

6.2. La fauna americana

INTRODUCCIÓN

Cuando *Homo* llegó a América, se encontró unas faunas muy diferentes a las del Viejo Mundo, pero también muy diferentes a las que conocemos hoy en día. Lo

primero se explica por la historia geológica de los dos continentes (Norteamérica y Suramérica), lo segundo precisamente por la llegada de *Homo*. Como en otros capítulos, se tratan aquí sobre todo los grandes mamíferos.

A lo largo del Terciario y Cuaternario, **Norteamérica** ha tenido contactos terrestres: inicialmente con Europa, más tarde con Asia y todavía más tarde con Suramérica. Estos contactos con Europa y Asia han sido intermitentes y por zonas muy septentrionales: con Europa cuando el Atlántico todavía no se había abierto completamente en el norte, y con Asia a través de Beringia. Esta situación geográfica de las vías de intercambio, con clima de latitudes altas que se ha vuelto más severo con el paso del tiempo geológico, ha funcionado como un filtro a los organismos que potencialmente se pudieron haber dispersado desde y hacia Norteamérica. Ha evolucionado una fauna de mamíferos placentales con un cierto componente endémico (Colbert, 1955). La geografía de Norteamérica, con las cadenas montañosas en dirección norte-sur, ha influido en la distribución de la precipitación, y por esto en la distribución de ambientes en esta misma dirección y no en zonas predominantemente latitudinales como en Eurasia. Por el aislamiento y esta distribución de ambientes, los cambios climáticos, como los del Pleistoceno, han tenido un efecto menos brutal sobre las faunas americanas que sobre las faunas europeas. Mientras que en América se conocen linajes muy largos, en Europa ha habido un cambio faunístico continuo por extinciones y dispersiones.

Suramérica tiene una historia larga de aislamiento. Durante el Mesozoico África e India se han desplazado hacia el norte, hacia lo que iba a ser Eurasia, y se han separado de un continente meridional que incluía a Suramérica, Antártida y Australia. Este proceso implica el principio de la formación del sur del Atlántico y la separación de Suramérica y África. En el continente meridional, se han desarrollado sobre todo los marsupiales, mientras que en los continentes septentrionales se han desarrollado sobre todo los placentales (Vickers-Rich & Rich, 1999). En el Paleoceno, unos ungulados primitivos de origen Norteamericano llegaron a Suramérica y fueron sustituidos por los ungulados endémicos de este continente, entre ellos los Notoungulata, Litopterna. También llegaron los Xenarthra, que incluyen a los actuales armadillos y perezosos.

Después de la separación de Australia, también Suramérica se ha separado de la Antártida. Esta separación se completó probablemente en el Eoceno final u Oligoceno, haciendo posible la formación de una corriente oceánica alrededor de la Antártida. Las corrientes oceánicas transportan materiales y energía, como si fueran cintas transportadoras. El agua superficial se calienta en los trópicos, se desplaza hacia los polos, se enfría, aumenta en peso específico, baja y vuelve sobre el fondo de los océanos hacia los trópicos. Es una simplificación, pero demuestra lo esencial: la redistribución de energía. El establecimiento de una corriente alrededor de la Antártida ha aislado este continente y posiblemente ha provocado así la acumulación de hielo sobre el continente a partir del Oligoceno (Lear *et al.*, 2000). Con fluctuaciones, este proceso ha seguido hasta la actualidad. Es todavía tema de discusión cuando ciertos tipos de vegetación (como árboles) y fauna se han extinguido en la Antártida.

Este principio de acumulación de hielo sobre tierra ha provocado un primer descenso fuerte del nivel eustático marino. Este proceso también puede haber permitido la dispersión de monos y roedores desde África hacia Suramérica. Posiblemente no por «puente continental», sino que balsas naturales (por ejemplo, árboles llevados

por ríos al mar) han servido para transportar animales pequeños. Hasta este momento los mamíferos de Suramérica eran los marsupiales, *Xenarthra* y ungulados endémicos, y entre las aves había unas especies grandes terrestres relacionadas con las grandes aves terrestres de Nueva Zelanda, Nueva Guinea y Australia. Durante el Oligoceno llegaron los roedores y primates desde África.

La subducción de placas oceánicas del Pacífico, que causó la elevación de toda la zona occidental de las dos Américas, estaba en vía de formar el estrecho de Panamá. Un glacial importante hace 2,7-2,5 millones de años provocó un descenso del nivel importante y a partir de este momento la conexión terrestre fue un hecho, terminando un período largo de aislamiento de Suramérica. A partir de este momento se produjo un intercambio de organismos entre los dos continentes, llamado el «*Great American Biotic Interchange*» (Stehli & Webb, 1985; Webb, 1976). Aquí lo llamaremos el Gran Intercambio. Este intercambio ha estado sujeto a los filtros ambientales del estrecho. Hay que tener en cuenta que el estrecho en su punto más afilado tiene solamente unos 60-70 km, que está situado en una zona de ambiente húmedo y cerrado, y que inmediatamente al norte existe una zona árida, incluso desértica. Aunque estos ambientes han variado en el tiempo, han funcionado como filtros que dejan pasar unos organismos y otros no.

LA FAUNA

Los manuales conocidos (Carroll, 1988; Emmons & Feer, 1997; Kays & Wilson, 2002; McKenna & Bell, 1997; Meléndez, 1990, 1995; Nowak, 1991; Paula-Couto, 1979; Romer, 1966; Simpson, 1955; Thenius, 1979; Wilson & Reeder, 1993) dan información general sobre sistemática, evolución y anatomía sobre los diferentes grupos. Además existe una gran variedad de manuales y libros sobre la fauna de América. Las faunas actuales están tratadas por Eisenberg (1989), Redford & Eisenberg (1989) y otros, la fauna fósil del norte de América por Kurtén & Anderson (1980), Kurtén (1988) y Agenbroad *et al.* (1990) y la del sur por Alberdi *et al.* (1995a).

Los **Marsupialia** están representados en la actualidad en Suramérica por más de 80 especies de dos órdenes, pero han sido mucho más diversos.

Los **Xenarthra** son un grupo muy variado, que comparten algunos caracteres como la falta de incisivos, caninos, premolares y dientes de leche; tienen unos dientes simples o ningún diente. Son originarios de Suramérica, pero también se han dispersado por Norteamérica durante el «Gran Intercambio». Este orden incluye a varias familias. Los que siguen existiendo son los Myrmecophagidae (osos hormigueros), Dasypodidae (armadillos) y Bradypodidae (perezosos). Además existieron los Glyptodontidae (superficialmente parecidos a los armadillos), Megatheriidae, etc.

Los **Primates** estaban presentes en el Eoceno de Norteamérica, pero se han extinguido al final del Eoceno o al principio del Oligoceno. No hubo primates hasta la llegada de *Homo sapiens*. En el Eoceno tardío o al principio del Oligoceno, los Platyrrhini se dispersaron (junto con los roedores) por Suramérica. Tienen que haber venido desde África, aunque el Atlántico meridional ya se había abierto desde hace muchos millo-

nes de años. En cierto aspecto estos monos reflejan el estadio evolutivo de los monos africanos del Oligoceno: tienen todavía tres premolares, mientras que en África, tanto los homínidos como los cercopithecidos, tienen solamente dos premolares ya en el Mioceno. Los Platyrrhini son un grupo diverso con más o menos sesenta especies, agrupados en dos, tres o cuatro familias (los números varían según autor). Todas estas especies viven en la actualidad en la zona tropical. Tienen pesos corporales entre unos 100 gramos y 10 kg.

Los **Carnivora** estaban bien representados en Norteamérica desde el Eoceno, mientras que en Suramérica este nicho estaba ocupado por varios marsupiales. Estos últimos han sido sustituidos a partir del Gran Intercambio por los Carnivora placentales.

Los Canidae son originarios de Norteamérica y solamente a partir del Mioceno final se han dispersado en varias ocasiones hacia el Viejo Mundo, siendo la dispersión de *Canis* la más importante aquí. A posteriori, los cánidos han vuelto a dispersarse hacia América. Los Simocyoninae son unos cánidos parecidos a los hiénidos y que nunca se han dispersado por el Viejo Mundo. No son importantes aquí, puesto que se han extinguido durante el Pleistoceno temprano. Hay muchas especies atribuidas al género *Canis*. Dos han llegado a la actualidad. El coyote, *Canis latrans*, apareció durante el Pleistoceno temprano. Del lobo, *Canis lupus*, se supone que ha evolucionado en el Viejo Mundo a partir de *C. etruscus*, que a su vez viene de un antepasado americano. Durante el Pleistoceno medio, el lobo ha vuelto a entrar en América, estableciendo una distribución paleártica. *Canis dirus* es un lobo grande que se ha extinguido en la transición Pleistoceno-Holoceno. Se ha sugerido que esta especie se especializó en la dirección de las hienas. *Cuon alpinus* es un descendiente de *Cuon priscus* de Eurasia, y se dispersó al final del Pleistoceno hacia Norteamérica, donde se extinguió poco después. Hay zorros de varios géneros. *Urocyon* está representado por varias especies, una de ellas una forma pequeña en las islas pacíficas frente a la costa de California, donde ha llegado durante el último glacial. *Vulpes* parece otro género, que ha vuelto a entrar en América, hasta dos veces, la última con *V. vulpes*, el zorro común con distribución palaeártica. El zorro polar *Alopex lagopus* ha evolucionado en Eurasia de *Vulpes* y ha llegado a entrar en Alaska y el norte de Canadá al final del Pleistoceno.

Procyonidae o mapaches son Carnivora omnívoros no muy grandes. Existe registro fósil en el Mioceno de Europa, pero parece que es en Norteamérica donde el grupo ha tenido más éxito; y en Suramérica todavía más, ya que hay cinco o más especies actualmente.

Los Mustelidae son Carnivora generalmente pequeños y son diversos en las Américas en la actualidad y lo han sido también durante el Pleistoceno con los géneros *Martes* y *Mustela*, conocidos también de Eurasia y otras formas únicamente americanas como las mofetas. El glotón, *Gulo*, ha aparecido al principio del Pleistoceno y tiene una distribución holártica. Las nutrias (Lutrinae) están representadas por dos géneros. Restos de *Lutra* del Pleistoceno inferior ya son atribuidos a la especie actual *Lutra canadensis*, lo que contrasta con la situación en Europa, donde la especie actual apareció al final del Pleistoceno. *Lutra* se ha dispersado también por Suramérica.

La nutria marisquera, *Enhydra*, apareció también al principio del Pleistoceno, pero con otra especie. *Satherium piscinarium* del Plioceno final de Norteamérica puede haber sido ancestral a *Pteronura brasiliensis*.

Entre los Ursidae hay dos grupos. *Tremarctos* y *Arctodus* son endémicos de América. Los dos géneros se han extinguido en Norteamérica al final del Pleistoceno, pero el primer género sigue vivo en Suramérica. *Arctodus simus* era un oso con patas remarcablemente largas y probablemente era más carnívoro que la mayoría de los osos. Esto también lo sugiere el M^2 , que es muy corto. Los osos no tienen M^3 (pero sí, M_3), el alargamiento de los molares posteriores es una indicación de una dieta más omnívora. Ya al final del Plioceno, el género *Ursus* existía en Norteamérica, con una forma pequeña muy parecida a la de Eurasia, que allí ha evolucionado en *U. thibetanus*, mientras que la forma norteamericana evolucionó en *Ursus americanus*. Al final del Pleistoceno, *Ursus arctos* se dispersó desde Asia y tiene en la actualidad una distribución holártica. *Ursus maritimus*, el oso polar, ha aparecido durante el Holoceno. Probablemente es una especie que se ha separado muy recientemente en el Viejo Mundo de la especie anterior.

Los Hyanidae no han sido comunes en América y en el Pleistoceno temprano hay una sola especie, *Chasmaporthetes ossifagus*. El mismo género es conocido en Eurasia, donde se ha extinguido al final del Plioceno, salvo en la isla de Cerdeña.

Los Felidae tienen relaciones estrechas con formas del Viejo Mundo. *Smilodon fatalis* es una forma parecida a *Megantereon* (conocido en el Viejo Mundo, hasta el principio del Pleistoceno también en América) y *Homotherium serum* está muy próximo a *Homotherium* del Viejo Mundo. Ambas formas han sobrevivido hasta el final del Pleistoceno, lo que es mucho más que las formas comparables del Viejo Mundo. *Panthera leo atrox* y *Lynx issiodorensis* son las mismas especies del Viejo Mundo, mientras que *Acinonyx trumani* (o *Miracinonyx*), *Lynx canadensis* y *Lynx rufus* son especies diferentes de los mismos géneros. *Panthera onca*, el jaguar, se considera ahora un descendiente de *Panthera gombaszoegensis* del Viejo Mundo, e incluso se incluye esta última forma en la primera especie como la subespecie *Panthera onca gombaszoegensis*. El puma, *Felis concolor*, representa posiblemente otra dispersión del Viejo Mundo hacia América. *Felis yaguaroundi* es una forma relativamente pequeña de los trópicos.

Los Litopterna son unos ungulados endémicos de Suramérica. Hay Litopterna, que en su morfología han evolucionado de forma convergente a caballos y camélidos. Ha sido un orden muy diverso, pero su declive empezó con el «Gran Intercambio». Solamente la familia Macraucheniidae ha llegado al final del Pleistoceno y más tarde; el registro datado más reciente es de 8.390 años y aparece junto con restos humanos. La forma terminal de este grupo, *Macrauchenia*, es bien conocida por los fósiles. Tiene los nasales reducidos, más reducido que en los tapires. Por esto se interpreta una pequeña proboscis. Es braquiodonto, tridactil y tiene cuello largo. Los esqueletos tienen un aspecto de llama, pero más robusto. Puede haber sido un ramoneador folívoro, que con su cuello largo y pequeño proboscis se alimentaba de un estrato de vegetación más alto que los tapires.

Los **Notoungulata** son ungulados hipsodontos, probablemente eran pastadores. Como los Litopterna, han sido diversos hasta el «Gran Intercambio». Ha habido formas pequeñas parecidas a los lagomorfos y roedores, y otras grandes. La única familia que ha llegado hasta el final del Pleistoceno son los Toxodontidae. Varias especies, entre ellos un *Toxodon* del tamaño de un rinoceronte, han llegado hasta el fin del Pleistoceno. El último registro datado de *Toxodon* fue encontrado junto con restos humanos, y es de hace 8.500 años.

Los **Proboscidea**, de origen africano, han llegado a Norteamérica durante el Mioceno. *Mammuth americanum*, de la familia Mammuthidae, es una de estas formas primitivas. Mientras que este género se ha extinguido en Europa antes del Pleistoceno, en Norteamérica ha llegado hasta el final del Pleistoceno. Eran proboscideos no muy grandes, con pelaje marrón y folívoros con dientes zygodontos. Han sido encontrados restos en cientos de yacimientos del Pleistoceno tardío de ambiente periglacial. También se han hallado restos en las redes de los pescadores en la plataforma continental, hasta 300 km de la costa. Lo que implica que vivieron allí durante el último glacial. Los Gomphotheriidae eran otros proboscideos primitivos, que han llegado en el Mioceno a Norteamérica. Están representados por el género bunodonto y braquiodonto *Cuvieronius*, que se dispersó al final del Plioceno en Suramérica, donde se extinguió durante el Pleistoceno temprano, mientras que en Norteamérica llegó hasta el final del Pleistoceno. Otro género de esta familia es *Stegomastodon*, que, antes de extinguirse en Norteamérica durante el Pleistoceno temprano, se dispersó por Suramérica, donde se extinguió al final del Pleistoceno. Los Elephantidae son proboscideos modernos e incluyen, entre otros, a las especies vivas y los mamuts (género *Mammuthus*, no *Mammut*). Al principio del Pleistoceno, *Mammuthus meridionalis* se dispersó por Norteamérica. Las secuencias de especies de este género en Norteamérica y en el Viejo Mundo se parecen, pero existen diferentes opiniones sobre detalles de la interpretación. *M. imperator* y después *M. columbi* (incluyendo *M. jeffersoni*) pueden haber sido descendientes locales, mientras que *Mammuthus primigenius* sería otra dispersión desde Eurasia. *Mammuthus primigenius* en el norte y *M. columbi* más al sur (pero todavía en Norteamérica) llegaron hasta, más o menos, el fin del Pleistoceno, cuando se extinguieron.

Los **Perissodactyla** están representados por dos familias. Este orden se ha originado probablemente en Norteamérica y es curioso el hecho de que muchas familias no hayan llegado al Cuaternario, incluso los Rhinocerotidae.

Los Equidae han sido muy abundantes y diversos en Norteamérica desde el Eoceno. El único género del Pleistoceno es *Equus*, también de origen americano, y ha sido muy diverso en el Pleistoceno con hasta diez especies coetáneas. Alrededor de la transición Pleistoceno-Holoceno ha habido una extinción masiva de équidos. En el primer intercambio masivo del «Gran Intercambio», hace unos 2,7-2,5 millones de años, un équido próximo a *Equus* llegó a Suramérica dando lugar al género *Hippidion*, que luego se diversificó. Estos équidos provenían de ambientes más húmedos que los *Equus*. Este último género entró en el Pleistoceno temprano. Alrededor de la transición Pleistoceno-Holoceno se extinguieron dos especies de *Hippidion* y cuatro de *Equus*.

Los Tapiridae son muy conservadores en su morfología, y como consecuencia, especies del Mioceno medio ya son atribuidas a este género, tanto en el Nuevo como en el Viejo Mundo. En Norteamérica se cita una especie desde el principio del Pleistoceno, y dos más hacia el final del Pleistoceno. Todos se extinguieron en la transición Pleistoceno-Holoceno. Otras tres especies siguen vivas en Suramérica. Son típicos de ambientes húmedos y cerrados.

Los **Artiodactyla** están representados por cinco familias, tres de ellas originarias de Norteamérica, los Antilocapridae, que siempre han estado restringidos a este continente, los Dicotylidae, que se han dispersado a Suramérica, y los Camelidae, que se han dispersado a Suramérica y al Viejo Mundo y extinguido en Norteamérica.

Los **Dicotylidae** (= Tayassuidae) o pécaris son parecidos a los Suidae del Viejo Mundo y se han separado de esta familia en el Eoceno tardío al dispersarse por Norteamérica. Comparten el aspecto general, disco nasal, morfologías del cráneo y muchos detalles de la estructura de las extremidades. Durante millones de años han vivido en Norteamérica, hasta que se ha formado la conexión con Suramérica hace unos 2,7 millones de años, cuando se han dispersado hacia el sur. Del Pleistoceno norteamericano se conocen *Mylohyus*, con una molarización de los premolares muy avanzada, y *Platygonus*, con tendencia hacia a la lofodondia (con crestas transversales en los molares). De *Platygonus compresus* se sabe que ha vivido muy próximo al límite del hielo continental durante los glaciales. Estos géneros se han extinguido alrededor de la transición Pleistoceno-Holoceno. *Platygonus* es un de los géneros que se ha dispersado hacia Suramérica, donde igualmente se ha extinguido. *Catagonus* es un género relacionado con *Platygonus*, que ha sido descrito en base a fósiles, pero que en los años sesenta ha sido descubierto vivo en la Patagonia. Durante la segunda mitad del Pleistoceno medio aparecen en Suramérica las otras dos especies actuales, *Tayassu pecari* y *Tayassu tayacu*. Estas dos especies son muy parecidas, y muchos las unen en el género *Tayassu*. No se conoce el antepasado directo de estas formas, son más primitivos que el grupo *Platygonus/Catagonus* en su bunodondia y más primitivo que *Mylohyus* en el menor grado de molarización de sus premolares. Durante el Holoceno, *T. pecari* se dispersó por el sur de Norteamérica.

Los **Camelidae** son artiodáctilos que se parecen en muchas características un poco a los rumiantes: pérdida de algunos incisivos superiores, selenodondia, fusión de los metápodos III y IV, reducción de los metápodos laterales, principio de rumiar. Parte de estas semejanzas son paralelismos. Difieren en mantener el tercer incisivo superior (que además es muy grande y caniniforme) y caninos superiores e inferiores, la falta de fusión del navicular y cuboides, etc. En general son muy hipsodontos. Todos los camélidos están y han estado adaptados a ambientes abiertos y áridos, incluso xéricos. Tienen una larga historia en Norteamérica y han sido muy diversos. En el Pleistoceno existían varias tribus: Camelini, Camelopini y Laminini. Los camellos y dromedarios actuales descienden de una forma que se ha dispersado hace unos 6 millones de años en el Viejo Mundo. Estas formas actuales son Camelini, mientras que en Norteamérica los últimos Camelini, *Titanotylopus* y *Blancocamelus*, se extinguieron durante el Pleistoceno temprano. Eran formas aún más grandes que los camellos actuales. *Camelops* y los Laminini, *Hemiauchenia* y *Palaeolama* vivieron más o menos

hasta la transición Pleistoceno-Holoceno. Como parte del «Gran Intercambio», los Laminini se han dispersado por Suramérica, donde se conocen los dos géneros mencionados y *Eulamalops* y el actual *Lama*. Existieron hasta ocho especies al final del Pleistoceno, de los que la mayoría no pasó del principio del Holoceno. En la actualidad hay dos especies silvestres vivas, *Lama guanicoe* y *Lama vicugna* (vicuña), y dos formas domésticas de la última especie, *Lama glama* (la llama) y *Lama pacos* (alpaca). Los primeros indicios de domesticación datan de hace unos 6.000-5.000 años.

Los Cervidae son una familia originaria de Eurasia, pero presente en Norteamérica ya desde el Mioceno. La subfamilia Cervinae está representada en Norteamérica solamente por *Cervus elaphus*, que se dispersó durante el Pleistoceno (¿temprano final?) desde el norte de Asia. Difiere del ciervo europeo actual en no tener corona en la asta, como ocurre también en los ciervos del este asiático y los primeros de Europa (*C. elaphus acoronatus*), y algunas veces es considerado como especie diferente: *C. canadensis*.

La mayoría de los cérvidos norteamericanos pertenece a la subfamilia Odocoilinae. *Odocoileus* se ha dispersado por Norteamérica al principio del Plioceno, probablemente originario de algún antepasado del corzo (*Procapreolus*) o forma próxima. Es un cérvido con una dentición parecida a la del corzo, pero con el pliegue protoconal en los molares superiores y con unas astas que se parecen más a las del reno, siendo algo más grandes, más complicadas y curvadas hacia delante. Las dos especies actuales, *Odocoileus virginianus* y *O. hemionus*, han aparecido antes y durante el Pleistoceno, y el género no ha sufrido extinciones durante el Cuaternario. *Sangamonia* era un cérvido con los huesos de las extremidades particularmente alargados, y probablemente habitaba llanuras abiertas. *Navahoceros* era un cérvido grande muy parecido al reno, con metápodos cortos y robustos, que han sido interpretados como adaptación a un ambiente montañoso. Estos dos géneros se extinguieron alrededor de la transición Pleistoceno-Holoceno. *Rangifer tarandus*, el reno actual, aparecía probablemente durante el Pleistoceno temprano final o medio temprano, aunque probablemente antes que en Europa. Su origen puede haber sido en el noreste de Asia. *Alces latifrons*, conocido también de Europa, aparecía al final del Pleistoceno temprano y era un alce muy grande, mucho más que el alce actual. Se supone que esta especie ha entrado en Alaska durante un glacial; y durante un interglacial posterior, cuando desaparecía el hielo continental en Canadá, se dispersó por el resto de Norteamérica. *Alces scotti* (o *Cervalces scotti*) era una forma muy parecida, pero con astas más complicadas y probablemente era un descendiente de *A. latifrons* en Norteamérica. Se extinguió al final del Pleistoceno. El alce actual, *Alces alces*, ha descendido de *Alces latifrons* en Eurasia y se ha dispersado en Norteamérica durante al final del Pleistoceno.

Los cérvidos han entrado en Suramérica al principio del Pleistoceno, y entonces no pertenecen a la primera dispersión del «Gran Intercambio». Los primeros cérvidos incluyen a *Antifer*, de gran tamaño y con astas relativamente complicadas, *Epieuryceros*, grande y con astas con palmación, y *Paraceros*, el único género entre ellos que llega hasta la transición Pleistoceno-Holoceno. En el Pleistoceno medio aparecen: *Morenelaphus*, de talla media o pequeña y con astas complicadas; *Hippocamelus*, de talla mediana y con astas con una sola bifurcación, y *Ozotocerus*, de talla pequeña

con astas parecidas a las de *Capreolus*. *Hippocamelus* está probablemente relacionado con *Navahoceros* de Norteamérica. *Morenelaphus* se extinguió alrededor de la transición Pleistoceno-Holoceno, y algunas de las otras formas viven ahora en una zona reducida. *Blastocerus* probablemente descendía en Norteamérica de *Odocoileus*; durante el Pleistoceno medio se extinguió allí, pero antes se dispersó por Suramérica, donde sigue vivo. *Pudu* y *Mazama*, pequeños y con astas sin bifurcación, son conocidos como especies vivas. La mayoría de estos cérvidos viven en ambientes cerrados, pero *Hippocamelus* es típico de montes y aparece hasta por encima de la línea de vegetación arborescente.

Los **Antilocapridae** son una familia endémica de Norteamérica, y se han originado durante el Mioceno medio a partir de otra familia endémica. Están relacionados con los Cervidae, con los que comparten algunos caracteres anatómicos, como por ejemplo un canal antero-distal cerrado en el metatarsiano. Tienen dos o cuatro apéndices craneales que se parecen a los cuernos de los bóvidos en que consisten en un núcleo óseo y una cobertura de queratina, pero difieren en que pueden tener morfologías más complejas que un cuerno de bóvido; en la única especie actual la cobertura de queratina se bifurca. El origen de estos apéndices difiere de los cuernos de bóvidos, donde el núcleo óseo se origina como parte del frontal, y se parece a los cérvidos, donde el pedículo se origina independientemente y se fusionan más tarde al frontal. No mudan. Se supone que también los ciervos han pasado por una etapa en que no mudaban anualmente y que las astas tenían cobertura de piel o queratina. Son animales hipsodontos con premolares reducidos. La especie actual es muy veloz y éste era probablemente también el caso de las especies fósiles. Durante el Pleistoceno existieron hasta unas ocho especies en el mismo momento atribuidas a los géneros *Capromeryx*, *Tetrameryx*, *Stockoceros*, *Hayoceros* y *Antilocapra*. Unas cinco especies se han extinguido en la transición Pleistoceno-Holoceno. La única especie actual es *Antilocapra americana*.

Los **Bovidae** están restringidos a Norteamérica. La familia se ha originado en el Viejo Mundo, ha entrado alrededor de la transición Plio-Pleistoceno en Norteamérica con algunas especies, y durante el Pleistoceno medio han entrado otras especies. Los bóvidos americanos pertenecen sobre todo a los Caprinae y a los grandes Bovini (bisontes y el yak), pero también hay algún antílope. Todas estas formas están adaptadas a ambientes abiertos e incluso áridos. No han pasado el estrecho de Panamá con su ambiente cerrado y húmedo.

El antílope *Saiga tatarica* es la misma especie que vive en la actualidad en el centro de Asia y que ha aparecido durante varios glaciales en Europa. En Norteamérica apareció durante el Pleistoceno medio, aparentemente un poco antes que en Europa. Se ha extinguido al principio del Holoceno.

Euceratherium y *Soergelia* son los primeros bóvidos de Norteamérica. Ambas formas vienen evidentemente de Asia. La aparición y extinción de *Soergelia* en Norteamérica ocurren respectivamente antes y después que en Europa, resultando en una distribución temporal más amplia, y *Euceratherium* no es conocido en Europa. Ambos bóvidos son Ovibovini, un grupo de Caprinae. *Euceratherium* es la forma más

primitiva y tiene los núcleos óseos de los cuernos dirigidos hacia arriba y detrás en la base, curvándose hacia delante en la parte distal; mientras que *Soergelia* tiene los núcleos óseos de los cuernos dirigidos hacia fuera y arriba y están curvados hacia delante. Un bóvido que se indica con los nombres *Symbos* y *Bootherium* es morfológicamente intermedio entre *Soergelia* y los bueyes almizclados. Tiene metápodos con un grado de robustez intermedio y tiene los núcleos óseos dirigidos hacia fuera en la base, mientras que más hacia los extremos pueden llegar a ser fuertemente curvados hacia arriba. Esta forma transitoria no se conoce de Eurasia. *Praeovibos* y *Ovibos*, bueyes almizclados, aparecían durante el Pleistoceno medio, más tarde que en Europa y Asia. *Ovibos moschatus* es la única especie de este grupo que vive en la actualidad. *Euceratherium* y *Symbos/Bootherium* se extinguieron alrededor de la transición Pleistoceno-Holoceno, y las otras formas durante el Pleistoceno medio.

Las ovejas *Ovis dalli* y *Ovis canadiensis* son parecidas a *Ovis antiqua* de Europa, la primera forma vive más al norte y tiene el pelaje blanco. Son de origen asiático y aparecieron durante el Pleistoceno medio, aproximadamente en el mismo momento en que *Ovis antiqua* aparecía en Europa. *Oreamnos americanus* (cabra blanca) está muy adaptado al ambiente montañoso. Tiene unos metápodos muy cortos y robustos y en esto es parecido al takín, *Budorcas* de las Himalayas. Tiene unos cuernos pequeños dirigidos hacia arriba. Aparecía en el mismo momento que *Ovis*.

Los bisontes son también de origen asiático y se dispersaron por Norteamérica más o menos en el mismo momento que *Ovis*. Varias especies han sido reconocidas, incluso *Bison priscus*. Existe una confusión en Europa entre esta especie (que ha sido definida en Europa) y *Bison schoetensacki*. De todas formas, parece que la forma inicial de Norteamérica es parecida a un bisonte europeo. Además hay un bisonte con cuernos gigantes, *Bison latifrons*. Estas dos formas desaparecieron alrededor de la transición Pleistoceno-Holoceno. Al final del Pleistoceno medio aparecía la especie actual *Bison bison*, probablemente como otro inmigrante desde Asia. El yak, *Poephagus grunniens*, que vive en la actualidad en el Tíbet, ha llegado en la segunda parte del Pleistoceno medio hasta Alaska.

EVOLUCIÓN FAUNÍSTICA Y CLIMA. PATRONES BIOGEOGRÁFICOS

Los **Intercambios Norteamérica-Eurasia** han ocurrido repetidas veces durante la última parte del Terciario y el Cuaternario. Al final del Terciario, Norteamérica tenía un endemismo moderado y los ungulados incluían a una variedad de *Dicotylidae*, *Camelidae* y *Antilocapridae*, familias poco o no conocidas en Asia. Los carnívoros incluían a los *Procyonidae*. Los *Canidae* eran diversos, mientras los *Hyaenidae* se extinguieron al principio del Pleistoceno. Un glacial hace unos 2,7-2,5 millones de años provocó un bajón en el nivel eustático marino, que permitió el «Gran Intercambio» con Suramérica y otro intercambio con Asia. Desde Norteamérica se dispersaron *Equus* y *Canis* (el antepasado al lobo) hacia Eurasia, donde es un acontecimiento importante, pero curiosamente no hubo dispersiones importantes en la dirección contraria. Hace unos 1,8 millones de años, se dispersaron desde Asia los primeros bóvidos (*Soergelia* y *Euceratherium*), *Mammuthus meridionalis*, *Homotherium* y *Panthera onca*. Desde

el final del Pleistoceno temprano hubo varias dispersiones desde Asia: *Cervus elaphus*, *Alces latifrons*, *Ovis*, *Oreamnos*, *Bison*, *Acynonyx*, *Saiga*, *Canis lupus*, *Mammuthus primigenius*, *Panthera leo*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*, *Cuon alpinus*, *Alces alces* (Woodburne & Swisher, 1995).

Antes del **Gran Intercambio** («*Great American Biotic Interchange*»), la fauna de mamíferos de Suramérica consistía en marsupiales, ungulados endémicos (Litopterna, Nothungulata), Xenarthra (armadillos, perezosos, etc.), Platyrrhini (monos), roedores caviomorfos. No hubo Carnivora, pero sí marsupiales carnívoros. La fauna norteamericana consistía en lagomorfos, una variedad de roedores, insectívoros, carnívoros (mustélidos, cánidos, procyonidos, úrsidos, félidos y un hiénido), proboscídeos (Mammutidae y Gomphotheriidae) y perisodáctilos (équidos y tapires) y artiodáctilos (pecaris, camellos, antilocápridos, cérvidos).

El levantamiento del estrecho de Panamá es un proceso tectónico, y más lento que las variaciones del nivel eustático de los océanos, provocados por la acumulación de hielo sobre continentes durante los glaciales. Se puede suponer que al principio había un contacto terrestre intermitente y quizás ni siquiera completo. Alrededor de hace unos 3,6 Ma los cricétidos y el primer pecari llegaron a Suramérica. Esto puede corresponder a un período algo más frío. El primer intercambio fue hace unos 2,7-2,5 millones de años y seguramente corresponde con un glacial. Cánidos, úrsidos, mustélidos, proboscídeos, équidos, tapires, camélidos, cérvidos y más pecaris se dispersaron por Suramérica. Marsupiales (oposums), dos familias de roedores caviomorfos, Nothungulata, y varias familias de xenarthros (edentados), como los Dasypodidae (perezosos), Chlamytheriidae, Glyptodontidae (parecidos a armadillos gigantes, pero herbívoros), Myrmecophagidae (osos hormigueros), Megalonychidae y Megatheriidae se dispersaron hacia Norteamérica. Hay relativamente muchos mamíferos de ambientes más o menos abiertos que se han dispersado hacia Suramérica, mientras que tenían que pasar zonas con ambientes húmedos y cerrados. Estas formas pueden haber pasado por las cadenas montañosas a altitudes con un ambiente diferente. Aunque inicialmente el intercambio era más o menos simétrico, más tarde dominaron las dispersiones hacia Suramérica. A largo plazo, los mamíferos que se dispersaron hacia el sur han tenido más éxito que los que se dispersaron hacia el norte y al final del Pleistoceno gran parte de los grandes mamíferos suramericanos eran de origen norteamericano, mientras que solamente una parte modesta de la fauna norteamericana era de origen suramericano. Estos dos fenómenos tienen probablemente que ver con la tendencia general del clima. Los bóvidos y elefántidos han llegado a partir del principio del Pleistoceno desde Asia a Norteamérica, y pudieron tomar parte en el primer intercambio faunístico con Suramérica, pero tampoco lo hicieron más tarde, probablemente por las mismas adaptaciones que les permitieron pasar el ambiente del estrecho de Bering (Colbert, 1955; Stehli & Webb, 1985; Webb, 1976; Webb & Rancy, 1996).

LA HIPÓTESIS DE EXCESO DE MATANZA Y EL «MODELO BLITZKRIEG»

El otro fenómeno importante que marca la evolución faunística de las Américas es una extinción masiva de la macrofauna al final del Pleistoceno y principio del Holoceno (Alberdi *et al.*, 1995a; Alroy, 2001; Diamond, 1982; Martin, 1984; Stafford, 1990; Ward, 1997).

Según Martin (1990) se extinguieron en Norteamérica alrededor de hace unos 11.000 años los perezosos *Pampatherium* y *Propaeopus*, los gliptodontes (estos «armadillos gigantes herbívoros»), *Glyptodon* y *Glyptotherium*, los perezosos *Megalonyx*, *Eremotherium*, *Notrhoterops* y *Glossotherium*, los carnívoros *Arctodus* y *Tremarctos* (este último úrsido ha sobrevivido en Suramérica), *Homotherium* y *Smilodon* (tigres de dientes de sable) y *Acynonyx* (guepardo), los roedores *Castoroides* (castor gigante) y *Nechoerus* (capibara gigante), los perisodáctilos *Equus* (muchas especies de caballos) y *Tapirus*, los artiodáctilos *Mylohyus* y *Platygonus* (pecaris), *Camelops*, *Hemiauchenia* y *Palaeolama* (camélidos), *Cervalces* (o *Alces scotti*, un alce gigante), *Navahoceros* y *Blastoceros* (este último cérvido ha sobrevivido en Suramérica), *Tetrameryx* (un antilocáprido), *Bootherium* y *Euceratherium* (bóvidos), y los proboscídeos *Mammut*, *Cuvieronius* y *Mammuthus*. En muchos casos, se extinguieron varias especies por género, y en algunos casos, como en el de los équidos, muchas especies de un solo género. La extinción afectó a dos tercios de los grandes mamíferos.

En Suramérica se extinguieron al mismo tiempo, o quizás un poco más tarde, los ungulados suramericanos *Macrauchenia*, *Toxodon* y *Mixotoxodon*, los proboscídeos *Cuvieronius* y *Stegomastodon*, los équidos *Hippidion* y *Equus*, los artiodáctilos *Platygonus* (pecari), *Memiauchenia*, *Lama gracilis* y *Eulamaops* (camélidos) y *Paraceros*, *Antifer* y *Morenolephus* (cérvidos), y varios *Xenarthra* y marsupiales (Alberdi *et al.*, 1995a). La extinción afectó a tres cuartas partes de los grandes mamíferos.

Estas extinciones ocurrieron en un lapso de tiempo muy corto, afectaron a animales que vivían en una variedad de ambientes en todas latitudes de América, a animales que habían sobrevivido ya a muchos cambios climáticos y ambientales, afectaron sobre todo a los animales grandes y coincidieron con la llegada de *Homo*. No es extraño que la causa de estas extinciones haya sido muy discutida. Se ha propuesto que son causa de cambios climáticos o ambientales, de la caza por *Homo* o por una combinación. Paul Martin es un gran defensor de la «hipótesis de exceso de matanza», es decir, *Homo* ha causado la extinción por cazar más de lo que pueden reponer las poblaciones de grandes mamíferos por natalidad (Martin, 1984).

Hay que recordar aquí las diferentes estrategias de procreación. En poblaciones estables, existe siempre un equilibrio entre el número de individuos que se mueren y los que nacen y llegan a procrear. Hay especies, en las que un individuo puede tener muchos descendientes porque las camadas son grandes y no muy separadas en el tiempo, como en las ratas y conejos. De cada generación solamente pocos individuos llegan a procrear, los otros mueren sin haber procreado, porque no obtienen un territorio, porque son cazados por depredadores, etc. (r-selección). Hay una fuerte competencia entre los individuos de la misma especie. Las especies con esta estrategia tienen poblaciones que pueden fluctuar mucho en tamaño (por ejemplo con las estaciones), y que tienen la capacidad de recuperarse después de un declive, o de llenar rápidamente un nuevo territorio o nicho. En el otro extremo están los animales, generalmente grandes y con pocos depredadores como los elefantes, en los que cada individuo tiene pocos descendientes, pero cada individuo tiene una gran probabilidad de llegar a ser adulto y procrearse (k-selección). Las poblaciones de los animales con esta estrategia tienen un equilibrio muy delicado y se recuperan lentamente después de epidemias o períodos con clima adverso (por ejemplo, períodos áridos). La eliminación por caza de pocos individuos al año puede causar un desequilibrio y una disminución de la población.

Las extinciones ocurrieron al final del Pleistoceno, pasando de un glacial a un interglacial. Durante los últimos 900.000 años ha habido nueve ciclos glaciales, con nueve transiciones de glacial a interglacial y también nueve de interglacial a glacial. No todos los cambios han sido igual de fuertes, pero también se ha ido adaptando parte de la fauna al ambiente glacial. No obstante, las extinciones afectaron a animales de ambiente glacial, interglacial de latitudes intermedias, a animales tropicales, animales de ambientes abiertos y cerrados. Es difícil explicar esto con un cambio climático, porque lo que sería negativo para una especie, sería beneficioso para otra. No obstante, sí puede haber influido. La ciclicidad glacial-interglacial de latitudes altas se refleja en una ciclicidad pluvial-interpluvial en los trópicos. Ciertos animales tienen una distribución amplia durante períodos fríos o secos y otros animales la tienen más reducida. Cuando el clima cambia, la distribución de unos se va a reducir, y la de otros se va a ampliar. Si en un momento determinado entra un depredador importante, las poblaciones que deberían expandirse pueden ser no capaces de hacerlo, por la presión del depredador, mientras que las poblaciones en vía de declive reciben una presión añadida. También hay que tener en cuenta que una población que se reduce puede fragmentarse o que la densidad de individuos puede disminuir drásticamente. Ambos fenómenos afectan a la viabilidad de la especie. Pequeñas poblaciones aisladas pueden tener muy pocos individuos para mantener una variedad genética suficiente (endogamia, como en pueblos pequeños y casas reales, hasta el principio del siglo xx), que disminuye la viabilidad de estas poblaciones. Una población con distribución igual pero con poca densidad tampoco favorece el flujo genético, y en un caso extremo puede causar que individuos no puedan encontrar pareja.

Paul Martin ha ido más allá que la «hipótesis de exceso de matanza» y ha propuesto el «modelo Blitzkrieg». El término Blitzkrieg viene de la segunda guerra mundial y refiere a una guerra de conquista muy rápida, tan rápida que sorprende al adversario. Así conquistaron los alemanes gran parte de Europa. Algo parecido puede ocurrir cuando un depredador importante entra en un nuevo territorio. Inicialmente, los animales que no están acostumbrados a este depredador no le reconocen como tal (Berger *et al.*, 2001). Las poblaciones de las presas pueden sufrir mucho en poco tiempo, hasta que aprenden el peligro de los depredadores. Este fenómeno ha sido observado en la actualidad, por ejemplo cuando aparecieron osos en una zona donde los alces que vivían allí nunca habían visto osos. El modelo de Martin propone que la colonización de América por *Homo* ha sido como un frente de caza y extinción pasando del norte hacia el sur. La forma de caza puede haber sido destructiva, resultando en más animales muertos de los que podían aprovechar los cazadores (por ejemplo, empujar una manada hacia un acantilado), o simplemente un acceso muy fácil a un recurso tiende a llevar a un uso menos económico. El modelo Blitzkrieg ha sido criticado, no se ha observado la diacronía de extinción del norte hacia el sur y no han sido encontrados suficientes yacimientos que muestren la matanza de grandes mamíferos.

En la perspectiva mundial la «hipótesis de exceso de matanza» encuentra un fuerte argumento en la repetición del patrón de extinciones masivas que coinciden con la primera llegada de *Homo sapiens*: Australia, América, y muchas islas: Baleares, Chipre, Madagascar, Cuba, Nueva Zelanda y otras islas del Pacífico, etc. Y siempre son los mamíferos y aves grandes los que pueden haber sido presas atractivas. Se ha preguntado por qué no ha habido eventos de extinción de la misma escala en África y Eurasia. En estos continentes la macrofauna también ha sufrido extinciones, que ha

dejado la fauna reciente empobrecida en comparación con la del Pleistoceno, pero no ha sido un fenómeno tan dramático. La diferencia es que en estos continentes, el primero en llegar no fue *Homo sapiens*, sino otras especies con tecnología menos desarrollada. La fauna en estos continentes ha vivido el desarrollo de la caza y ha tenido tiempo para aprender el peligro y la mejor defensa.

Estas extinciones en América pueden haber sido muy importantes en el posterior desarrollo de la humanidad en estos continentes. Han sido domesticados pocos mamíferos en América: las llamas y alpacas (que vienen de la misma especie silvestre) y los perros. Se ha sugerido que las extinciones masivas han dejado este continente sin mamíferos grandes aptos para ser domesticados (Diamond, 1997). Queda la duda de por qué los *Ovis* del Viejo Mundo han sido domesticados y no lo ha sido ninguna de las dos especies americanas de este género. Quizás es porque en América *Ovis* no vive próximo a las zonas de domesticación de plantas, y la domesticación de una sola forma no es rentable: exige el cambio de modo de vida, pero no ofrece una dieta completa. De todas formas, la mayor parte del tiempo *Homo* ha vivido en América con fauna muy poco variada, lo que también debe haber influido en el modo de vida de cazadores recolectores.

LAS CHANNEL ISLANDS

Las islas Anacapa, San Miguel, Santa Rosa y Santa Barbara son islas oceánicas y aunque están a solamente unos 30 km de California, nunca se han unido al continente. Durante el último glacial las tres islas mayores se han unido formando una isla de unos 2.000 km² y la distancia a California era unos 10 km. En estas islas se han encontrado restos del mamut endémico enano *Mammuthus exilis* y dos especies de ratones; en la actualidad siguen viviendo en las islas un zorro, una mofeta, ratones, reptiles y anfibios (Webb, 1988). Las dataciones sugieren que los proboscídeos enanos han vivido en estas islas entre hace unos 60 y 12,5 ka (Roth, 1996).

LAS GRANDES ANTILLAS

La historia geológica de las Grandes Antillas es compleja. Cuba tiene una superficie de unos 115.000 km² y una distancia de unos 180 km a Florida, durante el último glacial quizás unos 130 km, y también 180 km a Yucatán. Hispaniola (o La Española) tiene una superficie de unos 76.000 km² y está a unos 70 km de Cuba. Hacia el oeste hay un arco de islas que curva hacia el sur hacia Venezuela. Hay canales profundos entre muchas de estas islas. Todas estas islas forman un arco insular en el sentido geológico: la subducción de una placa oceánica provoca el levantamiento de un arco de islas.

Se conoce fauna fósil de estas islas, sobre todo del Cuaternario (MacPhee & Iturralde-Vinent, 2000; Matthew & Paula-Couto, 1959). De Cuba y de Hispaniola se conocen roedores grandes y Megalonychidae (Xenarthra) pequeños: *Megalocnus*, *Parocnus*, *Neocnus*, *Acratocnus*. Estas formas son del Cuaternario, pero *Imagocnus* es Mioceno y se conoce algún resto del Oligoceno. Las afinidades de estos animales son con Suramérica. Los Megalonychidae tenían muchas adaptaciones diferentes, eran

arbóreos o terrestres. Además hay tres géneros de primates: *Xenothrix*, *Antillothrix* y *Paralouatta*, que forman un grupo monofilético, relacionado con *Callicebus* de Suramérica. Hay registro fósil de primates del Mioceno. Y hay roedores con afinidades suramericanas. Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) y MacPhee & Iturralde-Vinent (2000) explican la llegada de estas formas con la hipótesis de GAARlandia (*Greater Antilles and Aves Ridge*), suponiendo que un arco emergido durante el Oligoceno conectaba Cuba y La Española con Suramérica. Un colapso de ese arco después de 32 Ma supuso el principio del aislamiento de la fauna en estas islas. La mayor parte de estas formas endémicas se han extinguido en dos fases: la primera en el Holoceno en relación con la llegada de *Homo* (con el último registro de megalonchido datado en unos 6.250 años) y la otra a partir de hace unos 500 años, relacionada con la llegada de los europeos (MacPhee & Iturralde-Vinent, 2000).

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