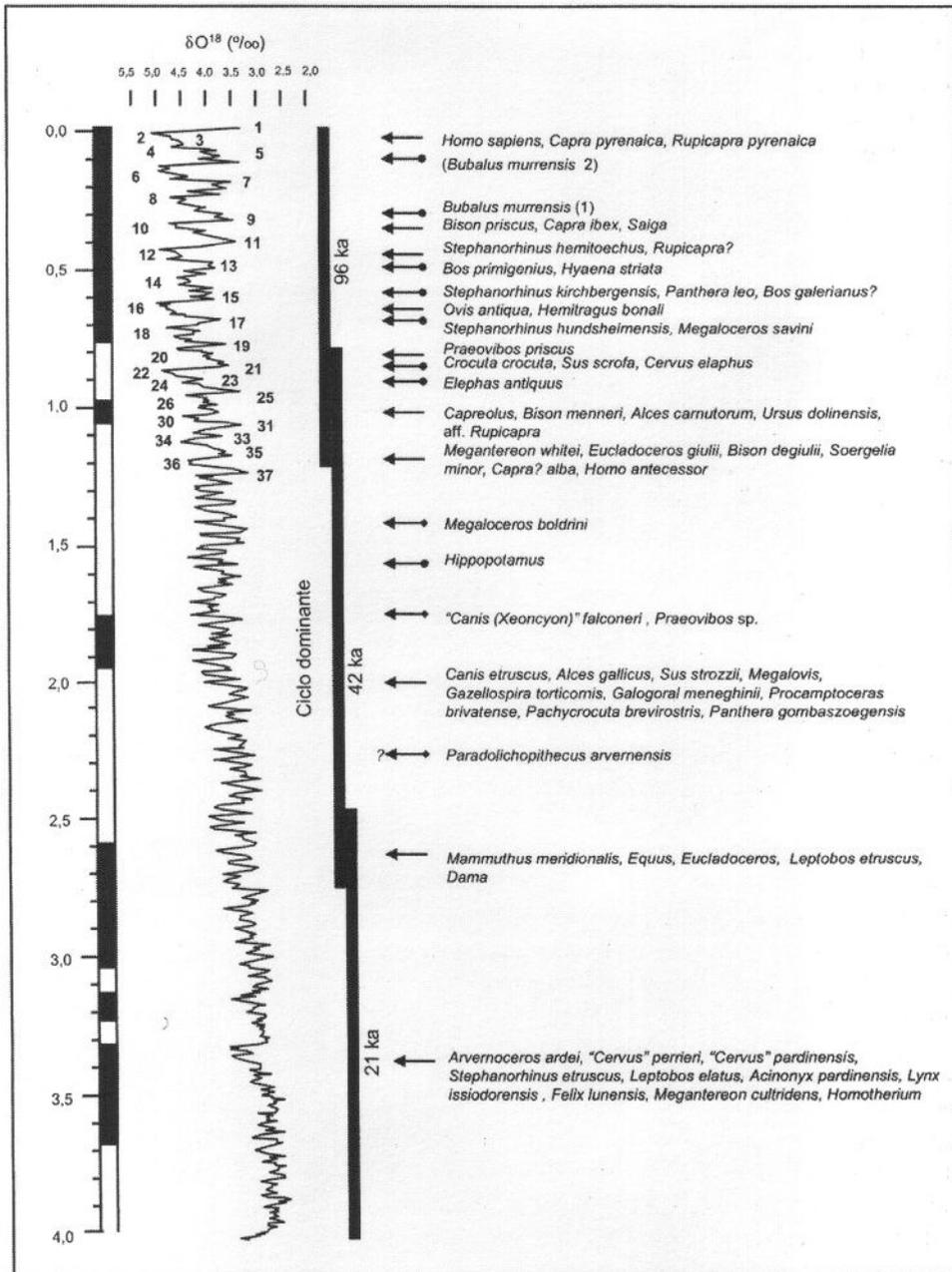
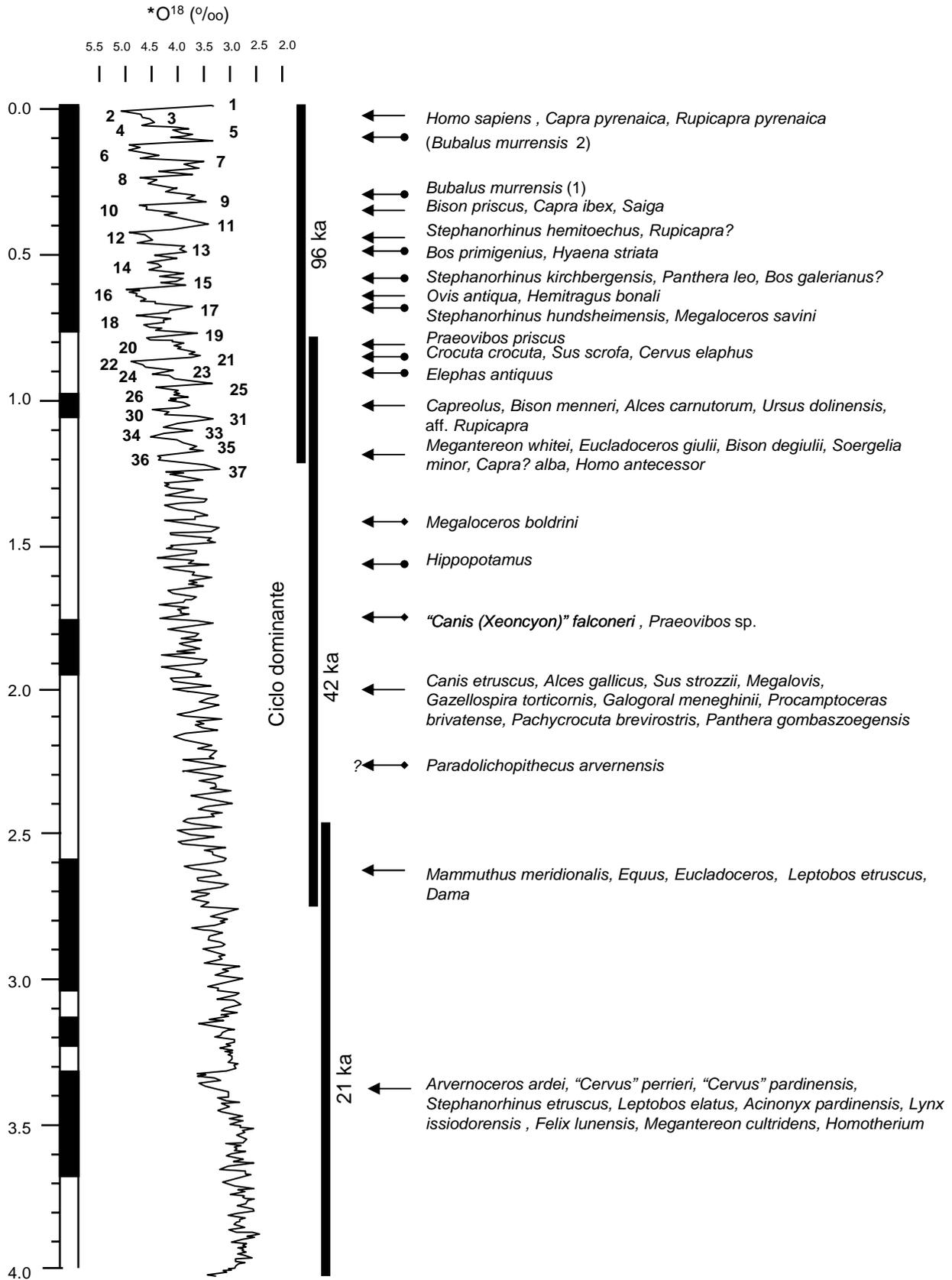


FIG. 4.5. Las dispersiones de grandes mamíferos hacia Europa. Flechas = dispersiones de fauna supuestamente glacial o desconocida. Flechas con bola = dispersiones de fauna interglacial.



sar en una correlación con OIS 36 (para *Bison deguilii*, *Soergelia minor*, etc.) o quizás con OIS 35 (para *Homo* y *Megantereon whitei*, si verdaderamente existe una dispersión de tal especie desde África). Pero hay que hacer notar aquí que algunos investigadores incluyen varias dispersiones de la primera ola en el «Wolf Event». También hay que destacar que el registro de la primera parte del Pleistoceno es escaso. El registro fósil italiano, que es el mejor, reconoce varias unidades en el Pleistoceno inferior como parte de la unidad de Olivola, las unidades de Tasso y Farneta, que están por debajo de unidad de Pirro Nord (Sardella *et al.*, 1998), donde se registra este evento de dispersión. La edad estimada de este yacimiento está próximo a 1,2 Ma y a OIS 35-36. Después de esta primera ola de dispersiones, ocurren otras, tanto durante glaciales como durante interglaciales (fig. 4.5).

La instalación de la ciclicidad glacial

Durante el estadio isotópico OIS 22 la temperatura llegó a un valor mínimo récord y a partir de aquí la ciclicidad de 100 ka es claramente reconocible: es la ciclicidad glacial. Sin embargo, la aparición de mamíferos que más tarde van a formar parte de las «faunas glaciales» es anterior. *Praeovibos* está considerado como un elemento de la fauna glacial, pero en Venta Micena (con una edad estimada de 1,2 Ma) aparece junto a *Hippopotamus*, un género generalmente considerado como parte de la fauna interglacial (Alberdi & Ruiz Bustos, 1985; Moyà-Solà, 1987). Probablemente, *Praeovibos* o los Ovibovini en general son animales adaptados en primer lugar a ambientes áridos o abiertos, y pueden haber tenido su origen en las estepas o zonas montañosas del centro de Eurasia. Posiblemente su dispersión inicial en Europa occidental está más relacionada con un aumento de aridez, o de paisajes abiertos, marcado por los ciclos de Milankovich, que con un fuerte descenso de temperaturas. Estas formas estaban preadaptadas al ambiente glacial. Los paisajes abiertos y áridos suelen tener fuertes fluctuaciones de temperatura, con descensos significativos durante las noches y durante el invierno. Así, los paisajes de época glacial suelen ser abiertos. Con el paso del tiempo, estas formas de ambiente abierto se han adaptado a entornos glaciales más específicos, y durante los interglaciales se han transformado de zonas esteparias a árticas, como ocurre con el buey almizclero actual (*Ovibos moschatus*).

Las faunas de Vallonnet (Moullé, 1998) y Untermassfeld (Kahlke, 1997c, 2001a, 2001b), ambas situadas en el subcrón Jaramillo, parecen indicar una posible separación en faunas «frías» y «cálidas», aunque quizás reflejan un ambiente más abierto o árido en Vallonnet y no necesariamente «glacial». Lo mismo es aplicable para la presencia de un *Praeovibos* en Atapuerca TD7 (Made, 2001). Por el contrario, yacimientos como Süssenborn, con una edad estimada de 650 ka, y Stránská Skála tienen ya una fauna con elementos glaciales claros, como el reno (Kahlke, 1967; Musil, 1995).

El origen y «refugios» de la fauna glacial

En general se pueden reconocer varios orígenes de animales «glaciales» o mamíferos que extendían su distribución hacia el sur durante glaciales. Como ya hemos mencionado, por un lado están los animales de la estepa asiática, como el de la saiga (*Saiga tartarica*), un antilope que en la actualidad tiene su «refugio intergla-

cial» en una zona reducida de la estepa del centro de Asia, pero que dispone de un área de dispersión glacial que se extiende de la Península ibérica hasta Norteamérica (Kahlke, 1999).

La fauna ártica ha contribuido a la fauna glacial. Aunque los ambientes ártico y glacial son muy fríos, hay que tener en cuenta que difieren en latitud. Así, el ambiente glacial caracterizado por flora y fauna específica se extiende más hacia el sur, donde la cantidad de luz es mayor y su distribución (y por tanto la del calor) a lo largo del día varía menos durante el año. Estas diferencias influyen en la duración del período anual de crecimiento de las plantas. La fauna ártica del Pleistoceno es mal conocida, porque en latitudes más altas al paralelo 53, la erosión provocada por los glaciares ha eliminado muchos sedimentos que podían contener un registro fósil. La fauna del Olyorian en el norte de Siberia con una edad próxima a 1 Ma seguramente da lugar a parte de la fauna glacial, tal como lo conocemos en Europa (Sher, 1992). El reno puede ser un buen ejemplo de una forma «glacial» de origen ártico.

En altitud las temperaturas pueden ser más bajas y faltan varios o todos los árboles. Animales adaptados a estos ambientes también lo están en parte a ambientes glaciales. Las marmotas, cabras y rebecos viven en zonas montañosas, pero extienden su área de ocupación durante los glaciales.

La taiga es la zona boscosa entre la estepa y la tundra ártica. La taiga desaparece durante los glaciales, cuando se unen la estepa y la tundra en un ambiente muy extenso, llamado «estepa de los Mamuts» (Guthrie, 1990). Los animales que habitan esta formación pueden refugiarse en zonas meridionales con ambientes más o menos cerrados. El alce y el glotón son animales de este tipo. El alce, mamífero de ambientes húmedos, vive en la actualidad muy al norte y tiene adaptaciones al frío (algunas adquiridos durante el Pleistoceno medio).

Como ya hemos visto en el caso del buey almizclero, hay animales que en un principio eran originarios de las zonas áridas o abiertas no árticas de Eurasia. Otro ejemplo es la línea evolutiva de los mamuts (*Mamuthus*). Estos mamíferos, de origen africano, se adaptaron inicialmente a ambientes más o menos abiertos en Eurasia. Con el inicio de la ciclicidad glacial, empezaron a distribuirse por ambientes más fríos, un hecho que favoreció la dispersión de otro elefante (*Elephas antiquus*) desde el sur hacia Europa ocupando el nicho «interglacial» (Van der Made & Mazo, 2003).

La aparición de animales glaciales en Europa puede ser diacrónica. El rinoceronte lanudo (*Coelodonta*), con origen en la zona árida centro-asiática, aparece primero en Alemania, en otro glacial en Francia, y en el último glacial en la Península ibérica. Quizás la distribución de este rinoceronte refleja un aumento general en el impacto de los glaciales. De todas formas, no es tanto una forma glacial como de ambiente árido o abierto. Aparece en Alemania en varios yacimientos del OIS 7. La vegetación y los moluscos sugieren que este interglacial tiene en esta zona un carácter más «continental», es decir con inviernos más fríos y mayor aridez. El rinoceronte lanudo tampoco presenta una distribución que se extienda mucho al norte de Asia: no llega al estrecho de Bering, ni ha entrado nunca en América. En cambio, sí entró en la Península ibérica (Van der Made, en prensa).

Varias especies forman parte de las faunas glaciales y de las interglaciales. Los carnívoros suelen estar menos afectados por esta ciclicidad, como el león. Otras especies están afectadas en menor grado, como *Cervus elaphus*, y aparecen frecuentemente en asociación con especies «glaciales».

El origen y «refugios» de la fauna interglacial

La fauna interglacial tiene en parte sus raíces en la ya existente en Europa, pero también llegan formas de Asia y África. *Hippopotamus*, *Dama* y *Macaca* ya están presentes en Europa antes de 1,2 Ma. A partir de esta fecha llegan de Asia *Sus scrofa*, *Capreolus*, *Cervus elaphus* y *Bos primigenius*, y de África (a través del Medio Oriente) *Elephas antiquus* y *Homo antecessor*. Una vez establecidas en Europa, estas especies tienen su refugio glacial en las penínsulas meridionales o en el Medio Oriente. Un caso especial son *Stephanorhinus kirchbergensis* y el búfalo *Bubalus murrensis*. *Bubalus murrensis* está más relacionado con los búfalos de China que con los de la India, y se registra en los interglaciales o estadios de isótopos OIS5 y OIS9 en Alemania y los Países Bajos y en Grecia en un momento dentro del rango OIS9-13. No existe registro glacial seguro en Europa meridional, y el búfalo parece haberse dispersado dos o tres veces desde China hasta Europa occidental, atravesando todo el norte de Asia. No ha aparecido en el OIS7, que ha sido un interglacial más «continental». *Stephanorhinus kirchbergensis* es conocido en China donde aparece en OIS 17, en el este de Europa en OIS 15, con registros en Alemania; quizás más tarde aún en Francia, sin llegar a la Península ibérica. Por lo tanto, se trata de una forma interglacial, que no parece haber tenido su refugio en el sur de Europa.

Un aspecto destacado de la dinámica de ciclicidad son los endemismos. Mientras muchas especies «glaciales» tenían áreas de distribución que se extendieron desde Inglaterra hasta Norteamérica, muchas formas «interglaciales» tuvieron distribuciones más limitadas, áreas de distribución discontinuas, y hay indicios que esto dio lugar a una evolución divergente.

El jabalí *Sus scrofa*, probablemente de origen asiático oriental, apareció en Europa hace unos 0,9 Ma y desde el principio se caracterizó por tener premolares particularmente estrechos (Van der Made, 1999c), mientras que en Asia oriental, la posible zona de origen de la especie, los premolares han aumentado su anchura. Esto demuestra que las poblaciones europeas han estado genéticamente separadas de las poblaciones orientales, implicando que *Sus scrofa* tenía un refugio en el sur de Europa y/o en el Medio Oriente durante los glaciales.

El corzo, *Capreolus*, ha aparecido en Europa entre 1,07 y 0,99 Ma y está representado por un linaje de tres cronoespecies: *C. suessenbornensis*, relativamente grande y con patas anteriores y posteriores igual de largas, *C. priscus*, relativamente grande y con patas posteriores más largas y el pequeño *C. capreolus* con patas posteriores largas (Pfeiffer, 1998). En Asia oriental, los corzos han mantenido un gran tamaño y pertenecen a la especie *C. pyrgargus*. Esta bifurcación data de hace por lo menos 0,5 Ma, cuando apareció *C. priscus*, e indica que por lo menos a partir de esta fecha no ha habido flujo genético entre las poblaciones asiáticas y europeas. Durante los glaciales los corzos tenían su refugio en el sur de Europa.

El ciervo *Cervus elaphus* emergió hace unos 0,9 Ma en Europa y adquirió la «corona» hace unos 0,5 Ma (Franzen *et al.*, 2000; Van der Made, 1999c, 2001). La misma especie en Asia y el norte de América no ha adquirido nunca corona. Esto indica que no ha habido flujo genético entre las poblaciones europeas y las asiáticas, por lo menos desde hace 0,5 Ma, y que las poblaciones europeas tenían su refugio en el sur de Europa o en el Medio Oriente, como ya se ha comentado extensamente.

El gamo *Dama* tiene un largo linaje desde hace unos 2,6 Ma en Europa y, como se ha descrito arriba, una población de este linaje, que se refugiaba en el Oriente Medio, ha dado lugar a la especie *Dama mesopotamica*. Esto ocurrió probablemente en el OIS 10 (Van der Made, 2001; Pfeiffer, 1999). Posiblemente tales especiaciones se han producido más veces, y el gamo de 'Ubeidiya podía ser representativo de este proceso.

Esto es ilustrativo de que la fauna europea se quedaba aislada en las zonas meridionales del continente durante los glaciales. Lo mismo parece haber ocurrido con el género *Homo*.

LA FAUNA DE LAS ISLAS

Las Baleares

Las Baleares son un archipiélago que consta de dos grupos de islas. De Mallorca y Menorca existe un buen registro fósil. Los cambios del nivel marino hacen que estas islas se pueden unir en una isla de tamaño mayor o dividirse en varias islas más pequeñas. Como resultado, la superficie de la isla mayor (que determina el tipo de animales que pueden sobrevivir en este archipiélago) ha fluctuado entre unos 1.000 y 6.000 km². La distancia de Mallorca al continente es de unos 180 km en la actualidad y no menos que unos 100 km durante un glacial muy severo. Además existe una corriente perpendicular a la vía más corta. Estas circunstancias no favorecen la población de la isla por animales terrestres, y no hay registro de mamíferos que hayan llegado durante el Plio-Pleistoceno.

No obstante se conoce el bóvido *Myotragus balearicus*, el insectívoro *Nesiotites hidalgoi* y un roedor, el glírido *Eliomys morpheus* del Pleistoceno y Holoceno de Mallorca y Menorca (Alcover *et al.*, 1981). El bóvido es un caprino, con fuertes adaptaciones (Alcover *et al.*, 1998a; Bover & Alcover, 1999; Köhler & Moyà-Solà, 2001; Lalueza-Fox *et al.*, 2000; Leinders, 1979; Spoor, 1988a, 1988b). La longitud de sus metápodos y falanges es muy reducida, y las facetas de articulación indican que su postura habitual ha cambiado. Además hay fusiones entre huesos que habitualmente están separados, como entre el cubonavicular, los cuneiformes y el metatarso. Estos cambios indican una locomoción más lenta y energéticamente más económica. Los ojos han sido girados hacia delante, resultando una visión más frontal. En general los bóvidos tienen los ojos dirigidos lateralmente, con una vista más panorámica, lo que es una ventaja en un mundo de depredadores, que pueden atacar desde cualquier dirección. La dentición está muy modificada, con reducción de todos los incisivos salvo el segundo incisivo decidual, los caninos y los premolares y con un aumento de la altura de la corona en los molares y el único incisivo. Se supone que es una forma enana, aunque no se conoce el ancestro y no se sabe si ha sido de mayor tamaño. Los micromamíferos de las Baleares son más grandes que las formas ancestrales. ¿Cómo han llegado estos mamíferos a estas islas?

Al final del Mioceno, hace unos 6,3-5,5 Ma, se perdió el contacto entre el Mediterráneo y el Atlántico. La evaporización en el Mediterráneo es mucho mayor que la precipitación y lo que aportan los ríos que desembocan en él. El resultado ha sido la Crisis de Salinidad del Messiniense (Hsü *et al.*, 1977); ha bajado el nivel del mar en

unos miles de metros por debajo de la superficie habitual, se ha concentrado mucha sal en el agua y se han depositado capas de sal y caliza. Animales terrestres han podido llegar a las islas, como ha sido el caso en Mallorca. Hace unos 5 Ma se ha establecido el contacto con el Atlántico y se ha vuelto a llenar el Mediterráneo, aislando a las poblaciones de animales en las islas. Después ha habido ocasiones con el nivel eustático marino muy alto, dejando solamente unas islas muy reducidas. El registro fósil indica que *Myotragus* ya estaba presente en el Mioceno final. Existen varias especies de *Myotragus* demostrando la modificación gradual por evolución de la dentición. Coprolitos de este animal demuestran que ha comido grandes cantidades de *Buxus balearica*, una planta que, por su contenido en alcaloides esteroides, no es comestible para un herbívoro normal, lo que implica que debió haber adquirido por evolución un tracto digestivo que hacía posible comer esta planta.

Myotragus ha llegado hasta el Holoceno y parece muy probable que su extinción está en relación con la llegada de *Homo sapiens*, aunque los detalles son todavía discutidos. Nuestra especie ha introducido formas domésticas como la vaca, la cabra y el perro y formas silvestres como la gineta. La introducción de la última especie data probablemente de la ocupación árabe.

Córcega y Cerdeña

Córcega y Cerdeña son unas islas que se unen cuando el nivel marino está bajo, como ocurre durante los glaciales. En consecuencia, el superficie máxima de la isla mayor, que limita la supervivencia de las especies, fluctúa entre unos 20.000 y 32.500 km². Durante los últimos glaciales, la distancia al continente era unos 10 km, pero igual que las Baleares, Córcega y Cerdeña han sido pobladas durante la Crisis del Messiniense.

La fauna fósil de Cerdeña está discutida en muchas publicaciones (Kotsakis & Palombo, 1979; Kotsakis, 1980, 1986; Van der Made, 1999d; Sondaar *et al.*, 1984; Sondaar *et al.*, 1986; Sondaar, 2000) y es parecida a la de Córcega (Pereira & Bonifay, 1998). Las primeras faunas fósiles del Plioceno demuestran ya una selección particular de mamíferos (Pecorini *et al.*, 1973; fig. 4.6), y como habitual en las islas, faltan carnívoros y perisodáctilos, aunque la presencia del hiénido *Chasmaporthetes* en el Pleistoceno inferior sugiere que este carnívoro ha estado presente. Esta selección taxonómica indica que son animales que compiten y sobreviven bien en ambiente insular, puesto que es lo que ha quedado de una fauna de tipo continental con muchas especies. El suido *Sus sondaari* es una forma enana, con tendencia a la reducción de los premolares anteriores y el aumento de la altura de la corona de los dientes y del grosor del esmalte (Van der Made, 1988). Además parece tener una adaptación, no a una locomoción más lenta, sino más rápida. Se supone que el bóvido *Nesogoral* es un descendiente de la misma especie que ha dado lugar a *Myotragus* en las Baleares. Difiere de este bóvido en ser menos derivado en sus adaptaciones dentarias, visuales y locomotrices (Gliozzi & Malatesta, 1980). Igualmente, parece que el insectívoro *Asocriculus giberodon* ha dado lugar a un linaje en Córcega-Cerdeña y otro en las Baleares (*Nesiotites*). Erinaceidae, *Talpa*, *Macaca* y el lagomorfo *Prolagus* parecen haber podido entrar en estas islas, porque podían entrar sobre tierra durante el Crisis del Messiniense. La aparente ausencia de nuevas entradas como de ciervos, el proboscídeo *Anancus* durante este largo período sugiere una distancia al continente relativamente grande.

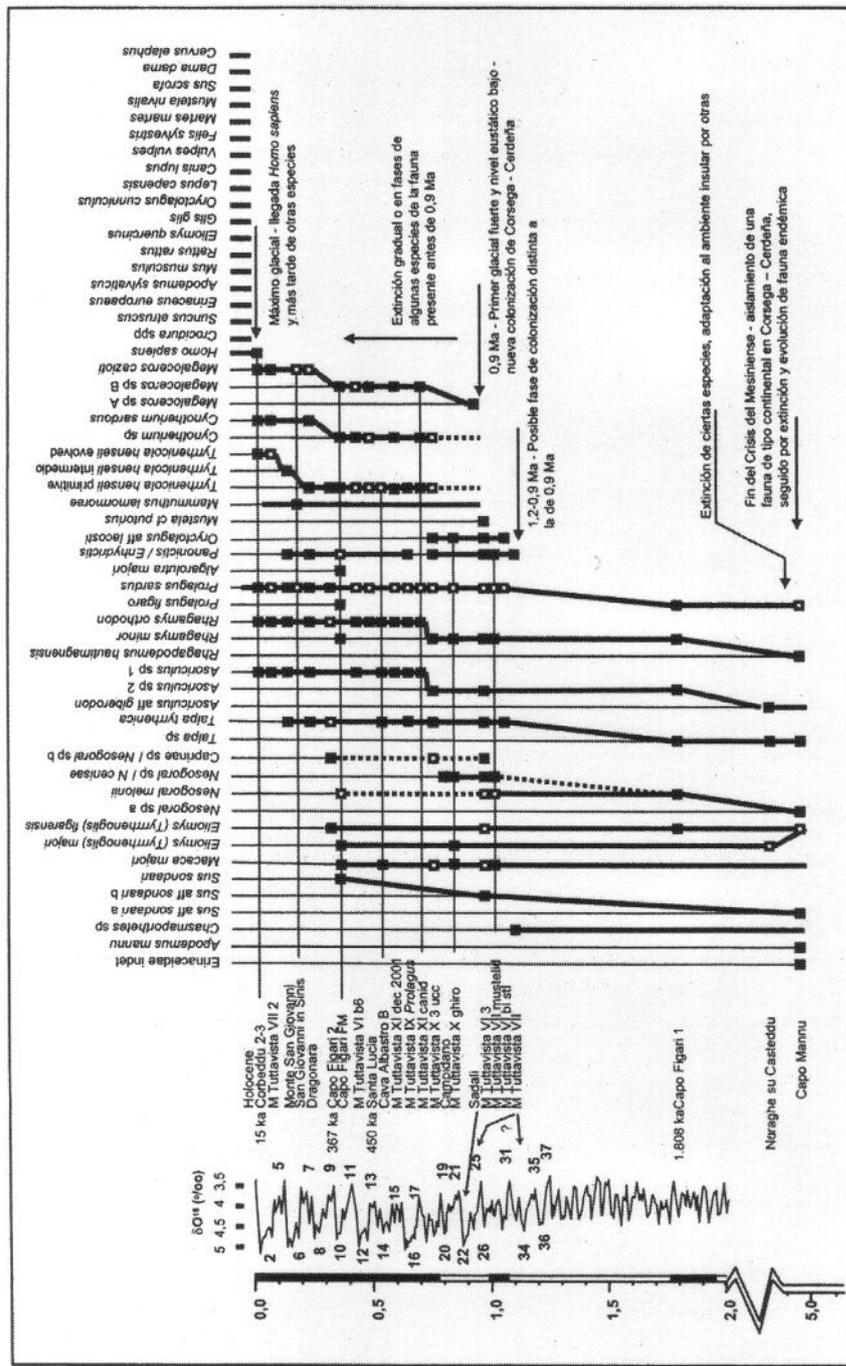
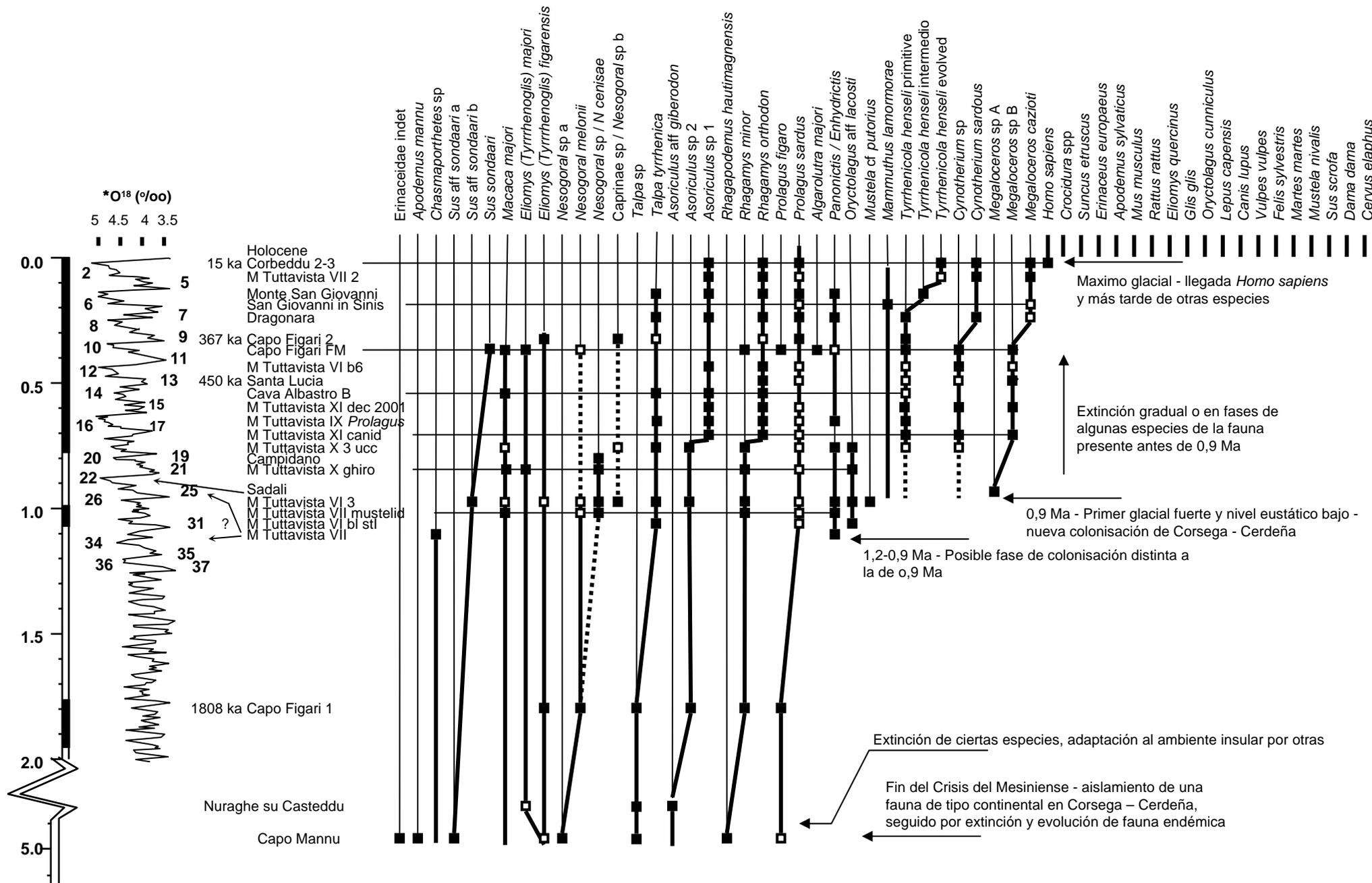


Fig. 4.6. Los mamíferos de Cerdeña a lo largo de los últimos 5 Ma (excl. Chiroptera), los principales yacimientos, algunos con dataciones, y los mamíferos presentes en estos yacimientos (adaptado de Van der Made, 1999; Abazzi et al., 2004; Sondaar, 2000). Capo Figari es una zona con varios yacimientos; Capo Figari FM refiere a la colección de Forsyth Major, que puede ser una mezcla de material de los yacimientos 1 y 2, pero también es posible que provenga de un solo yacimiento desconocido en un día. Los cuadrados indican presencia de un taxón en un yacimiento, los cuadrados blancos indican presencia incierta («cf», «af», «sp» o «?»). Las líneas gruesas indican la hipotética distribución temporal completa de las especies o linajes.



Se asume que el arvicólido *Tyrrhenicola* y algunos otros mamíferos han entrado durante la primera glaciación importante próxima a la transición Pleistoceno temprano-medio. Parece posible, incluso probable, pero no existen yacimientos datados que demuestran que se trata de un solo evento con esta edad. De todas formas, los nuevos linajes tienen un nivel evolutivo comparable a formas continentales de esta cronología (ver fig. 4.2). Algunas formas, como por ejemplo *Nesogoral* y *Macaca*, parecen haber sobrevivido a este acontecimiento hasta varios cientos de miles de años antes de extinguirse. En los últimos años se están encontrando más faunas (en Orosei) con especies descendientes de la primera colonización junto con las formas que pertenecen a esta nueva colonización. Incluso pueden haber coexistido el hiénido y el cánido *Cynotherium*, que es posiblemente un descendiente de *Xenocyon*. El cérvido *Megaloceros cazioti* es pequeño en comparación con los *Megaloceros soleihacus* continentales (Gliozzi & Malatesta, 1982; Klein Hofmeijer, 1996; Palombo *et al.*, 2003). Está adaptado al ambiente insular, pero muy poco en comparación con los ciervos de Creta y Carpatos, donde faltaban carnívoros. El grado de adaptación locomotor del gamo refleja probablemente la presencia de depredadores en Cerdeña.

Unas industrias de tipo clactoniense, no asociadas a fauna y no datadas, parecen indicar la presencia humana. Se ha postulado una llegada de *Homo* durante el primer glacial fuerte hace unos 800 ka (Sondaar *et al.*, 1984; Sondaar *et al.*, 1986; Sondaar, 2000), pero el nivel cultural sugiere una llegada más reciente de quizás *Homo heidelbergensis* o *H. neanderthalensis*. Quizás es este acontecimiento (posterior a 367 ka) el que ha provocado la extinción de *Nesogoral*, *Sus sondaari* y *Macaca majori*. Lo que parece extraño es que en Pianosa, entre Córcega y Italia, se ha podido desarrollar durante el último interglacial una fauna muy endémica (ver más adelante) que indica la ausencia de depredadores (Stehlin, 1929). Si *Homo* podía llegar a Cerdeña, ¿cómo es que Pianosa no ha sufrido los efectos de ser «descubierto»?

El último gran cambio ocurrió a partir del último máximo glacial. La presencia de *Homo sapiens* junto con la fauna endémica con *Dama cazioti* y *Cynotherium* está documentada en el yacimiento de la cueva de Corbeddu (Klein Hofmeijer, 1996; Sondaar *et al.*, 1984; Sondaar *et al.*, 1986). Esta fauna endémica persistía hasta algo menos que 10 ka, pero ha sido sustituida completamente por especies del continente que han sido introducidas en la isla. Es llamativo que hasta el topo endémico, que aparece en la mayoría de los yacimientos, ha desaparecido y en la actualidad no hay topos en Cerdeña y Córcega. Posiblemente es debido a la introducción de la marta, o alguna enfermedad introducida con alguna especie de mamífero.

Sicilia

Sicilia es en la actualidad una isla grande (25.700 km²) y el estrecho de Messina tiene una anchura mínima de 2 km. Las isobatas sugieren un superficie de unos 40.000 km² para el conjunto de Sicilia, Malta y Gozo durante un máximo glacial, aunque estaría conectado con el continente y éste probablemente ha sido el caso durante el último y, posiblemente, penúltimo máximo glacial. La superficie máxima de la isla (como tal isla) habrá oscilado entre los dos valores indicados arriba. El levantamiento de Sicilia data de la segunda parte del Pleistoceno medio, y la superficie anterior ha sido probablemente menor que la actual. En el Pleistoceno temprano, la parte norte-

central y la sur-este formaban islas distintas, con superficies mucho menores que de la isla actual.

La secuencia faunística de Sicilia ha sido muy discutida, pero parece que los problemas están resueltos (Di Maggio *et al.*, 1999). Destacan las especies endémicas de proboscídeos: la pequeña *Elephas mnaidriensis* y la todavía más pequeña *Elephas falconeri*. Inicialmente se ha interpretado las dos especies como un linaje que disminuye el tamaño corporal, pero las dataciones indican que la especie más grande es la más reciente y ahora son interpretadas como dos especies que han descendido independientemente de *E. antiquus*. En la figura 4.7 puede observarse la secuencia faunística (del norte) de Sicilia.

El Pleistoceno inferior es poco conocido y la edad de la fauna de Monte Pellegrino incierta. El insectívoro *Asoriculus* es un elemento arcaico, que vivía en el continente europeo hasta la transición Plio-Pleistoceno. Ha entrado en las Baleares y en Córcega-Cerdeña durante la Crisis del Messiniense, y no se puede excluir que aquí también sea el caso. El ctenodactílido *Pellegrinia* es de origen africano.

Se asume que la unidad de *Elephas falconeri* empezó hace unos 900 ka, coincidiendo con el primer glacial fuerte y el correspondiente nivel marino bajo. Además coincide con la aparición de *Elephas* en Europa (lo que marca una edad máxima para esta unidad). *Leithia* y *Maltamys* son lirones, y como el quelonio gigante *Geochelone*, los lirones son comunes en ambiente insular. También lo es *Crocidura*, que sustituye a *Asoriculus*. Esta fauna es muy endémica y destaca la ausencia de cérvidos, lo que implica una gran distancia al continente. Como veremos más adelante en el caso de Carpatos, es probable que cérvidos pudieran atravesar un brazo de mar de más de 30 km de anchura.

La siguiente unidad es la de *Elephas mnaidriensis*, que es de tamaño reducido, pero más grande que *E. falconeri*. *Crocidura esuae* parece haber sobrevivido. Los micromamíferos en ambiente insular parecen tener mayor posibilidad de sobrevivir a una dispersión de una nueva fauna que los macromamíferos. Una novedad es la entrada de carnívoros como el león, la hiena manchada y el oso pardo (Marra, 2003). Los herbívoros son también algo más diversos e incluye a cérvidos, bóvidos y hipopótamos (Brugal, 1987; Caloi & Palombó, 1982; Gliozzi *et al.*, 1983). La presencia del león y de la hiena sugiere un breve contacto de la isla con el continente, o por lo menos gran proximidad, lo que será debido al levantamiento tectónico de la zona en combinación con el glacial OIS 6. No obstante, la fauna de esta unidad es endémica: no hay perisodáctilos, la fauna no es muy diversa y todos los herbívoros son endémicos a nivel específico o subespecífico; todos han reducido el tamaño corporal. Parece probable que la fauna haya cambiado gradualmente a lo largo de esta unidad. La reducción de la superficie de la isla puede haber provocado la extinción de los carnívoros grandes. De hecho, el león y la hiena no están ya en la siguiente unidad, mientras que siguen varios elementos endémicos.

La unidad de Contrada Pianetti tiene varios elementos nuevos, pero sigue endémico. Posiblemente este nuevo evento de dispersión es debido al período frío OIS 4. La unidad de Castello tiene una datación de 15 ka, lo que es muy próximo al último máximo glacial (OIS 2) y probablemente ha habido un contacto breve pero completo con el continente. Se extinguen todas las formas endémicas. Los herbívoros que aparecen son normales. Es llamativo que los carnívoros que han podido entrar, con certeza no han sobrevivido hasta tiempos históricos. La entrada de *Homo* en Sicilia está registrada muy tardíamente.

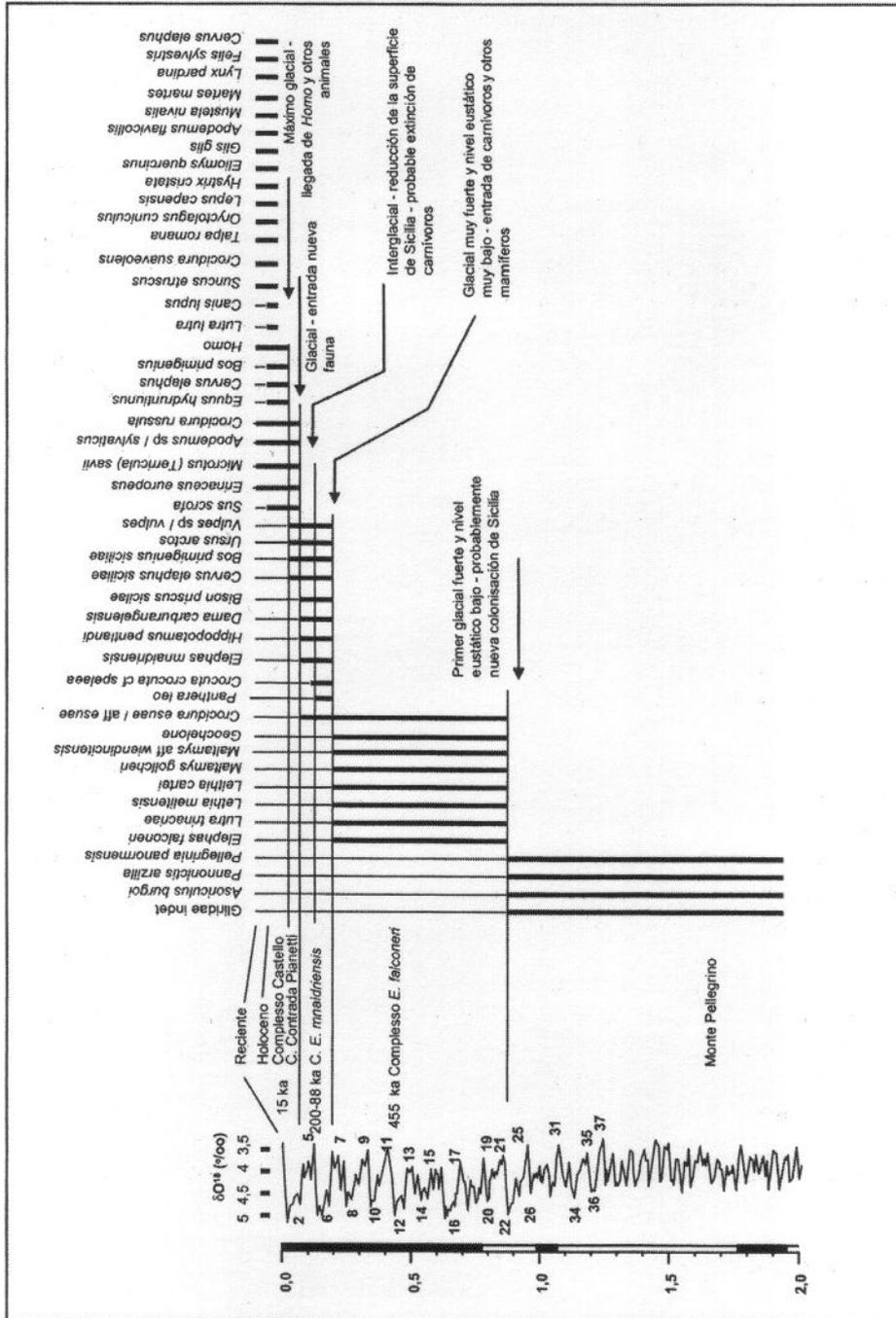
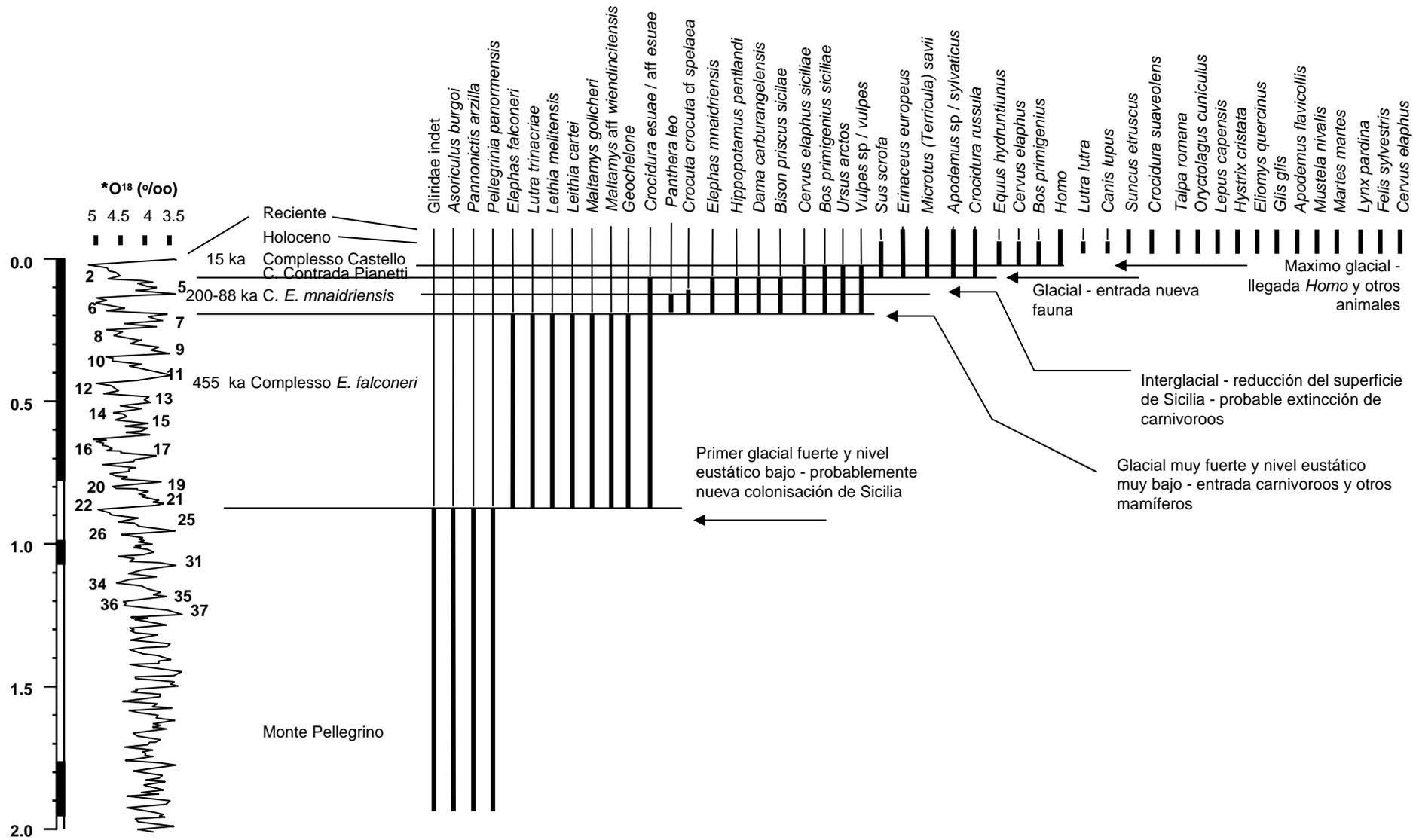


FIG. 4.7. Secuencia faunística de Sicilia basada en datos de Di Maggio et al. (1990), Van den Brink (1978) e interpretación. Los límites inferior y superior de la unidad con Elephas falconeri son basados más en evidencias adicionales que en dataciones.



Sicilia ha sido considerada como posible vía para intercambio faunístico entre Europa y África. Por ejemplo para explicar la presencia de elementos europeos en la zona de Túnez, Argelia y Maruecos, como por ejemplo *Cervus elaphus*, *Bos primigenius* y *Ursus arctos*, pero también para la dispersión humana de África a Europa (ver también la sección sobre dispersiones a través del estrecho de Gibraltar). Las faunas anteriores a las del fin del Pleistoceno medio tienen un alto grado de endemismo, indicando un aislamiento importante, como hemos señalado, con una distancia de, por lo menos, unos 30 km al continente europeo, pero también al continente africano. Estando tan aislada, no parece probable que Sicilia pueda haber servido de «puente». De hecho, no hay presencia demostrada en esta época en Sicilia de ninguno de los taxones que se supone que se pueden haber dispersado por esta vía, incluso *Homo*. Además, el alto grado de endemismo sugiere la ausencia de depredadores, por lo que éste es otro argumento contra la presencia de carnívoros y *Homo*, puesto que hay indicios de que *Homo* era un depredador ya muy temprano. Las faunas a partir del fin del Pleistoceno medio (OIS 6) indican una gran proximidad a Europa, pero no hay indicios de que la fauna africana podía cruzar el estrecho de Sicilia. Estas faunas con carnívoros pueden haber coexistido con otro depredador, *Homo*, pero parece que la presencia humana anterior al último glacial es todavía muy discutida.

Capri, Pianosa y Jersey

La isla de Capri, cerca de Nápoles, tiene una superficie de 10 km² y una distancia de unos 5 km al continente. Ha sido separada del continente al final del Pleistoceno medio y durante OIS 2-4 ha vuelto a tener una conexión intermitente. Se conoce una fauna continental del territorio de esta isla, pero también un ciervo enano que ha sido llamado *Cervus elaphus tyrrhenicus*. Esta subespecie debe haber vivido en la isla durante un período de aislamiento (Capasso Barbato & Gliozzi, 1998; Palombo, 1985).

Pianosa es otra isla pequeña, entre Elba y Córcega, con una superficie de menos de 300 km². La distancia actual a Elba es menos que 15 km, Elba a su vez está a unos 10 km del continente y la distancia Pianosa-continente es cercana a 60 km. Se ha citado un cérvido y un bóvido endémico (Stehlin, 1929; Brugal, 1987).

La isla de Jersey tiene una superficie de unos 130 km² y está a unos 25 km de la costa de Francia. Durante los últimos glaciales, la isla se ha unido al continente. Durante el último interglacial (OIS 5), una población de *Cervus* ha quedado aislada en la isla y se ha estimado que estos ciervos han reducido el peso corporal a una sexta parte en menos que 6 ka (Lister, 1994).

Los tres casos son comparables en que han tenido durante un período muy corto del Pleistoceno tardío una fauna insular muy pobre que consistía principalmente de ciervos enanos. Parece que ni depredadores y cazadores humanos han estado presentes.

El arco insular Creta-Kásos-Carpazos-Rodas

Los Peloponesos, Kizira, Potamós, Creta, Kásos, Carpazos y Rodas están situadas encima de una zona de subducción y forman un arco insular. En la actualidad la distancia directa de los Peloponesos a la isla de Kizira es de unos 10 km, de esta isla a Potamós unos 30 km, y de allí a Creta también casi 30 km. La distancia al conjunto

de Carpazos y Kasos sería unos 40 km y desde allí a Rodas otra vez unos 40 km y de Rodas a Turquía unos 16 km. Con las presentes isobatas y un nivel marino como en el último glacial las respectivas distancias serían 0, unos 20, casi 30, unos 40, 0, 40 y 6 km. Por la subducción de la placa africana por debajo de este arco insular, la zona tiene una tectónica muy activa y los movimientos verticales son muy rápidos en términos geológicos, de manera que estas distancias pueden haber sido muy diferentes poco tiempo atrás. En la actualidad, Creta tiene una superficie de unos 8.300 km² y está a unos 100, 200 y 300 km de los continentes europeo, asiático y africano en línea recta.

Los mamíferos fósiles de Creta han sido tema de muchas publicaciones (Dermitzakis & Sondaar, 1979; Reese, 1996; De Vos, 1979, 1984). Las primeras faunas de Creta consisten de muy pocos taxones. El múrido *Kritimys* podía ser un descendiente de *Praeomys* (*Berberomys*) *pomeli* conocido del norte de África y de tamaño grande (un «gigante»). Se reconoce varios grados evolutivos de *Kritimys*. *Hippopotamus creutzburgi* y *Elephas creticus* son «enanos» y son posiblemente descendientes de animales que han venido desde los Peloponesos o Turquía. El hipopótamo no solamente es pequeño, sino que parece hacerse gradualmente más pequeño. También tiene adaptaciones en el esqueleto poscranial que sugieren una locomoción sobre un suelo más duro. Posiblemente han llegado durante el primer glacial fuerte (OIS 22), lo que parece confirmado por la fecha de entrada de *Elephas* en Europa (unos 900 ka) y la datación más antigua para *H. creutzburgi*, que es de unos 846 ka ($\pm 20\%$) (Reese *et al.*, 1996).

A estas faunas siguen las faunas con *Mus*. *Kritimys* persiste un poco, pero también desaparece, como *Hippopotamus creutzburgi* y *Elephas creticus*. *Mus* no se hace tan grande como *Kritimys*. Aparece otra especie de *Elephas* que tampoco se hace tan pequeño como su predecesor en la isla. Las otras nuevas formas que aparecen son comunes en el ambiente insular: cérvidos, una nutria y el insectívoro *Crociodura*. Existen varias dataciones de estas faunas y encajan en el rango 22-152 ka, y parece probable que este cambio faunístico haya ocurrido durante el penúltimo glacial (OIS 6).

La sistemática de los ciervos es muy confusa; no existe consenso sobre el número de especies, ni sobre sus afinidades. Han sido atribuidos a *Megaloceros* (o un género similar), *Eucladoceros* (o un género similar), *Cervus*, *Dama* (o un género similar) y han sido introducidos los nombres *Candiacervus* y *Leptocervus*. Existen dos tipos básicos de astas, un tipo con varios candiles anteriores, como es común en *Cervus* y *Eucladoceros*. *Eucladoceros* ha desaparecido alrededor de la transición Pleistoceno inferior-medio. Este tipo de astas tienen la superficie rugosa, como es común en *Cervus elaphus*. Parece probable que parte de los ciervos de Creta desciendan de *Cervus elaphus*. El tipo de asta es fundamentalmente diferente, tiene el candil basal muy bajo en algunos ejemplares, como en *Dama*, pero está reducido por completo en otros (se reduce en *Dama dama*, y llega a desaparecer en *Dama mesopotamica*). Queda un resto de palmación, y un candil posterior pequeño algo más alto que el segundo candil. Esta morfología es muy típica de *Dama*. Otros tipos de astas se dejan derivar de este modelo. Existen unos 5 tipos de metápodos, los dos más pequeños son muy abundantes como las astas tipo *Dama* y los tres más raros son como las astas tipo *Cervus*. La figura 4.8 da una posible relación entre estas especies.

Las estimaciones del número de especies contemporáneas de ciervos varían hasta un máximo de seis, el mínimo no puede ser menos de dos. Esta abundancia de ruminantes llena probablemente todos los nichos más «atractivos», es decir de las tallas

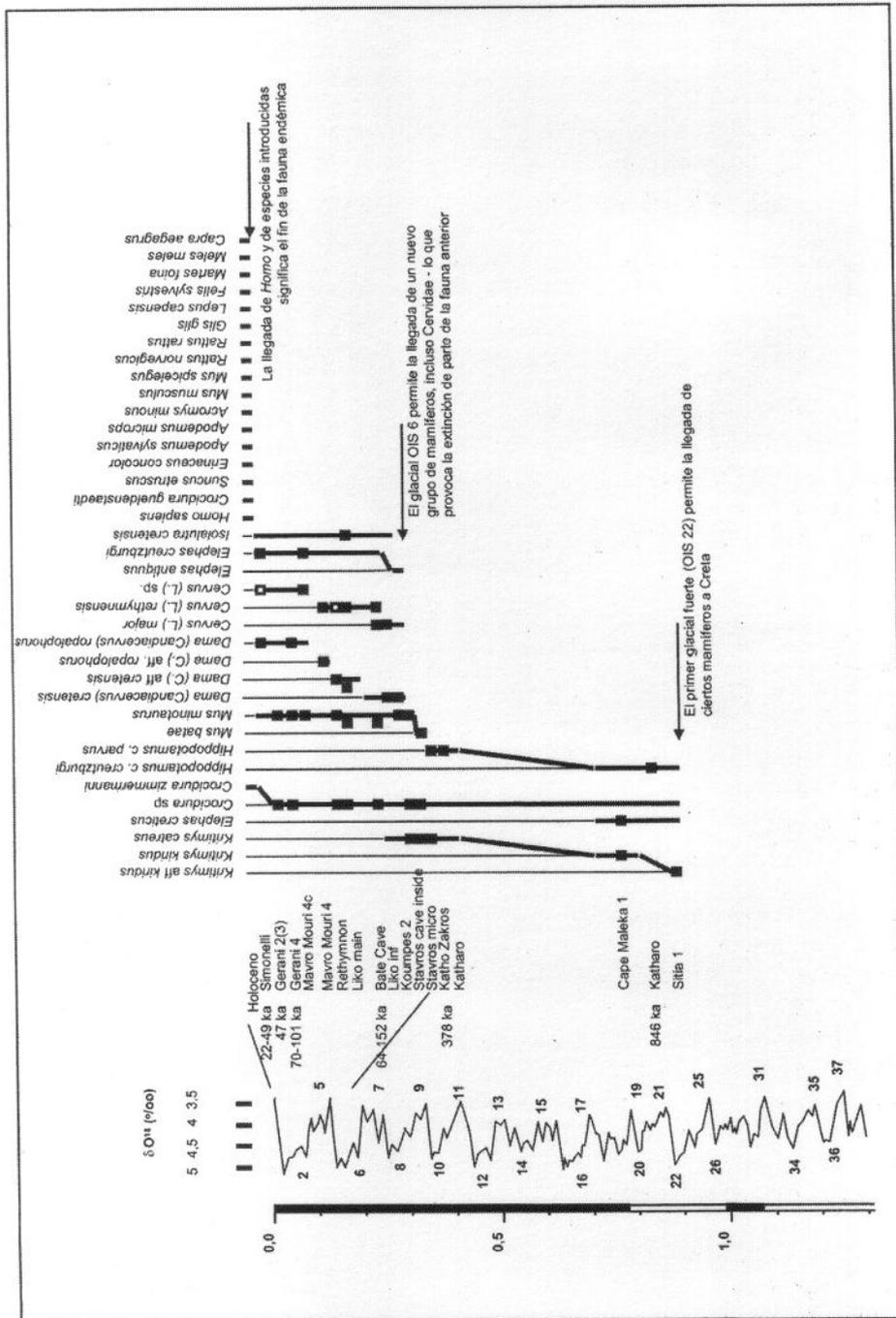
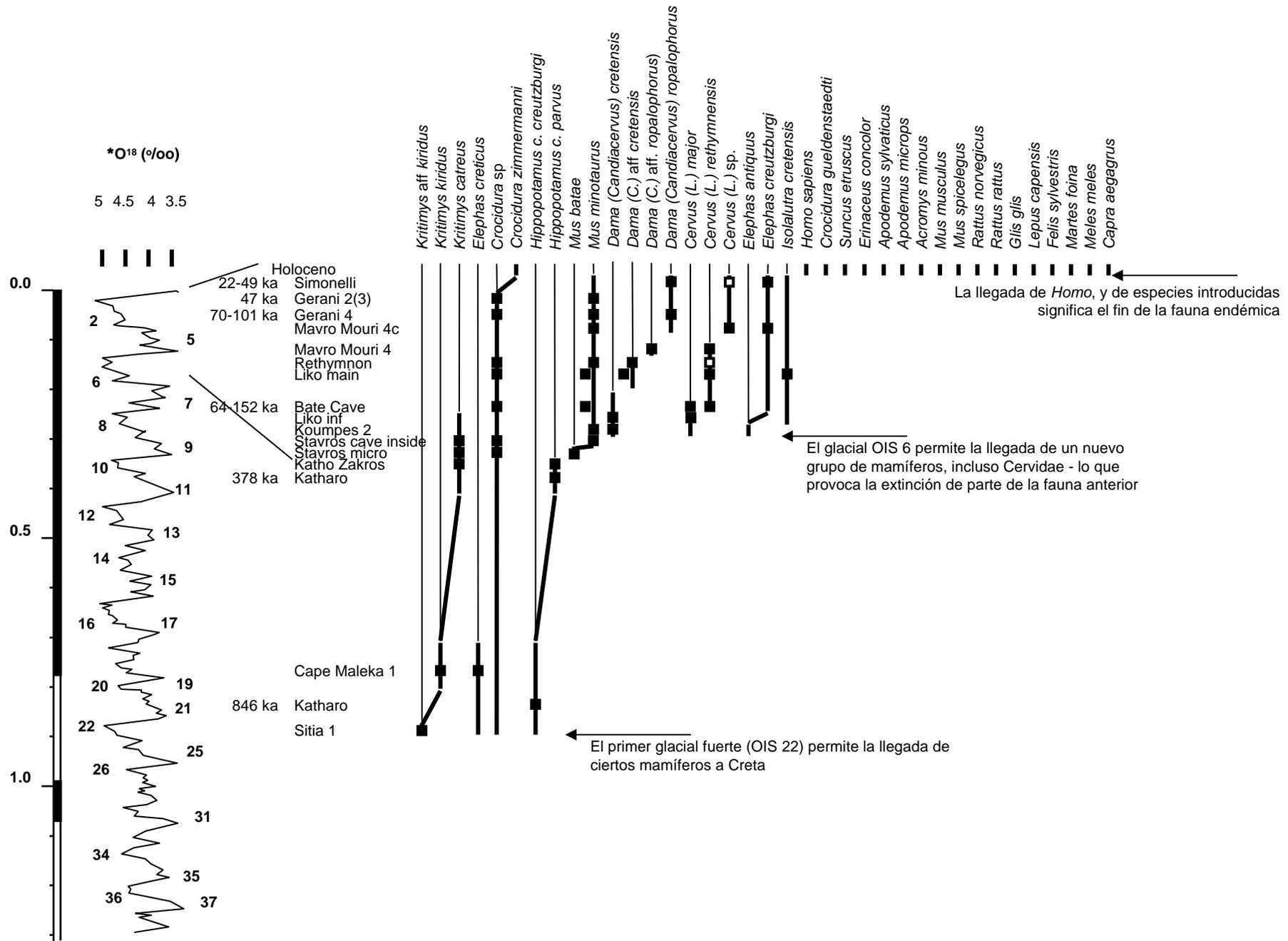


FIG. 4.8. Secuencia faunística de Creta parcialmente basada en De Vos (1984, 1996). Convenciones como en la figura 4.7. Las edades de los yacimientos son de Reese et al. (1996). Las relaciones entre las especies de cérvidos no se conocen en detalle, ni su distribución estratigráfica precisa dentro del período correspondiente a OIS 6-2.



ideales. Quizás por esta razón los roedores no se han convertido en «gigantes», ni los elefantes en «enanos».

Las dataciones más recientes de esta fauna ya se aproximan al Holoceno. Parece que la aparición humana está relacionada con un cambio total de la fauna y una extinción casi completa de la fauna endémica. El único mamífero de todas estas especies endémicas que sigue existiendo hoy en día es *Crocidura zimmermanni* (Reumer, 1995).

Carpazos tiene en la actualidad una superficie de unos 290 km², pero está muy próximo a Kásos y es probable que estas islas se hayan unido durante los últimos glaciales teniendo una superficie total de unos 400 km². Carpazos tiene dos especies de ciervos (Kuss, 1975) con astas como los de Creta atribuidos a *Cervus*, pero están asociados a unos metápodos muy reducidos y robustos. Las dos especies, *Cervus cerigensis* y *C. pigadiensis*, forman posiblemente un linaje con reducción de tamaño progresivo. *Cervus cerigensis* es conocida también de Kásos. Un resto de ciervo de Carpazos ha sido datado en 14.320 ± 20 y parece probable que Creta y Carpazos-Kásos han sido separados desde antes de esta fecha. Los reptiles actuales de estas islas son parecidos a los de Creta o de Rodas, sugiriendo continuidad o proximidad durante el Pleistoceno, probablemente anterior a la fase de separación indicada por los ciervos.

Rodas es una isla grande con una superficie de unos 1.400 km². Una fauna del final del Plioceno es continental, pero en la del Pleistoceno se conoce un *Elephas* de tamaño reducido (Dermitzakis & Sondaar, 1979).

La primera fauna de Creta parece muy aislada, con hipos y elefantes muy endémicos, pero la siguiente fauna, con ciervos, sugiere una distancia menor a los Peloponesos o Anatolia. Parece difícil que los ciervos hayan llegado a la isla con las distancias actuales. Tampoco parece probable que los ciervos hayan utilizado islas intermedias como «stepping stone», porque las distancias parecen demasiado grandes para una «pendel route», y un modelo de múltiples «sweep stakes» parece poco probable (una vez cambiado en un enano, sería más difícil cruzar otro brazo de mar de unos 40 km). Quizás parte del arco insular ha sido levantado más durante un período durante la segunda parte del Pleistoceno medio. Esto explicaría también las relaciones de la herpetofauna actual de Carpazos. Tales movimientos verticales pueden ser provocados por variaciones en los movimientos de la placa Africana que está subduciendo.

Las islas griegas al norte del arco insular

La zona del mar Egeo ha sido tierra en el Mioceno, y muchas islas como Imbros, Chios, Lesbos, Kos, Kithira y Eubea tienen faunas del Plioceno final o del Pleistoceno que son continentales (Dermitzakis & Sondaar, 1979). Esto sugiere que el hundimiento de esta zona es un proceso muy reciente, que puede estar relacionado con la tectónica del arco insular descrito antes.

Tilos es una isla pequeña que está a una distancia de 20 km a Anatolia. En Charkadio Cave se han encontrado *Elephas* de tamaño reducido en capas sobre capas con fauna de carácter continental, con *Ursus*. Los proboscídeos enanos han sido datados en 4.390 ± 600 y 7.090 ± 680 años. Naxos tiene un *Elephas* enano y un *Apodemus* grande. Delos y Serifos tienen *Elephas* enanos y Amorgos tiene un ciervo enano parecido a algún ciervo de Creta. Un resto de proboscídeo de Kythnos ha sido datado en 9160 ± 240 BP. Todos estos registros son probablemente del Pleistoceno final y Holoceno (Dermitzakis & Sondaar, 1979).

Estas faunas endémicas sugieren un aislamiento relativamente grande de estas islas durante el Pleistoceno tardío y Holoceno. También sugieren una llegada sorprendentemente tardía de *Homo* en estas islas.

Chipre

Chipre es una isla relativamente grande con una superficie de unos 9.250 km² y una distancia de unos 70 km al continente en la actualidad y unos 65 km durante un período glacial. La isla no ha tenido contacto con el continente, que puede haber permitido la entrada de una fauna terrestre y los animales que han llegado lo han hecho por «sweep stake». Aunque la isla tiene un tamaño que permitiría una fauna relativamente diversa, incluyendo a carnívoros relativamente grandes, estos animales no han llegado. La fauna insular conocida incluye a elefantes enanos *Elephas cypriotes* e hipopótamos enanos *Phanourios minor* (Boekschoten & Sondaar, 1972; Held, 1992; Houtekamer & Sondaar, 1979; Simmons, 1999).

Sobre todo el hipopótamo es bien conocido. El estudio de las facetas articulares de los metápodos y falanges demuestra un cambio de plantígrado a digitígrado. La postura plantígrada aumenta la superficie que soporta el peso del animal y es una ventaja en suelos blandos (lo que es común en ambiente fluvial), mientras la postura digitígrada es ventajosa para la locomoción sobre superficies duras. Además se han acortado los elementos distales, lo que resulta en una locomoción más lenta, pero energéticamente más eficaz. Estos cambios son adaptaciones a una vida terrestre sin depredadores. Las fechas de fósiles datados de esta especie están generalmente alrededor de 10 ka, y los extremos en los rangos 22-15 y 5-8 ka (con un rango de inseguridad largo) y una fecha que cae fuera (entre 2.400-3.600 años). Estas fechas son compatibles con un modelo de «colonización» durante el último máximo glacial, aunque no se puede excluir una presencia anterior, en tal caso probablemente desde un glacial anterior. Lo mismo puede suceder también con el elefante enano.

Otros mamíferos conocidos de Chipre han sido introducidos por *Homo* e incluyen al jabalí *Sus scrofa*, el gamo *Dama mesopotamica*, la jineta *Genetta genetta* y un ratón *Mus* cf. *macedonicus* y apuntan más a una introducción desde Asia que desde Europa.

Existen yacimientos con gran acumulación de huesos de hipopótamo enano. Parte de los huesos están quemados y han sido encontrados junto a industria lítica. En estos yacimientos aparecen también animales que parecen ser introducidos por *Homo sapiens*. Todo apunta a que la fauna endémica se ha extinguido poco después de la llegada de esta última especie.

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



FUNDACION ATAPUERCA

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