



*Los grandes mamíferos del
Plio-Pleistoceno africano: Afrotheria,
Perissodactyla y Artiodactyla I*

Jan van der Made
CSIC, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid

En este capítulo se aborda un conjunto heterogéneo de grandes mamíferos. La mayoría de ellos son herbívoros, la mayoría de ellos son ungulados, pero no todos son herbívoros ni todos son ungulados, y no comparten ninguna característica entre sí que no compartan a su vez con grupos tratados en otros capítulos. Estos grandes mamíferos pertenecen a grupos muy diversos como los afroterios, perisodáctilos y artiodáctilos, que forman la mayor parte del conjunto de mamíferos de gran tamaño del Plio-Pleistoceno africano. Su evolución y distribución geográfica estuvieron sujetas a cambios climáticos y medioambientales. Estos mismos cambios, que provocaron que estos animales evolucionasen del modo en que lo hicieron, condicionaron también la evolución de los homínidos bípedos, el origen de nuestro género y la aparición de herramientas de piedra.

Afrotheria: Los elefantes y sus parientes

Tradicionalmente, los elefantes eran considerados ‘sub-ungulados’, una forma primitiva de ungulados, con los que están emparentados. Sin embargo, los análisis de ADN han clarificado bastante sus conexiones y ahora se incluye a los elefantes entre los Afrotheria, un gran grupo de animales de origen africano.

En el pasado, la posición de los continentes era muy diferente de la actual, y durante gran parte de su historia África fue un continente aislado, con una fauna muy distinta a la que se encontraba en Europa, Asia o Norteamérica, por un lado, y a la de Australia, la Antártida y Sudamérica, por el otro. Los afroterios son un

amplio grupo de animales procedente de África que comprende los elefantes y sus parientes más cercanos (Proboscidea), el cerdo hormiguero (Tubulidentata), los hiracoideos o damanes (Hyracoidae), los sirenios, los tenrécidos y las musarañas elefante. En este capítulo solo se tratarán los animales terrestres plio-pleistocenos de mayor tamaño.

Aunque el cerdo hormiguero y los hiracoideos se expandieron durante el Mioceno y el Plioceno por Asia y Europa, fue el orden Proboscidea el que se dispersó por todos los continentes a excepción de Australia y la Antártida, adaptándose a una gran variedad de climas y ambientes, desde tropicales hasta glaciales y polares. Los Proboscidea tuvieron un papel destacado en la vida de nuestros ancestros, como se puede apreciar por las pinturas rupestres y grabados en piedra, así como por los numerosos yacimientos de matanza y despiece de proboscídeos que han sido objeto de excavaciones.

Proboscidea

El rasgo más destacado de los proboscídeos, como su propio nombre indica, es su nariz con forma de gran trompa. Como ocurre con muchos mamíferos que poseen narices grandes, esto se aprecia en una reducción de sus huesos nasales, situados en la parte superior de su base.

Una característica típica de estos mamíferos es la progresiva reducción del número de incisivos, desde los seis superiores y seis

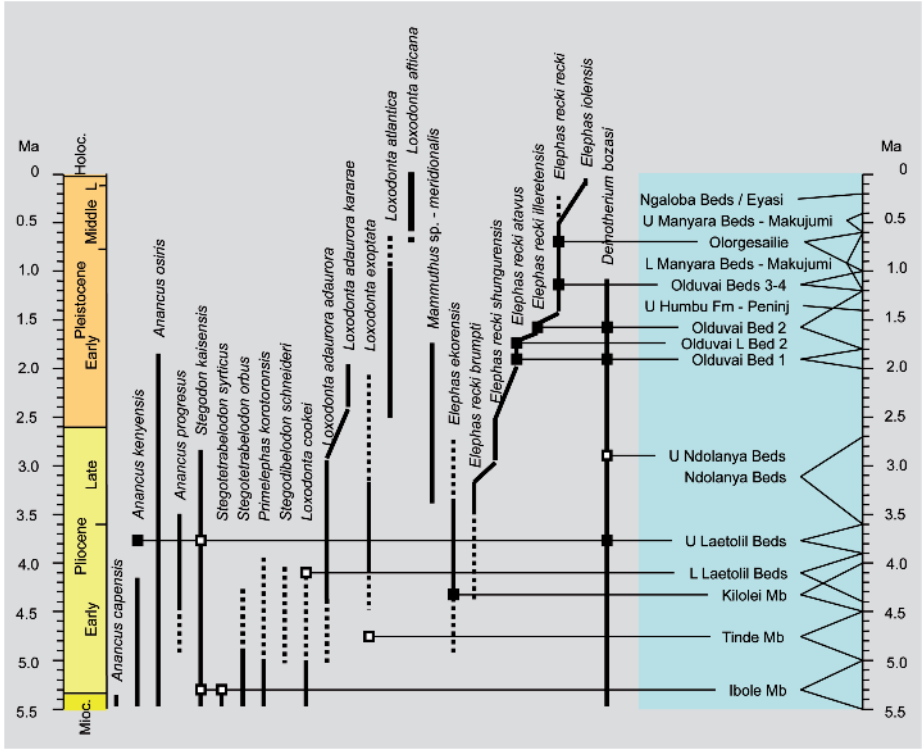


Fig. 1. Distribución temporal de los Proboscidea africanos (según Sanders et al., 2010; modificado). Los yacimientos tanzanos o unidades estratigráficas se muestran a la derecha, señalándose la presencia de especies proboscídeas mediante recuadros negros o, en el caso de que su presencia no sea segura o que no se trate de especies exactamente idénticas, mediante recuadros abiertos (indicadas técnicamente como "cf.", "aff.", "?", "sp."). Proboscídeos de Tanzania según Sanders (1997, 2011) y Sanders et al. (2010).

inferiores primitivos, a dos superiores y dos inferiores, y finalmente con un par de incisivos superiores o un par de incisivos inferiores. Estos incisivos o colmillos incrementaron su tamaño hasta tal punto que causaron cambios en la arquitectura del cráneo, vértebras y músculos del cuello.

Otra característica propia de este grupo es su gran tamaño corporal. Aunque el mamífero terrestre más grande de todos los tiempos fue un rinoceronte, los proboscídeos fueron durante mucho tiempo los mamíferos terrestres de mayor tamaño. El elefante africano actual llega a superar las seis toneladas. Su gran tamaño acarrea importantes implicaciones para su anatomía y biología en general. La fuerza de los músculos y huesos depende de su sección (que es una superficie). Cuanto más larga sea la sección, con una mayor cantidad de fibras musculares dispuestas en paralelo, más fuerza ejercerá. No obstante, el peso del individuo depende de su volumen. Por ejemplo, si comparásemos dos individuos ficticios con la misma forma corporal, aquel con una longitud que doblase

la del segundo tendría cuatro veces más fuerza muscular que este, pero también pesaría ocho veces más. Como consecuencia, tendría para saltar la mitad de fuerza muscular en comparación con su peso corporal. Asimismo, sus huesos se romperían con mayor facilidad al descender. Por tanto, los animales de mayor talla tienen diferentes morfologías, un fenómeno denominado alometría, que entre los proboscídeos tiene como resultado el desarrollo de unos huesos relativamente robustos, unos miembros y extremidades óseas con diferentes morfologías y una manera de correr distinta. Su gran tamaño corporal implica que los proboscídeos tienen un bajo índice metabólico. Al igual que los perisodáctilos, emplean sobre todo el intestino posterior en su digestión, lo que significa que una parte importante de su digestión se desarrolla en la parte posterior del tracto digestivo. Los artiodáctilos y, en particular, los rumiantes, realizan la digestión en el intestino anterior. Estas estrategias diferentes implican distintas ventajas. Sin entrar en detalles, se puede afirmar que la digestión en el intestino posterior es más ventajosa para mamíferos de gran tamaño, mientras que

rumiar lo es para animales de talla menor. Desde su origen en el Eoceno (hace entre 44 y 56 millones de años), los rumiantes se han ido convirtiendo paulatinamente en los herbívoros dominantes de tamaño corporal inferior a unos 1000 kg de peso. Sin embargo, los proboscídeos ya habían desarrollado grandes tamaños en África antes de que los rumiantes llegasen al continente, por lo que la competencia con ellos no parece haber sido la causa del incremento en la talla de los proboscídeos. Un gran tamaño corporal es ya de por sí una manera de incrementar la eficiencia digestiva y, además, constituye un mecanismo de defensa frente a la predación.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

El orden Proboscidea se originó en África. Cuando, hace unos veinte millones de años, se formaron conexiones intermitentes entre África, Eurasia y el Subcontinente Indio, ocurrió el llamado *Proboscidean Datum Event*. Este evento supuso un importante intercambio de fauna que se produjo en varias fases y que duró varios

millones de años (no fue un “Datum Event”) (Van der Made, 1999 c). Aunque la mayoría de las dispersiones se produjeron hacia África, son más notables las dispersiones de Proboscidea fuera de África (para consultar una revisión reciente, véase Van der Made, 2010 b).

El proboscídeo más primitivo del Plio-Pleistoceno africano es el *Deinotherium*. Es el último miembro de un linaje largo y aislado (Figura 2), que mantiene ciertos rasgos como un cráneo alargado, premolares no completamente molarizados y molares superiores y segundos molares inferiores con solo dos lóbulos. Proboscídeos más evolucionados tienen molares con tres o más lóbulos. Los dinoterios eran lofodontos, es decir, sus molares tenían crestas transversales, como en el caso de los tapires. Estos dientes indican que probablemente fueran ramoneadores folívoros o frugívoros. Como la mayoría de los demás mamíferos, en la edad adulta poseían todos los molares y premolares en función al mismo tiempo. Tenían

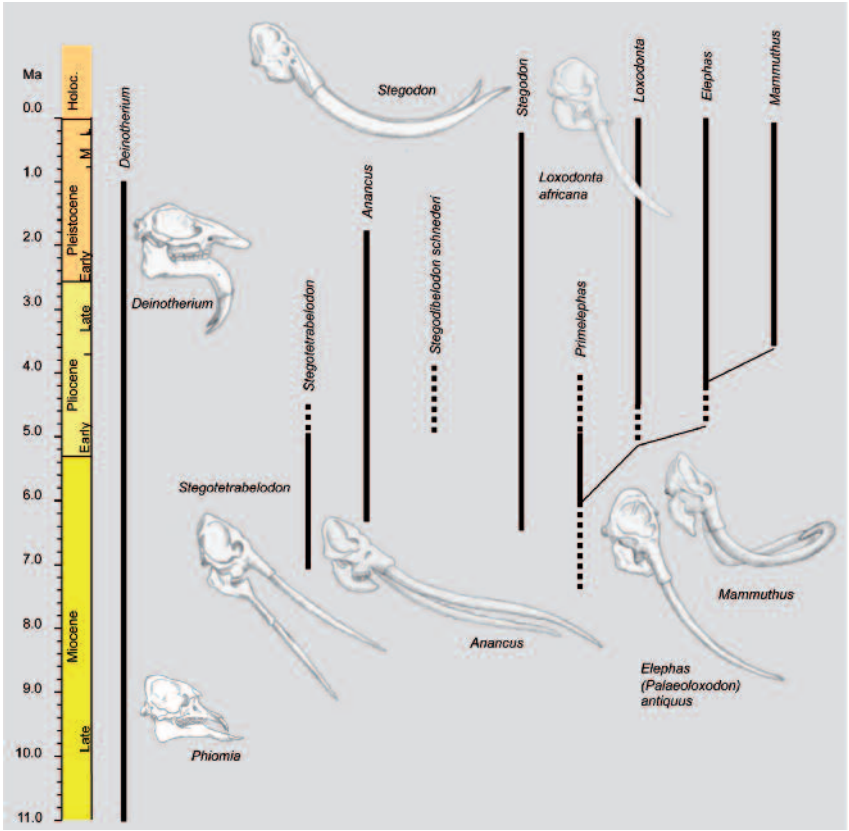


Fig. 2. Evolución del cráneo de los proboscídeos. Se incluyen solo los géneros africanos del Plio-Pleistoceno, con excepción de *Phiomia* del Eoceno. Los cráneos son dibujados a partir de especímenes actuales de África y de otros lugares. Dibujos: J. van der Made.

un par de colmillos inferiores pero carecían de los superiores. Sobre todo las últimas especies eran muy grandes (Figura 2).

El resto de los proboscídeos comparten un antepasado común y una amplia variedad de rasgos. Su antepasado común, o una forma cercana, es el *Phiomia*, que tenía dos colmillos superiores y dos inferiores de pequeño tamaño. Un rasgo común de los siguientes proboscídeos es la aparición de un primer y segundo molar con un mayor número de lóbulos, al pasar de dos a cuatro o más. También se produjo un alargamiento del tercer molar, desarrollando un mayor número de lóbulos que en los molares anteriores, lo cual puede sugerir un incremento de la superficie de masticación. Sin embargo, en estos proboscídeos, los premolares e incluso los molares anteriores desaparecieron definitivamente por desgaste antes incluso de la erupción del tercer molar. Así pues, en cualquier momento, la mandíbula de estos mamíferos solo poseía unos pocos dientes que se desplazaron hacia adelante, conforme los dientes anteriores desaparecían. Este hecho, denominado reemplazo horizontal, evolucionó en mayor grado en proboscídeos posteriores y permitió el acortamiento de las mandíbulas y maxilares de estos individuos. Además, proporcionó la ventaja de una fuerza masticatoria mayor, ya que la mandíbula con los dientes actuaba como una palanca, con su punto de rotación en la articulación de la mandíbula con el cráneo. Cuanto mayor es la cercanía a este punto, mayor el momento masticatorio y, por tanto, la presión ejercido por los molares. El resultado de esta tendencia no es solo el acortamiento de la mandíbula, sino también del cráneo (Figura 2).

El *Stegotetrabelodon* tenía dos colmillos superiores e inferiores de gran tamaño. Debido a la morfología de sus molares, con numerosas crestas transversales, se le suele situar entre los proboscídeos más avanzados, que solo mantienen los grandes colmillos superiores. De manera que la reaparición de los colmillos inferiores resultaría sorprendente.

El mastodonte *Anancus* era un género muy extendido en África, Asia y Europa. Tenía dos colmillos superiores muy alargados, pero carecía de los inferiores. Poseía molares con cuatro o cinco lóbulos, cada uno de dos cúspides, mientras que el tercer molar inferior tenía generalmente seis lóbulos. Las especies del género *Anancus* eran bunodontos, es decir, las cúspides de sus molares eran redondeadas. Este género desapareció del este africano hace alrededor de 3,5 Ma, mientras que en África Septentrional (y Europa) perduró hasta hace 2 Ma.

El género *Stegodon* es particularmente diverso en Asia, pero también estuvo presente en África. Posee unos enormes colmillos superiores, pero carece de inferiores. Sus molares tienen las cúspides de cada lóbulo fusionadas formando una cresta transversal. Además, el número de lóbulos por molar se incrementó enormemente, aplanándose también anteroposteriormente. Estos lóbulos se denominan lamelas, entre las cuales se encuentra cemento dental. Estos cambios provocaron un incremento de la superficie masticatoria, haciéndola más plana y con más ondulaciones llegando a asemejarse a una rejilla. Se trata de una adaptación al pasto. El *Stegodibelodon* es un proboscídeo más o menos de esta etapa evolutiva y que tiene la sínfisis mandibular (la “barbilla”) muy alargada, pero sin incisivos. El género no es muy conocido y hay diferentes opiniones acerca de si se trata o no de un “verdadero elefante”.

Los siguientes géneros sí se consideran verdaderos elefantes (pertenecientes a la familia Elephantidae). *Primelephas* tiene molares con muchas y bien formadas crestas transversales que siguen separadas por valles transversales relativamente espaciosos, conservando también las coronas de los molares de poca altura.

El género *Loxodonta* comenzó a incrementar la altura de sus molares y empezó a acumular mucho cemento dental entre las crestas. Las crestas transversales o lamelas dentales no están muy comprimidas en su parte anteroposterior. Esto se aprecia en el índice denominado “frecuencia lamelar”, que proporciona el número de crestas por cada diez centímetros. Entre los *Loxodonta* el rango de los valores de este índice abarca de 3 a 5,5. Este género tenía una amplia distribución geográfica, pero hace 1,8 Ma desapareció del este de África, sobreviviendo tan solo en las zonas norte y sur del continente. Actualmente está extinto en la parte septentrional, pero vuelve a estar presente en el este. Tradicionalmente se reconoce una especie, *Loxodonta africana*, con varias subespecies, pero en los últimos tiempos estas han sido ascendidas a la categoría de especie.

El género *Elephas* muestra una rápida evolución en el número de láminas por diente, en la frecuencia lamelar, en la altura de sus coronas dentales y en la longitud y el desarrollo del tercer molar. La frecuencia lamelar se incrementó de 4 a 6. Muchas etapas evolutivas cronosubespecies se reconocen en *Elephas recki*. La rápida evolución del género *Elephas*, así como del *Loxodonta*, convirtieron a los fósiles proboscídeos en unos importantes indicadores de la edad de los estratos donde se hallaron fósiles de homínidos (ej. Maglio, 1979). En distintos momentos, la dispersión de la estirpe

Elephas hacia el subcontinente indio, Europa y el norte de Asia provocó la aparición de diferentes especies en esas zonas. A pesar de haber sido el elefante más abundante de África, el *Elephas* se extinguió en esa región y en la actualidad solo sobrevive en el subcontinente indio y en el sudeste asiático.

El género *Mammuthus* surgió de una etapa primitiva del *Elephas*. Se diferencia de él en la morfología del cráneo y en una curvatura de sus colmillos más acentuada. En África, su frecuencia lamelar es relativamente baja (FL = 3-5), pero el género se dispersó por el norte de Eurasia, dando lugar al mamut lanudo. Finalmente se extinguió en la isla de Wrangel, en el Mar Ártico, hace solo 4000 años, coincidiendo con la construcción de las pirámides de Egipto.

Proboscidea en Tanzania

El elefante del Plio-Pleistoceno africano más ampliamente distribuido fue el *Elephas recki* y fue definido, originariamente como subespecie, a partir del material fósil de Olduvai (Dietrich, 1916).

Ecología

Los dinoterios eran lofodontos, como los tapires en la actualidad, que son frugívoros y folívoros (se alimentan de fruta y hojas), por lo que la morfología dental de los dinoterios sugiere que tendrían la misma dieta. La morfología molar de los proboscídeos muestra varias transformaciones graduales: en la fusión de las cúspides en crestas o láminas y el incremento del número de lóbulos o láminas; en la frecuencia de las lamelas, en la altura de sus coronas y en la longitud o elongación. Estos cambios son una adaptación gradual al pastoreo. No se trata de una evolución anagenética, sino de una secuencia de innovaciones o avances que se produjeron cuando se originaron nuevos géneros que, al menos durante un período de tiempo, fueron contemporáneos con grados evolutivos anteriores.

Esta evolución en la forma del molar coincidió con cambios en la composición atmosférica que provocó la expansión de praderas, tal y como se ha inferido de los datos proporcionados por los isótopos (¹²C y ¹³C) de los carbonatos del suelo (Cerling et al., 1993). Las plantas transforman el dióxido de carbono en materia orgánica. Se dan diferentes tipos de fotosíntesis que captan distintos isótopos de carbono en diferentes proporciones. Dado que existe un equilibrio entre las plantas y los carbonatos del suelo, los tipos de vegetación que dominaron en el pasado quedan registrados incluso en los suelos fósiles. Hace entre cinco y ocho millones de años, la cantidad de dióxido en la atmósfera descendió (efecto contrario



Fig. 3. Mandíbula inferior de *Elephas recki* de Olduvai, MBAMa13628 (= XVIII 1439 + 1440), con el segundo molar ya en uso y el tercer molar en el alveolo: a) vista oclusal y b) vista lateral derecha. Ilustración: Reck (1916, Pl. 2, figs. 2-3).

al que encontramos hoy en día, resultado de la combustión de combustible fósil y que está causando el llamado ‘efecto invernadero’). Muchas gramíneas ejecutan un tipo de fotosíntesis que se vio favorecido por esta disminución de la cantidad de dióxido de carbono atmosférico, lo que permitió su expansión. Y como hay más factores que influyen, los efectos fueron diferentes según la zona climática o la latitud.

La materia orgánica vegetal no solo transfiere sus isótopos de carbono en forma de carbonatos al suelo, sino que también los transfiere a los herbívoros que consumen esas plantas. El estudio de esos isótopos de carbono en el esmalte dental de los herbívoros per-

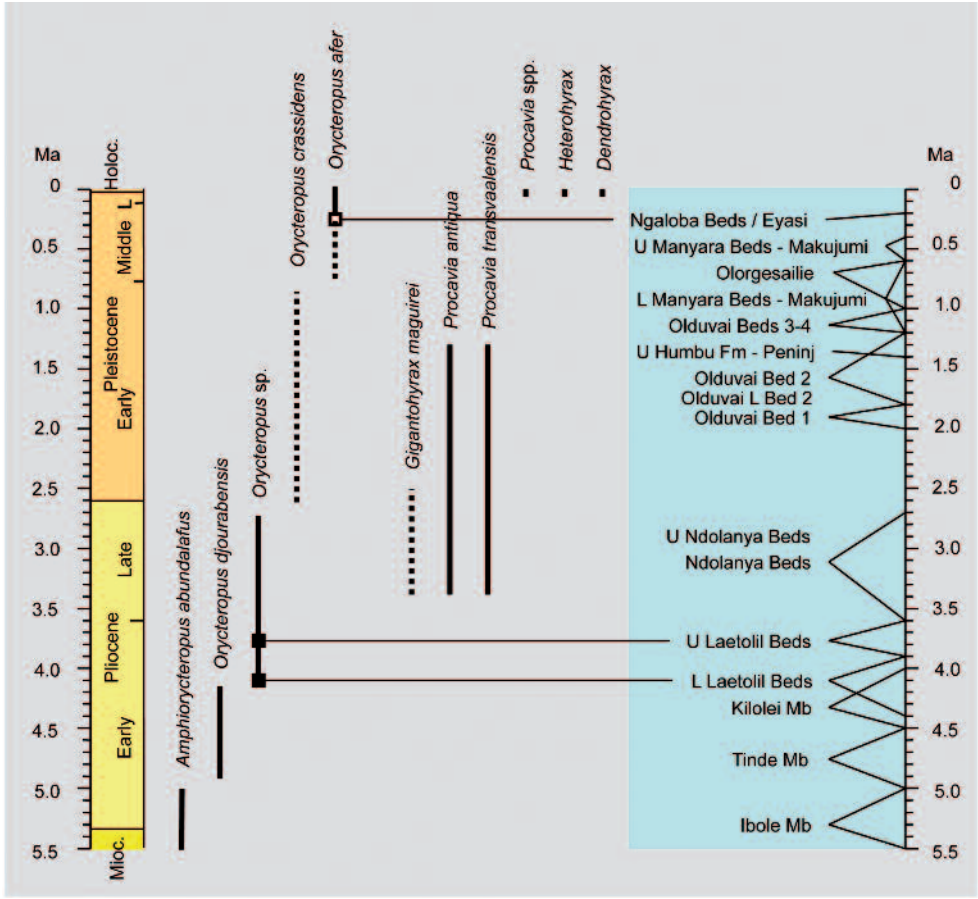


Fig. 4. Distribución temporal de los Tubulidentata e Hyracoidea africanos (según Lehman 2009; Holroyd, 2010; Rasmussen, 2010; modificado). Las siglas empleadas siguen las convenciones detalladas en la Figura 1. Tubulidentata tanzanos según Harrison (2011) y datos originales. Ausencia de Hyracoidea tanzanos.

mite discriminar entre ramoneadores, pastadores y especies con una dieta mixta. A excepción de los dinoterios, todos los proboscídeos se adaptaron a la expansión de las praderas y se convirtieron en pastadores (Cerling et al., 1997, 1999). El hecho de que los géneros *Anancus*, *Stegotetrabelodon* y *Primelephas* fueran pastadores indica que el cambio de dieta precedió a los cambios morfológicos más relevantes para adaptarse a la misma, en este caso, la altura de las coronas molares. Los últimos dos géneros desaparecieron relativamente pronto, tras la aparición de elefantes con coronas más altas, y *Anancus* desapareció del este africano hace aproximadamente 3,5 Ma. Mantuvo la morfología propia de la dentición bunodont, no muy apta para el pastoreo, y debió tener una dieta distinta en ambientes mediterráneos del norte de África, donde vivió hasta hace menos de dos millones de años. También habitó en Europa hasta fechas similares.

Hace menos de cuatro millones de años, las especies con altas coronas molares pertenecientes a los géneros *Loxodonta* y *Elephas* se convirtieron en los elefantes predominantes. Este último muestra una mayor progresión en cuanto al número de láminas dentales y frecuencia lamelar y puede que también una mejor adaptación al pastoreo. Hace alrededor de 1,8 Ma, el género *Loxodonta* desapareció del este de ese continente, pero continuó ocupando el norte y el sur de África. De nuevo, hace relativamente poco tiempo, regresó al este africano, siendo ahora considerado un ramoneador. Posiblemente, regresó a su antigua dieta ramoneadora mientras habitaba ambientes mediterráneos del norte y del sur de África, y es posible que exista también un vínculo entre dispersión hacia el este africano y la extinción de *Elephas* allí.

Tubulidentata

Como su propio nombre indica, el rasgo general del orden Tubulidentata son las estructuras tubulares de sus dientes. Los tubos están constituidos por dentina y se encuentran agrupados muy juntos y rodeados de cemento. Sus dientes carecen de coronas con esmalte. El tamaño de la dentición anterior decrece rápidamente y esta no tiene una morfología diferenciada. En algunas especies más tempranas, los caninos se pueden distinguir porque son más largos que los dientes que los rodean.

El oricteropo o ‘cerdo hormiguero’ es mirmecófago (se alimenta de termitas y hormigas) y, en relación directa a esta dieta, las especies actuales han desarrollado un hocico muy alargado. Los cerdos hormigueros tienen garras poderosas que emplean para abrir los termiteros y excavar agujeros para refugiarse.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

Las estructuras dentales parecidas a las de los tubulidentados han evolucionado también en el Eoceno norteamericano y durante un tiempo se situó ahí su origen (Colbert, 1933). Sin embargo, esto debe de haber sido un paralelismo. Los cerdos hormigueros se originaron en África ya que los fósiles más antiguos sin discusión de este grupo y los otros emparentados con los afroterios se encontraron allí. Hay un registro fósil en España de tubulidentados perteneciente al Mioceno Medio temprano, pero aún no ha sido publicado en detalle (Alfárez et al, 1988).

Este grupo es escaso y existen pocos yacimientos con buen material fósil. Esta es probablemente la razón por la que la primeras publicaciones con árboles filogenéticos detallados y cladogramas han sido publicadas tan recientemente (Van der Made, 2003 a; Lehmann et al., 2005; Lehmann, 2009). Existe un continuo pero escaso registro que abarca desde hace veinte millones de años hasta hoy. El material más antiguo pertenece al género *Myorycteropus*, mientras que el *Leptorycteropus* constituye una rama lateral primitiva. El resto de las especies se incluyen generalmente en el género *Orycteropus*, pero recientemente la especie más antigua de entre ellas se ha situado en un nuevo género: el *Amphiorycteropus* (Lehmann, 2009). Este género incluye las especies que se dispersaron hace catorce millones de años hacia Eurasia y el subcontinente indio y que habitaron y evolucionaron allí. Después del registro Plioceno de Perpignan, los cerdos hormigueros quedaron restringidos a África.

La primera de las especies del Plio-Pleistoceno africano es *Amphiorycteropus abundalafus*, que, más tarde, fue remplazada por el género *Orycteropus*. Según un punto de vista, aumentó el tamaño de su cuerpo y dientes, dando lugar a la nueva especie *O. crassidens*, que aunque mantuvo su talla, disminuyó el tamaño de su dentición posterior hasta generar la aparición de la especie actual *O. afer* (Van der Made, 2003 a). Según otro punto de vista, hay muchos linajes paralelos, incluyendo *Orycteropus djourabensis*, *O. crassidens* y *O. afer* (Lehmann, 2009).

Cerdos hormigueros en Tanzania

Los cerdos hormigueros del ‘Serengeti’ (Laetoli) y ‘Njarasa’ (Eyasi) fueron descritos por Dietrich (1942). Más material de Laetoli fue publicado por Leakey (1987) y Harrison (2011). Este último autor asignó los restos a *Orycteropus* sp.

El material procedente del ‘Serengeti’ representa a una especie con dientes y huesos de menor tamaño que las actuales (Figura 5). El material de ‘Njarasa’ es más reciente. Los restos son escasos, pero existe un elemento, un quinto metacarpiano, que fue encontrado en ambos niveles. Según la medida considerada, es de un tamaño entre un 25% y un 50% mayor en Eyasi (Figura 5). Una falange es mucho más robusta que en un espécimen de la especie actual y guarda también otras diferencias morfológicas. Aunque no hay registro dentario, el material parece representar al gran *O. crassidens*.

Ecología

Los cerdos hormigueros viven en praderas, pero también en áreas adyacentes que pueden ser más boscosas o secas. Generalmente se les considera mirmecófagos. Sin embargo, Patterson (1975) argumentó de forma convincente que su dieta incluía también frutas del tipo *Cucumis humifructus*, el llamado ‘pepino del cerdo hormiguero’, y que su peculiar estructura dental evolucionó como adaptación a esta dieta y no a la mirmecofagia. De hecho, otros mirmecófagos, como los pangolines, carecen de dientes. Hace veinte millones de años los cerdos hormigueros eran tubulidentados, pero la evolución de su hocico derivó en el estrechamiento de su mandíbula anterior hace alrededor de diez millones de años. La especie *Amphiorycteropus? pottieri* aún poseía una sínfisis mandibular robusta y relativamente corta, mientras que especies posteriores de Eurasia y África tenían sínfisis más alargadas, lo que implica que sus hocicos eran más alargados. El alargamiento del hocico es una adaptación a la dieta mirmecófaga y parece que esta dieta ha evolucionado relativamente recientemente.



Fig. 5. *Orycteropus* sp. del "Serengeti" (Figuras 1 y 2) y *Orycteropus* cf. *crassidens* de "Njarasa" (Eyasi). 1) MBAMa30867 (= Gar U) – mandíbula derecha con tercer molar; vistas a) lingual, b) oclusal y c) bucal; 2) Vo30 – quinto metacarpo derecho: vistas a) proximal, b) anterior, c) medial, d) posterior, e) lateral y f) distal; 3) MBAMa30869 (=Njarasa 20638) – quinto metacarpo derecho: vistas a) distal, b) proximal, c) anterior, d) medial, e) posterior, y f) lateral; 4) MBAMa41714 – falange proximal del cuarto dedo de la pazuña delantera derecha: vistas a) proximal, b) distal, c) lateral, d) plantar, e) medial, y f) dorsal; 5) MBAMa7016 – tercer metacarpo izquierdo: vistas a) medial, b) anterior, c) proximal, d) distal, e) medial, y f) posterior. Fotos: J. van der Made.

Hyracoidea

El orden Hyracoidea era un grupo muy variado y rico en especies. En muchos aspectos eran similares a los ungulados. Tienen cuatro dedos en la mano y tres en el pié, con el eje en el tercer dedo. (En general, se parte de cinco dedos tanto en la mano como en el pié, siendo el pulgar o dedo gordo el número I y el meñique el V; los dedos mantienen su numeración, incluso si un dedo de numeración baja se reduce). Son plantígrados, es decir, caminan apoyando la planta de la pata sobre el terreno y no sobre los dedos, como la mayoría de ungulados. Tienen unos primeros incisivos superiores en continuo crecimiento, seguidos de unos segundos y terceros incisivos superiores con coronas bajas, y unos incisivos inferiores con coronas moderadamente altas.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

Los damanes fueron los herbívoros africanos dominantes durante el Paleógeno, con un amplio espectro de tamaños pequeños y medianos, mientras que los proboscídeos y los embritópodos eran de talla grande. Este era el panorama en la época en la que África se encontraba aislada de Eurasia, pero esta situación cambió con el evento denominado 'Proboscidean Event'. Desde hace 20 millones de años se sucedieron conexiones intermitentes entre estas dos grandes masas continentales durante las cuales los proboscídeos se dispersaron fuera de África y una gran variedad de mamíferos se dispersaron en África, incluyendo rinocerontes, calicóceros, cerdos, tragulidos, girafoideos, antílopes (Van der Made, 1999 c). Los proboscídeos, que eran más grandes, escaparon de la competencia devastadora con estos inmigrantes, pero los damanes no. La diversidad de los hiracoideos decreció y su registro Plio-Pleistoceno es pobre. La mayoría de los fósiles provienen de Sudáfrica (Makapansgat, Swartkrans, Sterkfontein, Taung, etc.). El género *Gigantohyrax* es un resquicio de un antiguo grupo de damanes. La familia Procaviidae apareció en el Plioceno y a ella pertenecen las especies actuales. Hay dos especies fósiles, pero ninguna de las más de diez especies actualmente vivas cuenta con un registro fósil. Las especies actuales son todas de talla pequeña y su peso no supera los cinco kilogramos. Aunque actualmente los damanes viven en Tanzania, no se han hallado fósiles suyos allí.

Perissodactyla

Los perisodáctilos son ungulados con un número impar de dedos. El eje de simetría de su pazuña se encuentra en el tercer dedo (contando desde el pulgar = I hasta el meñique = V). Además, los perisodáctilos comparten muchos otros rasgos anatómicos: todos

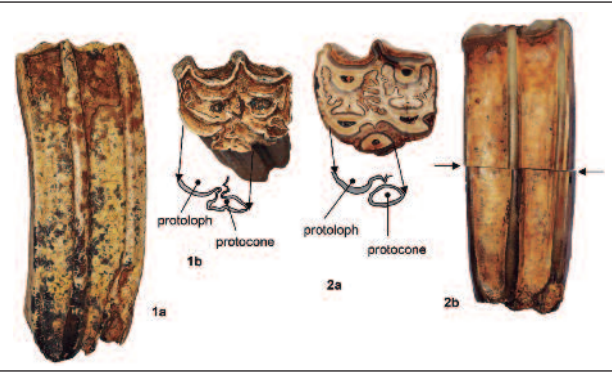


Fig. 6. Los dientes molares superiores de un *Hipparion* y de *Equus* comparados. 1) Segundo molar superior izquierdo de *Equus* de la formación Shungura, miembro G (Naturalis, Leiden, L740-25): vista oclusal. 2) Segundo molar superior izquierdo de *Hipparion* (según Arambourg, 1970) de Ichkeul (MNHN 1949-1A8) sección (2 a) y vista bucal (2b). Adviértase en *Equus* la presencia de una conexión entre el protocono y el protofelo, mientras que no existe tal conexión en *Hipparion*. Fotos: J. van der Made.

ellos efectúan una parte importante de la digestión en la parte posterior de su tracto digestivo, al contrario que los rumiantes en los cuales es más preponderante el papel del intestino anterior. Los perisodáctilos comprenden a los actuales équidos, rinocerontes y tapires, además de numerosas familias ya extintas.

Equidae

Los équidos plio-pleistocenos (caballos, cebras y asnos) solían tener el tercer dedo de mayor tamaño, carecían del primero y el quinto, y el segundo y el cuarto estaban muy reducidos y a veces incluso faltaban. Tienen, además, una molares y premolares de coronas muy altas, llegando a triplicar su longitud en altura. Las cúspides de los molares están interconectadas y los espacios entre ellas están rellenos de cemento. Como resultado, los molares y premolares son muy robustos. Los premolares están molarizados; generalmente los premolares son más pequeños y tienen una estructura más simple que la de los molares, pero en los équidos su morfología es similar a la de los molares y su tamaño es incluso superior al de estos últimos.

Los restos fósiles de équidos son fácilmente reconocibles y suelen ser abundantes en los conjuntos fosilíferos. Hay dos grupos destacados en el Plio-Pleistoceno africano: el género *Hipparion* y el género *Equus*. Ambos grupos son originarios de Norteamérica y se extendieron por Asia y de ahí a África; los hipariones primero, y el género *Equus* después.

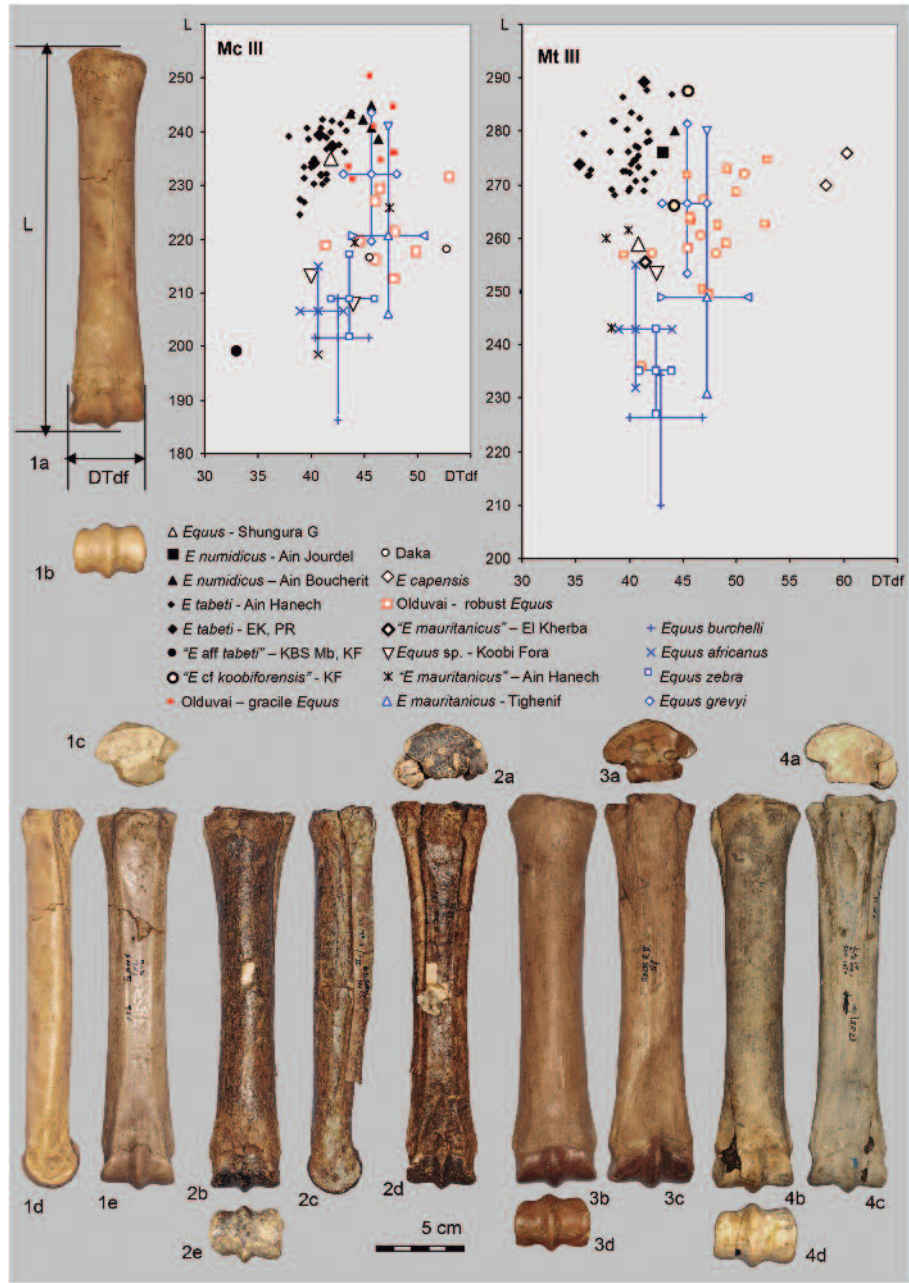


Fig. 7. Diagramas bivariantes (ancho de la faceta distal - DTdf - frente a la longitud - L- medido de la manera que se muestra en la figura 7-1a) de los terceros metacarpianos (Mc III) y metatarsianos (Mt III) de especies africanas de *Equus* seleccionadas: *Equus* de la formación Shungura, miembro G (datos de Churcher y Hooijer, 1980); *E. numidicus* de Ain Jourdel (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris - MNHN) y de Ain Boucherit (MNHN); *E. tabeti* de Ain Hanech (MNHN, material de excavaciones dirigidas por Mohamed Sahnouni - MS) y de El Kherba (MS) y Puit des Rahmani (MS); “*E. aff. tabeti*”, “*E. cf. koobiforensis*” y el robusto *Equus* sp. de Koobi Fora (Eisenmann, 1983); *Equus* grácil y robusto de Olduvai (actualmente en Naturalis, Leiden); *E. capensis* de Swartklip y la Gruta del *Equus* (datos de Eisenmann et al., 2002), *Equus* robusto de Daka (Gilbert & Bernor, 2007); *E. aff. mauritanicus* de Ain Hanech (MNHN) y de El Kherba (MS), y mínimo - media - máximo de *E. mauritanicus* de Tighenif y los recientes *E. burchelli*, *E. africanus*, *E. zebra* y *E. grevyi* (datos de Eisenmann, 1979). Figura 1: OLD1957-SHKII-935 - Mc III derecho de *Hipparion cornelianum?* de Olduvai, a-e) vistas anterior, distal, proximal, medial, y posterior. Figura 2: OLD61-FLKNI-7693 - Mc III derecho y partes proximales de Mc II y Mc IV de *H. pomeli?* de Olduvai, a-e) vistas proximal, anterior, posterior y distal. Figura 3: HWK-EII-57 - Mc III derecho de *Equus* robusto de Olduvai, a-d) vistas proximal, anterior, posterior y distal. Figura 4: OLD1960-FLKNNI-TT12 - Mc III y IV izquierdos (imagen reflejada representada) de *Equus* grácil de Olduvai, a-d) vistas proximal, anterior, posterior y distal. Todos los espécimenes representados se conservan temporalmente en Naturalis, Leiden. Fotos: J. van der Made.

Los molares y premolares superiores de los hipariones cuentan con una cuspe característica (conocida como protocono) aislada de las otras cúspides (Figura 6). Los hipariones también tienen dedos laterales (II y IV) de pequeño tamaño, aunque completos hasta la tercera falange (en general, los dedos tanto traseros como delanteros tienen tres falanges, salvo el pulgar y dedo gordo del pie, que solo tienen dos). Esta condición se denomina tridáctila. La Figura 7-2 muestra el (tercer) metacarpiano central y las partes proximales de los segundo y cuarto metacarpianos. Aunque se han perdido las partes distales, se puede observar que estos metacarpianos se extendían en posición distal avanzada y que el tercer metacarpiano y metatarsiano tienen superficies allanadas donde se tocan el segundo y tercer metacarpiano (Figuras 7-1d, 7-1e, 7-2d, 8-1b). Por el contrario, en *Equus*, los metapodos laterales se estrechan rápidamente y terminan de manera puntiguada cerca de la mitad del tercer metapodio (Figuras 7-4c, 8-2b, 8-2d, 8-2e). No existen falanges que se correspondan con estos metapodos ni superficies allanadas en los laterales del tercer metapodio (Figuras 7-3c, 7-4c, 8-2b, 8-2d, 8-2e). A esta condición se la conoce como monodáctila.

Tradicionalmente los hipariones han sido encuadrados en el género único *Hipparion*, aunque algunos autores los sitúan en una variedad de géneros como *Cremohipparion*, *Stylohipparion* o *Eurygnathohippus*. Bernor y Armour-Chelu (ej. Bernor et al. 2010) consideran que *Eurygnathohippus* es un género únicamente africano, relacionado con el indio *Sivalhippus*, el cual apareció hace unos 7 millones de años y que comprende a casi todos los hipariones africanos del Plio-Pleistoceno. Zouhri y Bensalmi (2005), así como Eisenmann y Geraads (2007), consideran que estos hipariones del Plio-Pleistoceno no son un grupo monofilético, identificando además diferentes especies. Aunque los primeros autores colocan a estos hipariones en el género *Proboscoidipparion* y en los subgéneros *Plesiohipparion* y *Eurygnathohippus*, los últimos los sitúan en *Hipparion*. Hasta que estas discrepancias se resuelvan, lo mejor parece seguir la costumbre tradicional de encuadrar todas estas formas en *Hipparion*, el primer género nombrado.

Las especies del género *Equus* perdieron sus dedos laterales en el curso de su evolución y tienen el protocono unido a una de las otras cúspides mediante una cresta. Ambas características son fáciles de reconocer. Este hecho junto a la alta frecuencia con la que aparecen fósiles de équidos en el registro, convierten el hallazgo de estas especies en un factor importante para la estimación de la edad de los estratos donde estos fósiles aparecen.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

Los hipariones, originarios de Norteamérica, se dispersaron hace 11 millones de años en el Viejo Mundo, llegando simultáneamente (en términos geológicos) a Europa y África. La Figura 10 muestra las especies y su distribución temporal, principalmente según Bernor et al. (2010), pero se debería recordar que no existe consenso sobre las especies reconocidas. El “*Cremohipparion*” señalado en esta figura un superviviente de la primera colonización, mientras que para Bernor et al. (2010) el resto de especies representan una radiación africana.

Igual que sucede en el caso de *Equus*, las especies de *Hipparion* se pueden clasificar según tengan metapodos robustos o gráciles (véanse los diagramas bivariantes de la Figura 8). *Hipparion turkanense* y *H. cornelianum* cuentan con metapodos robustos, mientras que los de *H. feibeli*, *H. hassumense* y *H. pomeli* son gráciles. El grado de robustez de los metapodos es un importante indicador de la locomoción y, por tanto, de la ecología de las especies, pero existen otras muchas características que son importantes, como la morfología dental o craneal. No obstante, la idea de especies que encajan en un linaje grácil y en otro robusto resulta atractiva.

Al igual que los hipariones, el género *Equus* es originario del norte de América, aunque más tarde se dispersó por el Viejo Mundo. Este hecho se debió producir hace 2.6 millones de años, cuando un período glacial provocó la acumulación de hielo en los continentes septentrionales. Porqué este hielo consistía de agua, que provenía por evaporación de los océanos, esto provocó una bajada del nivel del mar de 60 metros a escala global, dejando transitable el Estrecho de Bering, entre Alaska y Siberia. Esta conexión terrestre permitió un intercambio faunístico, incluyendo la dispersión del género *Equus*. Los fósiles del Miembro G de la Formación Shungura (Etiopía) están datados en 2,3 Ma y habitualmente se citan como los restos de *Equus* más antiguos de África (Churcher y Hooijer, 1980). Sin embargo, cierto material hallado en el Miembro Inferior de Burgi o en el parte superior del Miembro Tulu Bor de la Formación de Koobi Fora, con una cronología entre 2,5 y 2,7 Ma, fue asignado al género *Equus* (Eisenmann, 1983). Si esto es correcto, la dispersión de este género desde Norteamérica hacia Asia, y de ahí a África y Europa, debió ser casi instantánea. Así pues, en caso de hallar un metapodo monodáctil o un molar o premolar de équido con los protoconos unidos a las otras cúspides, sabremos que el estrato en el que fue encontrado tiene menos de 2,6 Ma.

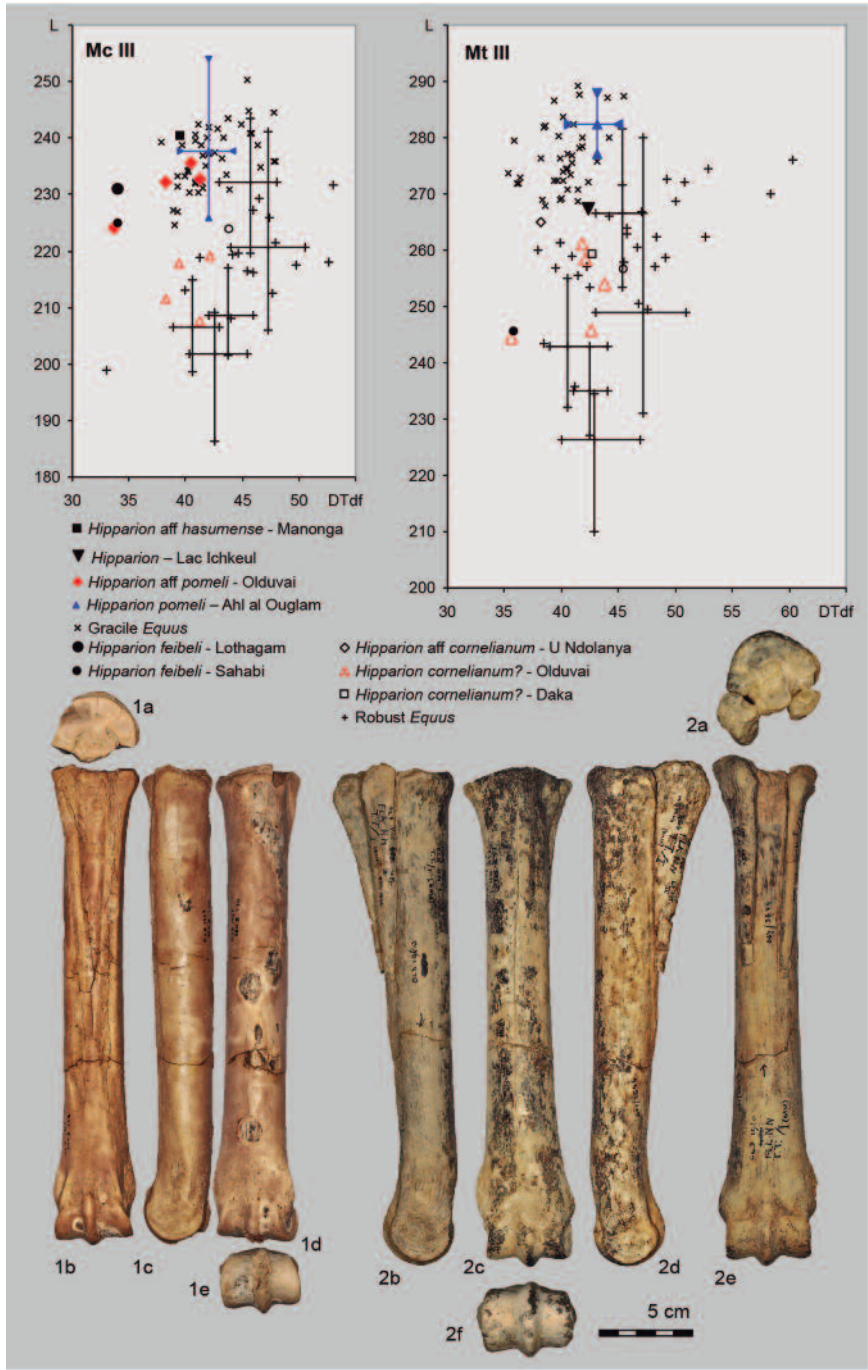


Fig. 8. Diagramas bivariantes (ancho de la faceta distal - DTdf - frente a la longitud - L- medido de la manera que se muestra en la figura 7-1a) de los terceros metecarpianos y metatarsianos de équidos africanos seleccionados: *Hipparion* aff. *hasumense* del valle del Manonga (datos de Bernor y Armour-Chelu, 1997); *H. cf. hasumense* de Lac Ichkeul (MNHN); *H. aff. pomeli* de Olduvai (Naturalis), *H. pomeli* de Ahl al Oughlam (Eisenmann y Geraads, 2007); material del tipo *H. feibeli* de Lothagam - parte superior de la formación Nawata (Bernor y Harris, 2003) y Sahabi (Bernor et al. 2012); *H. aff. cornelianum* de los lechos superiores de Ndolanya (Armour-Chelu y Bernor, 2011); *H. cornelianum?* de Olduvai (Naturalis) y de Daka (Gilbert y Bernor, 2008); *Equus* grácil y robusto como en la Figura 7. Figura 1: OLD1957-SHKII-728 - metatarsiano derecho de *H. cornelianum?* de Olduvai, a-e) vistas proximal, posterior, lateral, anterior y distal. Figura 2: OLD60-FLKN-867/3844 - Mt II, III y IV izquierdos de *Equus* robusto de Olduvai, a-f) vistas proximal, medial, anterior, lateral, posterior y distal. Todos los espécimenes representados se conservan temporalmente en Naturalis, Leiden. Fotos: J. van der Made.

En la Figura 7 aparecen gráficos bivariantes de la anchura articular distal frente a la longitud de los metápodos del *Equus* africano. Tanto los metacarpianos como los metatarsianos parecen encajar en dos grupos separados: especímenes gráciles y robustos, existiendo, en el caso de los metacarpianos, una laguna importante entre estos grupos. El grado de robustez de los metapodos es una característica importante, no solo en los équidos, sino también en bóvidos, cérvidos y en una variedad de otros mamíferos terrestres. Por lo general, se considera que las especies que cuentan con metapodos más gráciles son más rápidas y están mejor adaptadas a la carrera. Las patas más largas sirven para escapar más rápidamente de un depredador, pero también permiten cubrir distancias más largas. Las especies africanas actuales de *Equus* son robustas, aunque la cebra de Grévy y el burro salvaje africano (un antepasado del burro doméstico) son algo menos robustos. Las especies gráciles se han extinguido: *Equus tabeti* y su presunto antepasado, ligeramente menos grácil, *E. numidicus*. La especie extinguida *E. mauritanicus* se ha puesto en relación con *E. burchelli*; aunque de proporciones similares, su tamaño es claramente más grande. *Equus capensis* es todavía más robusto y grande.

Hay dos especies donde existe la incerteza de si cuentan con metapodos robustos o gráciles: *Equus oldowayensis* y *E. koobiforensis*. Generalmente se considera que estas especies son diferentes de *E. numidicus*, *E. tabeti*, *E. mauritanicus* y *E. capensis*, de acuerdo con el material dental y del cráneo, si bien Eisenmann (1983, p. 187) no descartó una sinonimia entre *E. koobiforensis* y *E. oldowayensis* o *E. numidicus*.

La especie *Equus oldowayensis* se describió a partir del material obtenido en Olduvai, sobre la base de una mandíbula. Algunos de los metacarpianos de Olduvai se asocian con el grupo grácil y otros con el grupo robusto y representan, muy posiblemente, a al menos dos especies, presentes ambas en los Lechos 1 y 2. Todos los metacarpianos de Olduvai que han sido medidos son robustos, pero debería advertirse que existen tres muy pequeños, de tamaño y proporciones cercanos a *E. africanus*. De hecho, Churcher (1980) identificó un metatarsiano del Lecho II como *Equus asinus* (ahora es *E. africanus*, el burro salvaje, mientras que el nombre *E. asinus* se restringió a su descendiente, el burro doméstico). El metatarsiano más pequeño proviene del Lecho 2 y los otros dos de los Lechos 1 y 2. En conjunto es posible que haya tres especies basadas en los metápodos. No está claro cuál de estas es *E. oldowayensis*; quizás se trate de la forma robusta y mayor más común, pero esto está por demostrarse.

Churcher y Hooijer (1980) identificaron primeras formas de *Equus* del miembro G de la formación Shungura, atribuyendo este material a *E. oldowayensis*. Sin embargo, tal y como se puede observar en la Figura 7, un metacarpiano es grácil mientras que un metatarsiano es robusto. Parece factible pensar que tanto los linajes robustos como los gráciles estaban ya presentes en el miembro G.

Eisenmann (1983) identificó la especie *E. koobiforensis* de Koobi Fora y atribuyó a esta especie, de manera provisional, dos metatarsianos. Sin embargo, nuevamente parece que uno (del Miembro KBS) pertenece a una especie robusta y el otro a una más grácil (de la parte superior del Miembro Burgi). El metatarsiano más robusto es parecido a otro espécimen, de la parte superior del miembro, que se identificó como “*Equus* sp.”, y los dos son pequeños si los comparamos con el grueso de la muestra de Olduvai, aunque parecidos al espécimen de la formación Shungura. Igualmente, un metacarpiano del miembro KBS se asignó a “*Equus* sp.” con es robusto y algo más pequeño que sus homólogos de Olduvai. Asimismo, existe una especie muy pequeña procedente del miembro KBS, que fue atribuida a “*E. aff. tabeti*” por parte de Eisenmann (1983), pero que en realidad no se corresponde con ninguna otra especie, incluida *E. tabeti*. El metacarpiano pequeño y robusto procedente del miembro Okote, que fue asignado a “*Equus* sp.”, es de tamaño, proporciones y edad similares a los del material más temprano de Olduvai atribuido a *E. asinus*. El material tipo de *E. koobiforensis* podría pegar con el metatarsiano grácil grande o con los metápodos robustos y más pequeños, aunque es improbable que pegue con el metacarpiano muy pequeño. En el primer caso, debería volver a revisarse la posibilidad, sugerida por Eisenmann (1983), de que exista una sinonimia con *E. koobiforensis*. En el segundo caso, *E. koobiforensis* es una especie robusta y que podría estar presente en el miembro G de la formación Shungura, pero que también es más pequeña que las especies robustas de los Lechos I y II de Olduvai.

También existen evidencias de especies robustas y gráciles en los yacimientos argelinos. *Equus numidicus* está presente en Ain Boucherit y Ain Jourdel, con una edad probablemente mayor (quizás próxima a los 2,6 millones de años), y su posible descendiente *E. tabeti* está en Ain Hanech, El Kherba, y Puit des Rahmani. Se asignaron a *E. mauritanicus* dos metacarpianos de Ain Hanech (Geraads et al., 2004). Además, existen varios metatarsianos robustos, pero estos son más pequeños que *E. mauritanicus*, aunque tanto los metacarpianos como los metatarsianos robustos tienen un tamaño y

proporciones similares a los de la especie robusta de Koobi Fora. Un metatarsiano robusto de El Kherba podría pertenecer a la misma especie.

Parece que grandes especies gráciles y robustas de *Equus* estuvieron presentes en África en una fecha muy temprana (Shungura G), las cuales podrían representar a *E. numidicus* o *E. oldowayensis* (si la última especie vedaderamente es robusta). Si no llegaron ya como dos linajes diferentes, se debió producir entonces un evento de especiación inmediatamente después de su llegada a África. A este respecto podría ser de interés el hecho de que *E. numidicus* sea ligeramente menos grácil que su posible descendiente *E. tabeti*.

Los équidos gráciles podrían haber formado un solo linaje. *Equus numidicus* está presente en el norte (Ain Jourdel y Ain Boucherit) y posiblemente en el miembro G de la formación Shungura haya dado lugar a *E. tabeti* (Ain Hanech, El Kherba, y Puit des Rahmani). Una especie grácil tan grande como *E. tabeti* se encuentra presente en los Lechos I y II de Olduvai.

En el grupo de las especies más robustas se incluye una especie no muy grande, presente en el miembro G de la formación Shungura y en la parte superior de los miembros Burgi y KBS de la formación Koobi Fora. Posiblemente debería llamarse *Equus koobiforensis* y podría haber dado lugar a una forma más grande y robusta, *E. oldowayensis*, presente en los Lechos I y II de Olduvai, y a una forma todavía más grande y robusta, *E. capensis*. Las formas más tempranas *Equus zebra* y *E. burchelli* son mucho más pequeñas, pero las proporciones de los metapodos son similares a los de *E. mauritanicus*. Una especie robusta pequeña de Olduvai podría ser una forma temprana de *E. africanus*, y podría estar presente en la formación Okote e, incluso, estar relacionada con la especie muy pequeña de la formación KBS. Esta especie viva (*E. africanus*) parece estar más próxima al actual *E. grevyi* o, al menos, sus metacarpianos son de las mismas propociones.

La especie fósil *Equus algericus* parece estar relacionado con *Equus ferus*. Esta última especie se expandió ampliamente por Eurasia durante el Pleistoceno Medio y dio lugar al caballo doméstico, pero por lo demás no se conoce de su presencia en África. El caballo doméstico se introdujo en África en tiempos históricos.

Equidae en Tanzania

La Figura 9 muestra los yacimientos tanzanos de équidos. Los hi-

pariones del valle del río Manonga y de Laetoli fueron descritos por Bernor y Armour-Chelu (1997), Armour-Chelu y Bernor (2011), identificando el material como *Eurygnathohyppus* (= *Hipparion*) *turkanense*, el linaje de *E. cornelianus*, y *E. hassumense* (a pesar de que este último material se encuentra fuera del intervalo temporal de esta especie y dentro del de *E. feibeli*, tal y como señalan Bernor et al., 2010). Armour-Chelu et al. (2006) analizaron los hipariones de Olduvai, advirtiendo ya que podría haber dos especies de hiparion en Olduvai. Aquí se atribuye provisionalmente este material a *Hipparion pomeli*. Geraads (1987) y Wolf et al. (2010) identificaron el material de Peninj y Makuyuni como *Hipparion* cf. *cornelianum*.

Hopwood (1937) designó la especie *Equus oldowayensis* a partir de material de Olduvai, siendo posiblemente una especie grande con metápodos robustos. Hay dos especies de *Equus*, una grácil parecida a *E. tabeti* o *E. numidicus*, y una pequeña y robusta que se cree que es la especie viva *E. africanus* (Churcher, 1982). Existen algunas dudas acerca del material del équido más joven. Wolf et al. (2010) atribuyeron formalmente el material a una “gran especie de *Equus* sp.”, pero mencionando en la discusión que creían que se trataba de *E. oldowayensis*, mientras que pensaban que otra especie indeterminada, pero más pequeña, está próxima a *E. grevyi* o *E. burchelli*. Geraads (1987) apuntó que asignar el material de Peninj a *E. oldowayensis* solo sería una determinación con un “espejismo de precisión”. En general, el material de los yacimientos más jóvenes podría también pertenecer a una especie más joven que *E. oldowayensis*, como *E. mauritanicus* o una de las especies vivas.

Ecología

La reducción y, finalmente, la completa pérdida de los dedos laterales en los équidos, es una adaptación cursorial para correr sobre un suelo duro. Se puede observar en fósiles bien preservados que el metápodo lateral (de dedos II y IV de pezuñas delanteras y traseras) termina a la mitad de la altura del tercer metápodo, quedando sin superficie articular con las falanges. Este cambio también queda reflejado en la superficie del tercer metápodo, el cual tiene parte de la superficie aplanada donde debería contactar con los dedos laterales. Unas pezuñas amplias son buenas para desplazarse por un terreno blando: el peso se distribuye así sobre una gran superficie y las pezuñas no se hunden en el terreno blando. En una superficie más dura no es necesario que las pezuñas sean tan grandes, y la reducción de los dedos laterales reduce el peso. Esta adaptación es fácil de comprender: cualquiera elegiría unas zapatillas ligeras antes que unas botas pesadas para correr.

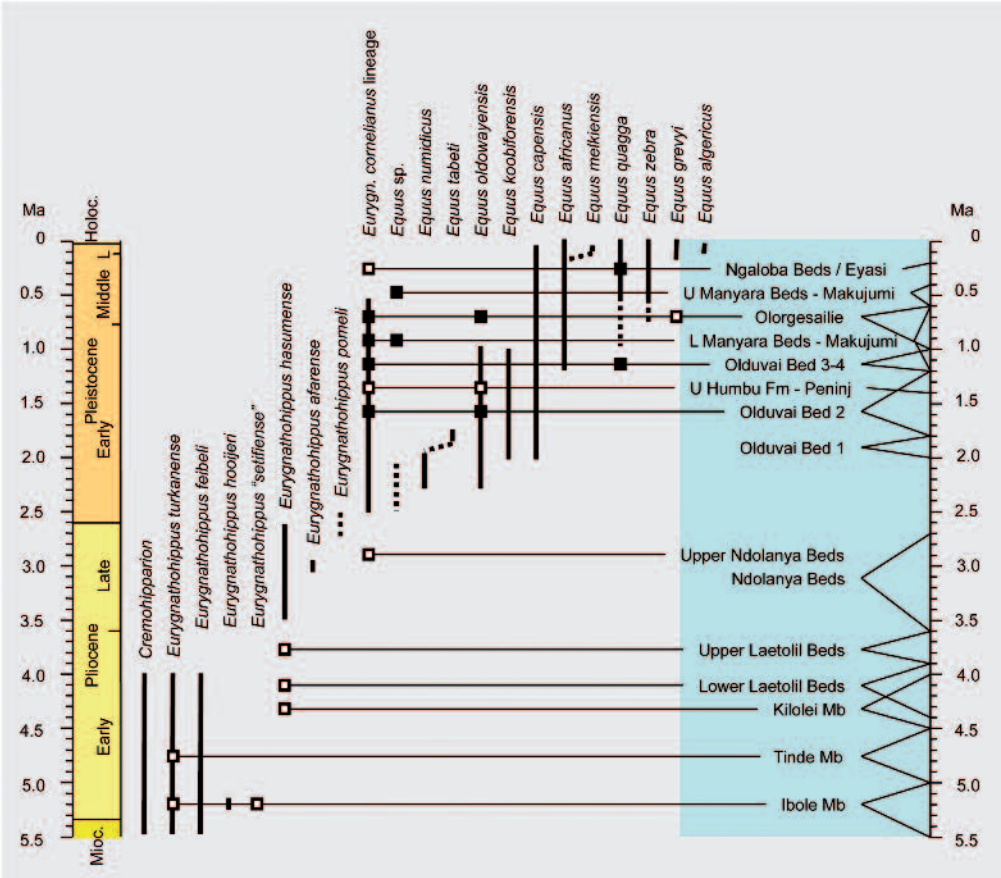


Fig. 9. Distribución temporal de los Equidae africanos (modificación según Bernor et al., 2010). Las siglas empleadas siguen las convenciones detalladas en la Figura 1. Équidos tanzanos según Hopwood (1937), Bernor y Armour-Chelu (1997), Domínguez-Rodrigo y de la Torre (2002), Ring et al. (2005), Armour-Chelu y Bernor (2011).

Como hemos visto hay dos tipos de hipariones y dos tipos de *Equus*: aquellos con metápodos gráciles y aquellos otros con metápodos robustos. Estas diferencias parecen estar relacionadas con la estructura social y el comportamiento de defensa frente a los depredadores.

Estes (1991) apuntó que existen dos tipos de sistemas de agrupación o apareamiento en los équidos africanos: *Equus africanus* y *E. grevyi* son territoriales, mientras que el resto de cebras (así como el caballo) son nómadas donde hay un semental que convive con un “harén” de cinco a seis yeguas y su descendencia. Las especies territoriales son territoriales durante una parte del año, pudiendo formar grandes manadas en sus migraciones durante la otra parte del año. *Equus africanus* y *E. grevyi* suelen escapar a gran velocidad de sus depredadores, dejando atrás en ocasiones a individuos dé-

biles. Los individuos de *Equus burchelli* (= *E. quagga*) y *E. zebra* permanecen juntos si son atacados por depredadores, escondiéndose las yeguas con los potros jóvenes detrás de los demás, los cuales colaboran en la defensa de los individuos jóvenes y débiles, aunque es posible que el semental ataque de forma activa a las hienas y los perros salvajes.

Se evidencia que *Equus africanus* y *E. grevyi*, que confían en una fuga rápida, tienen los metapodos más gráciles de entre los équidos africanos actuales. *Equus quagga* y *E. zebra*, que no se basan en la velocidad sino en la defensa, tienen los metápodos más robutos (Figura 7). Aparentemente, estas diferencias relativamente pequeñas en la robustez reflejan diferencias fundamentales en el comportamiento, no solo de las especies africanas, sino también en el robuto *E. ferus*, y en los gráciles *E. hemionus* y *E. kiang*, que viven en

Asia. Esto no solo se observa en los équidos, sino también en los bóvidos (ej., el robusto *Syncerus caffer* y la grácil *Gazella*) y se puede entender en términos de biomecánica. La anchura de los metápodos se encuentra probablemente relacionada con el peso corporal. Tomando un tamaño corporal determinado, aquellos individuos con metápodos gráciles tienen patas largas mientras que las patas de aquellos otros con metapodos robustos son cortas. Cuanto más largas sean las patas, mayor será la longitud de la zancada y más rápido será el animal.

Asimismo, el acortamiento de los metápodos se produjo como una adaptación a los entornos montañosos, como en los Caprini, mientras que en los bóvidos y cérvidos se produjo como una adaptación a los ambientes insulares con pocos o ningún depredador (Van der Made, 2005). No obstante, probablemente se pueda extrapolar a las especies fósiles, en un contexto comparable, la relación entre el incremento de la robustez de los metápodos y el comportamiento que se describe en los équidos recientes. Si ese es verdaderamente el caso, *Equus numidicus* y *E. tabeti*, con metápodos que son más gráciles que los de cualquier équido vivo, debieron haber confiado en la velocidad a la hora de protegerse de los depredadores, mientras que se puede deducir que *E. oldowayensis*, *E. mauritanicus* y *E. capensis* ponían en práctica una defensa activa. A pesar de que *Equus koobiforensis* es robusto comparado con *E. tabeti*, si lo comparamos con *Equus africanus* es grácil, y es posible que haya puesto en práctica el mismo comportamiento de defensa frente a los depredadores. Aunque lo siguiente suponga ir más allá con una nueva extrapolación, los hipariones pudieron haber puesto en práctica dos tipos de comportamiento distintos anti-depredador, y ello a pesar de que los robustos hipariones son, aproximadamente, tan robustos como el territorial *E. africanus*.

Las gramíneas, sobre todo cuando están maduras, tienen una alta proporción de fitolitos — partículas muy pequeñas, compuestas de óxido de silicio, el mismo compuesto del que está hecho el cristal. Es posible cortarse la mano con una hoja de gramínea y no es sorprendente que comer greamíneas sea muy abrasivo para los dientes. Los pastadores tienden a tener una dentición posterior con altas coronas que se van desgastando a lo largo de sus vidas, hasta desaparecer completamente en individuos seniles (en consecuencia, es posible estimar la edad de un individuo a partir de la altura de la corona restante).

Las gramíneas maduras no tienen un alto contenido nutricional, por tanto, es necesario ingerir grandes cantidades. Los pastadores no son selectivos en cuanto a comida, pero si la ingieren en abundancia, por lo que requieren una gran superficie de masticación para su procesamiento. Hay dos maneras de ampliar esta superficie: mediante el incremento del tamaño de los molares posteriores o mediante la molarización de los premolares. Los équidos molarizaron sus premolares. Las paredes celulares de las plantas están compuestas de celulosa y no pueden ser digeridas directamente por los herbívoros. Las bacterias del tracto digestivo de los herbívoros fermentan la celulosa y la descomponen de manera que pueda ser absorbida por sus organismos. Esta fermentación se produce en la parte anterior del tracto digestivo (como en los artiodáctilos), o en la parte posterior, como en los proboscídeos y perisodáctilos. Cada uno de estos sistemas tiene sus ventajas. En el caso de los perisodáctilos, la ventaja consiste en que la gran ingesta de alimentos hace que estos pasen más rápidamente a través del tracto digestivo, por lo que el consumo de nutrientes crece, aunque el grado de digestión disminuye (Janis, 1976). Aquellos animales que relizan la digestión en el intestino posterior tienden a ser pastadores más eficientes y son capaces de sobrevivir en zonas donde la calidad del alimento es peor.

La Figura 9 muestra un interesante patrón en la distribución temporal de las especies de équidos africanos. Hasta hace unos 1,5 millones de años existen hasta dos especies contemporáneas de *Hipparion* y después de esa fecha todavía perdura una especie, aunque a partir de 2,6 Ma en adelante estas especies coexisten con varias especies de *Equus*, lo que resulta en un importante incremento en la diversidad de los équidos desde esta última fecha en adelante. Caballos, cebras y asnos son pastadores que están adaptados a ambientes abiertos con suelos duros. Si están presentes en una asociación fósil, sus restos suelen ser abundantes y son indicativos de ambientes abiertos y secos. Esto ocurría en el período anterior a 2,6 Ma, cuando había hasta dos especies de hipariones. Probablemente el incremento de la diversidad de especies de équidos en África con posterioridad a esta fecha — especies que contaban también con una dentición posterior de coronas más altas y con dedos laterales totalmente reducidos — esté relacionado con un incremento de la sequía y de la expansión de ambientes abiertos. Estos factores coinciden de forma aproximada con la aparición de útiles líticos y de nuestro género, habiéndose sugerido que existe una relación causal (deMenocal, 1995). A pesar de la amplia variedad que existe en la robustez de los metápodos entre los équidos

de cualquier época aquí considerada, se produce un progresivo incremento de la robustez que se podría reflejar en un cambio en el comportamiento de defensa frente a los depredadores y un cambio general de un estilo de vida territorial a uno nómada. Esto está posiblemente relacionado con los cambios progresivos en el medio ambiente que se produjeron en el Pleistoceno.

Chalicotheridae

Mientras que otros perisodáctilos tenían pezuñas, la morfología de las falanges distales de los calicotéridos indica que tenían garras. Al igual que los rinocerontes, perdieron el primer y quinto dedo en patas delanteras y traseras, conservando el segundo y el cuarto más pequeños que el tercero. Muchos huesos de los calicotéridos son fácilmente reconocibles, en especial, las falanges. Sus molares tienen morfologías muy distintivas. Hay dos grupos principales de calicotéridos: la subfamilia Schizotheriinae, cuyo aspecto debió resultar parecido al de un caballo particularmente pesado (Figura 10), y la subfamilia Chalicotheriinae, que gracias a sus largas patas delanteras y sus cortas patas traseras se habrían asemejado a un gorila — que se desplaza apoyando sus nudillos sobre el suelo — pero con cabeza de caballo. El primer grupo tendió a moderar el incremento de la altura de las coronas de sus molares, mientras que el segundo grupo mantuvo sus molares de coronas bajas. Los calicotéridos del Plio-Pleistoceno africano pertenecen al primer grupo.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

Las especies de calicotéridos nunca han sido muy variadas, pero en el Plioceno y el Pleistoceno fueron aún menos diversas y ocuparon menores extensiones, hasta que finalmente se extinguieron. La Figura 11 muestra el último linaje superviviente en África con sus dos estados evolutivos.

Calicotéridos en Tanzania

Dietrich (1942) definió la especie *Anclyotherium hennegi* basándose en el material del ‘Serengeti’ (Laetoli). Esta especie también está presente en el Lecho I de Olduvai (Figura 11).

Ecología

La función de garras en los calicotéridos ha dado lugar a interpretaciones muy diversas. Se les ha reconstruido utilizando sus garras para escalar árboles, aunque eran del tamaño de pequeños rinocerontes. Una interpretación más factible es que habrían empleado sus garras para agarrar ramas o frutas. Al comer se habrían levantado sobre sus patas traseras, lo que les daba acceso a alimentos inal-



Fig. 10. Reconstrucción de *Ancylotherium* por Mauricio Antón.

canzables para la mayoría de los otros ungulados. La subfamilia Chalicotheriinae, caracterizada por una dentición posterior de coronas bajas, sobrevivió en ambientes más húmedos o cerrados del sudeste asiático, mientras que el género africano *Ancylotherium*, con una dentición posterior ligeramente más alta, vivió en ambientes más secos.

Rhinocerotidae

Las especies actuales de rinocerontes tienen, como su propio nombre indica, cuernos en el hocico. Sin embargo, en el pasado había multitud de especies sin cuernos. El cuerno está formado por queratina (el mismo material que constituye las uñas y el pelo). Los huesos del cráneo sobre los que se sitúa tienen una superficie con forma de coliflor y el tamaño de estas áreas es indicativo del tamaño de los cuernos. Con o sin cuerno, los rinocerontes pueden ser identificados por sus molares y premolares: los superiores tienen dos crestas transversales y una cresta bucal antero-posterior; los inferiores tienen un patrón diferente, pero también muy típico. Asimismo, los rinocerontes perdieron el primer y quinto dedo, siendo el segundo y el cuarto de menor tamaño que el tercero.

Casi todas las especies vivas y del Pleistoceno pertenecen a uno de estos tres grupos: 1) los rinocerontes africanos con dos cuernos grandes, situados sobre huesos nasales cortos y robustos, 2) los

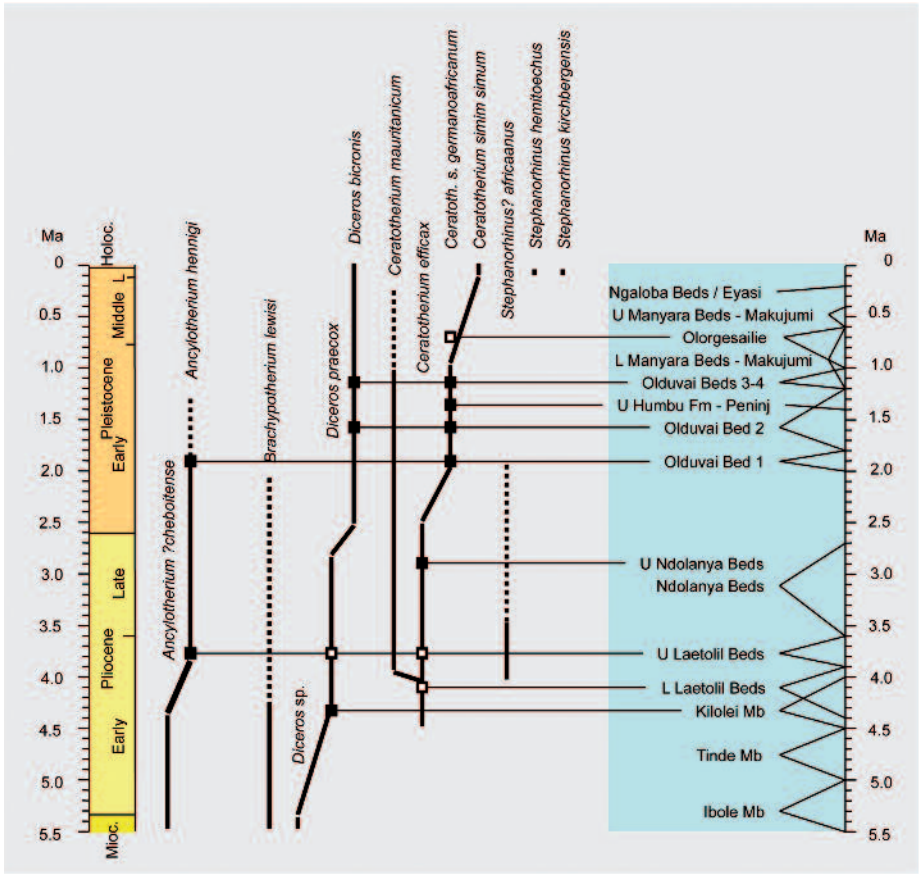


Fig. 11. Distribución temporal de los Chalicotheriidae (según Coombs y Cote, 2010) y Rhinocerotidae (modificación según Geraads, 2010 y Hernesniemi et al., 2011) africanos. Las siglas empleadas siguen las convenciones detalladas en la Figura 1. Rinocerontes y calicotéridos tanzanos según Geraads (2010), Hernesniemi et al. (2011), Harrison y Baker (1997).

rinocerontes del norte de Eurasia, con dos cuernos también grandes sobre huesos nasales alargados que se apoyan en un tabique nasal óseo, y 3) los rinocerontes surasiáticos con uno, u ocasionalmente dos, cuernos pequeños situados sobre huesos finos que no se apoyan sobre un tabique óseo. Estos últimos tienen grandes incisivos inferiores de los que se sirven en combates intraespecíficos (entre individuos de la misma especie), mientras que las especies con cuernos más grandes perdieron sus incisivos en el curso evolutivo y emplean sus cuernos para luchar.

Los rinocerontes negros actuales tienen molares y premolares de coronas bajas y unos labios superiores puntiagudos que usan para seleccionar los alimentos. Los rinocerontes blancos cuentan con una dentición posterior de coronas altas y unos labios cuadrados que les da el aspecto de un cortacésped (Figura 12).

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

Hay distintas opiniones acerca del origen de las dos especies actuales de rinocerontes africanos. En principio fueron consideradas como descendientes de una especie que tuvo presencia en Eurasia durante el Mioceno Tardío y que, posteriormente, se dispersó por África a finales del Mioceno o durante el Pleistoceno Inferior. Alternativamente se considera que son resultado de la evolución de otra especie mucho más antigua dentro de África.

También existen distintas opiniones acerca de la evolución de los dos linajes africanos, particularmente en el caso del rinoceronte blanco (*Ceratotherium*) y las especies identificadas en este grupo. Primero se reconoció la existencia del linaje *Ceratotherium praecox* — *C. simum germanoaffricanum* — *C. simum simum* (por ejemplo Hooijier, 1978; Guérin, 1980). Más tarde, Geraads (2005, 2010) propuso



Fig. 12. El rinoceronte blanco *Ceratotherium simum* en el Parque Nakuru (Kenia). Nótese los labios cuadrangulares y el aspecto de 'cortacésped' del hocico (Fotografías por el autor). Fotos: J. van der Made.

que la primera de estas especies pertenecía realmente al rinoceronte negro *Dicerops* y que las especies anteriores a *Ceratotherium mauritanicum* — de extremidades delgadas — evolucionaron en África hacia el robusto *C. simum*, mientras que la primera especie persistió en África Septentrional. Más recientemente, Hernesniemi et al. (2010) propusieron un modelo alternativo según el cual *C. efficax* dio lugar a *C. mauritanicum* en el norte de África y a *C. germanoaffricanum* — *C. simum* en el este del continente. La identificación de dos especies más se basa parcialmente en sutiles diferencias en la dentición, pudiendo ser identificadas también a nivel subespecífico. Geraads (2010) identificó las especies de *Ceratotherium* en la mayoría de las localidades africanas, mientras que Hernesniemi et al. (2010) se dedicaron a realizar un análisis muy amplio sobre la morfología de un número limitado de especímenes, pero obviaron la atribución específica en la mayoría de muestras.

La Figura 11 es un intento de reconciliar las diferentes visiones descritas anteriormente. Parece sencillo remplazar la especie del este de África *C. mauritanicum* de Geraads por *C. efficax*, mientras que se utiliza la literatura más antigua para establecer la transición temporal entre los otros dos taxones. La transferencia de Geraads (2005, 2010) de las especies 'praecox' del *Ceratotherium* al *Dicerops* parece ser aceptada por Hernesniemi et al. (2010). Dos especies son reconocidas en este género, mientras que otras muestras más antiguas no pudieron ser asignadas a una especie en concreto. *Brachypotherium* es un rinoceronte patiborto muy representativo del Mioceno. No obstante, existe un posible registro suyo mucho más reciente.

El género *Stephanorhinus* procede mayoritariamente del norte de Eurasia. *Stephanorhinus hemiteochus* se dispersó hacia el norte de África durante el Pleistoceno Superior. Geraads (2010) apuntó también al '*Stephanorhinus mercki*' basándose en literatura antigua

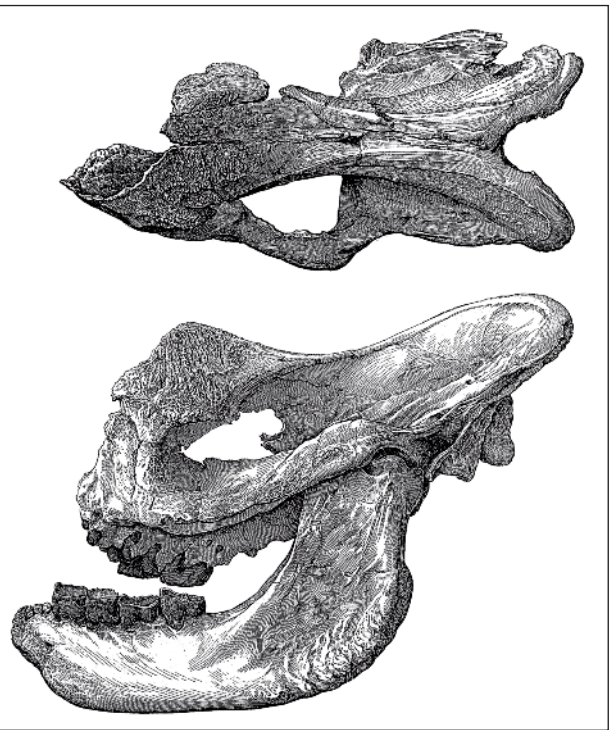


Fig. 13. *Ceratotherium germanoaffricanum*: vista dorsal y lateral del cráneo. Este espécimen era el holotipo, pero se perdió durante la Segunda Guerra Mundial. Imagen: extraída de Hilzheimer (1925)



Fig. 14. El facoquero *Phacochoerus* en el Parque Nakuru (Kenia). Nótese el disco del hocico. Foto: J. van der Made.

donde se le denomina ‘*Dicerorhinus kirchbergensis*’. En la literatura antigua *S. kirchbergensis* y *S. hemitoechus* son habitualmente confundidos y es muy posible que el material pertenezca en realidad a la segunda especie. Las especie *Stephanorhinus africanus* podría representar una temprana expansión de este género en África, pero la especie no está bien conocida y existe la posibilidad alternativa de que pertenezca a un género diferente.

Rinocerontes en Tanzania

La presencia de rinocerontes en los principales depósitos fosilíferos de Tanzania se indica en la Figura 11. Se puede observar que algunos de ellos no aportaron restos identificables de rinocerontes. Sin embargo, otros yacimientos sí aportaron importantes registros que sirvieron para definir nuevas especies o subespecies. Hilzheimer (1925) definió el *Ceratotherium simum germanoaffricanum* basándose en el material de Olduvai (probablemente proveniente de los Lechos III-IV; Figura 13) y Dietrich (1942) dio nombre a la especie *Ceratotherium effica*x basado en el material de ‘Serengeti’ (Laetoli).

Ecología

La evolución de los rinocerontes africanos se produjo en un contexto de gran cambio climático global. Durante este periodo, las temperaturas globales descendieron gradualmente y el Sáhara se fue aridificando paulatinamente. Este hecho pudo ser la causa de la escisión del linaje *Ceratotherium* en los linajes norteafricano y subsahariano.

Estas tendencias paulatinas en la temperatura y en la aridez estuvieron acentuadas por fluctuaciones climáticas causadas por ciclos astronómicos con duraciones de 20, 40 y 100 mil años, respectivamente. Hubo importantes cambios en este sistema climático hace aproximadamente 2,5-2,7 Ma y 1,2-0,9 Ma que, a su vez, tuvieron importantes efectos sobre la fauna, como la dispersión de *Equus* desde América hasta Eurasia y África hace alrededor de 2,6 Ma. Más o menos en aquel período aparecían las primeras herramientas de piedra y, poco después, las primeras especies humanas. Estos cambios se reflejan en la evolución de los rinocerontes blancos. Muchos de los rinocerontes Pleistocenos y recientes son ramoneadores y seleccionan las plantas, o partes de las plantas, según su valor nutritivo. Esto ocurre también con los rinocerontes negros actuales, que emplean sus labios puntiagudos para seleccionar las partes de las plantas más suaves y nutritivas. El rinoceronte blanco actual es un pastador que ingiere una gran cantidad de alimento de baja calidad: sus labios cuadrangulares sirven para coger grandes cantidades de alimento más que para realizar una selección. Las gramíneas que ingiere tienen muchos fitolitos, que desgastan su dentición posterior. Por tanto, dichos animales incrementaron la altura de las coronas en sus molares y premolares. Esta evolución se puede seguir en la secuencia *Ceratotherium effica*x - *germanoaffricanum* - *simum*. La transición del primero al segundo se produce hace alrededor de 2,6 Ma, coincidiendo con el cambio climático mencionado anteriormente y con la aparición de útiles líticos y de las primeras especies pertenecientes al género *Homo*. La transición también coincidió con la adquisición de un esqueleto más robusto.

Hace menos de 0,9-1,2 Ma, los ciclos climáticos con una duración de cien mil años se hicieron más pronunciados, dando paso a ciclos glaciales paulatinamente más severos, que también modificaron los entornos naturales en Oriente Medio y en el norte africano. Esto se refleja en la dispersión de muchas especies de mamíferos hacia áreas de la costa norteafricana, que aún hoy mantienen un clima mediterráneo. El *Stephanorhinus hemitoechus* fue uno de ellos.

Artiodactyla I: Cerdos, hipopótamos, camellos y tragúlidos

Los artiodáctilos (Artiodactyla) son ungulados con un número par de dedos. El eje de simetría de sus pezuñas se encuentra entre el tercer y el cuarto dedo, tanto en las delanteras como en las traseras. El primer dedo (pulgar, I) está ausente en las especies del Plio-Pleistoceno y los laterales (II y V) son de menor tamaño en los hipopótamos, mucho menores en los suidos, o extremadamente reducidos e incluso inexistentes en los rumiantes. Los artiodáctilos

suelen hacer su digestión en la parte anterior del aparato digestivo, característica especialmente bien desarrollada en los rumiantes. Los artiodáctilos africanos vivieron en ambientes afectados por los cambios climáticos globales drásticos. Los cambios ambientales más notables coinciden con la aparición de homínidos bípedos y, más adelante, con la aparición de herramientas de piedra y nuestro propio género. Estos cambios ambientales también condicionaron la evolución y biogeografía de los artiodáctilos.

Suidae

La característica que define a los Suoidea (cerdos y pecaríes) es su hábito de hozar: se ayudan de su hocico para buscar raíces y otros alimentos en el suelo, con el resultado que grandes extensiones se parecen a un campo arado. Este comportamiento se refleja en una serie de rasgos morfológicos (Figura 14). Mientras buscan raíces,

presionan su cráneo en el suelo y luego lo elevan. La elevación la llevan a cabo fuertes músculos del cuello que están unidos a un occipital ancho y elevado. El occipital elevado es muy típica en suidos y pecaríes. Bajo el suelo, el disco del hocico se mueve buscando alimento. Este disco del hocico liso, redondeado y carente de pelo, con los dos orificios en el medio, es el rasgo externamente visible más típico de cerdos y pecaríes. Si los músculos que mueven el disco del hocico están fuertemente desarrollados, las zonas de donde se originan son bien marcadas en los huesos, y uno de ellos se origina en una profunda depresión infraorbital. Una vez que la comida es localizada, tiene que ser extraída del suelo y en la mayoría de las especies los incisivos juegan un rol importante en esta tarea. Estos suelen ser estrechos y de coronas altas y los cuatro incisivos centrales inferiores forman una especie de pinza con los incisivos centrales superiores.

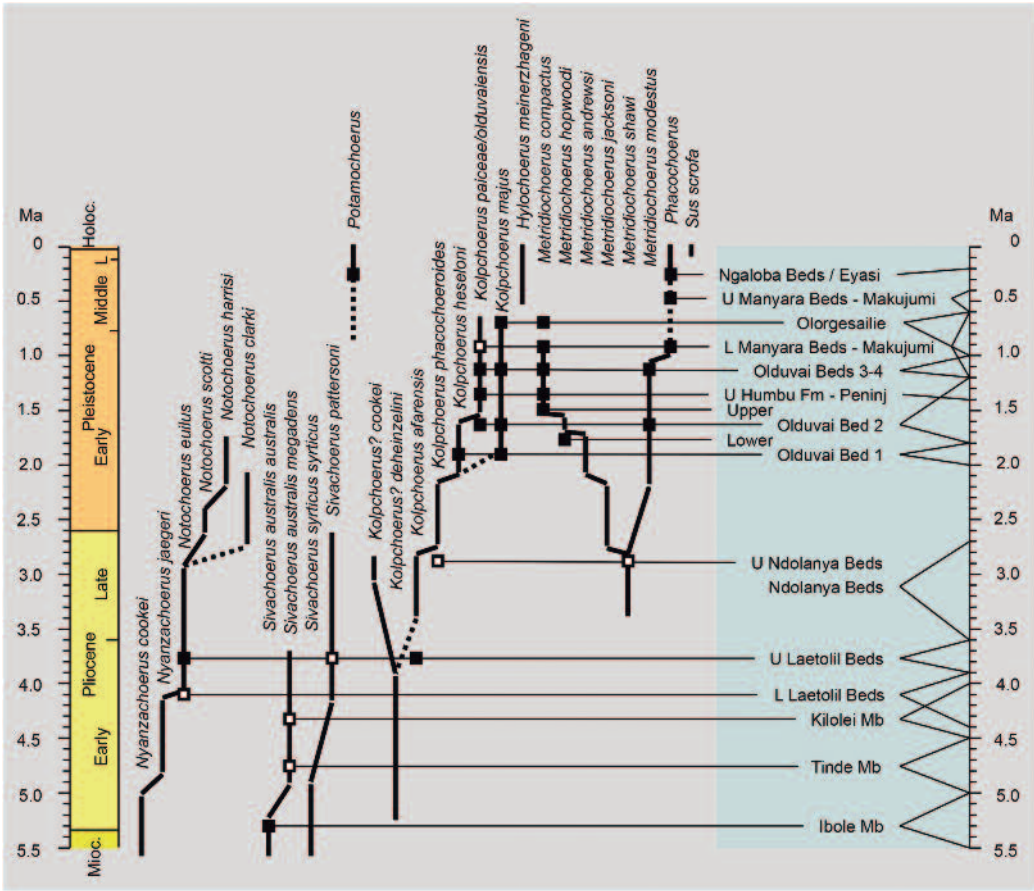


Fig. 15. Distribución temporal de los Suidae africanos (modificación según Cooke 1978, 2007; Van der Made, 1999 a; Sahnouni y Van der Made, 2009). Las siglas empleadas siguen las convenciones detalladas en la Figura 1. Suidos tanzanos según Cooke (1985), Domínguez-Rodrigo y de la Torre (2002), y Ring et al. (2005), y reinterpretados a partir de Bishop (1997, 2011). *Notochoerus scotti* incluye a la subespecie *N. s. harrisi*.

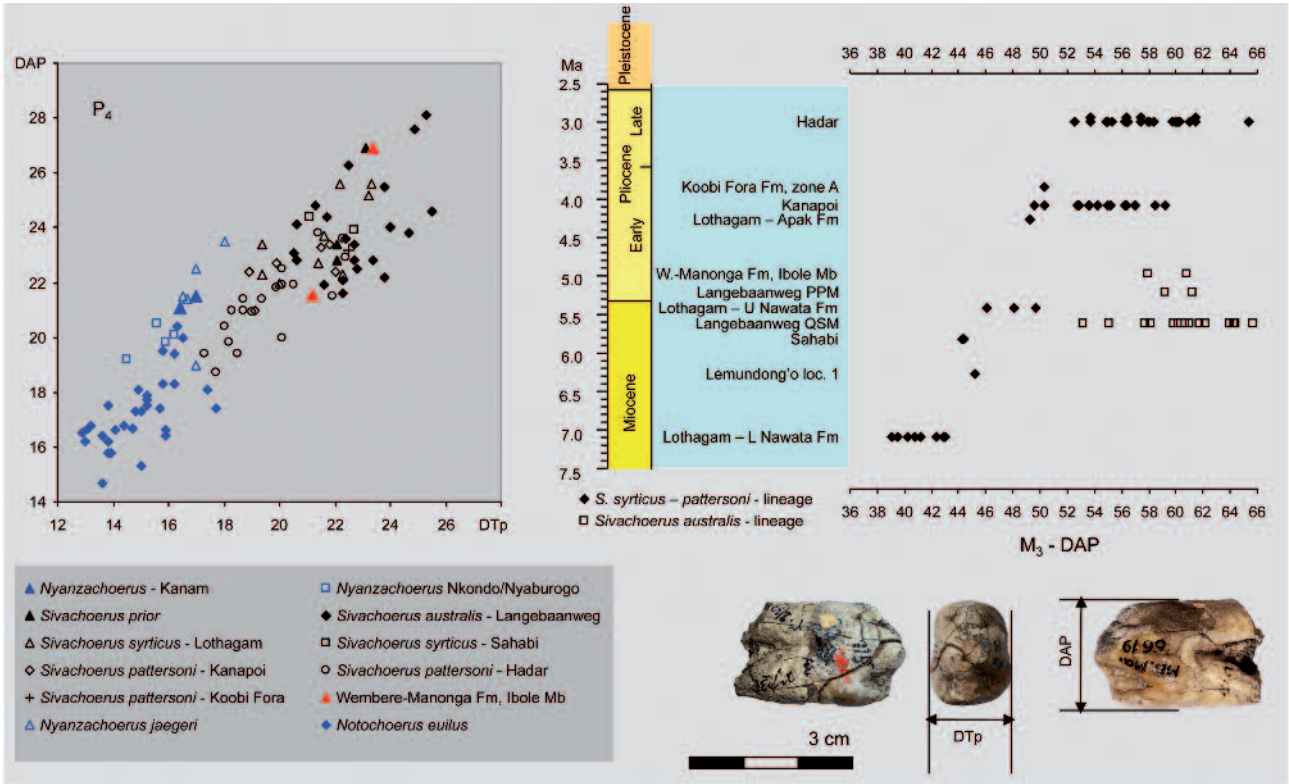


Fig. 16. Diagrama bivalente del cuarto premolar inferior de dos grupos de suidos tetraconodontinos: el linaje *Nyanzachoerus*-*Notochoerus* (en amarillo) y el género *Sivachoerus* (en negro). El tipo de medición está indicado en el cuarto premolar inferior derecho de *Notochoerus euilus* del "Serengeti" (= Laetoli) (Museum für Naturkunde Berlin (MNB), MBAMa6619 = Gar 3/39 - 115): vistas lingual, oclusal y bucal. A la izquierda: incremento en la longitud del tercer molar inferior en las especies africanas de *Sivachoerus*. Procedencia de los datos: *Sivachoerus syrticus tulotos* y *S. s. syrticus* Lothagam (Harris y Leakey, 2003), *Sivachoerus australis* del Miembro Ibole de la Formación Wembere-Manonga (Bishop, 1997), , *Nyanzachoerus kanamensis* de Kanam medidas de un solo premolar de Leakey (1958) y tomados sobre un molde (MNHN) *Sivachoerus pattersoni* y *Notochoerus euilus* del Hadar (Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage (ARCCCH), Addis Abeba) y *N. euilus* del "Serengeti" (Laetoli; MNB), el resto como indicado por Van der Made (1999 a).

Los Suoidea tienen grandes caninos inferiores con una sección triangular. En los machos, los lados posteriores de los caninos carecen de esmalte, mientras que en las hembras varía según la especie. Los Suidae (cerdos) difieren de los pecaríes (Tayassuidae o Dicotylidae y la familia extinta Paleochoeridae) en que los caninos superiores suelen estar orientados hacia afuera desde su base y hacia la punta se curvan aún más hacia el exterior. En especies con caninos muy grandes, estos se curvan hacia arriba y, en casos extremos, se orientan hacia arriba desde la base de donde se originan en el hueso maxilar. Los cerdos macho tienen grandes caninos en constante crecimiento. Las hembras suelen tenerlos más pequeños y con una morfología diferente, pero en algunas especies también pueden desarrollar caninos de gran tamaño.

Otro rasgo morfológico importante de los suidos son sus molares bunodontos. Este tipo de molares con cúspides redondeadas suele ser una adaptación propia de los omnívoros.

Los Suidae aparecen de manera abundante en estratos donde se han hallado restos de *Australopithecus* y *Homo*, desempeñando un papel importante en la datación de estos restos humanos (ej., Cooke, 1976, 1978; White y Harris, 1977). En varios linajes evolutivos, el tercer molar aumentó su longitud, rasgo que se emplea para la datación biocronológica (Figuras 15, 16, 18). El estudio sistemático de este diente en especies o linajes nos permite relacionar su longitud con una edad geológica.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

La familia Suidae está subdividida en subfamilias, tres de ellas presentes en el Plio-Pleistoceno africano (Figura 15).

Los **Tetraconodontinae** tienen grandes premolares con estructuras simples. En concreto, el cuarto premolar inferior mantiene como rasgo primitivo la presencia de una sola cúspide principal. El tercer y cuarto premolar se parecen a los premolares de una hiena y han sido confundidos con estos. Esta semejanza nos lleva a la cuestión del uso de dichos premolares. Dado que se trata de omnívoros, no sería sorprendente que estos dientes fuesen usados, al igual que en el caso de las hienas, para fracturar huesos; alternatively se ha sugerido que servían para fracturar bambú, pero realmente su uso nos es desconocido. El gran tamaño de sus premolares es una característica derivada, pero en especies posteriores hay una tendencia a la reducción de tamaño y a la presencia eventual del primer y segundo premolar, mientras que en algunas especies también el tercer y cuarto premolar son reducidos en tamaño.

Los Tetraconodontinae desarrollaron pronto un incremento en el tamaño y longitud de sus molares posteriores. El uso potencial de esta tendencia para la estimación de las edades relativas de los diferentes estratos fue reconocido hace mucho tiempo. Sin embargo, esto no funcionó correctamente hasta que los diferentes linajes fueron clasificados y aún hoy algunos trabajadores los siguen confundiendo. Los diferentes linajes de suidos difieren en su morfología craneal, pero también presentan diferencias en los dientes, aparte del tercer molar. Este aspecto será ilustrado con el caso de *Nyanzachoerus kanamensis*. A pesar de que en una etapa temprana los cerdos africanos fueron asignados al género indio *Sivachoerus* (Tobien, 1936; Leonardi, 1952) y de que varias especies africanas habían sido nombradas (ej., Leonardi, 1952; Cooke y Ewer, 1972), se convirtió en una práctica habitual el incluir a todas en el género *Nyanzachoerus* y la mayoría dentro de una única especie: *N. kanamensis*. Sin embargo, entre este material hay especies con premolares muy grandes y otros con premolares más pequeños (Figura 16). Las especies con premolares más pequeños incluyen el material tipo de *Nyanzachoerus kanamensis* y, por tanto, por definición asumen ese nombre. La mayoría del material se asocia con premolares de gran tamaño y actualmente se cree de nuevo que pertenece al género *Sivachoerus* (Van der Made, 1999 a).

Este grupo con grandes premolares (Figura 16) no es una única especie, pero incluye especímenes tipo de varias de las especies anteriormente nombradas, que difieren en su talla general y en el

hecho de poseer premolares grandes o muy grandes, y terceros molares pequeños o grandes. *Sivachoerus syrticus tulotos* es una subespecie temprana de talla pequeña, pero con unos premolares relativamente muy grandes y terceros molares relativamente pequeños. Dicha subespecie aumentó su talla, experimentó una reducción en el tamaño de sus premolares y un aumento de sus terceros molares (Figura 16), evolucionando así en *Sivachoerus pattersoni*. Mientras acontecía esta evolución, un segundo linaje de *Sivachoerus* apareció, de mayor tamaño y con terceros molares también relativamente mayores. Por lo tanto, lo que durante mucho tiempo era considerada como una única especie son, en realidad, cuatro diferentes (Van der Made, 1999 a). Si los fósiles han sido correctamente asignados a su linaje, entonces el tamaño del tercer molar es indicativo de la edad de los restos. Los machos de algunas especies de este género tienen los arcos cigomáticos muy abultados, por lo que sus cráneos son casi tan anchos como largos.

El género *Nyanzachoerus* tiene unos premolares grandes, pero de menor tamaño que el *Sivachoerus*. Es descendiente de *Conohyus*, un género conocido desde el Mioceno europeo y evolucionó hacia *Notochoerus*. La evolución de este linaje está marcada por un importante incremento del tamaño corporal, un crecimiento aún más espectacular en la longitud y complejidad del tercer molar, y una reducción de los premolares. En el macho de *Notochoerus*, los arcos cigomáticos tienen protuberancias laterales. El incremento en la longitud y complejidad del tercer molar comenzó mucho antes de que se produjese en *Sivachoerus* y alcanzó un grado mayor. También las coronas de sus dientes desarrollaron mucha más altura.

El jabalí de río *Potamochoerus* tiene premolares con una morfología similar a algunos de los Tetraconodontinae, pero son relativamente más pequeños. El tercer molar es corto y simple, el cuarto premolar inferior tiene una única cúspide principal y el segundo incisivo superior es corto. Estos rasgos primitivos los comparten con el género actual *Babyrusa* y el género fósil *Celebochoerus*, ambos de Sulawesi (Indonesia). La retención de los últimos dos rasgos primitivos es compartida con algunos Tetraconodontinae, pero no con los Suinae. La posición de los tres géneros no se conoce bien: es posible que estuviesen emparentados o ser los últimos representantes de largos linajes independientes y estar relacionados con los Tetraconodontinae o compartir antepasados comunes con los Suinae. Se ha sugerido la opción de situar a los tres géneros dentro

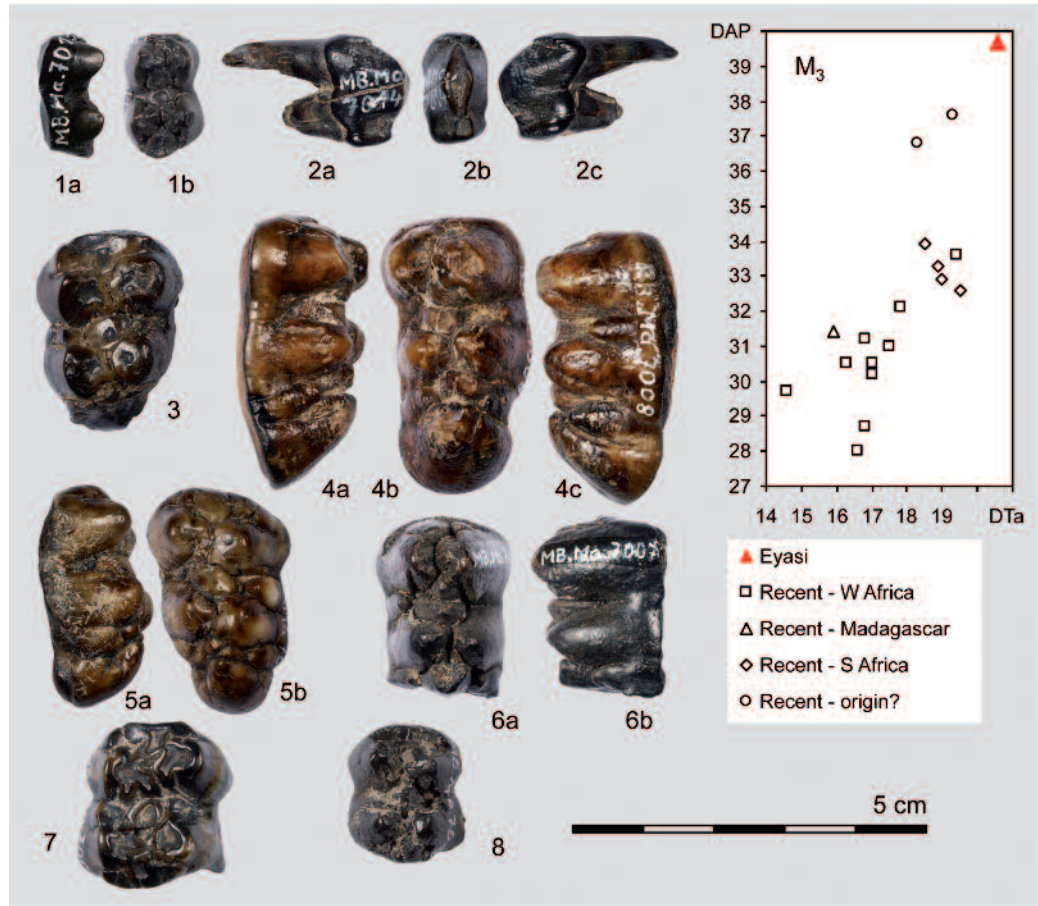


Fig. 17. *Potamochoerus* de Eyasi ("Nyarasa"): 1) MB-Ma7015 – primer molar inferior derecho: vistas a) lingual, y b) oclusal; 2) MB-Ma7014 – tercer pre-molar inferior derecho: vistas a) lingual, b) oclusal, c) bucal; 3) MBAMa7009 – tercer molar superior izquierdo: vista oclusal; 4) MB-Ma7008 - tercer molar inferior izquierdo: vistas a) bucal, b) oclusal, y c) lingual; 5) MB-Ma7011 – tercer molar superior derecho: vistas a) bucal, y b) oclusal; 6) MB-Ma7007 – tercer molar inferior izquierdo: vistas a) oclusal, y b) lingual; 7) MBAMa7006 – segundo molar superior izquierdo: vista oclusal; 8) MBAMa7010 – primer molar superior derecho: vista oclusal. Especímenes del Museum für Naturkunde Berlin. Diagrama bivalente de la anchura del lóbulo anterior (DTa) respecto a la longitud (DAP) del tercer molar de *Potamochoerus*: ejemplar de Eyasi (Museum für Naturkunde Berlin), y ejemplares recientes de diferentes partes de África (Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden; Estación Biológica de Doñana, Sevilla; Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid). Fotos: J. van der Made.

de la subfamilia **Babyrousinæ** (Van der Made, 2010 a). Actualmente *Potamochoerus* está limitado a África y su registro fósil allí es escaso y abarca un corto período. Algunos sitúan la especie *Kolpochoerus afarensis* dentro de *Potamochoerus*, sin embargo, dicha afirmación no concuerda con lo que indica la morfología de sus fósiles. Muchas especies eurasíáticas han sido asignadas a este género, pero la mayoría de ellas no parecen estar emparentadas. En cualquier caso, las evidencias disponibles o, más bien, la falta de ellas sugieren que *Potamochoerus* se dispersó durante el Pleistoceno Temprano tardío o el Pleistoceno Medio desde Asia a África. El material de Eyasi es relativamente grande, y en algunos casos mayor que

en los especímenes recientes (Figura 17). Esto sugiere que la especie era ligeramente mayor en el Pleistoceno de lo que lo es en la actualidad, lo cual es un fenómeno común en los macromamíferos europeos.

Los restantes suidos pertenecen a la subfamilia **Suinae**. Los suinos más antiguos conocidos comparten unos segundos incisivos superiores alargados y unos cuartos premolares inferiores y superiores con una morfología particular. *Kolpochoerus* es el género más antiguo mejor conocido de África. Las especies *K. cookei* y *K. deheinzeli* fueron ubicadas en *Kolpochoerus* y se consideró que habían evolucionado de una

especie india de *Propotamochoerus* (Brunet y White, 2001). Sin embargo, estos autores no aportaron ningún argumento que probase que estas dos especies pertenecían a *Kolpochoerus* y no a *Propotamochoerus* o a cualquier otro género. Sus datos y descripciones muestran rasgos que comparten con *Propotamochoerus*, pero no la existencia de algún rasgo derivado que comparta con *Kolpochoerus* y no con *Propotamochoerus*. Actualmente no está claro si *Kolpochoerus* apareció en África hace alrededor de 5 o 3,5 Ma. En cualquier caso, la especie *Kolpochoerus afarensis* comparten características derivadas con especies posteriores de *Kolpochoerus* que no aparecen en otros géneros (como *Potamochoerus*). El género se caracteriza por un incremento de su tamaño corporal, así como de la complejidad y longitud de su tercer molar, que también desarrolló una corona de mayor altura. Se pueden identificar cuatro estados evolutivos diferentes. La especie *Kolpochoerus majus*, se originó a partir de este linaje y probablemente es el antepasado del actual *Hylochoerus meinertzhageni*.

El género *Metridiochoerus* se caracteriza por un marcado incremento de la altura de sus coronas dentales (hipsodoncia), así como por un incremento en el tamaño y una elongación de los molares posteriores (Figura 18). Harris y White (1979) identificaron una especie con un gran recorrido, *Metridiochoerus andrewsi*, con sus tres estados evolutivos posteriores, que más tarde dieron lugar a las ramas de *Metridiochoerus modestus* y *M. hopwoodi* y, finalmente, a *M. compactus*. Cooke (1978, 1985, 2007) identificó seis especies con distribuciones temporales que se solapan. La Figura 18 se basa en gran parte en los esquemas de Cooke, pero incluye menos especies contemporáneas. La especie *Metridiochoerus modestus* a veces se incluye en *Phacochoerus*, creyéndose que dio lugar a los actuales facóqueros. El jabalí eurasíático común, *Sus scrofa*, se expandió al norte de África, posiblemente durante el Pleistoceno Superior.

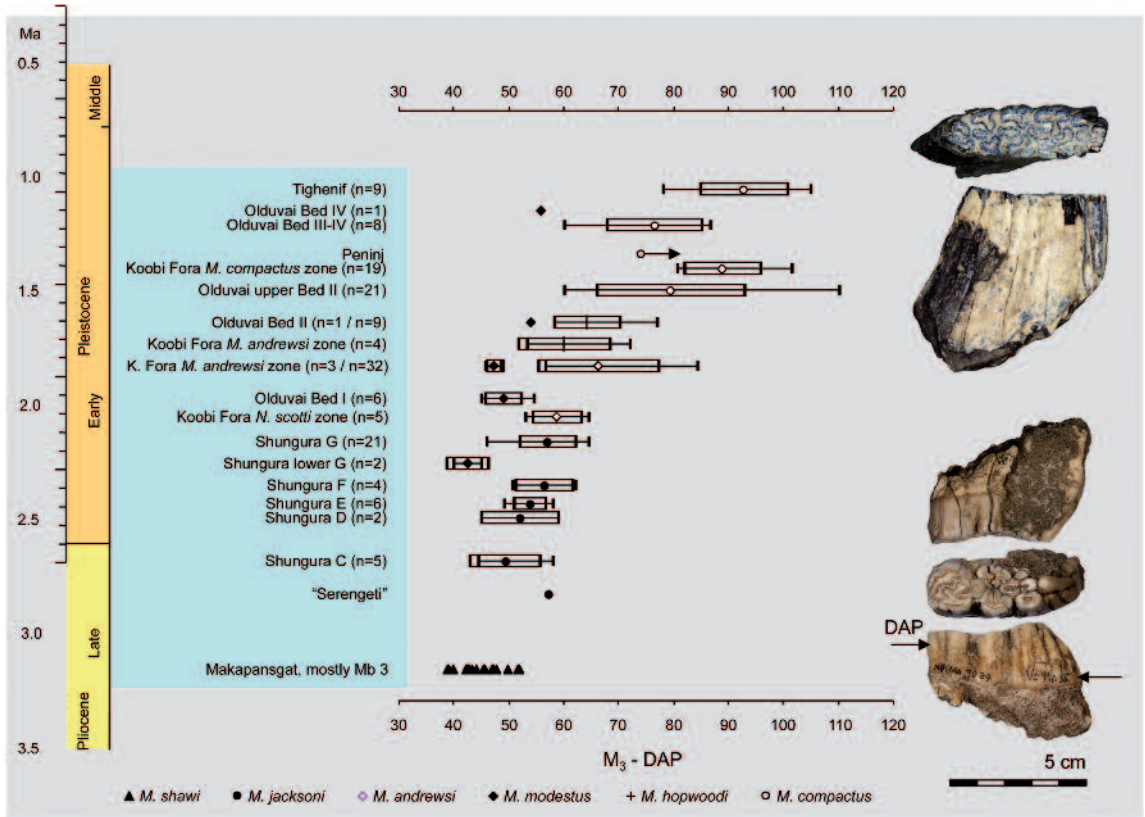


Fig. 18. Longitud (DAP) del tercer molar inferior (M₃) en *Metridiochoerus*. Datos para Makapansgat de Bender (1992), un espécimen del Museum für Naturkunde Berlin (MNB) procedente del 'Serengeti' (¿Unidad Superior de Ndolanya?), otro incompleto de Peninj y datos restantes según Cooke (2007). A la derecha un molar de Peninj (vistas oclusal y bucal) y del 'Serengeti' (MNB): vistas bucal, oclusal y lingual. Fotos: J. van der Made.

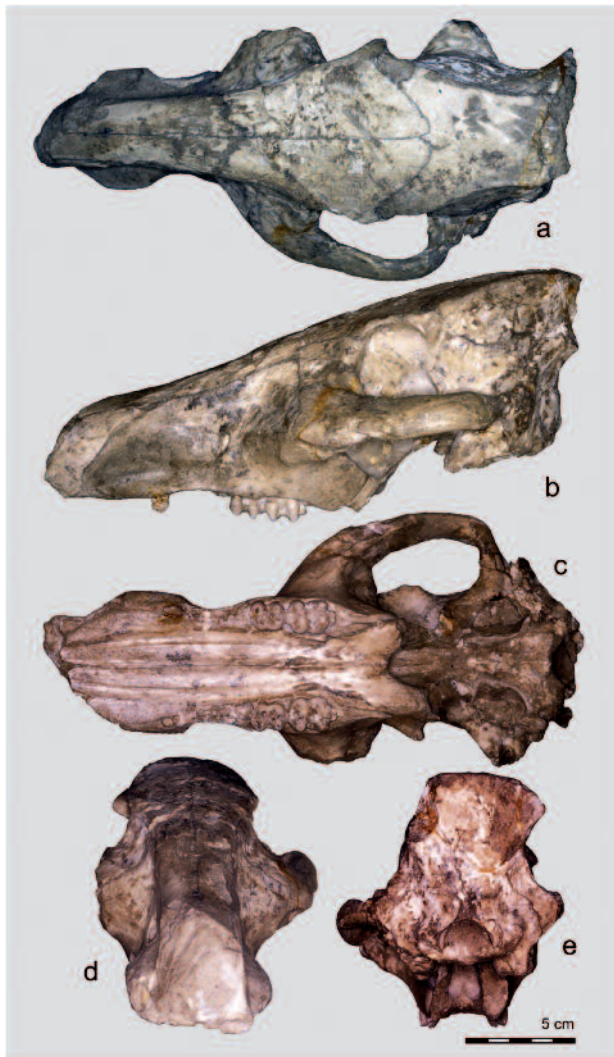


Fig. 19. Cráneo de un individuo juvenil de *Kolpochoerus* (Bayerische Staatssammlung für Geologie und Paläontologie 1931 II 35) procedente del Lecho IV de Olduvai: vistas a) superior, b) izquierda, c) inferior, d) anterior y e) posterior.

Suidae en Tanzania

La Figura 15 muestra el registro de los suidos en Tanzania. Muchas especies fueron nombradas en base a material tanzano, pero no todas ellas son reconocidas como válidas hoy día. Aquellas que se manejan en la actualidad incluyen *Kolpochoerus majus*, *Kolpochoerus olduvaiensis* y *Metridiochoerus hopwoodi*, que fueron definidas gracias al material de los Lechos I, II y III, respectivamente, de Olduvai (Hopwood, 1934; Leakey, 1942, 1958). Dietrich (1937) describió los Suidae de Olduvai, incluyendo el cráneo de un individuo juvenil que clasificó como *Koiropotamus* (= *Potamochoerus*). Este cráneo

(Figura 19) es más probable que pertenezca a *Kolpochoerus*. Por su parte, Cooke (1982) describió un cráneo bien conservado de *Metridiochoerus modestus* del Lecho I de Olduvai.

Bishop (1997) describió el material del Miembro Ibole de la Formación Wembere-Manonga y lo asignó a *Nyanzachoerus kanamensis*. Más tarde, el material que tradicionalmente se había asignado a *Nyanzachoerus* se interpretó como perteneciente a los tres géneros *Sivachoerus*, *Conohyus* y *Nyanzachoerus*, y *Sivachoerus australis* fue ascendido al rango de especie (Van der Made, 1999 a). El material del Miembro Ibole posee grandes premolares como en el caso de *Sivachoerus*, que son incluso mayores que los de *S. pattersoni* (Figura 16), mientras que sus terceros molares son mayores que los de *Sivachoerus syrticus* (Figura 16); las dimensiones de premolares y molares casan muy bien con *Sivachoerus australis*. El material de los Miembros Kilolei y Tinde de la Formación Wembere-Manonga es demasiado pobre como para poder ser determinado de manera fiable, pero podría pertenecer también a esta especie.

Dietrich (1942) describió el material del ‘Serengeti’, que corresponde con Laetoli y formaciones más recientes en esta área. En esta época, la taxonomía de los suidos era todavía muy confusa, pero se ha de tener en cuenta que gran parte de este material se asignaba a la especie “*Hylochoerus*” *euilus*. Más recientemente, Harris (1987) describió el material suido de Laetoli e identificó *Potamochoerus porcus* y *Notochoerus euilus* en las Unidades de Laetoli y *Kolpochoerus limnetes* en la Unidad Superior de Ndolanya. Bishop (2011) describió el material de dichas formaciones y los asignó a siete especies distintas. Dando por cierta la edad publicada de los depósitos de donde provienen los fósiles, el registro de suidos asignado a algunas de estas especies puede estar hasta dos millones de años fuera del rango temporal establecido para esta especie. Sin embargo, estas incongruencias temporales no han sido discutidas. Por un lado, este no es el lugar para discutir la clasificación de especímenes individuales pero, por otra parte, es imposible presentar una visión coherente de la evolución de los suidos sin abordar estos problemas.

Existe una gran controversia acerca de *Kolpochoerus afarensis*: ¿es una especie de *Kolpochoerus* o se trata de uno de los primeros representantes de *Potamochoerus porcus*? Las evidencias morfológicas apuntan hacia la primera opción y esta es hoy en día la opinión que prevalece: el material de Laetoli asignado por Harris (1987) a *Potamochoerus porcus* pertenece a *Kolpochoerus afarensis*. Bishop (2011)

asignó material de cinco o seis yacimientos en el techo de la Unidad Superior de Laetolil a *Nyanzachoerus kanamensis* (Bishop, 2011). Estas muestras tienen cronologías cercanas a 3,6 Ma, pero la especie es conocida de hace aproximadamente 6 Ma (Van der Made, 1999 a). Una vez que la especie “*limnetes*” fue ubicada dentro de *Kolpochoerus*, empezaron a surgir algunas dudas acerca de si el holotipo no podría pertenecer más bien a *Nyanzachoerus* (Pickford, 1989) y, como consecuencia, el nombre *K. heseloni* es aplicado a este tipo de *Kolpochoerus*. Bishop (2011) no dio figuras ni medidas, sino que tan solo describió algunos rasgos no muy diagnósticos. A la vista de las dificultades históricas en separar los molares de *Nyanzachoerus* y *Kolpochoerus*, es legítimo preguntarse por qué el material descrito por Bishop no puede pertenecer a una especie diferente, como *Kolpochoerus afarensis*, que está presente en Laetoli.

Se ha indicado que *Notochoerus euilus* y *N. jaegeri* han tenido rangos solapados en la Unidad Inferior y la parte inferior de la Unidad Superior de Laetolil, apareciendo, en ocasiones, en los mismos yacimientos (Bishop, 2011). Se ha observado que el material asignado a *Notochoerus euilus* muestra una reducción en el tamaño de los premolares (Van der Made, 1999 a). También se ha identificado un incremento en la altura coronaria del tercer molar. Posiblemente es más difícil separar la muestra más antigua de *Notochoerus euilus* de la más reciente de *N. jaegeri* que separar las muestras más y menos recientes de *N. euilus*. Pore esta razón, los ejemplares de la Unidad de Laetolil, que han sido figurados o cuyas medidas fueron publicadas, no aportan una buena evidencia de la contemporaneidad de ambas especies.

Harris (1987) asignó algún material pobre de la Unidad Superior de Ndolanya a *Kolpochoerus limnetes* (con reciente nomenclatura: *Kolpochoerus heseloni*). Esto no resulta sorprendente, ya que Harris y White (1979) ubicaron la mayoría de especies de *Kolpochoerus* en esa misma especie. Sin embargo, otros autores identificaron más especies en ese género (ej., Cooke, 1985) y desde esa visión, puede ser cuestionado si el material no representa a *Kolpochoerus afarensis*, una especie presente en la Unidad de Laetolil. La mayor parte del material de la Unidad Superior de Ndolanya es demasiado pobre, pero se halló un tercer molar que se situaría dentro del rango métrico propio de *Kolpochoerus afarensis* y no hay motivo por el que no pueda ser incluida en esa especie. Bishop (2011) asignó material de la Unidad Superior de Laetoli y de la de Ndolanya, con cronologías de 3,85-3,6 y >2,66 Ma, respectivamente,

a la especie *Kolpochoerus heseloni*. Harris y White (1979) y Cooke (1985, 2007) asumieron que, lo que ahora se denomina, *K. heseloni* apareció hace alrededor de 2,9- 2,7 Ma, mientras que Sahnouni y Van der Made (2009) emplearon ese nombre solo para las muestras más recientes que 2,1 Ma, que incluyen terceros molares más alargados. Bishop (2011) ilustró un tercer molar descubierto en la Unidad Superior de Laetolil y dió sus medidas. Este ejemplar no muestra el amplio valle transversal entre el primer y segundo lóbulo tan típico de *Kolpochoerus*. Se trata de un diente largo, propio de los restos atribuidos a *Kolpochoerus* con menos de 2,1 Ma y parece tener una corona baja, aunque quizás es solo que está muy desgastada. Su complejidad se ajusta a la de *Notochoerus euilus* y su tamaño entraría dentro de las medidas más bajas de la especie (Cooke, 2007). El material de la Unidad Superior de Ndolanya, que Bishop asignó a *K. heseloni*, no fue descrito ni ilustrado. Asumiendo la presencia de *Kolpochoerus* en los niveles más modernos, parece más probable que se trate de una especie primitiva.

Unos fragmentos de molares y un premolar superior hallados en la Unidad Superior de Ndolanya (3,6-2,66 Ma) fueron asignados a *Metridiochoerus andrewsi* (Bishop, 2011), posiblemente siguiendo las pautas de Harris y White (1979), en lugar de las de Cooke (1985, 2007; Cooke y Wilkinson, 1978). Mientras que los primeros autores apuntaban a la existencia de un largo linaje de *M. andrewsi*, el último de estos autores identificaba varias especies primitivas, mientras que el más avanzado *M. andrewsi* habría aparecido hace unos 2 Ma. Posiblemente el material procedente de la Unidad Superior de Ndolanya pertenezca a una de estas especies primitivas.

Ecología

Como se ha mencionado antes, los cerdos y los pecaríes buscan con su hocico alimentos en el suelo. Esto se denomina hozar, en inglés ‘*rooting*’ en alusión a las raíces (*roots*) aunque, en realidad, buscan una mayor variedad de comida, incluyendo animales vertebrados e invertebrados y incluso comen directamente suelo. Aunque el escaso tamaño de las lombrices de tierra sugiere que estas no representan un recurso importante en la dieta de los cerdos, el examen de los contenidos estomacales de cerdos salvajes cazados revela que un único individuo puede llegar a ingerir cientos de estas lombrices. Los cerdos tienen un sentido del olfato agudo que les ayuda a localizar la comida en el suelo y que incluso les facilita la búsqueda de trufas. Ningún otro gran mamífero, aparte del cerdo, busca sistemáticamente la comida en el suelo, por lo tanto estos no tienen que competir por este recurso. El acceso a

los alimentos del subsuelo puede ayudar al cerdo a sobrevivir en estaciones en las que la comida escasea. Mientras que en algunas partes de África los bóvidos migran según la estación lluviosa, en busca de gramíneas en fase de crecimiento y ricos en nutrientes, los facóqueros no migran y sobreviven a la estación seca alimentándose de rizomas ricos en nutrientes.

Durante más de treinta y cinco millones de años, el hozar fue una estrategia empleada por cerdos y pecaríes, por lo que acabaron desarrollando una variedad de adaptaciones morfológicas destinadas a ello (Sicuro y Oliveira, 2002; Van der Made, 2010 a). Mientras que hoy en día los cerdos son menos diversos, hubo épocas y lugares en los que los cerdos fueron más variados que los bóvidos o los cérvidos. Durante el Mioceno, hubo hasta cinco o seis especies simpátricas en Europa, el subcontinente indio y África (esto quiere decir que sus fósiles se hallaron en el mismo yacimiento). Algunas especies, como el jabalí eurasiático común, están adaptadas al hociqueo profundo y tienen hocicos estrechos e incisivos centrales que actúan como pinzas, extrayendo los alimentos encontrados. Otros, como el jabalí africano o facóquero común, están adaptados a hozar de manera más superficial y tienen hocicos y caninos anchos que sobresalen hacia fuera y que no les permiten alcanzar demasiada profundidad en el subsuelo. La anchura y altura de la protuberancia occipital, la morfología del hueso en las zonas donde se originan los músculos que mueven el hocico, y varios otros rasgos diversos contienen información sobre este comportamiento de búsqueda y hociqueo de las especies ya extinguidas.

La capa superior de los suelos situados en altas latitudes suele contener un espeso horizonte de humus, mientras que en los climas tropicales se crea una fina capa de suelo orgánico. Esto está directamente relacionado con la abundancia de fauna que habita en su superficie, incluyendo las lombrices de tierra. A su vez, esto se refleja en que la mayoría de especies porcinas que viven en zonas de altas latitudes hozan profundamente, mientras que muchas especies en áreas de bajas latitudes desarrollaron rasgos relacionados con un hociqueo más superficial. Los cerdos africanos del Plio-Pleistoceno tuvieron su origen en Eurasia y la mayoría de ellos muestra este cambio en su estilo alimenticio.

A partir del principio del Mioceno Tardío, la mayoría de los suidos africanos evolucionaron aumentando en longitud y complejidad la morfología de sus terceros molares mediante la adición de lóbulos o pares de cúspides en la parte posterior del diente. El re-

sultado es un incremento de la superficie de masticación, que permite masticar más alimento al mismo tiempo. Esta es una adaptación destinada a la ingesta de grandes cantidades de comida con un valor nutritivo más bajo.

Además de la elongación del tercer molar, la altura de las coronas de los molares se incrementó. Las gramíneas, especialmente cuando están maduras, tienen paredes celulares gruesas compuestas de celulosa, un escaso valor nutritivo y muchos fitolitos. Los fitolitos están constituidos de dióxido de silicio, como el cristal: es posible llegar a cortarse la mano con una brizna de gramínea. Estos fitolitos desgastan los dientes y los pastadores necesitan coronas más altas para tener todavía algo con lo que masticar hasta el fin de sus días. Otro cambio en su dentición, también relacionado con el tipo de dieta, es que el esmalte dental se hizo más fino y más rugoso y el cemento se depositó entre las cúspides. Durante la mayor parte de la vida de un individuo perteneciente a una especie con molares de coronas bajas, la superficie de masticación funcional es ondulada y está compuesta por el esmalte de las cúspides redondeadas, lo cual es bueno para comer alimentos más duros como nueces o bellotas. Sin embargo, en especies con coronas más altas, las puntas de las cúspides se desgastan antes y la superficie masticatoria funcional es más bien plana y formada por crestas de esmalte más duro que se encuentran ligeramente elevadas sobre la superficie formada por una dentina más suave y cemento. Esta superficie es como la de un rallador, muy adecuada para comer hojas.

Todos esos cambios en la morfología de los molares indican que estos cerdos se adaptaron al pasto. Esto ocurrió en un contexto de cambio climático global que, a su vez, provocó cambios en grandes extensiones de entornos naturales. Hoy en día las emisiones de dióxido de carbono están causando el llamado “efecto invernadero”, mientras que en el Mioceno Inferior ocurría lo contrario y la cantidad de dióxido de carbono en la atmósfera decrecía. Esto favoreció a ciertas plantas herbáceas respecto a otras plantas con un tipo distinto de fotosíntesis y resultó en la expansión de praderas (Cerling et al., 1993). Inicialmente esto ocurrió en áreas cerca del ecuador, pero posteriormente las praderas se propagaron hacia latitudes mayores. Esto tuvo un mayor impacto en la fauna, la cual tuvo que adaptarse a ambientes abiertos desarrollando nuevas adaptaciones locomotoras y, en el caso de los herbívoros, convirtiéndose en pastadores (Cerling et al., 1997). Es en este momento cuando aparecieron los homínidos interpretados como bípedos, tales como *Sahelanthropus* y *Orrorin*.

Los primeros suidos que incrementaron la longitud y la complejidad de su tercer molar son los pertenecientes al linaje de *Nyanzachoerus-Notochoerus*. De hecho, su antepasado europeo *Conohyus* ya mostraba un pequeño incremento en la longitud antes de dispersarse hacia África. No obstante, su tercer molar inferior todavía mantuvo dos lóbulos con dos cúspides y un tercer lóbulo con solo una cúspide en el medio. Con el primer registro de *Nyanzachoerus*, de unos 6 Ma, el tercer molar se había vuelto más complejo y con el primer registro de *Notochoerus*, de unos 4 Ma, la longitud y complejidad del tercer molar se había incrementado mucho, y la altura coronaria también había empezado a crecer. Esta tendencia culminó hace unos 2,6 Ma con la aparición de *Notochoerus scotti*, que representa un salto en cuanto a elongación y complejidad del tercer molar. Los linajes de *Sivachoerus syrticus* - *pattersoni* y *Sivachoerus australis* (Figura 16) comenzaron el incremento de la longitud y complejidad del tercer molar al mismo tiempo, pero no desarrollaron coronas de mayor altura. Se extinguieron hace unos 2,6 Ma, cuando *Notochoerus scotti* y *N. clarkei* aparecieron.

Kolpochoerus continuó esta tendencia, aunque más tarde en el tiempo. La primera especie asignada a este género no muestra un incremento de la longitud y complejidad del tercer molar, pero este desarrollo comenzó con *Kolpochoerus afarensis* hace alrededor de tres millones de años. Desde hace unos 2,6 Ma, la longitud del tercer molar se incrementó cada vez más y se produjo un aumento moderado de la altura coronaria. *Metridiochoerus* apareció en África hace poco más de tres millones de años y dio lugar a diferentes linajes que, en diferentes proporciones, aumentaron la altura de sus coronas dentarias, así como la longitud y complejidad del tercer molar.

En varios linajes, los cambios morfológicos como adaptación para pacer se produjeron hace alrededor de 2,6 Ma. Se ha sugerido que un gran cambio climático entorno a esa fecha dio lugar a paisajes más abiertos en el este africano y a la aparición de útiles líticos y a las primeras especies del género *Homo* (deMenocal, 1995). Parece ser que estos cambios climáticos y medioambientales tuvieron una gran repercusión en la evolución y distribución de los suidos.

Los isótopos de carbono acumulados en el esmalte dental de los suidos son buenos indicadores de su dieta (ramoneo, pasto o mixta) y los análisis indican que el alargamiento del molar en *Sivachoerus* y *Notochoerus* refleja un incremento del pasto, mientras que *Kolpo-*



Fig. 20. Facoquero pastando en el parque Nukuru (Kenia). Nótese la postura “de rodillas”. Foto: J. van der Made.

choerus y *Metridiochoerus* de los últimos dos millones de años eran ya pastadores y continuaron incrementando la longitud del tercer molar para mejorar la eficiencia del procesamiento de los alimentos (Harris y Cerling, 2002; Cerling et al., 2005). Hoy en día, su pariente *Phacochoerus* es un pastador especializado (Figura 20). Estos suidos no solo se convirtieron en pastadores, sino que este cambio coincidió con otro de un hociqueo profundo a un hociqueo superficial. Aunque que los actuales facóqueros son pastadores y buscan raíces a escasa profundidad, los isótopos de carbono indican que, sorprendentemente, el jabalí de bosque, descendiente de uno de los linajes de *Kolpochoerus*, no sería un pastador completo.

En la mayoría de las especies de suidos los machos tienen unos caninos relativamente grandes, en continuo crecimiento, al contrario que en el caso de las hembras que, además, son de menor tamaño. En algunas especies los machos poseen caninos realmente grandes y también las hembras pueden llegar a tener grandes caninos, en continuo crecimiento. Los caninos inferiores de los machos tienen una sección triangular y se desgastan con los caninos superiores, de forma que se afilan. Los caninos superiores tienen facetas de desgaste por el contacto con los inferiores, pero esto no suele producir unos bordes cortantes. Los suidos suelen usar sus caninos con diferentes fines. Pueden ser usados en defensa propia frente a depredadores o para enfrentarse a otros individuos de la misma especie. En las diferentes especies de suidos hay distintos estilos de confrontaciones entre los machos, algunos de los cuales pueden llegar a provocar heridas graves. La función de los grandes caninos superiores en los machos tiene probablemente un efecto visual,

permitiendo a los oponentes estimar la fuerza del adversario antes de enzarzarse en una peligrosa batalla. Las especies de suidos que habitan en entornos naturales cerrados tienden a desarrollar caninos menores y aquellos que viven en hábitats donde los grandes caninos pueden ser avistados desde largas distancias, suelen tenerlos de mayor tamaño. Lo mismo ocurre con los cuernos y astas de antílopes y ciervos. Los últimos individuos de *Notochoerus* y algunos de la especie *Metridiochoerus* tienen caninos extremadamente grandes, lo que encaja con la idea de que vivían en hábitats abiertos.

En los pequeños bóvidos territoriales, que viven en hábitats cerrados, los machos tienen cuernos de pequeño tamaño y las hembras carecen de ellos. Estos bóvidos tienden a vivir solos o en pareja. En el caso de los bóvidos de mayor tamaño, que habitan en entornos naturales menos densos, las hembras viven en grupos pequeños y un macho, con cuernos grandes y ornamentados, defiende el territorio por el que se mueven estas hembras frente a otros machos. Los bóvidos aún más grandes no son territoriales pero migratorios, viviendo en grandes manadas mixtas con hembras que tienen cuernos que son solo ligeramente menores a los de los machos (Jarman, 1974). No podemos saber con seguridad la organización social de las especies extintas, pero se ha sugerido que los caninos de los suidos son, en este sentido, análogos a las cuernos de los bóvidos (Van der Made, 2003 b). Entre las especies actuales de *Sus* los machos poseen unos caninos moderadamente grandes, mientras que los de las hembras son pequeños, pudiendo vivir en parejas. Los individuos de *Phacochoerus* se agrupan en conjuntos de tres o cuatro hembras, con grandes caninos, mientras que un macho, con caninos igualmente grandes, defiende su posición junto a las hembras. Si la talla de los caninos está realmente relacionada con la estructura social, *Notochoerus* y *Metridiochoerus* debieron vivir en grupos más grandes y hábitats más abiertos que *Sivachoerus* y esto parece concordar con lo que se sabe sobre estos suidos y los entornos naturales que habitaron.

Hippopotamidae

Los hipopótamos son suiiformes. Este término hace referencia a la estructura primitiva de sus pezuñas, con metápodos sin fusionar y metápodos laterales y dedos completos. Comparten muchos rasgos esqueléticos con los antracotéridos, una familia de la cual debieron evolucionar en África durante el Mioceno Temprano. Algunos de estos rasgos están a medio camino entre los Suoidea y los rumian-

tes, como es el caso de una fíbula con una caña extremadamente delgada pero con una articulación distal bien desarrollada, anunciando el hueso maleolar en los rumiantes. Específico de este grupo es la existencia de una faceta articular muy amplia en el astrágalo en su articulación con el cuboides, que refleja el aspecto general de unas patas anchas y robustas que, a su vez, están relacionadas con su forma de vida. Los hipopótamos tienen cráneos bajos y anchos y, en el caso de *Hippopotamus amphibius*, las órbitas se encuentran elevadas, sobre el superficie dorsal del cráneo. Sus molares tienen cúspides con una característica ‘forma de trébol’. Realizan la digestión en el intestino anterior y tienen estómagos complejos, pero no tanto como los rumiantes, puesto que no rumian.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

Los hipopótamos evolucionaron en África de los antracotéridos, y lo hicieron no más tarde del Mioceno Temprano. Los antracotéridos se extinguieron en África justo antes del inicio del Pleistoceno, aunque perduraron en el subcontinente indio y en Java, hallándose su registro fósil más moderno en Sangirán. Los primeros hipopótamos tenían una dentición más pequeña que aún recuerda a la de los antracotéridos, pero la dentición superior ya mostraba la ‘forma de trébol’ completamente desarrollada. Durante el Mioceno Tardío apareció la subfamilia Hippoptaminae, también con molares bajos con cúspides en ‘forma de trébol’. Poco después, los hipopótamos se extendieron por Europa, donde se extinguieron rápidamente, y por el subcontinente indio y el sudeste asiático, donde un linaje aislado sobrevivió durante un largo período de tiempo (ej., Van der Made, 1999 b; Boissérie, 2005). Todas estas especies son mamíferos grandes o muy grandes, incluso las especies de menor tamaño pesan alrededor de 200 kg, mientras que las más grandes bien podrían haber llegado a los 4000 kg. Harrison (1997), Weston (2000), Boissérie (2005), y Weston y Boissérie (2010) describieron la filogenia de los hipopótamos. La Figura 21 y el siguiente texto están basados principalmente en sus publicaciones.

Archaeopotamus es un hipopótamo primitivo que mantuvo una mandíbula anterior estrecha, todos los incisivos y unos huesos orbitarios que no se elevan sobre la cubierta craneal.

Saotherium y el actual hipopótamo enano *Choeropsis liberiensis* están de algún modo más evolucionados, al tener una mandíbula anterior más amplia. Estos hipopótamos comparten un perfil dorsal del cráneo similar, con inclinaciones en la parte anterior y posterior

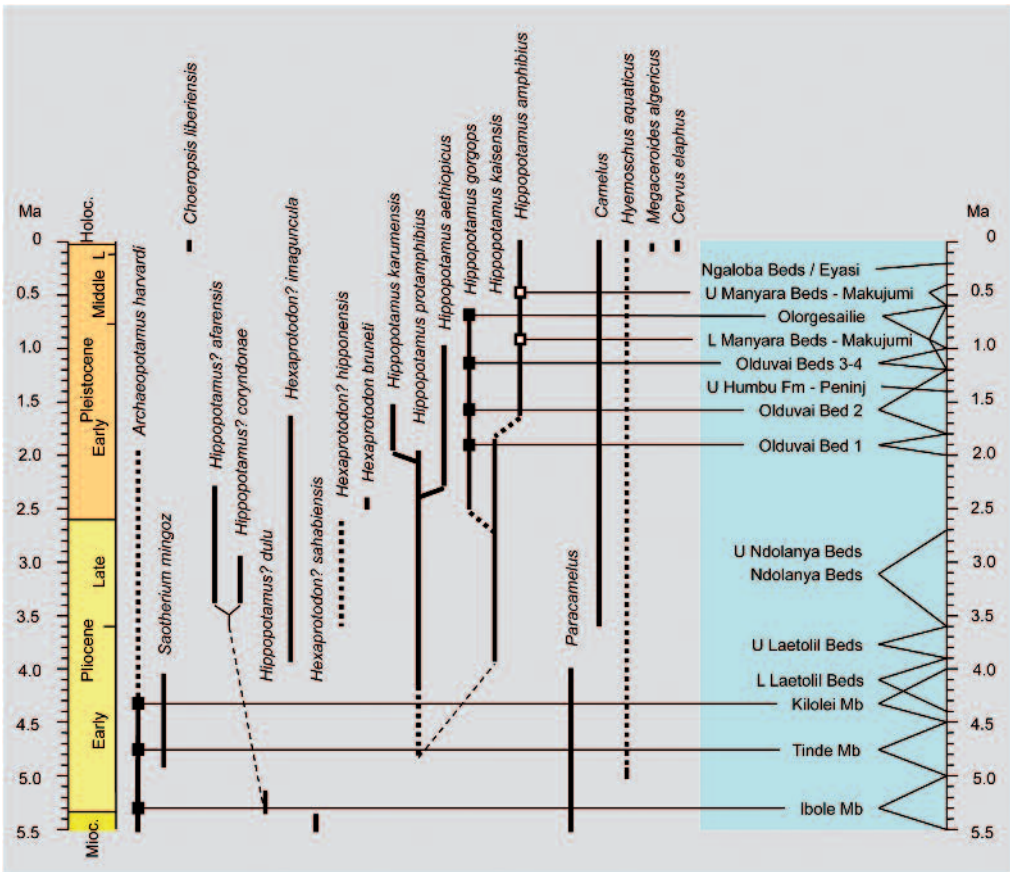


Fig. 21. Distribución temporal de los Hippopotamidae, Camelidae, Tragulidae y Cervidae africanos. La distribución de los Hippopotamidae se modificó a partir de lo publicado por Weston y Boiserie (2011). La distribución de los Camelidae, Tragulidae y Cervidae sigue Harris et al. (2010), Geraads (2010) y Gentry (2010). Estos grupos parecen estar ausentes en el registro fósil de Tanzania. Las siglas empleadas siguen las convenciones detalladas en la Figura 1.

del mismo. En *Choeropsis* las fosas orbitales parecen ocupar una posición aún más baja incluso con respecto a la cubierta craneal. A pesar de esto, se trata de una especie semiacuática. La especie es evolucionada en el bajo número de incisivos. Como en otros mamíferos, la condición primitiva de los hipopótamos es la presencia de seis incisivos superiores y seis inferiores, una característica que se llama hexaprotodonta. En *Choeropsis* el número de incisivos es menor: tiene solamente dos inferiores y cuatro superiores.

Otro grupo de hipopótamos incluye a *Hippopotamus afarensis*, actualmente clasificado en este género, pero también es la especie tipo del género *Trilobophorus*. Esta especie tiene unas órbitas ligeramente elevadas. Estos y los hipopótamos posteriores tienen mandíbulas amplias en su parte anterior y cráneos anchos en la zona de los caninos.

Hexaprotodon es un género definido a partir de una especie indica, pero ha sido práctica común incluir las especies africanas y europeas con rasgos primitivos en este género. En la actualidad, las especies primitivas procedentes de África se incluyen en su mayoría en ese género, aunque con algunas reservas. Mantienen el estado primitivo de seis incisivos superiores e inferiores, pero, en los casos conocidos, tienen las orbitas claramente elevadas. Se cree que *Hexaprotodon bruneti* evolucionó de una especie indica y se dispersó de nuevo por África.

El resto de especies se incluyen todas en el género *Hippopotamus* y comparten varios rasgos. Tienen cuatro incisivos superiores y cuatro inferiores, condición por la que son denominados tetraprotodontos. La excepción es *H. karumensis*, el cual disminuyó sus incisivos inferiores aún más, contando con cuatro incisivos supe-

riores y dos inferiores, lo que constituye un paralelismo con *Choropsis*. Todas estas especies y sus descendientes poseen huesos lacrimales que contactan con los nasales y tienen un ángulo mandibular en forma de gancho. *Hippopotamus kaisensis* y sus descendientes tienen lacrimales que se caracterizan por un área de contacto con los nasales de bastante anchura.

Se refleja en la Figura 21 que, durante la mayor parte del tiempo, coexistieron hasta seis especies de hipopótamos, mientras que durante el Pleistoceno Temprano el número de especies comenzó a reducirse hasta las dos actuales. La morfología del cráneo muestra una adaptación progresiva a un medio de vida semiacuático. Generalmente, se dedica poca atención al esqueleto postcraneal en las publicaciones, aunque esto refleje la tendencia al acortamiento de las extremidades que, a su vez, se hicieron más robustas.

Hipopótamos en Tanzania

Dietrich definió la especie *Hippopotamus gorgops* basándose en un cráneo de Olduvai (Figura 22), donde se halla en todos los niveles (Figura 21). La especie primitiva *Hippopotamus harvardi* fue descrita de todos los miembros de la Formación Wembere-Manonga (Harrison, 1997). Posteriormente esta especie se transfirió al nuevo género *Archaeotherium* (ej., Weston y Boissérie, 2010).

Ecología

Los hipopótamos son conocidos por ser semiacuáticos o anfibios. El hipopótamo pigmeo parece ser un poco más terrestre que el hipopótamo común. Tienen una piel con poco pelo y sin glándulas sudoríparas, y pasan la mayor parte del día en el agua para la termorregulación. Sus cráneos están aplanados en la parte dorsal y ventral, y en el hipopótamo común las órbitas se encuentran elevadas. Esto es típico de los animales que viven en las superficies de contacto agua-aire y se observa también en ranas y cocodrilos. Se manifiesta también en sus robustas patas: otros anfibios o mamíferos acuáticos como las nutrias y focas tienen cuerpos alargados y patas cortas. Los hipopótamos suelen tener unas extremidades más cortas que sus ancestros más probables, los antracotéridos, y se acortaron aún más a lo largo de la evolución. Los estudios de ADN indican que ballenas y delfines están más emparentados con los hipopótamos que con cualquier otro mamífero viviente. Comparten un tipo de vida acuático o, al menos, anfibio, y dado que las primeras ballenas datan del Eoceno, la adaptación a ambientes acuáticos sería muy antigua.

Los hipopótamos evolucionaron de los antracotéridos y coexistieron con ellos durante un largo período de tiempo en África, donde los antracotéridos se enrarecieron mientras los hipopótamos se diversificaron. Con todo, en el subcontinente indio los antracotéridos disminuyeron en diversidad antes de la aparición de los hipopótamos. Así pues, estos hechos no tienen por qué estar necesariamente relacionados. Antes de que los hipopótamos adquiriesen la elevación de su órbita, esta ya se había desarrollado en algunos antracotéridos y estaba presente entre los últimos miembros africanos. Tras su extinción, hace unos cinco millones de años, los hipopótamos desarrollaron este rasgo como convergencia, lo que sugiere que ocuparon el nicho ecológico de los antracotéridos. No existen otros grandes anfibios herbívoros que compitan con los hipopótamos por este nicho. Debido a que los hipopótamos tienen la necesidad de sumergirse regularmente en el agua, encontrar sus fósiles implica la presencia cercana de un medio acuoso permanente con una adecuada profundidad (alrededor de un metro y medio para un hipopótamo común).

Mientras que los hipopótamos pigmeos parecen tener una dieta más variada, incluyendo fruta y raíces, los hipopótamos comunes son predominantemente pastadores y se sabe que forrajean durante la noche varios kilómetros lejos del agua. Los molares de los hipopótamos son más hipsodontos que los de los antracotéridos y hay pequeñas diferencias entre las distintas especies de hipopótamos, reflejando lo que parece ser una progresiva adaptación al apacentamiento. En cualquier caso, el análisis de isótopos de carbono en el esmalte dental sugiere que los hipopótamos eran pastadores, probablemente de gramíneas jóvenes, pero mantienen una gran proporción de ramoneo en su dieta (Boissérie et al., 2005). Los primeros hipopótamos eran menos diversos, pero los Hippopotaminae se originaron hace alrededor de 7,5 Ma y se diversificaron rápidamente. Esto coincide con la expansión de las praderas y resulta tentador pensar que estos dos eventos estén relacionados, especialmente a la vista de la temprana incorporación de gramíneas a la dieta de los hipopótamos.

Camelidae

Los camellos están estrechamente emparentados con los rumiantes y comparten con ellos varios rasgos. Realizan la digestión en su intestino anterior, de ahí que esta parte de su tracto digestivo sea casi tan compleja como la de los verdaderos rumiantes. Son seledonodontos, lo que significa que tienen dientes con cúspides con forma creciente, e hipsodontos, es decir, sus dientes tienen coronas

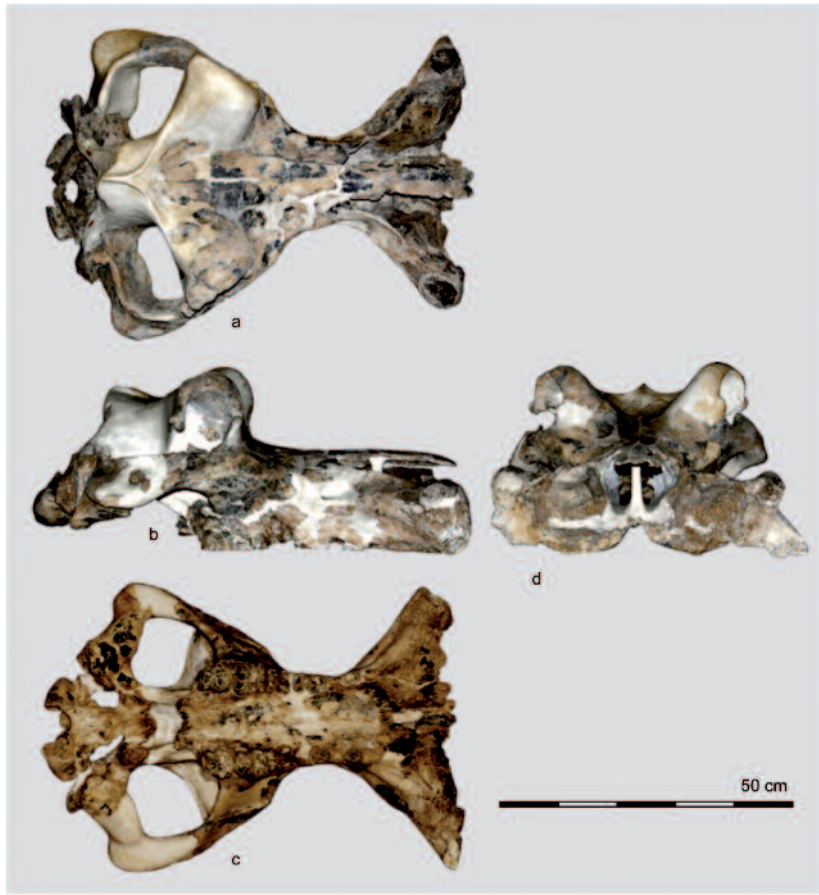


Fig. 22. El holotipo de *Hippopotamus gorgops* procedente de Olduvai: vistas a) dorsal, b) lateral, c) inferior y d) anterior. Fotos: J. van der Made.

altas. Carecen del primer y segundo incisivo superior, pero mantienen el tercero, mientras que los rumiantes han perdido los tres. Los huesos de sus extremidades son fácilmente reconocibles debido a que tienen morfologías particulares que forman parte de una adaptación locomotora a entornos abiertos. Los camellos poseen un conjunto de adaptaciones termorreguladoras e hidrorreguladoras que les permiten vivir en ambientes desérticos.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

Los Camelidae se originaron en Norteamérica y hace poco más de seis millones de años se expandieron por el área del actual Estrecho de Beiring hacia los paisajes más abiertos de Asia Central, Oriente Medio y África, llegando al sur de España a través del Estrecho de Gibraltar (Van der Made y Morales, 1999). Esta extensa dispersión se produjo, en términos geológicos, de forma instantá-

nea. Estos camellos eran mayores que los actuales y pertenecían al género *Paracamelus* (Figura 21) que, más tarde, dio lugar al género *Camelus*, al cual pertenecen las especies actuales de camello y dromedario. Los camellos suelen ser escasos y hay pocas zonas donde sus fósiles hayan sido encontrados e, incluso en tales casos, se suelen hallar tan solo unos pocos huesos o dientes por yacimiento. Harris et al. (2010) anotaron veintiún yacimientos africanos y solo en tres casos pudieron clasificar el material a nivel de especie. Debido a este pobre registro la evolución de los camellos es poco conocida.

Ecología

Los camellos redujeron por completo sus metápodos laterales. Sus metápodos centrales son largos y fusionados y terminan en articulaciones divergentes, con el resultado que los dedos son

también divergentes. El resultado queda patente en unas extremidades delgadas que finalizan en un pie amplio, una adaptación al desplazamiento por suelos compuestos de arenas sueltas. Sus dientes de coronas altas y sus adaptaciones locomotoras, termorre- gulatoras e hidrorreguladoras hacen de los camellos unos animales bien adaptados a la vida en los entornos desérticos. Las especies actuales se encuentran en este tipo de hábitats y el camello do- méstico ha sido introducido en los desiertos de Australia. Sus fósiles se encuentran en áreas que hoy en día son secas y que pro- bablemente también lo fueron en el pasado. La distribución actual más meridional del dromedario es el norte de Tanzania. Restos de camellos fósiles han sido encontrados en Kenia, y podrían haber vivido en el Plio-Pleistoceno en la zona que ahora abarca Tanzania.

Tragulidae

Los Tragulidae son los rumiantes vivos más primitivos. Tienen unos caninos inferiores incisiformes y carecen de los superiores. Tienen pequeños dedos laterales en pezuñas delanteras y traseras. En muchas especies los metápodos centrales no están fusionados o solo parcialmente y, en comparación con los de otros rumiantes, en ningún caso se pueden considerar pequeños. Además de las mencionadas, cuentan con muchas otras características distintivas en huesos y dientes.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

Los Tragulidae se originaron en Asia, pero se expandieron hacia África hace prácticamente veinte millones de años. Se conoce de la existencia de seis especies fósiles y de la especie actual *Hyemoschus aquaticus* en África. El registro fósil se limita casi únicamente a Kenia y abarca entre veinte y doce millones de años, con un registro de alrededor de nueve millones de años y otro de unos cinco millones de años de antigüedad (Geraads, 2010). Este último registro ha sido vinculado con la especie ac- tual que, por otro lado, no tiene un registro fósil conocido (Fi- gura 21).

Ecología

Los tragúlidos viven en hábitats húmedos y cerrados (como queda patente en el nombre científico *Hyemoschus aquaticus*). Su escasez en el este de África desde hace doce millones de años es un reflejo del incremento de la aridez en la región.

Cervidae

Los Cervidae son un grupo de rumiantes, dentro del cual los ma- chos (y en los renos, también las hembras) poseen astas: estructuras óseas que se asientan en lo alto de un pedúnculo que se asienta en el hueso frontal. Al contrario que en el caso de los bóvidos, cuyos cuernos están formados por vainas de queratina sobre protube- rancias óseas del frontal, las astas de los cérvidos carecen de una cubierta de queratina. Las astas se caen cada año y vuelven después a crecer; los cuernos en cambio no. A pesar de las diferencias entre cuernos y astas, los cérvidos y los antílopes comparten mu- chas características.

Evolución / Estratigrafía / Biogeografía

La especie *Megaceroides algericus* evolucionó de la especie eurasiática occidental *M. solilhacus*, de la que existen registros en Azokh (Azer- baiyán) y Latamne (Siria). Se conoce del Pleistoceno Tardío de Argelia y Marruecos (Figura 21). Hay un hiato temporal entre el último registro eurasiático y el primer africano, pero en la actua- lidad se cree que migraron hacia el norte de África durante el Pleistoceno Tardío. Esto debió producirse en paralelo a las migra- ciones de la especie actual *Cervus elaphus*. Gentry (2010) mencionó dos posibles registros de cérvidos en el extremo sur, en lo que hoy es Sudán. Por lo demás no hay registros de cérvidos al sur del norte de Marruecos, Argelia o Túnez.

Ecología

Los cérvidos son ramoneadores o de régimen alimentario mixto que suelen vivir en hábitats cerrados o, al menos, no totalmente abiertos. Desde hace unos veinte millones de años los cérvidos han sido comunes en Eurasia, pero no alcanzaron el subcontinente indio y África, incluso a pesar de que durante la mayor parte de este período de tiempo existieron conexiones terrestres a través de Oriente Medio a estas dos masas terrestres. Se conoce una va- riedad de cérvidos en yacimientos del Levante, como en Ubeidiya, Evron y Latamne. Pero, al parecer, no llegaron mucho más al sur. Hace alrededor de 2,6 o 3,2 Ma los cérvidos se introdujeron pri- mero en el subcontinente indio y durante el Pleistoceno Superior se dispersaron por el norte de África. Ambos eventos parecen haber ocurrido al mismo tiempo que fluctuaciones climáticas glo- bales modificaban temporalmente el medio ambiente en Oriente Medio y el norte de África.

Agradecimientos

Agradezco a E. Baquedano por invitarme a participar en este vo- lumen y a las siguientes personas por permitirme el acceso al ma- terial citado: L. Alcalá, C. Argot, M. Domínguez-Rodrigo, O. Hampe, W.H. Kimbel, G. Rössner, M. Sahnouni, J. de Vos y R. Van Zelst. Este artículo es una contribución a los proyectos . CGL2012-

38434-C03-02.y CGL2008-03881 financiados por el Ministerio de Ciencia e Innovación del Gobierno de España, Synthesys DE- TAF-668 y el proyecto “Investigations into the Pliocene archaeo- logy of Ain Boucherit, Northeastern Algeria”, financiado por la Leakey Foundation y la Wenner-Gren Foundation.

The large mammals of the Plio-Pleistocene of Africa: Afrotheria, Perissodactyla and Artiodactyla I

Jan van der Made

CSIC, National Museum of Natural Science, Madrid, Spain

This chapter treats a heterogeneous group of large mammals. Most of them are herbivores, most of them are ungulates, but they are not all the herbivores nor all the ungulates, and there is no characteristic shared by all of them that is not shared with groups treated in other chapters. They belong to widely different groups such as the Afrotheria, Perissodactyla and Artiodactyla and all together represent the greater part of the diversity of the African Plio-Pleistocene large mammals. Their evolution and geographic distribution were subject to climatic and environmental change. The same changes, that made these animals to evolve in the way they did, lead to the evolution of bipedal hominids, to the origin of our genus and the appearance of stone tools.

Afrotheria: elephants and their relatives

Traditionally, elephants were considered to be “sub-ungulates” a kind of primitive ungulates and related to those. DNA analyses have clarified much on their relationships and now the elephants are placed in the Afrotheria, a big group of animals that originated in Africa. In the past the position of the continents was very different of today and during much of its history, Africa was an isolated continent, with a fauna that was very different from that of Europe, Asia and North America on the one hand, and Australia, Antarctica and South America on the other. The afrotheres are a major group of animals typical of Africa that includes elephants and their closest relatives (Proboscidea), aardvarks (Tubulidentata), hyraxes or dassies (Hyracoidea), sirens, tenrecs and elephant shrews. Here only the larger terrestrial forms of the Plio-Pleistocene will be treated.

Though aardvarks and hyraxes spread during the Mio- and Pliocene to Asia and Europe, it is the Proboscidea that spread over all continents, with the exception of Australia and Antarctica, and adapted to a great variety of climates and environments from tropical to glacial and polar. Proboscidea played a prominent role in the world of our ancestors as is testified by cave paintings and rock engravings, but also by the numerous proboscidean kill and butchering sites that have been excavated.

Proboscidea

The best known feature of the Proboscidea is, as their name says, their nose in

the form of a large trunk. As with many mammals that have large noses, this is noted in a reduction of the nasals, the bones of the skull that are situated at the upper side of the base of the nose.

Another typical feature is the progressive reduction of the incisors, from the primitive six upper and six lower, to two large upper and two large lower and eventually to two upper or two lower ones. These incisors or tusks became very large causing changes in the architecture of the skull, neck vertebrae and neck muscles.

Still another feature is their large body size. Though the largest terrestrial mammal ever was a rhinoceros, much of the time a proboscidean species may have been the largest terrestrial mammal. The living African elephant reaches over six tonnes. Their large size has important implications for their anatomy and biology in general. The strength of muscles and bones depends on their section (which is a surface). The larger the section, with more parallel muscle fibers, the stronger. However, the weight of the individual depends on volume. Of two fictitious animals with the same body shape, the one that is twice as long, would have four times more muscle strength, but it would weigh eight times as much. As a consequence, it would have for jumping just halve the muscle power in comparison to its body weight. Also its bones would break more easily when it would come down. Therefore larger animals have different shapes, a phenomenon called allometry, and as a result the bones of proboscideans are relatively massive, their limbs and limb bones have different morphologies, and they run in a different way.

Their large body size causes proboscideans to have a low rate of metabolism. Like perissodactyls, they are hindgut digesters, meaning that an important part of the digestion takes part in the posterior part of the digestive tract. Artiodactyls, and in particular the ruminants, are foregut digesters. These are different strategies which each have different advantages. Without entering in the details, it can be said that hindgut digestion is advantageous for large mammals and rumination for smaller animals. Since their origin in the Eocene (44 to 56 million years ago), ruminants progressively became the dominant herbivores with body sizes up to some 1000 kg. However, proboscideans evolved large body sizes in

Africa, before ruminants arrived in that continent and competition between the two groups does not seem to be the reason for proboscideans becoming large. Large body size in itself is a way to increase digestive efficiency and in addition it is also a defence against predation.

Evolution / stratigraphy / biogeography

Proboscidea originated in Africa, but when starting some twenty million years ago, there were intermittent connections between Africa, Eurasia and the Indian Subcontinent, the so called Proboscidean Datum Event occurred. This was a major faunal exchange, that occurred in various phases and lasted several millions of years (it was not a "Datum Event") (Van der Made, 1999 c). While most dispersals were into Africa, noteworthy were the dispersals of Proboscidea out of Africa (for a recent review see Van der Made, 2010 b).

The most primitive proboscidean of the African Plio-Pleistocene is *Deinotherium*. It is the end member of a long isolated lineage (Figure 1), retaining features like an elongate skull, premolars that are not molarized at all (none of them evolved the shape of a molar), and upper molars and lower second molars with just two lobes. More evolved proboscideans have molars with three or more lobes. Deinotheres were lophodont, meaning that their molars had transverse crests, as in tapirs. These teeth indicate that they were probably folivorous or frugivorous browsers. Like most other mammals, when adult they had all their molars and premolars in function at the same time. They had one pair of lower tusks, but no upper tusks. Especially the later species were very large (Figure 2).

The remaining proboscideans share a common ancestor and a wide array of features. Their common ancestor, or a form close to it, is *Phiomia*, which had two small upper and two small lower tusks. Common features of the following proboscideans are first and second molars with an increased number of lobes, that passed from two to four or more. The third molar became more elongate and had more lobes than the preceding molars. This might suggest that masticatory surface increased. However, in these proboscideans, the anterior cheek teeth wore off completely and were lost before even its third molar had erupted. So at any moment just a few teeth were present in the mandible and they moved forward as anterior teeth disappeared. This, so called horizontal replacement, evolved further in later proboscideans and had the effect that mandibles and maxillaries could be short. It also had the advantage that chewing force was greater, since the mandible with teeth act as a lever with the rotation point at the joint of the mandible, and skull and the closer to this point, the greater the momentum, resulting in a higher pressure. The result is not only a shortening of the mandible, but also of the skull (Figure 2).

Stegotetrabelodon had two large upper and two large lower tusks. Because of its molar morphology with many transverse crests it is commonly placed among the more advanced proboscideans that retain only large upper tusks. However, the reappearance of large lower tusks would be surprising.

The mastodont *Anancus* was a widespread form in Africa, Asia and Europe. It had two very long upper tusks, but no lower tusks. It had molars with four to five lobes, each one consisting of two cusps, while the lower third molar had generally six lobes. *Anancus* was bunodont, meaning that its molars had rounded cusps. The genus disappeared from East Africa around 3.5 million years ago, while in North Africa (and Europe) it survived till about 2 million years ago.

Stegodon is a genus that was particularly diverse in Asia, but it occurred also in Africa. It had huge upper tusks, but no lower tusks. Its molars have the cusps of each lobe fused to form a transverse crest, besides the number of lobes per

molar increased greatly and the lobes became antero-posteriorly flattened. These lobes are called lamellas. Between the lamellas there is cementum. These changes have the effect of increasing the masticatory surface and making it flatter and with more ridges so that it resembles a grate. This is an adaptation to grazing. *Stegodibelodon* is a proboscidean broadly of this stage of evolution and has the symphyseal area of the mandible (the "chin") still very elongate, but without incisors. The genus is not well known and there are different opinions on whether it is a "true elephant" or not.

The following genera are considered to be the true elephants (belonging to the family Elephantidae). *Primelephas* has molars with many well formed transverse crests that are still separated by relatively wide transverse valleys and it retains low molar crowns.

The genus *Loxodonta* started to increase molar height and started to have abundant cementum between the lophs. The transverse crests, or plates or lamellas, are not yet much antero-posteriorly compressed. This is noted in an index called "lamella frequency", which gives the number of crests per ten centimetres. In *Loxodonta* the values of this index range from 3 to 5.5. This genus was wide spread, but around 1.8 million years ago it disappeared from East Africa, but survived in North and in South Africa. At present it is extinct in North Africa, but is again present in East Africa. Traditionally one species is recognized, *Loxodonta africana*, with various subspecies, but more recently these subspecies have been raised to species rank.

The genus *Elephas* shows a rapid evolution in plate number per tooth, lamellar frequency, crown height, and length and elongation of the third molar. The lamellar frequency increased from about 4 to 6. Many stages of evolution or chrono subspecies are recognized in *Elephas recki*. The rapid evolution of *Elephas* and also *Loxodonta* made proboscidean fossils important for the estimation of the ages of strata with hominid fossils (e.g. Maglio, 1979). At different moments dispersals of the *Elephas* lineage into the Indian Subcontinent, Europe and North Asia gave rise to different species there. Despite having been the most abundant elephant in Africa, *Elephas* went extinct there and now survives in the Indian Subcontinent and South-Eastern Asia (Figure 3).

The genus *Mammuthus* originated from a primitive stage of *Elephas*. It has certain differences in skull morphology and more curved tusks. In Africa its lamellar frequency is relatively low (LF = 3-5), but the genus dispersed into northern Eurasia, where it gave rise to the woolly mammoth. It went extinct on Wrangel island in the Arctic Sea, only 4000 years ago, when in Egypt pyramids were being constructed.

Proboscidea in Tanzania

The most wide spread African Plio-Pleistocene elephant is *Elephas recki* and it was defined, originally as a subspecies, on the basis of material from Olduvai (Dietrich, 1916).

Ecology

The deinotheres were lophodont, like tapirs. Tapirs are frugivorous and folivorous (eating fruit and leaves) browsers and deinotheres tooth morphology suggests that they had the same diet. The morphology of the molars of the other proboscideans show several gradual changes: the fusion of cusps into lophs or plates, and increases in the number of lobes or plates, in the lamellar frequency, in crown height and in the length or elongation. These changes are a gradual adaptation to grazing. This is not a simple anagenetic evolution, but a sequence of innovations or advances that occurred when subsequent new genera origina-

ted, that, at least for some time, coexisted with the previous grades of evolution.

This evolution in molar shape coincided with changes in the composition of the atmosphere causing the spread of grasslands as inferred from isotopes (^{12}C and ^{13}C) from soil carbonates (Cerling et al, 1993). Plants convert atmospheric carbon dioxide into organic material, and different types of photosynthesis capture different carbon isotopes in different proportions. Because of an equilibrium between plant and soil carbonates, former vegetation types remain recorded even in fossil soils. Some five to eight million years ago, the amount of carbon dioxide in the atmosphere decreased. (This is the opposite of what is happening today as a result of the combustion of fossil fuel and what is causing the so called "green house effect".) Many grasses have a type of photosynthesis that was favoured by this decrease in atmospheric carbon dioxide, which lead to the spread of grasslands. Since there are more factors that interfere, the effect was different according to climatic zone or latitude.

Plant organic material not only passes its carbon isotope proportions onto soil carbonates, but also onto the herbivores that eat those plants. The study of these carbon isotopes in herbivore tooth enamel discriminates between a browsing, grazing or mixed diet. Save *Deinotherium*, all proboscideans adapted to the spread of grasslands and became grazers (Cerling et al., 1997, 1999). The fact that *Anancus*, *Stegotetabelodon* and *Primelephas* were grazers indicates that the change in diet preceded the most important morphological adaptation to it, which is high molar crowns. The latter two genera disappeared relatively shortly after the appearance of high crowned elephants and *Anancus* disappeared from East Africa after about 3.5 million years ago. *Anancus* retained a bunodont tooth morphology that is not well suited for grazing, and may have had a different diet in environments with a Mediterranean type environment in North Africa, where it lived on till after two million years ago. Also in Europe it survived till that date.

After about four million years ago, the high crowned *Loxodonta* and *Elephas* became the predominant elephants. *Elephas* is markedly more progressive in plate number and lamellar frequency and presumably better adapted to grazing. Around 1.8 million years ago, *Loxodonta* disappeared from East Africa, but lived on in North and South Africa. In relatively recent times, it spread again into East Africa, where it is now a browser. Possibly, it reverted to browsing, while living in the Mediterranean environments of North or South Africa, and there may also exist a link between this dispersal back into East Africa and the extinction of *Elephas* there.

Tubulidentata

As their name says, the main feature of the Tubulidentata is that they have teeth with tubular structures. The tubes consist of dentine, are packed closely together and surrounded by cementum. The teeth do not have enamel crowns. The teeth anterior of the molars decrease rapidly in size and are not differentiated in morphology. In some of the earlier species, the canines are still discernible because they are larger than the surrounding teeth. Aardvarks are myrmecophagous (eating termites and ants) and, related to this diet, the snout is very elongate in the living species. Aardvarks have powerful claws that are used to tear open termite mounds and to dig holes for refuge (Figure 4).

Evolution / stratigraphy / biogeography

The tubulidentate tooth structure seems to have evolved also in the Eocene of North America and at some stage it was believed that aardvarks originated there (Colbert, 1933). However, this must have been a parallelism and aardvarks originated in Africa, because the oldest indisputable fossils of aardvarks and the

other related Afrotheria are from there. There is one record from the early Middle Miocene of Spain, but it has not been published in detail (Alf3rez et al, 1988).

This group is rare and there are only few localities with good material. This is probably the reason that the first detailed phylogenetic trees and cladograms relating the different species of *Orycteropus* were published only recently (Van der Made, 2003 a; Lehmann et al., 2005; Lehmann, 2009). From some twenty million years onwards there is a continuous, but not very abundant, record. The oldest material is placed in the genus *Myorycteropus*, while *Leptorycteropus* constitutes a primitive side branch. The remaining species were commonly placed in *Orycteropus*, but recently the more primitive of these species were placed in the new genus *Amphiorysteropus* (Lehman, 2009). This genus includes the species that dispersed about fourteen million years ago into Eurasia and the Indian Sub-continent and that lived and evolved there. After the earliest Pliocene record from Perpignan, aardvarks were restricted to Africa.

The first Plio-Pleistocene African species is *Amphiorysteropus abundalafus*. It is replaced by the genus *Orycteropus*. In one view *Orycteropus* became larger with larger teeth, leading to *O. crassidens*, which later retained large body size, but decreased the size of its cheek teeth, leading to the living species *O. afer* (Van der Made, 2003 a). In another view, there are many parallel lineages, including those of *Orycteropus djourabensis*, *O. crassidens* and *O. afer* (Lehmann, 2009).

Aardvarks in Tanzania

Aardvarks from "Serengeti" (Laetoli) and "Njarasa" (Eyasi) were described by Dietrich (1942). Some more material from Laetoli was published by Leakey (1987) and Harrison (2011). The latter author assigned the material to *Orycteropus* sp.

Material from "Serengeti" indicates a species with teeth and bones that are smaller than the living species (Figure 5). The material from "Njarasa" is much younger. Though there is but few material, one element, a fifth metacarpal was found in both levels. Depending on the measurement it is 25 to nearly 50 % larger in Eyasi (Figure 5). A phalanx is much more robust than a specimen of the living species and has other morphological differences as well. Even though no teeth are known, this material possibly represents the large *O. crassidens*.

Ecology

Aardvarks live grasslands, but also in adjacent areas that are either more forested or dryer. They are widely seen as a myrmecophagous species. However, Patterson (1975) argued convincingly, that their diet also includes fruits of *Cucumis humifructus*, the so called aardvark cucumber, and that their peculiar tooth structure evolved as an adaptation to this diet and not to myrmecophagy. In fact, other myrmecophagous animals, like pangolins, lack teeth all together. Twenty million years ago, aardvarks had tubulidentate teeth, but their elongate snouts and narrow anterior mandibles evolved after about ten million years ago. The species *Amphiorysteropus? pottieri* still had a relatively short and massive mandibular symphysis, while later forms in Eurasia and Africa had longer symphyses, meaning that their snouts were more elongate. The elongate snout is an adaptation to the myrmecophagous diet.

Hyracoidea

The Hyracoidea were a diverse and species rich group. In various respects, they are ungulate-like animals. Their hands have four fingers and their feet three toes, with the axis passing through the third finger or toe. (The general condition is five fingers or toes, the thumb or large toe being number I and the little finger or toe V; the fingers or toes retain their number, even if a finger or toe with a lower number is reduced.) They are plantigrade, meaning that they walk with

the hand or foot flat on the ground and not on their toes as do most ungulates. They have evergrowing first upper incisors, the second and third upper incisors are low crowned and the lower incisors have moderately high crowns.

Evolution / stratigraphy / biogeography

Hyraxes were the dominant African herbivores during the Palaeogene with a wide range of small and middle body sizes, whereas the proboscideans and embritopods were large. This was when Africa was isolated from Eurasia, but this situation changed with an event called the Proboscidean Event. Starting some 20 million years ago there were intermittent connections between these land masses, proboscideans dispersed out of Africa and a wide array of mammals dispersed into Africa, including rhinoceroses, chalicotheres, pigs, tragulids, giraffoids, antelopes (Van der Made, 1999 c). Proboscideans largely escaped the devastating competition with these immigrants, but the hyraxes no. Hyracoid diversity decreased and the Plio-Pleistocene record is patchy. Most fossils are from South Africa (Makapansgat, Swartkrans, Sterkfontein, Taung, etc.). *Gigantohyrax* is a holdover of an older group of hyraxes. The Procaviidae is the family that includes the living species and it appeared in the Pliocene. There are two fossil species, but none of the more than ten living species has a fossil record. The living species are all small and have body weights of up to five kilograms. Tough hyraxes live in Tanzania, their fossils have not been found there.

Perissodactyla

Perissodactyls are odd-toed ungulates. The axis of symmetry of their hand or feet is in the third finger / toe (counting from thumb = I to little finger = V). In addition, the perissodactyls share many other anatomical features. They are all hind gut digesters, meaning that an important part of the digestion takes part in the posterior part of the digestive tract. This is opposed to the ruminants, where the foregut is more important. The perissodactyls include the living equids, rhinoceroses and tapirs, but also a variety of extinct families.

Equidae

The Plio-Pleistocene equids (horses, zebras and asses) tend to have the third finger or toe much enlarged, the first and fifth are absent, and the second and fourth are much reduced or also absent. They also have cheek teeth with very high crowns, that are up to about three times as high as they are long. The cusps of the molars are interconnected and the spaces between them are filled with cementum. As a result the cheek teeth are very massive. The premolars are molarized; normally premolars are smaller and have a structure that is simpler than that of the molars, but in equids their morphology is similar to that of the molars and the size is even superior.

Fossils of equids are easy to recognize and tend to be abundant in fossil assemblages. There are two main groups in the Plio-Pleistocene of Africa: hipparions and the genus *Equus*. Both groups originated in North America and spread to Asia and from there to Africa, the hipparions first and *Equus* later.

The hipparions have upper cheek teeth that have a particular cusp (called the protocone) isolated from the other cusps (Figure 6). They also have lateral toes (II and IV) that are small, but complete till the third phalanx (fingers and toes have three phalanges, except for the thumb and big toe, which have two). This condition is called tridactyl. Figure 7-2 shows the central (third) metacarpal and the proximal parts of the second and fourth metacarpals. Though the distal parts are lost, it can be seen that these metapodials extended far distally and that the third metacarpal and metatarsal have flattened surfaces where the second and third metapodials touch (Figures 7-1d, 7-1e, 7-2d, 8-1b). By contrast, in *Equus* the proximal metapodials taper rapidly and end in a point near the

middle of the third metapodial (Figures 7-4c, 8-2b, 8-2d, 8-2e). There are no phalanges that correspond to these metapodials and no flattened surfaces on the sides of the third metapodial (Figures 7-3c, 7-4c, 8-2b, 8-2d, 8-2e). This condition is called monodactyl.

The hipparions have been traditionally placed in the single genus *Hipparion*, while others place them in a variety of genera such as *Cremohipparion*, *Stylohipparion* and *Eurygnathohippus*. Bernor and Armour-Chelu (e.g. Bernor et al. 2010) consider *Eurygnathohippus* a uniquely African genus closely related to the Indian *Sivalhippus*, which appeared around 7 Ma and which includes nearly all Plio-Pleistocene African hipparions. Zouhri & Bensalmi (2005) and Eisenmann & Geraads (2007) do not consider these Plio-Pleistocene hipparions a monophyletic group and, in addition, recognize different species. While the former authors place these hipparions in the genus *Proboscoidipparion* and the subgenera *Plesiohipparion* and *Eurygnathohippus*, the latter authors place them in *Hipparion*. Until these discrepancies are resolved, it seems best to follow the conservative habit to place all these forms in *Hipparion*, the first named genus.

The species that are placed in the genus *Equus* lost the lateral fingers and toes in the course of evolution and have the protocone connected with a ridge to one of the other cusps. Both characters are easy to recognize and in combination with the fact that equid fossils are so common, this plays an important role in estimating the age of the strata in which these fossils are found.

Evolution / stratigraphy / biogeography

The hipparions originated in North America and around 11 million years ago, they spread into the Old World reaching Africa and Europe instantaneously, geologically speaking. Figure 10 gives the species and temporal ranges, mostly as indicated by Bernor et al. (2010), but it should be remembered that there is no consensus as to the species recognized. The "*Cremohipparion*" indicated in this figure is a hold over of this first colonisation, while according to Bernor et al. (2010), the remaining species represent an African radiation.

As in the case of *Equus*, the hipparion species can be classified as having either robust or gracile metapodials (see the bivariate diagrams of Figure 8). *Hipparion turkanense* and *H. cornelianum* have robust metapodials, while *H. feibeli*, *H. hassumense* and *H. pomeli* have gracile metapodials. The degree of robusticity of the metapodials is an important indicator for the locomotion and thus the ecology of the species, but there are many other important features, such as dental and cranial morphology. Nevertheless, the idea of the species fitting into a gracile and a robust lineage is tempting.

Like the hipparions, the genus *Equus* originated in North America and subsequently spread to the Old World. This may have happened just before 2.6 million years ago, when a glacial period caused the accumulation of ice on the northern continents. Since this ice is water that by evaporation comes from the oceans, this caused global sea level to drop in the order of 60 metres, turning the Bering Strait between Alaska and Siberia into land. This land connection allowed for faunal exchange, including the spread of *Equus*. Fossils from Member G of the Shugura Formation (Ethiopia), dated to 2.3 Ma, are generally cited as the oldest African record of *Equus* (Churcher & Hooijer, 1980). However, material from the Lower Burgi Member or top of the Tulu Bor Member of the Koobi Fora Formation, with an age between 2.5 and 2.7 Ma was assigned to *Equus* (Eisenmann, 1983). If this is correct, the dispersal of this genus from North America into Asia and then into Africa and Europe may have been practically instantaneous. So if we find a monodactyl metapodial or a cheek tooth with the protocone connected to the other cusps, we know that the stratum in which we found it is less than 2.6 million years old.

Figure 7 gives bivariate diagrams of the distal articular width against the length of the metapodials of the African *Equus*. Both metacarpals and metatarsals fall appear in two separate groups: gracile and robust specimens, with, in the case of the metacarpals, a clear gap between these groups. The degree of robusticity of the metapodials is an important feature, not only in equids, but also in bovids, deer, and a variety of other terrestrial mammals. The species with more gracile metapodials are generally considered to be faster or better adapted to running. Longer legs serve to flee faster from a predator, but also permit to cover longer distances. The living African species of *Equus*, are robust, with the grevy zebra and the African wild donkey (which is ancestral to the domestic donkey) being somewhat less robust. The gracile species are extinct: *Equus tabeti* and its slightly less gracile alleged ancestor *E. numidicus*. The extinct species *E. mauritanicus* has been brought into connection with *E. burchelli*; it is of similar proportions but is clearly larger. *Equus capensis* is still more robust and larger.

Of two species it is not quite clear, whether they had robust or gracile metapodials: *Equus oldowayensis* and *E. koobiforensis*. Based on dental or cranial material, these species are usually believed to be different from *E. numidicus*, *E. tabeti*, *E. mauritanicus* and *E. capensis*, even though Eisenmann (1983, p. 187) did not rule out a synonymy between *E. koobiforensis* with either *E. oldowayensis* or *E. numidicus*.

The species *Equus oldowayensis* was described on material from Olduvai and is based on a mandible. The metacarpals from Olduvai cluster with either the gracile or the robust groups and most probably represent at least two species, which both are present in Bed 1 and 2. All the metatarsals from Olduvai measured are robust, but it should be noted that there are three very small ones, that are close in size and proportions to *E. africanus*. In fact, Churcher (1980) described a metatarsal from Bed II as *Equus asinus* (now this is *E. africanus*, the wild donkey, while the name *E. asinus* is restricted to its descendant the domestic donkey). The smallest metatarsal is from Bed 2 and the other two from Beds 1 and 2. All together there may be three species based on the metapodials. It is not clear which of these is *E. oldowayensis*; maybe it is the more common larger robust form, but this remains to be proven.

Churcher & Hooijer (1980) described early *Equus* from Member G of the Shungura Fm. and assigned this material to *E. oldowayensis*. However, as can be seen in Figure 7, a metacarpal is gracile, while a metatarsal is robust. It seems likely, that both robust and gracile lineages were present already in Member G.

Eisenmann (1983) described the species *E. koobiforensis* from Koobi Fora and tentatively assigned two metatarsals to this species. However, it appears again that one (from the KBS Mb.) belongs to a robust and the other to a more gracile species (from the Upper Burgi Mb.). The more robust metatarsal is close to another specimen, from the Upper Burgi Mb., which was described as "*Equus* sp.", and both are small compared to the bulk of the Olduvai sample, but close to the specimen from the Shungura Fm. A metacarpal from the KBS Member was equally assigned to "*Equus* sp." and is robust and somewhat smaller than their homologues from Olduvai. In addition there is a very small species from the KBS Mb., which Eisenmann (1983) assigned to "*E. aff. tabeti*", but which in fact does not cluster with any other species, including *E. tabeti*. The small and robust metacarpal from the Okote Mb., which was assigned to "*Equus* sp.", is of similar size, proportions and age as the earliest material from Olduvai assigned to *E. asinus*. The type material of *E. koobiforensis* might go with the large gracile metatarsal or with the smaller and robust metapodials, while it is unlikely that it goes with the very small metacarpal. In the first case, the possibility, suggested by Eisenmann (1983), that *E. koobiforensis* is synonymous with *E. numidicus*

should be re-studied. In the second case, *E. koobiforensis* is a robust species, that might be present in Mb. G of the Shungura Fm., but which is smaller than the robust species from Olduvai Beds I and II.

Also in the Algerian localities, there is evidence for robust and gracile species. *Equus numidicus* is present in Ain Boucherit and Ain Jourdel, which is probably older (maybe close to 2.6 Ma) and its possible descendant *E. tabeti* in Ain Hanech, El Kherba, and Puit des Rahmani. Two metacarpals from Ain Hanech were assigned to *E. mauritanicus* (Geraads et al., 2004). In addition, there are several robust metatarsals, but these are smaller than *E. mauritanicus*, but both robust metacarpals and metatarsals have size and proportions close to that of the robust species from Koobi Fora. A robust metatarsal from El Kherba might belong to the same species.

It seems that large gracile and robust species of *Equus* were present in Africa at a very early date (Shungura G), which might represent *E. numidicus* and *E. oldowayensis*, if this is a robust species. If they did not arrive already as two different lineages, a speciation event must have occurred immediately upon arrival in Africa. In this respect it might be of interest, that *E. numidicus* is slightly less gracile than its possible descendant *E. tabeti*.

The gracile equids may have formed a single lineage. *Equus numidicus* is present in the north (Ain Jourdel and Ain Boucherit) and possibly in Member G of the Shungura Fm., may have given rise to *E. tabeti* (Ain Hanech, El Kherba, and Puit des Rahmani). A gracile species as large as *E. tabeti* is present at Olduvai Beds I and II.

The group of more robust species includes a not very large species, present in Mb. G of the Shungura Fm. and in the Upper Burgi and KBS Members of the Koobi Fora Fm. Possibly it should be called *Equus koobiforensis* and it may have given rise to the larger and more robust *E. oldowayensis*, present in Beds I and II of Olduvai and to the still larger and more robust *E. capensis*. The recent *Equus zebra* and *E. burchelli* are much smaller, but have metapodial proportions similar to those of *E. mauritanicus*. A small robust species from Olduvai might be an early *E. africanus* and might be present in the Okote Mb. as well and even be related to the very small species from the KBS Mb. This living species seems to be more closely related to the living *E. grevyi*, or at least it has the same metacarpal proportions.

The fossil *Equus algericus* seems to be related to *Equus ferus*. That species became wide spread in Eurasia during the Middle Pleistocene and gave rise to the domestic horse, but is otherwise not known from Africa. The domestic horse was introduced in Africa in historic times.

Equidae in Tanzania

Figure 9 shows the Tanzanian record of equids. Hipparions from the Manonga Valley and Laetoli were described by Bernor & Armour-Chelu (1997), Armour-Chelu & Bernor (2011), who described the material as *Eurygnathohippus* (= *Hipparion*) *turkanense*, the *E. cornelianus* lineage and *E. hassumense* (even though the latter material is outside the temporal range for this species and within that of *E. feibeli*, as indicated by Bernor et al., 2010). Armour-Chelu et al. (2006) discussed the hipparions from Olduvai and noted already that there may be two species of hipparion at Olduvai. Here this material is tentatively assigned to *Hipparion pomeli*. Geraads (1987) and Wolf et al. (2010) described material from Peninj and Makuyuni as *Hipparion* cf. *cornelianum*.

Hopwood (1937) named the species *Equus oldowayensis* based on material from Olduvai, which is possibly a large species with robust metapodials. There are

also two species of *Equus*, a gracile species similar to *E. tabeti* or *E. numidicus* and a small robust species, believed to be the living species *E. africanus* (Churcher, 1982). There is some uncertainty about the younger equid material. Wolf et al. (2010) formally assigned material to “*Equus* sp. large species”, but said in the discussion that they believe this is *E. oldowayensis*, while another indeterminate, but smaller species was believed to be close to *E. grevyi* or *E. burchelli*. Geraads (1987) noted that assigning the material from Peninj to *E. oldowayensis* would only be a determination with an “illusion of precision”. In general the material of the younger localities may as well belong to a younger species than to *E. oldowayensis*, such as *E. mauritanicus* or one of the living species.

Ecology

The reduction and finally the complete loss of the lateral fingers and toes in the equids is a cursorial adaptation for running on a hard ground. It is seen in well preserved fossils in that the lateral metapodials (of fingers / toes II and IV) end at half the height of the third metapodial without articular surface with the phalanges. It is also seen in the surface of the bone of the third metapodial, which has some flattened surface where it would touch the lateral fingers or toes. Wide feet are good for walking on soft soil: the weight is distributed over a large surface and the feet do not sink into the soft soil. On a hard soil the feet need not be large, and the reduction of the lateral toes reduces weight. This adaptation to running can be easily understood: anyone chooses light weight sport shoes for running, rather than heavy boots.

As we have seen there are two types of hipparions and two types of *Equus*: those with gracile metapodials and those with robust metapodials. These differences seem to be related to social structure and anti-predator behaviour.

Estes (1991) noted that there are two types of grouping or mating systems in African equids: *Equus africanus* and *E. grevyi* are territorial, while the remaining zebras (as well as the horse) are nomadic with a stallion living with a “harem” of five to six mares and their off spring. Territorial species are territorial during part of the year and may form large herds, when migrating during the other part of the year. *Equus africanus* and *E. grevyi* tend to flee at high speed from predators, occasionally leaving weak individuals behind. If *Equus burchelli* (= *E. quagga*) and *E. zebra* are attacked by predators, they stay close together, the mares with young colts hide behind the others, which cooperate in the defence of young and weak individuals, while the stallion may actively attack hyaenas and hunting dogs.

It turns out that *Equus africanus* and *E. grevyi*, which rely on fast flight, have the most gracile metapodials among the living African equids. *Equus quagga* and *E. zebra*, which do not rely on speed, but on defence, have the most robust metapodials (Figure 7). Apparently these relatively small differences in robusticity reflect fundamental differences in behaviour, not only in African species, but also in the robust *E. ferus*, and gracile *E. hemionus* and *E. kiang*, which live in Asia. This is not only observed in equids, but also in bovids (eg. robust *Syncerus caffer* and gracile *Gazella*) and can be understood in terms of biomechanics. The width of the metapodials is probably related to body weight. Given a certain body size, those with gracile metapodials are long legged and those with robust metapodials are short legged. The longer the legs, the longer the stride length and the faster the animal.

Shortening of metapodials also occurred as an adaptation to mountainous environments, as in Caprini, and in bovids and cervids as an adaptation to insular environments with few or no predators (Van der Made, 2005). However, the relationship of increased robusticity of the metapodials and behaviour as described in the recent equids, can probably be extrapolated to the fossil species, if the

context is comparable. If that indeed is the case, *Equus numidicus* and *E. tabeti*, with metapodials that are more gracile than in any living equid, must have relied on speed to protect them from predators, while active defence may be inferred for *E. oldowayensis*, *E. mauritanicus* and *E. capensis*. Even though *Equus koobiforensis* is robust compared to *E. tabeti*, it is gracile compared to *Equus africanus*, and may have had the same anti-predator behaviour. Though this is even a further extrapolation, the hipparions may have had two different types of antipredator behaviour, even though the robust hipparions are approximately as robust as the territorial *E. africanus*.

Grass, especially when it is full grown, has a high proportion of fitoliths. These are very small particles made of silicium oxide, the same material of which glass is made. It is possible to cut one's hand with a leave of grass and it is not surprising that eating grass abrades the teeth. Grazers tend to have cheek teeth with high crowns, that wear down during their lives, and are worn off completely in the senile individuals. (It is possible to estimate the age of an individual using the remaining crown height.)

Full grown grass does not have a high nutrient content and as a result much food has to be eaten. Grazers are not selective, but are bulk-feeders. They eat much and need a large cheek tooth surface to chew this. There are two ways to increase this surface: by increasing the size of the posterior molars and by molarizing the premolars. Equids molarized the premolars. The cell walls of plants consist of cellulose and cannot directly be digested by herbivores. Bacteria in the digestive tract of herbivores ferment the cellulose and break it down so that it can be absorbed by the herbivore. This fermentation takes part in the anterior part of the digestive tract (as in artiodactyls) or in the posterior part, as in proboscideans and perissodactyls. Each of the systems have advantages and the advantage for the perissodactyls is that eating more makes the food passing faster through the digestive tract, so that nutrient intake increases, even though the grade of digestion decreases (Janis, 1976). Hindgut digesters tend to be more efficient grazers and are capable to survive on worse quality food.

Figure 9 shows an interesting pattern in the temporal distribution of the African equid species. Up to about 1.5 Ma, there are up to two contemporaneous species of *Hipparion* and after that date still one species persists, while from 2.6 Ma onwards these species co-existed with various species of *Equus*, resulting in an important increase in equid diversity from the latter date onwards. Horses, zebras and asses are grazers that are adapted to open landscapes with hard soils. If found in a fossil assemblage, they are usually abundant and they are indicative of dry and open landscapes. This is so in the period before 2.6 Ma, when there were up to two species of hipparion. The increase in species diversity of the African equids after 2.6 Ma, species that have also cheek teeth with higher crowns and totally reduced lateral toes, is probably related to an increase in dryness and the spread of more open landscapes. These events coincide more or less with the appearance of stone tools and the appearance of our genus and it has been suggested that there is a causal relationship (deMenocal, 1995). Even though there is a wide range of metapodial robusticity among equids of any time considered here, there is a progressive increase in the robusticity, which may reflect a shift in antipredator behaviour, and an overall shift from a territorial towards a nomadic lifestyle. This is possibly related to the progressive environmental changes that happened during the Pleistocene.

Chalicotheriidae

Whereas other perissodactyls had hoofs, the morphology of the distal phalanges indicates that chalicotheres had claws. Like rhinoceroses, they lost the first and fifth finger / toe, the second and fourth being smaller than the third one. Most

bones of chalicotheres can easily be recognized, particularly the phalanges. Their molars have very typical morphologies. There are two main groups in the chalicotheres: the Schizotheriinae, which may have looked like a particularly heavy horse (Figure 10), and the Chalicotheriinae, which with their long forelegs and short hindlegs may have looked like a knuckle walking gorilla, but with the head of a horse. The first group had a tendency to a moderate increase in crown height of their molars, while the second group retained low crowned molars. The African Plio-Pleistocene chalicotheres belonged to the former group.

Evolution / stratigraphy / biogeography

Chalicotheres have never been very diverse, but in the Pliocene and Pleistocene they became even less diverse and less widespread and finally went extinct. Figure 11 gives the last surviving lineage in Africa, which has two stages of evolution.

Chalicotheres in Tanzania

Dietrich (1942) defined the species *Ancylotherium hennegi* on the basis of material from the "Serengeti" (Laetoli). Besides the species is also present in Olduvai Bed I (Figure 11).

Ecology

The claws of the chalicotheres have given rise to a variety of interpretations. Chalicotheres have been depicted as climbing trees, though they were as big as a small rhinoceros. More probably they used the claws to grab branches or fruit. They may have browsed standing on their hind feet, which gave them access to food not accessible to most other ungulates. The Chalicotheriinae with low crowned cheek teeth survived in the more humid or closed environments of SE Asia, while the African *Ancylotherium* had slightly more high crowned cheek teeth and lived in dryer environments.

Rhinocerotidae

The living species of rhinoceroses have, as their name says, horns on their noses. However, in the past there were many hornless species. The horns consist of keratine (the same material as nails and hair) and the skull bones below the horns have a surface with a cauliflower structure. The sizes of these areas are indicative of the sizes of the horns. Being horned or hornless, the rhinoceroses can be recognized by their cheek teeth, the upper cheek teeth having two transverse crests or lophs and one buccal antero-posterior loph and the lower cheek teeth with a different but also very typical pattern. Rhinoceroses lost the first and fifth finger / toe, the second and fourth being smaller than the third one.

Nearly all of the living and Pleistocene species belong to one of three groups: 1) the African rhinos with two large horns, placed on short massive nasals, 2) the north Eurasian rhinos with two large horns placed on elongate nasals that are supported by a bony nasal septum, and 3) the south Asian rhinos with one, occasionally two, small horns on slender nasals that are not supported by a bony septum. The latter have large lower incisors, which they use in intraspecific fights, while the species with large horns lost their incisors in the course of evolution and use their horns while fighting.

The living black rhinoceros has low crowned cheek teeth and has pointed lips, which are used to select food items. The white rhinoceros has high crowned cheek teeth and square lips making it look like a lawn mower (Figure 12).

Evolution / stratigraphy / biogeography

There are different opinions on the origin of the two living species of African rhinoceroses. They were seen as descendants of a species that was present in Eurasia during the Late Miocene and consequently to have dispersed into Africa

during the latest Miocene or Early Pleistocene. Alternatively they are seen as having evolved from a much older species within Africa.

There are also different views on the evolution of the two lineages in Africa, particularly on that of the white rhinoceros (*Ceratotherium*), and the species that are recognized. Traditionally, a lineage *Ceratotherium priceox* - *C. simum* *germanoafri-canum* - *C. simum* *simum* was recognized (e.g. Hooijer, 1978; Guérin, 1980). Geraads (2005, 2010) proposed that the first of these species in fact belongs to the black rhinoceros *Diceros*, that the early species *Ceratotherium mauritanicum*, with slender limb bones, evolved in East Africa into the robust *C. simum*, while the former species persisted in North Africa. More recently Hernesniemi et al. (2010) proposed an alternative model in which *C. efficax* gave rise to *C. mauritanicum* in North Africa and to *C. germanoafri-canum* - *C. simum* in East Africa. The recognition of two more species is partially based on subtle differences in the dentition and alternatively they could be recognized at the subspecific level. Geraads (2010) identified the species of *Ceratotherium* in the majority of the African localities, while Hernesniemi et al. (2010) discussed at length the morphology of a limited number of specimens, but left the specific attribution of the majority of the samples open.

Figure 11 is an intent to reconcile the different views described above. It seems straight forward to replace the east African *C. mauritanicum* of Geraads by *C. efficax*, while the older literature is used to decide on the temporal transition between the other two taxa. Geraads' (2005, 2010) transfer of the species "*prae-cox*" from *Ceratotherium* to *Diceros* seems to be accepted by Hernesniemi et al. (2010). Two species are recognized in this genus, while some older samples could not be assigned to a particular species.

Brachypotherium is a short legged rhinoceros, which is a hold over from the Miocene. There is one possible occurrence, which is much younger.

Stephanorhinus is a mostly north Eurasian genus. *Stephanorhinus hemitoechus* dispersed into North Africa during the Late Pleistocene. Geraads (2010) listed also a "*Stephanorhinus mercki*" based on older literature where it is called "*Dicerorhinus kirchbergensis*". In older literature *S. kirchbergensis* and *S. hemitoechus* are often confused and it may well be possible that the material in fact belongs to the latter species. The species *Stephanorhinus africanus* might represent an early dispersal of this genus into Africa, but the species is not well known and the alternative possibility exists that it might belong to a different genus.

Rhinos in Tanzania

The presence of rhinoceroses in the main Tanzanian fossiliferous deposits is indicated in Figure 11. It can be observed that some of these did not yield identifiable rhinoceros remains. However, other localities yielded important remains which served to define new species or subspecies. Hilzheimer (1925) defined *Ceratotherium simum germanoafri-canum* on the basis of material from Olduvai (probably coming from Beds 3-4; Figure 13) and Dietrich (1942) named *Ceratotherium efficax* on the basis of material from "Serengeti" (Laetoli).

Ecology

The evolution of the African rhinoceroses occurred in a context of major global climatic change. During this period global temperatures decreased gradually and the Sahara became gradually more arid. This may have caused the split of the lineage of *Ceratotherium* in a North African and a Sub-Saharan lineage.

These gradual trends in temperature and aridity were overprinted by climatic fluctuations caused by astronomic cycles with durations of 20, 40 and 100 thou-

sand years. There were important changes in this climatic system around 2.5-2.7 Ma and 1.2-0.9 Ma ago, which had important effects on the fauna, such as the spread of *Equus* from America to Eurasia and Africa around 2.6 Ma ago. Around the same time the first stone tools appeared and a little later the first human species. These changes are reflected in the evolution of the white rhinoceroses. Most of the Pleistocene and recent rhinoceroses are browsers and select plants or rather parts of plants for their nutritive value. This is also the case with the living black rhinoceros, which uses its pointed lips to select the softer and more nutritive parts of the plants. The living white rhinoceros is a bulk feeder, a grazer and eats high quantities of lower quality food, its square lips serve to take large quantities rather than for being selective. The grass it eats has many phytoliths, which wear down its cheek teeth and therefore it evolved cheek teeth with high crowns. This evolution is seen in the sequence *Ceratotherium effixax* - *germano-africanum* - *simum*. The transition of the first to the second is around 2.6 million years ago, coinciding with the climatic change mentioned above, and with the appearance of stone tools and the first species that belong to the genus *Homo*. This transition also coincided with the acquisition of a more robust skeleton.

After 0.9-1.2 Ma ago, climatic cycles with a duration of 100 thousand years became more pronounced leading to progressively severe glacial cycles, which also modified the environments in the Middle East and North Africa. This is reflected in the dispersal of many species of mammals into the areas along the North African coast, which today have a Mediterranean climate. *Stephanorhinus hemitoechus* was one of them.

Artiodactyla I: pigs, hippos, camels and tragulids

The artiodactyls (Artiodactyla) are even toed ungulates. The axis of symmetry of the hind foot is between the third and fourth finger or toe. The first finger (thumb, I) or toe is lost in the Plio-Pleistocene species and the lateral fingers / toes (II and V) are a little reduced in size (hippos), much reduced in size (suids) or very much reduced in size or completely lost (ruminants). The artiodactyls tend to be foregut digesters and this is particularly well developed in the ruminants.

The African artiodactyls lived in environments that were profoundly modified due to global climatic change. Major environmental changes coincide with the appearance of bipedal hominids, and later again with the appearance of stone tools and our own genus. These environmental changes also conditioned artiodactyl evolution and biogeography.

Suidae

The defining characteristic of the Suidae (pigs and peccaries) is their rooting behaviour: they search with their snout in the soil for roots and other food turning the soil over in an extensive area, which then looks like recently ploughed farmland. This behaviour is reflected in a wide array of morphological features. While rooting they press their skull into the soil and then elevate it. The elevation is done by strong neck muscles which are attached to a wide and elevated occiput. The occipital morphology is very typical for suids and peccaries. Below the soil, the snout disc is moved for searching food. This rounded flat and hairless snout disc, with the two nostrils in the middle, is the most typical externally visible feature of the pigs and peccaries. If the muscles that move the snout disc are strongly developed, the places where they originate are well marked on the bone, and one of them originates in a deep infraorbital depression. Once food is located, it has to be taken out of the soil and in most species the incisors play an important role in this task and tend to be narrow with high crowns; the central four lower incisors forming a kind of pincer with the central upper incisors.

The Suidae have large lower canines with a triangular section. In the males the posterior sides of the canines do not have enamel, while in the females this is

different according to the species. The Suidae (pigs) differ from the peccaries (Tayassuidae or Dicotylidae and the extinct family Palaeochoeridae) in that the upper canines tend to be oriented outside at their base and toward the tip they curved further outside. In species with large canines they are curved upwards and in extreme cases they are oriented upward at their base where they appear from the maxillary bone. The male pigs have big ever growing canines. The females tend to have smaller canines of a different morphology, but in some species they also have large canines (Figure 14).

Other important morphological features of the suids are their bunodont molars. This molar type with rounded cusps tends to be an adaptation of omnivorous animals.

The Suidae are abundant in strata with remains of *Australopithecus* and *Homo* and played an important role in the "dating" of these human remains (e.g. Cooke, 1976, 1978; White & Harris, 1977). In various evolutionary lineages, the third molar increased in length and this feature is used for biochronological dating. The systematic study of this tooth in a species or lineage allows to relate its length to geologic age.

Evolution / stratigraphy / biogeography

The family Suidae is subdivided into subfamilies, three of them being present in the Plio-Pleistocene of Africa (Figure 15).

The Tetraconodontinae have large premolars with simple structures. In particular the fourth lower premolar has just one main cusp, which is a primitive feature. The third and fourth premolars look like the premolars of a hyena and have been confused with those. This resemblance leads to the question of the use of these premolars. Being omnivorous animals, it would not be surprising that these teeth were used just like in hyenas for cracking bones, alternatively it has been suggested that they served for cracking bamboo, but in fact their use is not known. The large size of the premolars is a derived feature, but in the later species there is a tendency to reduce the size and eventually the presence of the first and second premolars, while in some species also the third and fourth premolars are reduced in size.

The Tetraconodontinae started early with the increase in size and elongation of the posterior molars. The potential use of this tendency for estimating the relative ages of the different strata was recognized a long time ago. However, this did not function well until the different lineages were sorted out and even today some workers still confuse the different lineages. The different suid lineages differ in skull morphology, but also in differences in the teeth other than third molars. This point will be illustrated with the case of *Nyanzachoerus kanamensis*. Even though at an early stage African pigs were assigned to the Indian genus *Sivachoerus* (Tobien, 1936; Leonardi, 1952) and various African species had been named (e.g. Leonardi, 1952; Cooke & Ewer, 1972), it became practice to place them all in the genus *Nyanzachoerus* and even include them in the single species *N. kanamensis*. However, among this material there are species with very large premolars and others with smaller premolars (Figure 16). The species with smaller premolars includes the type material of *Nyanzachoerus kanamensis* and thus by definition bear that name. Most of the material is with large premolars and is now again believed to belong to the genus *Sivachoerus* (Van der Made, 1999 a).

This group with large premolars (Figure 16) is not a single species, but includes the type material of several of the previously named species, and differ in general size and in having large or very large premolars and in having small or large third molars. *Sivachoerus syrticus tulotos* is an early subspecies that was small with re-

latively very large premolars and relatively small third molars. It became larger, decreased the size of the premolars and increased the size of the third molars (Figure 16) and thus evolved into *Sivachoerus pattersoni*. While this evolution was going on, a second lineage of *Sivachoerus* appeared, that was larger and that had relatively larger third molars. What until recently was considered to be a single species, in fact, are four different species (Van der Made, 1999 a). If fossils are correctly assigned to a lineage, the size of the third molar is indicative of the age of the remains. The males of some species of this genus have zygomatic arcs that are much inflated, resulting in skulls that are nearly as wide as long.

The genus *Nyanzachoerus* has premolars that are large, but smaller than in *Sivachoerus*. It is a descendant of *Conohyus*, a genus known from the Miocene of Europe, and it evolved into *Notochoerus*. The evolution of this lineage is marked by an important increase in body size, a spectacular increase in the length and complexity of the third molar and a reduction of the premolars. In the male *Notochoerus*, the zygomatic arcs had lateral protuberances. The increase in length and complexity of the third molar started long before this happened in *Sivachoerus* and reached a higher degree. Also the crown of this tooth became much higher.

The river hog *Potamochoerus* has premolars with a morphology that is similar to that of some of the Tetraconodontinae, but they are relatively smaller. The third molars are short and simple, the fourth lower premolar has a single main cusp and the second upper incisor is short. These primitive features are shared with the living genus *Babyrus* and the fossil genus *Celebochoerus*, both from Sulawesi (Indonesia). The retention of the latter two primitive features is shared with some Tetraconodontinae, but with none of the Suinae. The position of the three genera is not well known: they might be related to each other or be end members of long independent lineages, and either be related to the Tetraconodontinae or share a common ancestor with the Suinae. It has been suggested to place the three genera in the *Babyrousinae* (Van der Made, 2010 a). At present the genus is restricted to Africa and its fossil record there is scarce and short. Some place the species *Kolpochoerus afarensis* in *Potamochoerus*, but this is not supported by the morphology of its fossils. Many Eurasian species have been assigned to the genus, but most do not seem to be related. In any case, the available evidence, or rather lack of it, suggests that *Potamochoerus* dispersed during the late Early or Middle Pleistocene from Asia into Africa. Material from Eyasi is relatively large, and in some cases larger than recent specimens (Figure 17). This suggests that the species was somewhat larger in the Pleistocene than at present, which is a common phenomenon in European large mammals.

The remaining suids belong to the subfamily *Suinae*. The earliest known Suinae share elongated second upper incisors and fourth upper and lower premolars with a particular morphology. *Kolpochoerus* is the oldest well known genus in Africa. The species *K. cookei* and *K. deheinzellini* were placed in *Kolpochoerus* and were believed to have evolved from an Indian species of *Propotamochoerus* (Brunet & White, 2001). However, these authors did not provide any argument that the two species belong to *Kolpochoerus* and not to *Propotamochoerus* or any other genus. Their figures and descriptions show features that are shared with *Propotamochoerus*, but no derived feature that is shared with *Kolpochoerus* but not with *Propotamochoerus*. At present it is not clear whether *Kolpochoerus* appeared in Africa around 5 or 3.5 million years ago. In any case, the species *Kolpochoerus afarensis* shares derived characters with later species of *Kolpochoerus* that are absent in other genera (such as *Potamochoerus*). The genus is characterized by an increase in body size and an increase in complexity, length

and crown height of the third molar. Four different stages of evolution can be recognized. An offshoot of this lineage is the species *Kolpochoerus majus*, which probably is the ancestor of the living *Hylochoerus meinertzhageni*.

The genus *Metridiochoerus* is characterized by marked increase in hypsodonty as well as an increase in the size and elongation of the posterior molars (Figure 18). Harris & White (1979) recognized a long ranging species *Metridiochoerus andrewsi*, with three subsequent stages of evolution, which gave rise to the subsequent offshoots *Metridiochoerus modestus* and *M. hopwoodi* and finally to *M. compactus*. Cooke (1978, 1985, 2007) recognized six species with overlapping ranges. Figure 16 is largely based on the schemes of Cooke but with fewer contemporaneous species. The species *Metridiochoerus modestus* is sometimes placed in *Phacochoerus* and is believed to have given rise to the living warthogs.

The common Eurasian wild boar *Sus scrofa* dispersed into North Africa, which may have happened during the late Pleistocene.

Suidae in Tanzania

Figure 15 shows the Tanzanian suid record. Many species were named on the basis of Tanzanian material, but not all are recognized as valid today. Those that are used today include *Kolpochoerus majus*, *Kolpochoerus olduvaiensis* and *Metridiochoerus hopwoodi*, which were defined on the basis of material from Olduvai bed I, II and III respectively (Hopwood, 1934; Leakey, 1942, 1958). Dietrich (1937) described Suidae from Olduvai, including a skull of a juvenile individual, which he classified as *Koiropotamus* (= *Potamochoerus*). This skull (Figure 19) more likely belongs to *Kolpochoerus*. Cooke (1982) described a good skull of *Metridiochoerus modestus* from Olduvai Bed 1.

Bishop (1997) described the material from the Ibole Member of the Wembere-Manonga Formation and assigned it to *Nyanzachoerus kanamensis*. Later, the material that traditionally was assigned to *Nyanzachoerus*, was interpreted as belonging to the three genera *Sivachoerus*, *Conohyus* and *Nyanzachoerus*, and *Sivachoerus australis* was raised to species rank (Van der Made, 1999 a). The material from the Ibole Member has large premolars as is the case in *Sivachoerus* and even larger than those of *S. pattersoni* (Figure 16), while its third molars are larger than those of *Sivachoerus syrticus* (Figure 16); the sizes of both premolars and molars fit *Sivachoerus australis* very well. The material from the Kilolei and Tinde Members of the Wembere-Manonga Formation is poor for a reliable determination, but might also belong to this species.

Dietrich (1942) described material from "Serengeti" which corresponds to Laetoli and younger formations in the area. At this time suid taxonomy was still very confused, but it should be noted that much of the material was assigned to the species "*Hylochoerus*" *eulius*. More recently, Harris (1987) described suid material from Laetoli and identified *Potamochoerus porcus* and *Notochoerus eulius* from the Laetoli Beds and *Kolpochoerus limnetes* from the Upper Ndolanya Beds. Bishop (2011) described material from the same formations and assigned it to seven different species. Accepting the published age of the deposits from which the fossils come, the suid material assigned to some of the species may be up to two million years outside the established time range of that species. This was not discussed. On the one hand this is not the place to discuss the classification of individual specimens, but on the other hand it is impossible to present a coherent view of suid evolution if these problems are not addressed.

There has been a long controversy about *Kolpochoerus afarensis*: is it a species of *Kolpochoerus* or is it an early *Potamochoerus porcus*? Morphological evidence is clearly in favor of the first option and this is today the prevailing opinion: the

material from Laetoli assigned by Harris (1987) to *Potamochoerus porcus* belongs to *Kolpochoerus afarensis*. Bishop (2011) assigned material from five or six localities in the upper part of the Upper Laetoli Beds to *Nyanzachoerus kanamensis* (Bishop, 2011). The specimens have ages close to 3.6 Ma, but the species is known from about 6 Ma ago (Van der Made, 1999 a). Once the species "*limnetes*" was placed in *Kolpochoerus*, but doubts have arisen whether the holotype might not be rather a *Nyanzachoerus* (Pickford, 1989) and as a result now the name *K. heseloni* is applied to this type of *Kolpochoerus*. Bishop (2011) did not give figures or measurements, but described only some not very diagnostic features. In view of the historic difficulties to separate *Nyanzachoerus* and *Kolpochoerus* molars, it is legitimate to question why the material described by Bishop cannot belong to a different species, such as *Kolpochoerus afarensis*, which is present at Laetoli.

Notochoerus euilus and *N. jaegeri* were indicated to have had overlapping ranges in the Lower and lowermost Upper Laetoli Beds and even to occur occasionally in the same localities (Bishop, 2011). It has been noted that the material assigned to *Notochoerus euilus* shows a reduction in the size of the premolars (Van der Made, 1999 a). There is also an increase in the crown height of the third molar. Possibly it is more difficult to separate *Notochoerus euilus* from *N. jaegeri* than early and late samples of the former species. The specimens from the Laetoli Beds that were figured or of which measurements were given do not provide good evidence for the co-occurrence of the two species.

Harris (1987) assigned some poor material from the Upper Ndolanya Beds to *Kolpochoerus limnetes* (with updated nomenclature: *Kolpochoerus heseloni*). This is not surprising, since Harris & White (1979) placed most *Kolpochoerus* in that species. However, other authors recognized more species in that genus (e.g. Cooke, 1985) and in that view, it might be questioned whether the material does not represent *Kolpochoerus afarensis*, a species that is present in the Laetoli Beds. Most of the material from the Upper Ndolanya Beds is too poor, but one third molar is well within the metrical ranges of *Kolpochoerus afarensis* and there is no reason why it should not belong to that species. Bishop (2011) assigned material from the Upper Laetoli and Upper Ndolanya Beds, with ages of 3.85-3.6 and >2.66 Ma respectively, to the species *Kolpochoerus heseloni*. Harris & White (1979) and Cooke (1985, 2007) assumed that what is now called *K. heseloni* appeared around 2.9- 2.7 Ma ago, while Sahnouni & Van der Made (2009) used that name only for the samples younger than about 2.1 Ma, that include longer third molars. Bishop (2011) figured a third molar from the Upper Laetoli Beds and gave its measurements. This specimen does not show the wide transverse valley between the first and second lobe that is so typical of *Kolpochoerus*. It is a long tooth as is common in *Kolpochoerus* samples younger than 2.1 Ma and it looks like having a low crown, though maybe it is just much worn. Its complexity fits that of *Notochoerus euilus* and its size is in the lower ranges of that species (Cooke, 2007). The material from the Upper Ndolanya Beds, which Bishop assigned to *K. heseloni*, was not described nor figured. Assuming the presence of a *Kolpochoerus* in the latter Beds, it seems more likely to be a primitive species.

Molar fragments and an upper premolar from the Upper Ndolanya Beds (3.6-2.66 Ma) were assigned to *Metridiochoerus andrewsi* (Bishop, 2011). Possibly the concept of Harris & White (1979) and not that of Cooke (1985, 2007; Cooke & Wilkinson, 1978) was followed. Whereas the former authors recognized a long *M. andrewsi* lineage, the latter author recognized several primitive species, while the more advanced *M. andrewsi* would appear around 2 Ma ago. Possibly the material from the Upper Ndolanya Beds belongs to one of the primitive species.

Ecology

As stated above, pigs and peccaries search with their snout for food in the soil. This is called rooting, but in fact they search for a much wider variety of food, including vertebrate and invertebrate animals and they are even reported to eat soil directly. Although the small size of earth worms might suggest that they are not an important food source for pigs, the examination of stomach contents of hunted pigs revealed that a single individual may ingest hundreds of earth worms. Pigs have an acute sense of smell which helps them to locate food in the soil and pigs are even used to search for truffles. No other large mammal searches systematically for food in the soil and thus pigs do not have to compete with them for this resource. The access to subsoil food may help pigs to survive seasons when other food is rare. Whereas in some parts of Africa bovids migrate according to the rainy season, so that they can eat grass when it is the nutrient rich because of its growth stage, warthogs do not migrate but survive the dry season on the nutrient rich grass rhizomes.

During more than thirty five millions of years, rooting was a successful strategy for pigs and peccaries and they evolved a variety of morphological adaptations to it (Sicuro & Oliveira, 2002; Van der Made, 2010 a). Whereas today pigs are less diverse, there were times and places that pigs were more diverse than bovids or cervids. During the Miocene, there were as much as five or six sympatric pig species in Europe, the Indian Subcontinent and Africa (meaning that their fossils were found at the same locality). Some species, like the common Eurasian wild boar, are adapted to deep rooting and have narrow snouts and central incisors, which act like pincers to extract the food found. Others, like the African warthog are adapted to shallow rooting and have wide snouts and canines that flare out and would not allow them to root to great depth. The width and elevation of the occiput, the bone morphology at the places of origin of the muscles that move the snout disc, and a variety of other features contain information on the rooting behaviour of extinct species.

The topsoil at high latitudes tends to contain a thick humus horizon, while a tropical climate tends to result in a much thinner layer of organic rich soil. This is directly related to the abundance of soil fauna, including earth worms. In turn this is reflected in that most pig species at high latitudes were deep rooters, while many pig species at low latitudes evolved features related to shallow rooting. The African Plio-Pleistocene pigs had their origin in Eurasia and most of them show this change in rooting style.

Most of the African suids from the early Late Miocene onwards evolved more elongate and complex third molars by adding lobes or pairs of cusps at back of this tooth. The result is an increase in the masticatory surface, which allows more food to be chewed at the same time. This is an adaptation to the ingestion of larger quantities of food with a lower nutritive value.

In addition to the third molars becoming longer, the height of the crowns of the molars increased. Grass, especially when it is full grown, has thick cellwalls consisting of cellulose, has a poor nutritive value, and has many phytolites. Phytolites are made of silicium dioxide, just like glass: it is possible to cut one's hand with a leave of grass. These phytolites make the teeth abrade and grazers need high crowned teeth in order to have still something to chew with till the ends of their lives.

A related change in the dentition is that tooth enamel became thinner and more rugose and cementum was deposited between the cusps. During most of the life of an individual of a species with low crowned molars, the functional masticatory surface is undulating and formed by the enamel of the rounded cusps, which is good for eating hard food items such as nuts and acorns. However, in

high crowned species, the tips of the cups are worn away early in life and the functional masticatory surface is rather flat and formed by the harder enamel ridges that are slightly elevated over the surface formed by the softer dentine and cementum. This surface is like that of a grater, well fitted for eating leaves.

All these changes in the morphology of the molars indicate that these pigs became adapted to grazing. This happened in the context of global climatic change, which in turn caused wide spread environmental change. Today carbon dioxide emissions are causing a greenhouse effect, while during the Late Miocene the opposite happened and the amount of carbon dioxide in the atmosphere decreased. This favored certain grasses over plants with a different kind of photosynthesis, and resulted in the spread of grasslands (Cerling et al., 1993). Initially this happened near the equator, but later grasslands spread to higher latitudes. This had a major impact on the fauna, which adapted to open landscapes by evolving locomotory adaptations and the herbivores becoming grazers (Cerling et al., 1997). It is in this time that hominids appeared, which are interpreted to be bipedal, such as *Sahelanthropus* and *Orrorin*.

The first suids that increased the length and complexity of the third molar is the *Nyanzachoerus-Notochoerus* lineage. In fact, its European ancestor *Conohyus*, already showed a minor increase in length before dispersing into Africa. However its lower third molar still retained two lobes with two cusps and a third lobe with only one cusp in the middle. With the first record of *Nyanzachoerus* around 6 Ma, the third molar had become more complex and with the first record of *Notochoerus*, around 4 Ma, third molar length and complexity had increased much and crown height had started to increase. This tendency culminated around 2.6 million years ago with the appearance of *Notochoerus scotti*, which was a jump in elongation and complexity of the third molar. The *Sivachoerus syrticus - patersoni* and *Sivachoerus australis* lineages (Figure 16) started to increase third molar length and complexity at the same time, but did not evolve high crowns. It went extinct, when, around 2.6 million years ago, *Notochoerus scotti* and *N. clarkei* appeared.

Kolpochoerus followed this tendency, but later. The first species assigned to this genus, do not yet document an increase in third molar length and complexity, but the trend starts with *Kolpochoerus afarensis* broadly around three million years ago. Starting about 2.6 million years ago, third molar length became increasingly longer and there was a moderate increase of crown height. *Metridiochoerus* appeared shortly before three million years ago in Africa, and gave rise to different lineages that in different proportions increased crown height and third molar length and complexity.

In various lineages morphological change as an adaptation to grazing occurred around 2.6 million years ago. It has been proposed that a major climatic change around that date, lead to more open landscapes in East Africa and the appearance of stone tools and the first species of the genus *Homo* (deMenocal, 1995). It is likely that these same climatic and environmental changes had a major influence on suid evolution and distribution.

Carbon isotopes of suid tooth enamel are indicative of diet (browsing, mixed or grazing) and analyses indicate that molar length increase in *Sivachoerus* and *Notochoerus* reflects increased grazing, while the *Kolpochoerus* and *Metridiochoerus* of the past two million years were already grazers and continued increasing third molar length to improve food processing efficiency (Harris & Cerling, 2002; Cerling et al., 2005). Today the related *Phacochoerus* is a dedicated grazer (Figure 20). These suids not only became grazers, but this change coincided with a change from deep rooting to shallow rooting. While the living warthog is a grazer and

shallow rooter, carbon isotopes indicate that the forest hog, a descendant of one of the *Kolpochoerus* lineages, is surprisingly not a complete grazer.

In most species of suids the males have relatively large ever growing canines and the females smaller ones that do not continue to grow. In some species the males have really large canines and also the females may have large ever growing canines. The lower canines of male suids have a triangular section and are worn off against the upper canines and in this way they are kept very sharp. The upper canines have wear facets because of the contact with the lower canines, but this does not normally produce very sharp cutting edges. Suids may use their canines for different ends. They may be used for defence against predators or for fighting other individuals of the same species. In the different suid species there are different fighting styles between the males, some of which may lead to serious wounds. The function of large upper canines in males is probably visual, allowing opponents to estimate the force of the adversary before engaging in a dangerous fight. The suid species that live in closed environments tend to have smaller canines and those that live in habitats where large canines can be seen from a distance, tend to have larger ones. The same occurs with horns and antlers of antelopes and deer. The later *Notochoerus* and some of the *Metridiochoerus* species have extremely large canines, which fits the idea that they were living in open landscapes.

In small territorial bovids, that live in closed environments, the males have small horns and the females are hornless. These bovids tend to live solitary or in pairs. In larger bovids, that live in less dense environments, females live in small groups and a male, with large and ornate horns, defends the territory, in which these females live, against other males. Still larger bovids are not territorial but migratory and live in large mixed herds with females having horns that are only slightly smaller than those of the males (Jarman, 1974). We cannot know for sure the social organisation of extinct species, but it has been suggested that suid canines are in this respect analogous to bovid horns (Van der Made, 2003 b). In living species of *Sus* males have moderately large and females small canines, and they may live in pairs. In *Phacochoerus* small groups of three or four females, with large canines, live together, while a male, with equally large canines, defends its place next to these females. If canine size was indeed related to social structure, *Notochoerus* and *Metridiochoerus* are expected to have lived in larger groups in more open landscapes than *Sivachoerus* and this seems to fit what is known about these suids and the environments in which they lived.

Hippopotamidae

Hippopotamuses are suiforms. This refers to the primitive condition of hand and feet with unfused metapodials and complete lateral metapodials and fingers. They share many features of the skeleton with anthracotheres, a family from which they may have evolved in Africa during the Early Miocene. Some of these features are mid-way between Suoidea and ruminants, such as a fibula with an extremely thin shaft but well developed distal articulation, foreshadowing the ruminant os maleolare. Unique to this group is a very wide facet on the astragalus for articulation with the cuboid, which reflects the general condition of very wide and massive legs, which in turn is related to their life-style. Hippos have low and wide skulls and, in the case of *Hippopotamus amphibius*, orbits that are elevated above the skull roof. Their molars have cusps with the typical "trefoil-shape". They are foregut digesters and have complex stomachs, but not as complex as in the ruminants, and they do not ruminate.

Evolution / stratigraphy / biogeography

Hippos evolved in Africa from the anthracotheres and did so not later than in the Early Miocene. The anthracotheres extinct in Africa just before the beginning

of the Pliocene, though they lingered on in the Indian Subcontinent and Java, where their very last record is from Sangiran. The earliest hippos had lower teeth that still resemble those of the anthracotheres, but the upper teeth had the “threefoil-shape” already fully developed. During the Late Miocene they gave rise to the subfamily Hippopotaminae, which have also the lower molars with “threefoil shape” cusps. Shortly afterwards the hippos spread to Europe, where they went rapidly extinct, and the Indian subcontinent and south-east Asia, where an isolated lineage survived for a long time (e.g. Van der , 1999 b; Boissérie, 2005). All these species are large or very large animals and even the smallest species weighs about 200 kg, while the largest may have weighed well over 4000 kg. Harrison (1997), Weston (2000), Boissérie (2005) and Weston & Boissérie (2010) described the phylogeny of the hippos and Figure 21 and the following text is largely based on their papers.

Archaeopotamus is a primitive hippo that retained a narrow anterior mandible, a full set of incisors and orbits that are not elevated above the skull roof.

Saotherium and the living dwarf hippo *Choeropsis liberiensis* are somewhat more advanced in having a wider anterior mandible. These hippos share a dorsal skull profile which slopes down anteriorly and posteriorly. In *Choeropsis* the orbits even seem to have become lower with respect to the skull roof. In spite of this it is a semi-aquatic species. It is advanced in its incisor number. Like in other mammals, the primitive condition in the hippos is six upper and six lower incisors, a condition which is called hexaprotodon. In *Choeropsis* the number of incisors is reduced and it has only two lower and four upper incisors.

Another group of hippos includes *Hippopotamus afarensis*, currently placed in that genus, but also type species of the genus *Trilobophorus*. This species has orbits that are very slightly elevated. These and the following hippos have mandibles that are anteriorly wide and skulls that are wide at the place of the canines.

Hexaprotodon is a genus defined on the basis of an Indian species, but it has been common practice to place African and European species with primitive features in this genus. At present primitive African species are placed mostly with reservation in that genus. They retain the primitive state of six lower and six upper incisors, but when known, they have, like the following species, the derived condition of clearly elevated orbits. *Hexaprotodon bruneti* is believed to have evolved from an Indian species and to have dispersed back into Africa.

The remaining species are all placed in the genus *Hippopotamus* and share various features. They have four upper and four lower incisors, a state which is called tetraprotodont. The exception is *H. karumensis* which reduced the lower incisors even more and has four upper and two lower incisors, which is a parallelism with *Choeropsis*. All these species have lacrymals that touch the nasals and have a hooked mandibular angle. *Hippopotamus kaisensis* and its descendants have lacrymals that have a very wide area of contact with the nasals.

It appears from Figure 21 that most of the time, there were as many as six contemporaneous hippo species, while during the Early Pleistocene species numbers started to drop to the present two species. The skull morphology shows a progressive adaptation to the semi-aquatic life style. In general, the postcranial skeleton receives little attention in the publications, but reflects this tendency in that the limb bones become shorter and more robust.

Hippos in Tanzania

Dietrich named the species *Hippopotamus gorgops* on the basis of a skull from

Olduvai (Figure 22), where it is found in all levels (Figure 19). The primitive species *Hippopotamus harvardi* was described from all members of the Wembere-Ma-nonga Formation (Harrison, 1997). Later this species was transferred to the new genus *Archaeotherium* (e.g. Weston & Boissérie, 2010).

Ecology

Hippos are well known to be semi-aquatic or amphibious. The pigmy hippo seems to be a little more terrestrial than the common hippo. They have skins with few hair and no sweat glands and spend much of the day in the water for thermoregulation. Their skulls are dorso-ventrally flattened and in the common hippo, the orbits are elevated. This is typical of animals living at the water-air interface and is also seen in frogs and crocodiles. It is also seen in their robust legs: other amphibious or aquatic mammals like otters and seals have long bodies and short legs. Hippo limb bones tend to be shorter than in their most likely ancestors the anthracotheres and became further shortened in the course of evolution. DNA studies indicate whales and dolphins to be more closely related to hippos than to any other living mammals. They share an aquatic or at least amphibious lifestyle, and since the oldest whales are Eocene in age, the adaptation to aquatic environment seems to be very old.

Hippos evolved from anthracotheres and co-existed with them for a long time in Africa where anthracotheres became less when hippos became more diverse. However, in the Indian Subcontinent anthracotheres became less diverse before hippos appeared there. So the trends are not necessarily related. Even before hippos acquired elevated orbits, these had evolved in some anthracotheres and were present in the last African anthracotheres. After these went extinct some five million years ago, hippos evolved this trait as a convergence, suggesting that they took over the ecological niche of the anthracotheres. There are no other large amphibious herbivores that compete with hippos for this niche. Since hippos have the necessity to emerge regularly in water, finding their fossils implies the presence in the vicinity of a permanent waterbody with an adequate depth (about one and a half metre for a common hippo).

While pigmy hippos seem to have a more varied diet, including fruit and roots, common hippos are commonly believed to be predominantly grazers, and are known to forage during the night several kilometres away from the water. Hippo molars are more hypsodont than those of anthracotheres, and there are small differences between the different hippo species probably reflecting a progressive adaptation to grazing. In any case, carbon isotope analysis of hippo tooth enamel suggests that hippos are grazers, probably on young grass, but retain a large proportion of browse in their diet (Boissérie et al., 2005). The earliest hippos were less diverse, but Hippopotaminae originated about 7.5 million years ago and rapidly diversified. This coincides with the spread of grasslands and it is tempting to believe that the two events are related especially in view of the early incorporation of grasses in the hippo diet.

Camelidae

Camels are closely related to ruminants and share a number of features. They are foregut digesters and the anterior part of their digestive tract is nearly as complex as that of the true ruminants. They are selenodont, which means that they have teeth with crescent shaped cusps, and hypsodont, they have teeth with high crowns. They lack the first and second upper incisor, but retain the third incisor, while ruminants lost all three. Their limb bones are easily recognizable because they have particular morphologies that form part of a locomotory adaptation for open landscapes. Camels have a set of thermoregulatory and hydoregulatory adaptations that allow them to live in desert environments.

Evolution / stratigraphy / biogeography

The Camelidae originated in North America and a little more than six million years ago they spread across the area of the present Bering Strait into the open environments of central Asia, the Middle East and Africa, reaching southern Spain across the Strait of Gibraltar (Van der Made & Morales, 1999). This extensive dispersal happened, geologically speaking, instantaneously. These camels were larger than the living species and belonged to the genus *Paracamelus* (Figure 21). This genus gave rise to genus *Camelus*, to which the living camel and dromedary belong. Camels tend to be rare and there are few localities where their fossils are found, and even then there are usually just a few bones or teeth per locality. Harris et al. (2010) listed twenty one African localities and only in three cases were able to classify the material at the species level. As a result of this poor record the evolution of the camels is poorly known.

Ecology

Camels reduced the lateral metapodials completely, and have long fused central metapodials, that are fused and that at the end have divergent articulations, resulting in divergent fingers. The result is slender limbs with a wide foot at the end, an adaptation for walking on soils consisting of loose sand. Their high crowned teeth, locomotory, thermoregulatory and hydroregulatory adaptations make camels well adapted for living in desert environments. The living species are found in such environments and the domestic camel has been introduced in the deserts of Australia. Their fossils are found in areas that today are dry and that probably were so in the past. The southernmost distribution of the dromedary is in northern Tanzania. Camels may have lived in the Plio-Pleistocene in what is now Tanzania and though their fossils have been found in Kenya, until now they were not found in Tanzania.

Tragulidae

Tragulidae are the most primitive ruminants alive. They have incisiform lower canines and lack upper incisors. They have small lateral toes in their hands and feet. In many species central metapodials are not or only partially fused and in any case are short compared to those of other ruminants. They have many other typical features in their bones and teeth.

Evolution / stratigraphy / biogeography

The Tragulidae originated in Asia, but spread into Africa as much as twenty million years ago. Six fossil and one living species *Hyemoschus aquaticus* are known from Africa. The fossil record is nearly restricted to Kenya between twenty and twelve million years, with one record of about nine million years old and another one of about five million years old (Geraads, 2010). The latter record has been brought into connection with the living species, which otherwise does not have a known fossil record (Figure 21).

Ecology

Tragulids live in closed and humid environments (as is evident from the scientific name of *Hyemoschus aquaticus*). Their rareness after about twelve million years ago in the East African record reflects the increase in aridity in this area.

Cervidae

Cervidae are ruminants in which the males (and in reindeer also the females) have antlers: bony structures that grow on top of a pedicle that sits on the frontal. Unlike the horns of bovids, which are a keratine sheath over bony protuberances of the frontal, deer antlers do not have a keratine cover. Antlers are shed each year and then grow again; horns are not shed. Apart from differing in their horns and antlers, cervids and antelopes share many features.

Evolution / stratigraphy / biogeography

The species *Megaceroides algericus* evolved from the west Eurasian species *M. so-lilhacus*, which is recorded from Azokh in Azerbaijan and from Latamne in Syria. It is known from the Late Pleistocene of Algeria and Morocco (Figure 21). There is a temporal gap between the last Eurasian and first African records, but at present the species is seen as a Late Pleistocene immigrant into North Africa. This may have happened at the same time that the living species *Cervus elaphus* did the same. Gentry (2010) discussed two possible records of cervids as far south as Sudan. Besides that there are no cervid records south of the north of Morocco, Algeria and Tunisia.

Ecology

Cervids are browsers or mixed feeders that tend to live in closed environments, or at least not totally open environments. For some twenty million years Cervids have been common in Eurasia, but did not reach the Indian Subcontinent and Africa, even though during most of the time there were land connections across the Middle East to both these land masses. A variety of cervid species are known from localities in the Levant, such as Ubeidiya, Evron and Latamne. But apparently they could not get further south there. Around 2.6 or 3.2 million years ago cervids first made it into the Indian Subcontinent and during the Late Pleistocene they dispersed into the North of Africa. Both events seem to have occurred when global climate fluctuations temporarily changed the environments in the Middle East and North of Africa.

Acknowledgements

I thank E. Baquedano for inviting me to participate in this volume and the following persons for access to material: L. Alcalá, C. Argot, M. Domínguez-Rodrigo, O. Hampe, W.H. Kimbel, G. Rössner, M. Sahnouni, J. de Vos & R. Van Zelst. This paper is a contribution to projects CGL2012-38434-C03-02. and CGL2008-03881 funded by the Spanish Ministry of Science and Innovation and project Investigations into the Pliocene archaeology of Ain Boucherit, Northeastern Algeria, funded by the Leakey and Wenner Gren Foundations.

LOS MACROMAMÍFEROS DEL PLIO- PLEISTOCENO AFRICANO: AFROTHERIA, PERISSODACTYLA Y ARTIODACTYLA I Jan van der Made

ALFÉREZ, F.; MOLERO, G.; MALDONADO, E. e IN-IGO, C. (1988): "Los restos fósiles más antiguos de Orycteropodidae (Tubulidentata, Mammalia) hallados en Eurasia." *Coloquio Homenaje A. R. Adrover, Sabadell, 14-16 Diciembre. 1988*. Bioeventos y sucesiones faunísticas en el terciario continental ibérico.

ARMOUR-CHELU, M. y BERNOR, R.L. (2011): "Equidae". En T. Harrison (ed.), *Paleontology and geology of Laetoli: human evolution in context, 2: fossil hominins and the associated fauna*. Springer-Dordrecht. Heidelberg. Londres y Nueva York: 295

ARMOUR-CHELU, M.; BERNOR, R.L. y MITTMANN, H.W. (2006): "Hooijer's hypodigm for *Hipparion* cf. *ethiopicum* (Equidae, Hipparioninae) from Olduvai, Tanzania and comparative material from the east African Plio-Pleistocene". *Beiträge zur Paläontologie*, 30: 15-24.

BENDER, P.A. (1992): "A reconsideration of the fossil Suid *Potamochoeroides shawi*, from the Makapansgat lime-works, Potgietersrus, Northern Transvaal. Navorsing van die Nasionale Museum" *Bloemfontein*, 8: 1-67.

BERNOR, R.L. y ARMOUR-CHELU, M. (1997): "Later Neogene hipparions from the Manonga valley, Tanzania". En T. Harrison (ed.), *Neogene palaeontology of the Manonga valley, Tanzania. A window in the evolutionary history of East Africa*. Plenum Press. Nueva York y Londres: 219-264.

BERNOR, R.L. y J.M. HARRIS (2003). Systematic and evolutionary biology of the Late Miocene and Early Pliocene hipparionine equids from Lothagam, Kenya. In: M.G. Leakey y J.M. Harris (eds) Lothagam: the dawn of humanity in Eastern Africa. Columbia University Press. New York: 387-438.

BERNOR, R.L., N.T. BOAZ y L. ROOK (2012). *Eurygnathohippus feibeli* (Perissodactyla: Mammalia) from the Late Miocene of As Sahabi (Libya) and its evolutionary and biogeographic significance. *Bollettino della società Paleontologica Italiana*, 51(1): 39-48.

BERNOR, R.L.; ARMOUR-CHELU, M.J.; GILBERT, H.; KAISER, T.M. y SCHULZ, E. (2010): "Equidae". En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. Berkeley. Los Angeles y Londres: 685-721.

BISHOP, L.C. (1997): "Fossil suids from the Manonga valley, Tanzania". En T. Harrison (ed.), *Neogene palaeontology of the Manonga valley, Tanzania. A window in the evolutionary history of East Africa*. Plenum Press. Nueva York y Londres: 191-217.

— (2011): "Suidae". En T. Harrison (ed.), *Paleontology and geology of Laetoli: human evolution in context, 2: fossil hominins and the associated fauna*. Springer – Dordrecht. Heidelberg. Londres y Nueva York: 327-337.

BOISSERIE, J.R. (2005): "The phylogeny and taxonomy of Hippopotamidae (Mammalia: Artiodactyla): a review based on morphology and cladistic analysis". *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143: 1-26.

BOISSERIE, J.R.; ZAZZO, A. . MERCERON, G.; BLONDEL, C.; VIGNAUD, P.; LIKIUS, A.; MACK-AYE, H.T. y BRUNET, M. (2005): "Diets of modern and late Miocene hippopotamids: Evidence from carbon isotope composition and microwear of tooth enamel". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 221: 153-174.

BRUNET, M. y WHITE, T.D (2001): "Deux nouvelles espèces de Suini (Mammalia, Suidae) du continent Afri-

can (Éthiopie, Tchad)". En *Comptes Rendus de l'Académie de Scienc. Sciences de la Terre et des Planètes*, 332. Paris.: 51-57.

CERLING, T.E., HARRIS, J.M.; MACFADDEN, B.J.; LEAKEY, M.G.; QUADE, J.; EISENMANN, V. y EHLENGER, J.R. (1997): "Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary". *Nature*, 389: 153-158.

CERLING, T.E.; HARRIS, J.M. y LEAKEY, M.G. (1999): "Browsing and grazing in elephants: the isotope record of modern and fossil proboscideans". *Oecologia*, 120: 364-374.

— (2005): "Environmentally driven dietary adaptations in African mammals". En I.T. Baldwin, M.M. Cladwell, G. Halamaier, R.B. Jackson, O.L. Lange, H.A. Mooney, E.D. Schulze, U. Sommer, J.R. Ehlenberger, M.D. Dearing y T. Cerling (eds.), *A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals, and ecosystems*. Ecological studies 177. Springer Verlag, Dordrecht. Heidelberg, Londres y Nueva York: 258-272.

CERLING, T.E.; WANG, Y. y QUADE, J. (1993): "Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene". *Nature*, 361: 344-345.

CHURCHER, C.S., (1982). Oldest ass recovered from Olduvai Gorge, Tanzania, and the origin of asses. *Journal of Paleontology*, 56(5): 1124-1132.

CHURCHER, C.S. y HOOIJER, D.A. (1980): The olduvai zebra (*Equus oldowayensis*) from the later Omo Beds, Ethiopia). *Zoologische Mededelingen*, 55(22): 265-280.

CHURCHER, C.S. y RICHARDSON, M.L. (1978): "Equidae". En V.J. Maglio y H.B.S. Cooke (eds.), *Evolution of African mammals*. Harvard University Press. Cambridge (Massachusetts): 379-422.

COLBERT, E.H. (1933): "The presence of tubulidentates in the Middle Siwalik Beds of northern India". *American Museum Novitates*, 604: 1-10.

COOKE, H.B.S. (1982): *Phacochorus modestus* from Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. *Zeitschrift für geologische Wissenschaften*, 10: 899-908.

— (1985): "Plio-Pleistocene Suidae in relation to African hominid deposits". En M. Beden, A.K. Behrensmeyer, N.T. Boaz, R. Bonnefille, C.K. Brain, B. Cooke, Y. Coppens, R. Dechamps, V. Eisenmann, A. Gentry, D. Geraads, R. Gêze, C. Guérin, J. Harris, J.C. Koeniguer, R. Letouzey, G. Petter, A. Vincens, E. Vrba (eds.), *L'Environnement des Hominidés au Plio-Pleistocène*. Masson. Paris: 101-115.

— (2007): "Stratigraphic variation in Suidae from the Shungura Formation and some coeval deposits". En R. Bobe, Z. Alemseged, A.K. Behrensmeyer (eds.), *Hominin Environments in the East African Pliocene: an Assessment of the Faunal Evidence*. Springer. Dordrecht: 107-127.

COOKE, H.B.S. y EWER, R.F. (1972): "Fossil Suidae from Kanapoi and Lothagam, northwestern Kenya". *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 143: 149-296.

COOKE, H.B.S. y WILKINSON, A.F. (1978): "Suidae and Tayassuidae". En V.J. Maglio y H.B.S. Cooke (eds.), *Evolution of African mammals*. Harvard University Press. Cambridge (Massachusetts) y Londres: 435-482.

COOMBS, M.C. y COTE, S.M. (2010): "Chalicotheriidae". En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. Berkeley, Los Angeles y Londres: 659-667.

COPPENS, Y.; MAGLIO, V.J.; MADDEN, C.T. y BEDEN, M. (1978): "Proboscidea". En V.J. Maglio y H.B.S. Cooke (eds.), *Evolution of African mammals*. Harvard University Press. Cambridge (Massachusetts) y Londres: 336-367.

EISENMANN, V. (1979). Les métapodes d'*Equus sensu lato*

(Mammalia, Périssodactyla). *Géobios*, 12(6): 863-886.

— (1983): "Family Equidae". En J.M. Harris, (ed.), *Koobi Fora Research Project, 2. The Fossil Ungulates: Proboscidea, Perissodactyla, and Suidae*. Clarendon Press. Oxford: 156-214.

EISENMANN, V. y D. GERAADS (2007). *Hipparion pomeli* sp. nov. from the later Pliocene of Ahl al Oughlam, Morocco, and a revision of the relationships of Pliocene and Pleistocene African hipparions. *Palaeontologia Africana*, 42: 51-98.

EISENMANN, V., D. HELMER y M. SAÑA SEGUI (2002). The big *Equus* from the geometric kebaran of Umm el Tiel, Syria: *Equus valeriani*, *Equus capensis*, or *Equus caballus*? En: H. Buitenhuis, A.M. Choyke, M. Mashkour y A.H. Al-Shiyab (eds) Archaeozoology of the Near East V. Proceedings of the fifth international symposium on the archaeozoology of southwestern Asia and adjacent areas. ARC Publicaties, 62 - Groningen: 62-73.

GILBERT, W.H. y R.L. BERNOR (2008). Equidae. En: H.W. Gilbert y B. Asfaw (eds) *Homo erectus* Pleistocene evidence from the Middle Awash, Ethiopia. University of California Press - Berkeley, Los Angeles y Londres: 133-166.

DeMENOCAL, P.B. (1995). "Plio-Pleistocene African climate". *Science*, 270: 53-59.

DIETRICH, W.O. (1916): *Elephas antiquus Recki* n. f. aus dem Diluvium Deutsch-Ostafrikas. Nebst Bemerkungen über die stammesgeschichtlichen Veränderungen des Extremitätenskeletts der Proboscidiar. *Archiv für Biontologie*, 4(1): 1-80, pls 1-8.

— (1924): "Elephas antiquus Recki n. f. aus dem Diluvium Deutsch-Ostafrikas. II. Teil". En Reck (ed), *Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition. Verlag von gebrüder Borntraeger*. Leipzig: 1-38. pls 1-3.

— (1928): "Pleistozäne Deutsch-Ostafrikanische Hippopotamus-Reste. Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition", Neue Folge, 3. *Verlag von Gebrüder Borntraeger*. Leipzig: 1-41. pls 1-2.

— (1937): "Pleistozäne Suiden-Reste aus Oldoway, Deutsch-Ostafrika. Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition 1913". *Verlag Dietrich Reimer*. Berlin: 91-104, Pls 1-2.

— (1942): "Ältestquartäre Säugtiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika". *Palaeontographica, Abt. A*, 44: 43-133. Pls 3-22.

DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M. y TORRE, I. de la (2002): "The ST Site Complex at Peninj, West Lake Natron, Tanzania: Implications for Early Hominid Behavioural Models". *Journal of Archaeological Science*, 29: 639-665.

DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M. (1996): "La cronología del Grupo Peninj, al oeste del Lago Natrón (Tanzania): Revisión de las discordancias bioestratigráficas". *Complutum*, 7: 7-15.

GENTRY, A.W. (2010): "Cervidae". En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. Berkeley. Los Angeles y Londres: 813-820.

GERAADS, D. (1987): "La faune des depots pleistocenes de l'Ouest du lac Natron (Tanzanie): interpretation bioestratigraphique". *Sciences géologiques Bulletin*, 40: 167-184.

— (2005): "Pliocene Rhinocerotidae (Mammalia) from Hadar and Dikika (Lower Awash, Ethiopia), and a revision of the origin of modern African rhinos". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(2): 451-461.

— (2010): a. "Rhinocerotidae". En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. Berkeley. Los Angeles y Londres: 669-683.

- (2010): b. "Tragulidae". En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. Berkeley. Los Angeles y Londres: 723-729.
- GUÉRIN, C. (1980): "A propos des rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) néogènes et quaternaires d'Afrique: essai de synthèse sur les espèces et sur les gisements". En R.E. Leakey y B.A. Ogot (eds.), *Proceedings of the 8th Panfrican Congress of Prehistory and Quaternary studies. Nairobi, 5 to 10 September 1977*. The International Luis Leakey Memorial Institute for African Prehistory. Nairobi: 58-63.
- (1987): "Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) remains from Laetoli". En M. D. Leakey y J. M. Harris (eds.), *Laetoli: A Pliocene Site in Northern Tanzania*. Clarendon Press y Oxford University Press. Oxford: 315-320.
- HARRIS, J.M. (1987): "Fossil Suidae from Laetoli". En M.D. Leakey y J.M. Harris (eds.) *Laetoli: a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press. Oxford: 349-358.
- HARRIS, J.M.; GERAADS, D. y SOLOUNIAS, N. (2010): "Camelidae". En L. Werdelin y W.J. SANDERS (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles y Londres: 815-820.
- HARRIS, J.M. y LEAKEY, M.G. (2003): "Lothagam Suidae". En M.G. Leakey y J.M. Harris (eds.), *Lothagam. The dawn of humanity in Eastern Africa*. Columbia University Press. Nueva York: 485-519.
- HARRIS, J.M. y WHITE, T.D. (1979): "Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae". *Transactions of the American Philosophical Society*, 69(2):1-128.
- HARRISON, T. (1997): "The anatomy, paleobiology, and phylogenetic relationships of the Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Manonga valley, Tanzania". En T. Harrison (ed.), *Neogene paleontology of the Manogna valley, Tanzania. A window in the evolutionary history of East Africa*. Plenum Press. Nueva York y Londres: 137-190.
- (2011) a: "Introduction: the Laetoli hominins and associated fauna". En T. Harrison (ed.), *Paleontology and geology of Laetoli: human evolution in context. Volume 2: fossil hominins and the associated fauna*. Springer. Dordrecht. Heidelberg, Londres y Nueva York: 1-14.
- (2011) b: "Orycteropodidae". En T. Harrison (ed.), *Paleontology and geology of Laetoli: human evolution in context. Volume 2: fossil hominins and the associated fauna*. Springer - Dordrecht, Heidelberg, Londres y Nueva York: 263-274.
- HARRISON, T. y BAKER, E. (1997): "Paleontology and biochronology of the fossil localities in the Manonga valley, Tanzania". En T. Harrison (ed.), *Neogene paleontology of the Manogna valley, Tanzania. A window in the evolutionary history of East Africa*. Plenum Press. Nueva York y Londres: 361-393.
- HERNESNIEMI, I.; GIAOURTSAKIS, X.; EVANS, A.R. y FORTELIUS, M. (2011): "Rhinocerotidae". En T. Harrison (ed.), *Paleontology and geology of Laetoli: human evolution in context. Volume 2: fossil hominins and the associated fauna*. Springer - Dordrecht, Heidelberg, Londres y Nueva York: 275-326.
- HILZHEIMER, M. (1925): *Rhinoceros simus germano-africanus* n. subsp. aus Oldoway. En H. Reck (ed.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition 1913*. Neue Folge, 2. Bornträger. Leipzig: 46-97.
- HLUSKO, L.J. y HAILE-SELASSIE, Y. (2007): *Nyanzachoerus syrticus* (Artiodactyla, Suidae) from the Late Miocene of Lemudong'o, Kenya. *Kirtlandia*, 56: 152-157.
- HOLROYD, P.A. (2010): "Tubulidentata". En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. Berkeley: Los Angeles y Londres: 107-111.
- HOIJER, D.A. (1978): "Rhinocerotidae". En V.J. Maglio y H.B.S. Cooke (eds.), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press. Cambridge: 371-378.
- (1979): "Hipparions of the Laetoli Beds, Tanzania". *Zoologische Mededelingen*, 54: 15-33.
- (1987): (a.) "Hipparions of the Laetoli Beds, Tanzania". En M.D. Leakey y J.M. Harris (eds.), *Laetoli: a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press. Oxford: 301-312.
- (1987): (b.) "Hipparion teeth from the Ndolanya Beds". En M.D. Leakey y J.M. Harris (eds.), *Laetoli: a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press. Oxford: 312-315.
- HOPWOOD, A.T. (1934): "New fossil mammals from Olduvai, Tanganyika Territory". *Annals and Magazine of Natural History* (10)14, 546-550.
- (1937): "Die fossilen Pferde von Oldoway. Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition 1913". Verlag Dietrich Reimer. Berlin: 111-137.
- JANIS, C. (1976): "The evolutionary strategy of the Equidae and the origin of rumen and cecal digestion". *Evolution*, 30: 757-774.
- JARMAN, P.J. (1974): "The social organisation of antelopes in relation to their ecology". *Behaviour*, 48: 215-267.
- LEAKEY, L.S.B. (1942): "Fossil Suidae from Oldoway". *Journal of the East Africa Natural History Society*, 16(4-5): 178-196.
- (1958): "Some East African Pleistocene Suidae. Fossil Mammals of Africa, 14". *British Museum (Natural History)*. Londres: 1-69.
- LEAKEY, M. G. (1987): "Fossil aardvarks from the Laetoli Beds". En M. D. Leakey and J. M. Harris (eds.), *Laetoli: A Pliocene Site in Northern Tanzania*. Clarendon Press. Oxford: 297-300.
- LEHMANN, T. (2009): "Phylogeny and systematics of the Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata)". *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155: 649-702.
- LEHMANN, T.; VIGNAUD, P.; LIKIUS, A. y BRUNET, M. (2005): "A new species of Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata) in the Mio-Pliocene of northern Chad". *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143: 109-131.
- LEONARDI, P. (1952): "Resti fossili di Sivacoerus del giacimento di Sahabi in Cirenaica (Africa settentrionale)". *Notizie preliminari. Rendiconti Accademia Nazionale dei Lincei, Series 8*, 13: 166-9.
- MADE, J. van der (1999): (a) "Biometric trends in the Tetraconodontinae, a subfamily of pigs". *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, 89: 199-225.
- (1999): (b) "Superfamily Hippopotamoidea". En G. Rössner y K. Heissig (eds.), *The Miocene land mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich: 203-208.
- (1999): (c) "Intercontinental relationship Europe-Africa and the Indian Subcontinent". En G. Rössner y K. Heissig (eds.), *The Miocene land mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 457-472.
- (2003): (a) "The aardvark from the Miocene hominoid locality of Çandir, Turkey". *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 240: 133-147.
- (2003): (b) "Suoidea (pigs) from the hominoid locality of Çandir in Turkey". *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 240: 149-179.
- (2005). The fossil endemic goat *Nesogoral cenisae* n.sp. from Campidano Sardinia - cursorial adaptations in insular environment. *Monografias Societat d'Història Natural de les Balears*, 12: 347-368.
- (2010): (a) "The pigs and "Old World peccaries (Suidae and Palaeochoeridae, Suoidea, Artiodactyla) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany): phylogeny and an updated classification of the Hyotheriinae and Palaeochoeridae". *Paläontologische Zeitschrift*, 84: 43-121. DOI 10.1007/s12542-010-0051-3.
- (2010): (b) "The evolution of the elephants and their relatives in the context of changing climate and geography". En D. Höhne y W. Schwarz (eds.), *Elefantentreich - Eine Fossilwelt in Europa*. Landesamt für Denkmalpflege und Archäologie Sachsen-Anhalt & Landesmuseum für Vorgeschichte, Halle: 340-360.
- MADE, J. van der y MORALES, J. (1999): "Family Camelidae". En G. Rössner y K. Heissig (eds.), *The Miocene land mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. Munich: 221-224.
- MADE, J. van der; MORALES, J. y MONTOYA, P. (2006): "Late Miocene turnover in the Spanish mammal record in a wider context". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 228-246.
- MAGLIO, V.J. (1970): "Early Elephantidae of Africa and a tentative correlation of African Plio-Pleistocene deposits". *Nature*, 225(5230): 328-332.
- PATTERSON, B. (1975): "The fossil aardvarks (Mammalia: Tubulidentata)". *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 147: 185-237.
- PICKFORD, M., (1989): "New specimens of *Nyanzachoerus waylandi* (Mammalia, Tetraconodontinae) from the type area, Nyaburogo (Upper Miocene), Lake Albert Rift, Uganda". *Geobios*, 22: 641-651.
- RASMUSSEN, D.T. y GUTIÉRREZ, M. (2010): *Hyracoidea*. En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. Berkeley, Los Angeles y Londres: 123-145.
- RING, U.; SCHWARTZ, H.L.; BROMAGE, T.G. y SANAANE, C. (2005): "Kinematic and sedimentological evolution of the Manyara Rift in northern Tanzania, East Africa. *Geological Magazine*, 142(4): 355-368.
- SANDERS, W.J. (1997). "Fossil Proboscidea from the Wembere-Manonga Formation, Manonga Valley, Tanzania". En T. Harrison (ed.), *Neogene paleontology of the Manogna valley, Tanzania. A window in the evolutionary history of East Africa*. Plenum Press. Nueva York y Londres: 265-310.
- (2011): "Proboscidea". En T. Harrison (ed.), *Paleontology and geology of Laetoli: human evolution in context. Volume 2: fossil hominins and the associated fauna*. Springer - Dordrecht, Heidelberg, Londres y Nueva York: 233-262.
- SANDERS, W.J.; GHEERBRANT, E.; HARRIS, J.M.; SAE-GUSA, H. y DELMER, C. (2010): "Proboscidea". En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. Berkeley, Los Angeles y Londres: 161-251.
- SICURO, F.L. y OLIVEIRA, L.F.B. (2002): "Coexistence of peccaries and feral hogs in the Brazilian Pantanal wetland: an ecomorphological view". *Journal of Mammalogy*, 83(1): 207-217.
- SAHNOUNI, M. y VAN DER MADE, J. (2009): "The oldowan in north Africa within a biochronological framework". En K. Schick y N. Toth (eds.), *The cutting edge: new approaches to the archaeology of human origins*. Stone Age Institute Press. Gosport: 179-210.
- TOBIEN, H. (1936): "Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelploicän des Natrontales (Aegypten). 7. Artiodactyla, A. Bunodontia". *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 88: 42-53.
- WESTON, E. (2000): "A new species of hippopotamus *Hexaprotodon lothagamensis* (Mammalia: Hippopotamidae) from the late Miocene of Kenya". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(1): 177-185.
- WESTON, E. y BOISSERIE, J.R. (2010): "Hippopotamidae". En L. Werdelin y W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic*

Mammals of Africa. University of California Press. Berkeley, Los Angeles y Londres: 853-871.

WHITE, T.D. y HARRIS, J.M. (1977): "Suid evolution and correlation of African hominid localities". *Science*, 198: 13-21.

WILSON, D.E. y MITTERMEIER, R.A. (eds.) (2011): "Handbook of the Mammals of the World". 2 Hoofed mammals. Lynx Edicions. Barcelona: 1-886.

WOLF, D.; NELSON, S.V.; SCHWARTZ, H.L.; SEMPREBON, G.M.; KAISER, R.M. y BERNOR, R.L. (2010): "Taxonomy and paleoecology of the Pleistocene Equidae from Makuyuni, Northern Tanzania". *Palaeodiversity*, 3: 249-269.

LA CUNA DE LA HUMANIDAD

THE CRADLE OF HUMANKIND

LA CUNA DE LA HUMANIDAD

THE CRADLE OF HUMANKIND

MUSEO ARQUEOLÓGICO REGIONAL

Alcalá de Henares

MUSEO DE LA EVOLUCIÓN HUMANA

Burgos

2014

Volumen I

ISBN

978-84-451-3477-1

DEPÓSITO LEGAL

M-2907-2014

Organizan:

Instituto de Evolución en Africa, IDEA
(Fundación General de la Universidad de Alcalá)

Museo Arqueológico Regional (Comunidad de Madrid)

Museo de la Evolución Humana (Junta de Castilla y León)

Museo Nacional y Casa de Cultura de Dar es Salaam
(Ministerio de Recursos Naturales y Turismo de Tanzania)



ÍNDICE

VOLUMEN I

HISTORIOGRAFÍA

- 15 Mucho se aprende en África
Emiliano Aguirre
- 17 Recuerdos de mis exploraciones en África Oriental
Donald C. Johanson
- 31 Los Leakey en Tanzania
Pat Shipman
- 37 Glynn Isaac, un legendario arqueólogo de los orígenes humanos
Henry T. Bunn
- 69 Dos hipótesis *East Side Story* y el evento (H)omo, dos destinos
Yves Coppens
- 81 El descubrimiento de la diversidad en el registro fósil de los homínidos africanos
Ian Tattersall
- 89 La estación “Emiliano Aguirre”
Enrique Baquedano y Manuel Domínguez-Rodrigo
- 97 La evolución del comportamiento tecnológico durante el Paleolítico africano
Fernando Diez

HOMÍNIDOS, ENTORNO Y COMPORTAMIENTO

- 105 Geología y geomorfología del Norte de Tanzania
Gail Ashley
- 117 Paleobotánica del Norte de Tanzania durante el Plio-Pleistoceno
Doris Barboni
- 137 La evolución de los macromamíferos africanos del Plio-Pleistoceno
Jan van der Made
- 179 Los macromamíferos del Plio-Pleistoceno africano: *Afrotheria*, *Perissodactyla* y *Artiodactyla I*
Jan van der Made
- 217 Antílopes y jirafas del Norte de Tanzania
Alan W. Gentry
- 239 Predadores y competidores: carnívoros y humanos en la Prehistoria africana
Lars Werdelin y Margaret E. Lewis
- 253 Primates del Plio-Pleistoceno en el Norte de Tanzania
Stephen R. Frost
- 265 Textos en inglés
- 355 Bibliografía

VOLUMEN II

HOMÍNIDOS, ENTORNO Y COMPORTAMIENTO

- 09 *Australopithecus y Paranthropus*. Los hombres-mono prehistóricos de África
Travis Rayne Pickering
- 27 Los primeros *Homo*
Manuel Domínguez-Rodrigo y Enrique Baquedano
- 43 El origen de los humanos modernos en África
Manuel Domínguez-Rodrigo y Fernando Díez Martín
- 59 De Tafonomía y Arqueología prehistórica en África
Enrique Baquedano, José Yravedra y Manuel Domínguez-Rodrigo
- 67 Caza, carroñeo y consumo de carne por *Homo* en el Pleistoceno inferior
Henry T. Bunn y Travis Rayne Pickering
- 87 El origen del Achelense
Fernando Díez Martín
- 99 El amanecer de la creatividad humana: el arte rupestre del área centro-norte de Tanzania
Audax ZP Mabulla y Agnes O Gidna

YACIMIENTOS

- 121 Geología y geomorfología de Olduvai y Laetoli
David Uribe Larrea
- 137 Laetoli: un yacimiento paleantropológico en el norte de Tanzania
Charles M. Musiba
- 153 Olduvai Gorge. La Cuna de la Humanidad
Enrique Baquedano y José Yravedra
- 173 Peninj (Lago Natrón, Tanzania)
Fernando Díez Martín y Policarpo Sánchez Yustos
- 189 El Achelense en Isimila, Iringa (Sur de Tanzania)
Pastory G. M. Bushozi
- 199 El abrigo de Mumba
Metin I. Eren, Manuel Domínguez-Rodrigo y Mary E. Prendergast
- 209 Etnografía de los Hadza: su importancia para la evolución humana
Alyssa Crittenden
- 221 El pastoreo en África oriental
Katherine Grillo
- 231 Textos en inglés
- 309 Bibliografía
- 323 CATÁLOGO