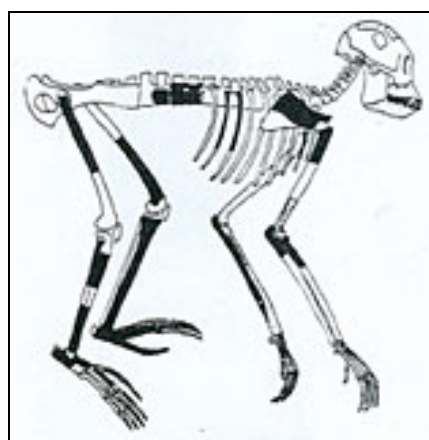

Orígenes remotos del género humano (I)

Hominoideos del Mioceno Inferior

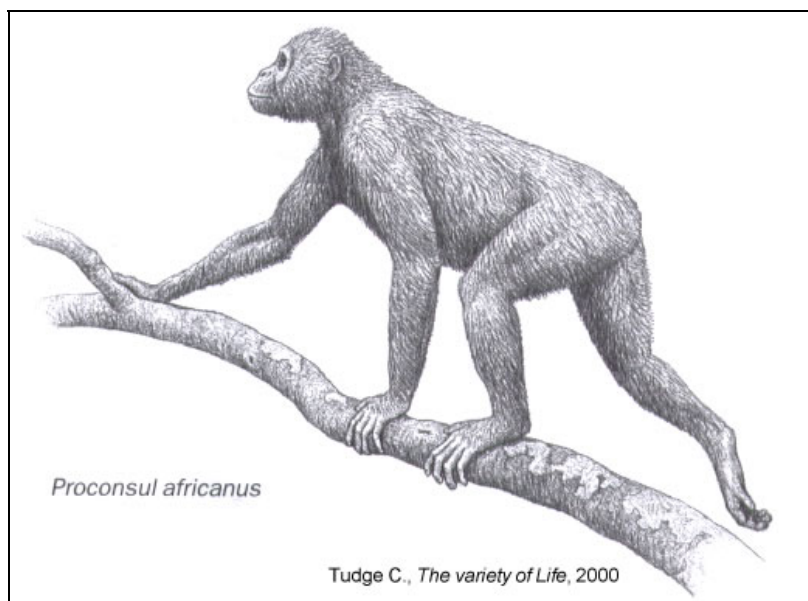
Carlos A. Marmelada
Enero 2007



Cráneo de Procónsul
Fuente: www.archaeologyinfo.com



Reconstrucción del esqueleto de Procónsul
Fuente: www.hominides.com



Reconstrucción de Procónsul

Fuente: planet-terre.ens-lyon.fr

Indice

1.- La polémica en torno al estatus de los primeros hominoideos	2
2.- El controvertido papel de <i>Aegyptopithecus</i>	3
3.- La familia <i>Afropithecidae</i>	6
4.- Los hominoideos de la familia <i>Proconsulidae</i>	8
4.1.- Los Proconsúlidos	8
4.2.- El descubrimiento de <i>Procónsul</i>	9
4.3.- El debate sobre el estatus de <i>Procónsul</i>	9
5. Conclusión	10

1.- La polémica en torno al estatus de los primeros hominoideos.

Los seres humanos, en cuanto seres naturales, compartimos muchos rasgos morfológicos y genéticos con otros animales; por eso es lógico que también estemos incluidos en las clasificaciones de los seres vivos que hacen los taxónomos.

Desde el punto de vista de dichas clasificaciones (taxonomía), los humanos pertenecemos: al reino animal; al filum de los chordata (o cordados, que son el tipo zoológico caracterizado por tener una cuerda dorsal o notocordio al menos en alguna de las fases de su vida); al subfilum de los vertebrados; la clase de los mamíferos y el orden de los primates.

El orden de los primates se divide en tres subórdenes: *Prosimii*, *Tarsioidea* y *Anthropoidea*. A su vez, el suborden de los antropoides se divide en tres superfamilias (*Ceboidea*, compuesta por los monos del Nuevo Mundo; *Cercopithecoidea*, formada por los monos del viejo Mundo) y *Hominoidea*. Los especímenes vivos de esta superfamilia se dividen en tres familias: *Hylobatidae* (a la que pertenecen los gibones¹ y los siamangs²); *Pongidae* (en la que se incluyen los orangutanes³, gorilas y chimpancés, es decir: los grandes simios antropomorfos actualmente existentes); y *Hominidae*. La familia homínida⁴ está formada por numerosos géneros⁵; de los que se han extinguido todos menos uno, el nuestro (*Homo*), que cuenta, en la actualidad, con una única especie *Homo sapiens sapiens*⁶.

Este breve vistazo a la ubicación del género humano dentro de la clasificación del reino animal sirve para ver como los humanos actuales tenemos nuestro origen biológico inmediato en alguna especie de homínido prehumano (probablemente en alguna especie grácil del género *Australopithecus*). Sin embargo nuestro origen biológico remoto se encuentra en alguna especie de hominoideo de finales del Mioceno Superior o tardío, a partir de la cual se bifurcarían por un lado los miembros que darían lugar a la familia de los pánidos (los chimpancés) y por otro a la de los homínidos (nuestra familia biológica, formada por nosotros mismos así como por nuestros antepasados biológicos directos –todas aquellas especies comprometidas en nuestro linaje evolutivo–; e indirectos –es decir: aquellas otras especies de homínidos que no están directamente involucradas en nuestra cladogénesis pero que comparten con nosotros características esenciales en nuestra definición como especie, por ejemplo: el bipedismo como medio de locomoción, tener unos caninos pequeños, un esmalte dental grueso o un pulgar oponible al índice).

Hoy en día son muy pocas las especies de hominoideos existentes, pero durante el Mioceno⁷ fueron muchos los géneros y las especies de hominoideos que llegaron a existir; tantas que David Begun, una primera autoridad mundial en esta materia, ha publicado un artículo titulado: *The planet of the Apes* (El planeta de los Simios)⁸ dedicado precisamente a este tema. La riqueza de la diversidad biológica que experimentó la superfamilia hominoidea durante el Mioceno puede deducirse del hecho de que: “Los investigadores han identificado más de 40 géneros de

¹ *Hylobates*.

² *Symphalangus*.

³ *Pongo pygmaeus* en Borneo, y *Pongo abelii* en Sumatra.

⁴ A la luz de los nuevos estudios de biología molecular va cobrando fuerza la postura de los partidarios de la propuesta de incluir a los chimpancés entre los homínidos. En tal caso se reservaría el término *hominino* para designar la tribu formada por el género humano y los géneros filéticamente emparentados; dejando el término *panini* para referirse a los chimpancés y sus antepasados.

⁵ *Sahelanthropus*; *Orrorin*; *Ardipithecus*; *Australopithecus*; *Paranthropus*; *Kenyanthropus* y *Homo*. Se discute si los tres primeros pueden englobarse en uno solo y si los australopitecinos y los parántropos podrían enmarcarse en un único género.

⁶ En la actualidad se puede dividir la especie *Homo sapiens* en dos subespecies: *H. s. idaltu* y *H. s. sapiens*, esta última sería a la que pertenece toda la humanidad actualmente existente.

⁷ Época geológica que va desde casi 24 Ma. Hasta 5,3 Ma. Se divide en tres periodos: Mioceno Inferior o Temprano (casi 24–16 Ma.), Mioceno Medio (16-10 Ma.), y Mioceno Superior o Tardío (10-5.3 Ma.).

⁸ D. R. Begun: *The planet of the Apes*; Scientific American, august 2003, pp. 74-83. Hay traducción castellana en D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; Investigación y Ciencia, nº 325, octubre de 2003, pp. 62-72.

primates fósiles del Mioceno en yacimientos distribuidos por todo el Viejo Mundo, ocho veces el número de géneros que sobrevive en la actualidad (...) Solo del Mioceno inferior de África (entre 22 y los 17 millones de años de antigüedad) se han reconocido 14 géneros. Y considerando que el registro fósil es incompleto, hay grandes probabilidades de que este número sea muy inferior al que realmente hubo en ese período⁹. Realmente hubo una gran radiación de hominoideos, sobre todo durante el Mioceno Medio, que les llevó a extenderse por Eurasia a partir de su cuna africana. Si queremos aspirar a encontrar nuestro antepasado biológico remoto deberemos buscar entre estas especies extintas.

En definitiva, desde la perspectiva de la evolución biológica de los organismos, los humanos descienden de alguna forma de homínido y estos evolucionaron a partir de alguna especie de hominoideo. ¿Qué interés puede tener estudiar los hominoideos del Mioceno? La respuesta es muy sencilla: Si queremos saber algo acerca de nuestros orígenes biológicos deberíamos remontarnos, por lo menos, hasta los hominoideos miocénicos para averiguar qué espécimen inició las transformaciones morfológicas y conductuales que, con el transcurso de varios millones de años, permitirían la aparición del género humano y, a la postre, de nosotros mismos. Dicho de otro modo: “El estudio de los primates fósiles nos proporciona una perspectiva única de los antepasados de los grandes antropomorfos y de los humanos y una forma de conocer el punto de inicio de los procesos y circunstancias que llevaron a la existencia de este grupo”¹⁰.

Pongamos un ejemplo. El bipedismo es una de las grandes características de los homínidos. Pues bien, aún no sabemos ni cómo ni por qué adquirieron los homínidos esta forma de locomoción, de hecho carecemos de pruebas fósiles claras acerca del primer bípedo y de su antepasado; de hecho aún desconocemos también cuál fue la forma de locomoción ancestral que dio lugar la bipedismo (¿fue a partir de trepar y colgarse por las ramas? ¿o quizás a partir de una forma de desplazarse apoyándose sobre las falanges de las extremidades posteriores? Es decir: ¿Surgió el bipedismo a partir de un modelo de locomoción más próximo al de los gibones y los orangutanes o fue tal vez a partir de uno más cercano al de los chimpancés y los gorilas?)

Estudiar los restos fósiles de los hominoideos miocénicos debería de ayudarnos, al menos en principio a aclarar estas cuestiones y poder determinar con mayor exactitud nuestros orígenes biológicos. Aunque no podemos ocultar que, tal como veremos en éste y en otros trabajos sobre este mismo tema, aún estamos lejos de conseguir algo así.

2.- El controvertido papel de *Aegyptopithecus*.

Actualmente se cree que el origen de los hominoideos está en África oriental, especialmente en Kenia y en Uganda y que su ubicación cronológica es a principios del Mioceno Inferior. Sin embargo, hubo un tiempo en el que se supuso que los hominoideos tenían su origen filético en las postrimerías del Oligoceno (hace entre 32 y casi 24 millones de años, a partir de ahora: Ma.). Concretamente, se creía que *Aegyptopithecus* (aproximadamente: entre 32 y 30 Ma.) era el simio oligocénico que podría haber sido el precursor de los hominoideos miocénicos. La similitud de la dentición de *Aegyptopithecus* con la de los representantes del género *Proconsul* (considerado por muchos un auténtico hominoideo posterior a *Aegyptopithecus* y descendiente suyo) avalaba esta hipótesis. Sin embargo, el hecho de que todos los restos de *Aegyptopithecus* que han sido hallados hasta la fecha pertenezcan a un único yacimiento, situado en la localidad egipcia de Fayum¹¹, hace que surjan muchas dudas sobre la supuesta ascendencia de este espécimen respecto a los hominoideos miocénicos en su conjunto.

En efecto, esta singularidad obliga a extremar la prudencia, pues resulta muy arriesgado sacar conclusiones generales a partir de un fenómeno único. ¿Cómo considerar las características

⁹ D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; op. cit., p. 65.

¹⁰ D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; op. cit., p. 72.

¹¹ De ahí que se le denomine “mono de Egipto” o *Aegyptopithecus*, a este primate oligocénico. Fayum es hoy en día una zona desértica, pero durante una buena parte del Oligoceno fue un bosque pantanoso que albergaba una gran biodiversidad.

de *Aegyptopithecus* representativas de la evolución de los primates de esta época, cuando se trata de una muestra única? De hecho no se puede descartar la hipótesis de que *Aegyptopithecus* no fuese otra cosa más que la adaptación local de un determinado género de primates oligocénicos. Por otra parte, aunque su dentición es más antigua que la de *Procónsul* y guarde similitud con ésta, no constituye un dato que resulte determinante para poder considerarlo un ancestro suyo. En cualquier caso, como los hominoideos más antiguos (incluido el controvertido *Aegyptopithecus*) que se han identificado en el registro fósil proceden de África y en el registro fósil europeo sólo los empezamos a encontrar casi diez millones de años después, hemos de suponer, pues, que el origen de esta superfamilia se halla en aquel continente.

Sea como fuere, *Aegyptopithecus zeuxis* era un primate que podía pesar unos 6 Kg. Se han hallado varios cráneos, así como diversos huesos del esqueleto postcraneal correspondientes a partes de los brazos, de los pies y de la cola. Su dentición sugiere que su dieta debió ser frugívora. No sabemos con certeza si se desplazaba a cuatro patas por las ramas, como hacía *Procónsul*, o si se colgaba de ellas para trasladarse de un lugar a otro balanceándose (braquiación). Al parecer los machos eran más grandes que las hembras; lo que sugiere que su biología social podía implicar que vivieran en grupos de hembras controladas por un macho (modelo harén); de ser esto así, los machos deberían de competir entre ellos para dominar un harén, de ahí que la selección natural favoreciera un mayor tamaño para los machos respecto a las hembras (fenómeno conocido como dimorfismo sexual). Evidentemente, esta interpretación se basa en la suposición de que *Aegyptopithecus zeuxis* tenía una biología social similar a la de los gorilas actuales¹², algo de lo que no se tiene una certeza absoluta.

Lo que sí sabemos es que: el cráneo de *Aegyptopithecus* es alargado y presenta un morro más desarrollado que el de cualquier mono actual –si exceptuamos a los papiones y mandriles-, un carácter que debe ser considerado heredado a partir de sus antepasados prosimios y que, tal vez tenga también que ver con el desarrollo de caninos. En los ejemplares adultos, una cresta sagital recorría la parte superior del cráneo. Esta cresta sagital tenía como función dar soporte a una potente musculatura masticatoria, probablemente relacionada con una dieta folívora y menos frugívora que la de *Propliopithecus*. Las órbitas, como en la mayor parte de simios de El Fayum, eran pequeñas, lo que indica un modo de vida básicamente diurno (a diferencia, tal vez, de sus predecesores omónidos)¹³.

Como hemos dicho, durante un tiempo se pensó que *Aegyptopithecus* podía representar el primer género de hominoideos. Sin embargo, desde principios de los años ochenta del siglo pasado se empezó a cuestionar esta hipótesis. Así, por ejemplo, en 1983 J. G. Fleagle y R. F. Kay, en un artículo titulado: *New interpretations of the phyletic position of Oligocen Hominoids*¹⁴, afirmaban que hay motivos para sostener que en el Oligoceno, ni siquiera en sus postrimerías, existieron hominoideos.

No obstante, y aunque el parecer de la mayor parte de los especialistas en la materia es, tal como ya hemos dicho, considerar que *Aegyptopithecus* no es un hominoideo, hay investigadores que no están de acuerdo con esta opinión y sostienen que este primate del Oligoceno guarda grandes semejanzas con los hominoideos de la bien documentada familia *proconsulidae* en ciertos aspectos anatómicos; de modo que, como mínimo, no puede descartarse que pertenezcan a la superfamilia hominoidea. De este parecer son James B. Rossie *et al.*, quienes argumentan que: “Los simios esteafricanos del Mioceno temprano, o proconsúlidos, frecuentemente han estado considerados entre los primeros miembros de los hominoidea, definidos por la divergencia de los *Cercopithecoidea*, pero esta hipótesis está débilmente

¹² El proceder metodológico que pretende conocer el comportamiento de especies extinguidas suponiendo que debía ser análogo al de especies que existen hoy en día se conoce técnicamente como “actualismo”. Naturalmente se trata de un método que, pese a ser muy útil e ilustrativo, requiere grandes dosis de prudencia a la hora de hacer extrapolaciones.

¹³ Jordi Agustí y David Lordkipanidze: *Del Turkana al Cáucaso*; RBA Editores, 2005, p. 37.

¹⁴ Incluido en el libro coordinado por R.L. Ciochon y R.S. Corrucci: *New interpretations of ape and human ancestry*; NY Plenum Press, Nueva Cork, pp. 181-210.

respaldada por las evidencias fósiles disponibles. El sinus etmofrontal es una de las pocas características morfológicas que pueden relacionar a los proconsúlidos con los hominoideos posteriores. Aquí¹⁵ presentamos evidencias directas de un sinus etmofrontal de un catarrino del Oligoceno, *Aegyptopithecus zeuxys*. La documentación de este sinus en *Aegyptopithecus* sugiere que su presencia en los proconsúlidos se debe más bien a la retención de un carácter primitivo. Las evidencias morfológicas relacionadas con las afinidades hominoideas de los proconsúlidos se ven debilitadas por esta conclusión y las posibilidades filogenéticas alternativas, tales como la ubicación de los proconsúlidos como raíz del grupo de los catarrinos pasa a ser considerada una opción más probable¹⁶.

Así, pues, y a la espera de dilucidar definitivamente el papel filogenético de *Aegyptopithecus*, lo que se puede afirmar es que: “Los hominoideos aparecen, de acuerdo con el estado actual de nuestros conocimientos, a partir del Mioceno Inferior”¹⁷. Si bien el mismo autor reconoce que: “no se ha precisado todavía la posición sistemática exacta del género *Kamoyapithecus*, un poco más antiguo”¹⁸. Si *Kamoyapithecus*¹⁹ fuera efectivamente un hominoideo volveríamos a tener las raíces de esta superfamilia en las postrimerías del Oligoceno. Otros autores, en cambio, sostienen que es la familia de los proconsúlidos la que aporta los primeros hominoideos bien documentados; por ello afirman que: “Daremos como punto de partida, pues, el de la primera presencia de los hominoideos en el Mioceno temprano, hace unos 22 millones de años, con el género bien documentado de *Procónsul*”²⁰.

En definitiva, y a la espera de encontrar nuevos hallazgos que permitan aclarar más el panorama en lo relativo a la determinación de quién fue el primer hominoideo y quién fue el último primate oligocénico que fuera el último antepasado común a todos los miembros de la superfamilia hominoidea, hay que admitir que a día de hoy aún: “no sabemos cuál de los grupos de primates del Oligoceno dio lugar a los modernos primates antropoides. Tanto los datos morfológicos como los moleculares sugieren que los actuales primates antropoides están más ceca de los tarseros que de otros prosimios. La morfología de los omomyidos los relaciona claramente con los tarseros y esto sugiere que tanto los tarseros como los antropoides evolucionaron de un antepasado omomyido. Sin embargo, antropoides fósiles como *Aegyptopithecus* y *Catopithecus* comparten también algunos rasgos derivados de los adápidos, lo cual proporciona apoyo a la idea de que los adápidos eran los antepasados de los primates antropoides. Dada la escasez del registro fósil, puede esperarse este tipo de problemas”²¹

Como puede verse las opiniones sobre este tema son varias; De hecho aún o está del todo claro si los primeros hominoideos se originaron a finales del Oligoceno o a principios del Mioceno. Los estudios de genética molecular no han podido despejar las dudas sobre este dato todavía; pero sí que han podido precisar que la cladogénesis de los hominoideos y su consiguiente divergencia de los cercopitecoideos se produjo entre hace 25 y 23 millones de años, o sea: a finales del Oligoceno y principios del Mioceno²².

Comenzaremos, pues, nuestro estudio de los hominoideos miocénicos por estas dos grandes familias de hominoideos del Mioceno Inferior. Primero veremos a los representantes de la

¹⁵ Se refieren al artículo que reseñamos en la siguiente nota.

¹⁶ James B. Rossie, Elwyn L. Simona, Suellen C. Gauld y D. Tab Rasmussen: *Paranasal sinus anatomy of Aegyptopithecus. Implications for hominoid origins*; PNAS, vol. 99, nº 12, June 11 2002, pp. 8454-8456.

¹⁷ Luis de Bonis: *Cuando los grandes simios dominaban el Viejo Mundo*; en VV. AA.: *Los orígenes de la humanidad*; Espasa Calpe, vol I, Madrid, 2004, p. 163.

¹⁸ Ibidem.

¹⁹ “Simio de Kamoya”, llamado así en honor al celeberrimo miembro de “la banda de los homínidos”: Kamoya Kimeu.

²⁰ Francisco Ayala y Camilo José Cela Conde: *Senderos de la evolución humana*; Alianza Editorial, Madrid, 2001, p. 88.

²¹ Robert Boyd y Joan B. Silk: *Cómo evolucionaron los humanos*; Ed. Ariel, Barcelona, 2001, p. 278.

²² Cif. al respecto el trabajo de Michael E. Steiper y colaboradores: *Genomic data support the hominoid slowdown and an Early Oligocen estimate for the hominoid-cercopithecoid divergence*; PNAS, vol. 101, nº 49, December 7 2004, pp. 17021-17026.

familia *Afropithecidae* (a la que pertenece *Kamoyapithecus*) y luego proseguiremos con el estudio de los miembros de la familia *Proconsulidae*.

3.- La familia *Afropithecidae*

La familia *Afropithecidae* está formada por los géneros: *Kamoyapithecus*, *Afropithecus*, *Morotopithecus* y *Heliopithecus*. El primero de los géneros citados pertenece a finales del Oligoceno y es uno de los candidatos a ostentar el título de primer hominoideo. Los restos que han servido para nombrar a este género están formados por un maxilar (que incluye un premolar y tres molares) y un fragmento de canino que fue hallado separado. Estos fósiles se inhumaron en unos estratos de Erageleit en las colinas de Lothidok, en el norte de Kenia. A partir de muestras tomadas de las colinas volcánicas que flanquean el nivel en el que fueron hallados se ha podido datar su antigüedad, por métodos radiocronológicos, en una edad comprendida entre los 27,5 y los 24,2 Ma., quizás unos 25 Ma.; por lo tanto, hacia finales del Oligoceno.

Los tres molares de *Kamoyapithecus* que se han podido recuperar son bajos y tienen los tubérculos poco elevados, estando cubiertos por una capa de esmalte que parece delgada. El conjunto de características que muestran estos dientes recuerdan mucho a las que se pueden observar en *Aegyptopithecus*. Polémicas al margen; dado que este último, por lo general, no es considerado actualmente como un hominoideo es muy probable que *Kamoyapithecus* tampoco lo fuera. Pero su hallazgo testifica la presencia de una radiación de primates en África anterior a la aparición del género *Proconsul*.

Otro de los posibles primeros hominoideos pudo haber sido *Afropithecus turkanensis* (el simio africano del lago Turkana), en Kenia noroccidental. Los fósiles del holotipo se han encontrado en el yacimiento de Kalodirr, en la orilla Occidental del Lago Turkana, en el noroeste del país. Según Brigitte Senut su antigüedad podría estar comprendida entre los 17,5 y los 16 Ma.²³.

Se han podido recuperar la parte anterior de un cráneo, mandíbulas y algunos dientes y unos pocos elementos del esqueleto postcraneal. Su tamaño y su peso deberían ser parecidos al del chimpancé, unos 35 kilos. El estudio del molde endocraneal permite afirmar que la parte anterior de su cerebro tenía unos lóbulos frontales poco desarrollados, lo que representa un carácter primitivo comparado con los homínidos del Mioceno.

Entre los escasos restos del esqueleto postcraneal de *Afropithecus turkanensis* algunos de los huesos largos muestran cierto parecido con los equivalentes de *Proconsul*. Parece claro que *Afropithecus* usaba la cuadrupedia como medio de locomoción y se desplazaba a través de las ramas. Sin embargo, también parece claro que su dieta era distinta a la de *Proconsul*, tal como se puede inferir a partir del estudio de sus rasgos dentales: caninos robustos, grandes incisivos dirigidos hacia delante, unos premolares más anchos que los de *Proconsul*, un esmalte dental más grueso y evidencias de la existencia de unos potentes músculos masticadores. Con un aparato masticador de estas características es lógico inferir que *Afropithecus turkanensis* debió de haberse adaptado a un régimen alimenticio basado en alimentos sólidos en el que se pudo haber incluido algo de carne y frutos coriáceos.

Otro miembro de la familia *Afropithecidae* es el género *Morotopithecus*²⁴, de quien dice David Begun que se trata de: “un género bastante enigmático”²⁵. Sus restos fueron hallados en los yacimientos de Moroto I y II, en Uganda. El primer fósil que se encontró fue un maxilar superior cuya clasificación taxonómica fue cambiando de un género a otro, hasta acabar en un taxón propio. En efecto, primero fue asignado a *Procónsul major*, luego a *Afropithecus*, después a

²³ Brigitte Senut: *La aparición de la familia del hombre*; en VV. AA.: *Los orígenes de la humanidad*; Espasa Calpe, Vol I, Madrid, 2004, p. 184.

²⁴ Esto en el supuesto de que *Morotopithecus* constituya un género propio.

²⁵ David Begun: *Primates del Mioceno*; Investigación y Ciencia, nº 325, Octubre de 2003, p. 66.

Heliopithecus y finalmente a *Morotopithecus bishopi*²⁶. Fue el hecho de haber podido recuperar algunos huesos del esqueleto postcraneal lo que ha permitido englobarlo en un género propio. Además del citado maxilar se ha encontrado parte del fémur izquierdo y parte del derecho; parte del hombro izquierdo (una articulación escapular) y parte de la columna vertebral. A partir de estos restos de 20,6 Ma. Daniel Gebo²⁷ y sus colaboradores concluyen que su locomoción debía ser arbórea con un cierto grado de braquiación.

La antigüedad de estos restos también ha sido motivo de controversia. Inicialmente Martin Pickford les asignó una antigüedad comprendida entre los 14,5 y los 16,5 Ma. (por lo tanto pertenecerían a principios del Mioceno Medio). Nuevos estudios del mismo autor, en colaboración con otros especialistas (Brigitte Senut, D. Hadoto, J. Musisi, C. Kariira) envejecieron las fechas y las llevaron hasta los 17,5 Ma. (con lo que se pasaría a finales del Mioceno Inferior). Finalmente los estudios de fauna comparada, así como las dataciones radiológicas (obtenidas a partir de muestras tomadas de una toba volcánica de Moroto I) usando el método Ar³⁹/Ar⁴⁰ (Argón/Argón), permiten atribuir una edad de 20,61 +/- 0,05 Ma. a los fósiles de este género (así, pues, a Medios del Mioceno Inferior).

Analizando los escasos restos postcraneales se puede suponer que su peso oscilaba entre los 38 y los 62 kilos. Lo curioso de este género es que la comparación del maxilar de *Morotopithecus* con el de *Afropithecus* arroja muchas semejanzas. De hecho parecen pertenecer a la misma especie y no a dos géneros distintos.

Parece claro también que su lugar filogenético no está en la línea evolutiva que conduce al hombre. Para Luis de Bonis: "Los rasgos revelados en la dentadura de *Afropithecus* (o *Morotopithecus*) son primitivos o muy derivados en el sentido original (antropomorfias). En consecuencia, este primate no parece incluido en el camino que conduce a los hominoideos indiscutibles. Representa, sin duda, un retoño de una radiación antigua de los catarrinos"²⁸. Para Daniel L. Gebo y sus colaboradores *Morotopithecus* sería, o bien un antecesor de todos los simios o, por lo menos, el precursor de los simios superiores anteriores a la separación de los orangutanes del tronco común formado por los antecesores de los gorilas, chimpancés y humanos²⁹.

Heliopithecus o "simio del Sol" (su nombre guarda relación con la zona geográfica en la que fueron hallados sus restos: en el corazón de Arabia Saudita, muy cerca de la localidad de Ab Dabtiyah) es otro de los hominoideos pertenecientes a la familia *Afropithecidae*. Los fósiles de *Heliopithecus Leakey* tienen una antigüedad de 17 Ma. (por lo tanto a finales del Mioceno Inferior), establecida por fauna comparada. Sus dientes malares son muy parecidos a los de *Afropithecus*. Sus caninos debieron ser muy grandes, a juzgar por el lugar que ocupaban. Para Luis de Bonis: El tamaño un poco más pequeño de los dientes de *Heliopithecus* podría justificar el mantenimiento de una especie distinta dentro del mismo género³⁰. Para Peter Andrews, en cambio, los ejemplares de *Afropithecus*, *Heliopithecus* y "*enyapithecus*" *africanus*³¹ guardan un gran parecido entre sí³² que podría llegar hasta el punto de justificar la asignación de todos ellos a un mismo género; aunque él los agrupa en una subfamilia³³.

²⁶ Para el estudio de la posición filogenética de *Morotopithecus* ver Natham M. Young y Laura McLatchy: *The phylogenetic position of Morotopithecus*; Journal of Human Evolution, Vol 46, número 2, febrero 2004, pp. 163-184.

²⁷ Daniel L. Gebo, David Pilbeam, et al.: *A hominoid genus from the Early Miocen of Uganda*; Science, Vol. 276, 1997, pp. 401-404.

²⁸ Luis de Bonis, op. cit. P. 128.

²⁹ Cif. D. L. Gebo et al., op. cit.

³⁰ Luis de Bonis, op. cit., p. 129.

³¹ Andrews pone entrecomillado el género para destacar la diferencia de su significado taxonómico en su nomenclatura respecto al que se le da en las otras filogenias.

³² Peter Andrews: *Evolution and environment in Hominoidea*; Nature, Vol. 360, pp. 641-646.

³³ Peter Andrews: *Paleoecology and and Hominoid paleoenvironments*; Biol. Rev., Vol. 71, pp. 257-300.

4.- Los hominoideos de la familia Proconsulidae

4.1.- Los Proconsúlidos

Los proconsúlidos son los miembros más antiguos de la superfamilia hominoidea cuya asignación a este grupo es aceptada unánimemente. Se les considera el primer miembro de la familia hominoidea por presentar una sinapomorfia (rasgo novedoso que aparece por primera vez en ellos y que será heredado por todos sus descendientes) en la dentición: la llamada pauta Y-5. Esta pauta es la que se corresponde a la presencia, en los molares inferiores, de una superficie de abrasión con cinco cúspides en forma de Y. Esta pauta aparece en todas los grandes simios actuales pero no está presente en la muestra de El Fayum. Luego se trata de una sinapomorfía introducida por los proconsúlidos. Por esto mismo: “se cree que *Proconsul*, un primate primitivo del Mioceno, fue el último antepasado común de todos los homínidos”³⁴

La ubicación taxonómica y el significado filogenético de este género es aún motivo de controversia. En efecto, para unos: “*Procónsul* ha dejado de ser considerado el antecesor del chimpancé y el gorila, para convertirse en el último de los antepasados comunes a los grandes simios y el hombre”³⁵. Para otros, en cambio: “Parece claro que *Procónsul* no está directamente emparentado con ninguno de los linajes antropomorfos del presente. Probablemente es una rama separada del tronco hominoideo unos cuantos millones de años antes de la evolución del ancestro común de los hominoideos vivos”³⁶.

Existen varios géneros de proconsúlidos: *P. africanus*, *P. nyanzae*, *P. heseloni*, *P. major* y *P. rangwapithecus gordonii*. Ahora bien; pese a esta gran diversidad: “La mayor parte de la información sobre este grupo de antropoides procede de una única especie, *Proconsul heseloni*”³⁷; lo que no es óbice para que *Procónsul africanus* sea una de las especies mejor conocidas de este género, pues se han podido recuperar restos fosilizados que representan a casi todo el esqueleto, gracias a lo cual: “pocos discrepan que de que *Procónsul* sea el primer primate claro del registro fósil”³⁸.

Los primeros restos que se encontraron de esta especie se hallaron en la isla de Rusinga, en Kenia; posteriormente se pudieron recuperar más en otros yacimientos³⁹. Los ejemplares de Rusinga evidenciaban una gran variedad de tamaño que iba desde especímenes de 9 Kg. Hasta otros de 38 Kg. En un primer momento se interpretó como signo de un acusado dimorfismo sexual dentro de la especie. Sin embargo, estudios posteriores aconsejaron agrupar la muestra en dos especies distintas: una asignada a *Proconsul africanus*, que englobaría a los ejemplares más pequeños y otra a *Proconsul major*, que comprendería a los ejemplares de mayor tamaño⁴⁰. Una vez establecidas las dos especies se pasó a ver cuál era el grado de dimorfismo sexual dentro de cada una de ellas y se pudo confirmar que no debía diferir mucho del que se da actualmente entre los chimpancés.

³⁴ David R. Begun: Op. cit., p. 68.

³⁵ Alan Walker y Mark Teaford: *La caza de Proconsul*; Investigación y Ciencia, nº 150, marzo de 1989, p. 66.

³⁶ David Pilbeam: *La evolución de los hominoideos y el registro fósil. El caso de Sivapithecus*; en VV.AA.: *Antes de Lucy. El agujero negro de la evolución humana*; Ed. Tusquets, Barcelona, 2000, p. 33.

³⁷ Jordi Agustí y David Lordkipanidze: *Del Turkana al Cáucaso*; Op. cit., 2005, p. 37.

³⁸ David R. Begun: *Primates del Mioceno*; Op. cit., p. 66.

³⁹ Como los que se encuentran en las islas Mfwangano, en el Lago Victoria; en Napak, Tanzania; Songhor, Fort Ternan, en Kenia o en Kaswanga en la isla de Rusinga, en Kenia.

⁴⁰ Según F. Ayala y C.J. Cella Conde, cif. *Senderos de la evolución humana*; op. cit. P. 92. Según Alan Walker y Mark Teaford, sin embargo, se asignaron a *P. africanus* y *P. nyanzae* respectivamente. Cif. A. Walker y M. Teaford: *La caza de Proconsul*; op. cit. p. 66.

4.2.- El descubrimiento de *Procónsul*

El descubrimiento de esta familia de antropoides tiene su interés y muestra los avatares por los que pasan algunos fósiles hasta dar con su ubicación taxonómica definitiva.

La historia de *Procónsul* arranca en 1927 cuando un colono británico afincado en Kenia (H. L. Gordon) encontró unos restos fósiles mientras estaba extrayendo rocas calizas de una cantera. Al pensar que podían tener un interés científico se los llevó al paleontólogo A. Tindell Hopwood del Museo Británico. Entre los restos que componían la muestra se pudo identificar una mandíbula superior izquierda perteneciente a un hominoideo. Se le calculaba una antigüedad de 18 millones de años, lo que le convertía en el fósil de hominoideo más antiguo conocido hasta entonces. Por aquella época era famoso el espectáculo de variedades en el que intervenía un chimpancé trajeado y calado con una gorra que hacía las delicias de los londinenses aficionados a este tipo de espectáculos. El nombre del pávido en cuestión era "Cónsul", de ahí que Hopwood, en un gesto también de humor, decidiera llamar *Proconsul* (antes de Cónsul) al género en el que englobó aquellos fósiles de primates tan antiguos, y la especie fue: *africanus*.

Las excavaciones que se realizaron en 1948 en las islas de Rusinga y de Mfango, por parte de Louis y Mary Leakey proporcionaron más restos de *Procónsul*. Por ejemplo M. Leakey encontró en Rusinga un cráneo de este género; el volumen craneal estimado por Martin Pickford y Alan Walker para este espécimen está comprendido entre 154 y 180 centímetros cúbicos: "con una mayor probabilidad para 167 centímetros cúbicos"⁴¹.

En 1951 Tom Whitworth encontró nuevos especímenes de este género mientras trabajaba en el área de Kiakanga en la isla de Rusinga. Lo curioso del caso es que los restos de *Proconsul* no fueron identificados como tales en un principio, sino que fueron a parar a un cajón mezclados con otros de cerdo. Años más tarde Martin Pickford y Alan Walker lograron recuperar esas piezas.

4.3.- El debate sobre el estatus de *Procónsul*

Los estudios paleoambientales de los yacimientos en los que fueron hallados los diversos restos de *Procónsul* revelan que su entorno ecológico era el propio del bosque tropical, aunque debía incluir algunas áreas de sabana abierta. Naturalmente, *Procónsul* debió de desarrollar algún tipo de respuesta adaptativa que le permitió explotar con éxito este nicho ecológico. A finales del Oligoceno debió producirse la bifurcación entre las superfamilias *Cercopithecidae* y *Hominoidea*. La respuesta adaptativa de estos pasó, en primer lugar, por un aumento del tamaño corporal respecto de aquellos, lo que les permite competir por los alimentos con ventaja. Pero el aumento del tamaño del cuerpo implica un aumento de la cantidad del alimento ingerido en cada comida, lo que se tradujo en un mayor aporte de productos vegetales a su dieta (como frutas, frugívoro; raíces, rizófago; u hojas, folívoro).

La morfología de *Procónsul*, incluidos los cambios anatómicos fruto de su medio de locomoción y las tendencias evolutivas de su dentición, son un claro reflejo de su adaptación a su respectivo econicho. "Por la proporción de sus miembros y la forma de la columna vertebral, la locomoción de *Procónsul* debía de aproximarse mucho a la de un mono, esto es, cuadrúpeda y arborícola. Los omóplatos estaban a los lados del tórax y no detrás como los antropomorfos vivientes, y el movimiento predominante de los brazos habría sido lateral y hacia delante, más que rotatorio y por encima de la cabeza. La caña del húmero estaba curvada, a diferencia de las cañas rectas de antropomorfos como el gorila o el chimpancé. Sin embargo, diversas características como la articulación del pie y la ausencia de cola indican que nos encontramos ya ante un auténtico antropomorfo (y hominoideo) primitivo y no ante un mono, antepasado por tanto del grupo formado por gibones, orangutanes, chimpancés y nosotros mismos"⁴².

Así, pues, al igual que sus predecesores, los monos del Viejo Mundo o catarrinos, *Procónsul* se desplazaba por las ramas de los árboles de una forma cuadrúpeda. Pero, a

⁴¹ A. Walker y M. Teaford: *La caza de Proconsul*; op. cit. p. 66.

⁴² Jordi Agustí y David Lordkipanidze: *Del Turkana al Cáucaso*; Op. cit., pp. 37-38.

diferencia de ellos, carecería de cola. En efecto, la ausencia de cola es una novedad evolutiva de los hominoideos y su rasgo es altamente diagnóstico del grupo. Este es un detalle muy importante “ya que todos los simios (y los humanos) carecen de cola, se asume que esta condición estaba presente en el último ancestro común de los simios (y los humanos), y que también define al grupo conocido como superfamilia *Hominoidea*. Para identificar un fósil como hominoideo, por tanto, debería tener esta condición, ya que, si no la cumple debe de ser anterior al último ancestro común. Esta es la razón por la que la presencia o ausencia de cola en *Procónsul* es tan importante y por la que la incertidumbre sobre ello levanta dudas sobre su parentesco con los hominoideos”⁴³.

En efecto, la cuestión sobre si *Procónsul* tenía cola o no sigue siendo objeto de debate. Supongamos que se encuentra parte del esqueleto de un hominoideo muy antiguo y que en él no se aprecia la cola ¿Qué significa esto? ¿Qué no existe o simplemente que no está presente en la muestra? Para discernir esto hay que analizar los huesos que están próximos a la zona donde debiera estar la supuesta cola, por ejemplo a partir del análisis de la vértebra sacra al final de la columna vertebral. Como hace tiempo se encontró una muy pequeña asociada a *Procónsul* se infirió que éste carecía de cola. Pero recientemente se ha comunicado que se han encontrado restos de *Procónsul* en Rusinga que incluyen vértebras que sugieren la presencia de cola en *Procónsul*, lo que complicaría su relación filética con los hominoideos. Sin embargo, es un dato que está pendiente de confirmación.

A este respecto cabe recordar que los caracteres diagnósticos de los simios actuales fueron apareciendo gradualmente y, como es lógico, no surgieron todos de golpe. Como “se considera primates a fósiles a los que exhibían mayor parentesco con los antropomorfos actuales que con cualquier otro grupo. Entra dentro de lo esperado que las formas más antiguas no muestren tantas de las características que definen a los primates posteriores”⁴⁴. Dicho de otro modo, no debemos esperar encontrar en los primeros hominoideos todo el conjunto de características que definen actualmente al grupo de los primates, sino a unas cuantas; de hecho, menos, cuanto más antiguo sea el ejemplar en cuestión.

5. Conclusión

A finales del Mioceno Inferior se producen una serie de cambios geológicos de gran trascendencia: “Hacia finales del Mioceno, el mundo se volvió considerablemente más frío y árido. Los bosques tropicales de Eurasia retrocedieron hacia el sur y se formó un hábitat boscoso más abierto. La India continuó su lento deslizamiento hacia Asia, provocando el surgimiento del Himalaya. Algunos climatólogos piensan que los cambios resultantes en la circulación atmosférica fueron responsables del enfriamiento del Mioceno final. Hace cerca de 18 millones de años África se unió a Eurasia, dividiendo el mar de Tetis y creando el mar Mediterráneo. Como el estrecho de Gibraltar no se había abierto todavía, el Mediterráneo quedó aislado del resto de los océanos. En cierto momento, el mar Mediterráneo se secó completamente (...) Alrededor del mismo período, la gran cadena montañosa norte-sur del Rift del este de África empezó a aparecer. Como las nubes descargan su humedad a medida que se elevan, existe un área de pluviosidad reducida, denominada sombra de lluvia, en el lado abrigado (a resguardo del viento) de una cadena montañosa. Las recientes surgidas montañas del Rift provocaron que los bosques tropicales del este de África fueran reemplazados por sabanas y zonas boscosas secas”⁴⁵. Así, pues, a finales del Mioceno Inferior los hominoideos esteafricanos se encontraron con dos grandes cambios geocológicos. Por un lado su hábitat se transformó al cambiar las condiciones climáticas de las zonas en las que se hallaban los econichos ocupados por ellos y al aparecer otros nuevos en las tierras que hoy están cubiertas por las aguas del Mediterráneo. Pero el otro gran cambio fue la conexión entre África y Eurasia, sobre todo al secarse el Mediterráneo, lo que facilitó que los hominoideos esteafricanos pudieran ocupar los nuevos econichos a su alcance.

⁴³ Chris Stringer y Peter Andrews: *La evolución humana*; Ed. Akal, Madrid, 2005, p. 88.

⁴⁴ David R. Begun: *Primates del Mioceno*; op. cit., p. 66.

⁴⁵ Robert Boyd y Joan B. Silk: *Cómo evolucionaron los humanos*; op. cit. pp. 281-282.

Sin embargo, explicar cómo se produjo la radiación de los hominoideos del Mioceno por el Viejo Continente a partir de África, es algo que resulta extremadamente difícil. Las mismas dificultades se encuentran a la hora de intentar explicar cómo se produjo la transición de los simios africanos del Mioceno Inferior a la variedad de formas europeas y asiáticas que se pueden observar en el periodo correspondiente al Mioceno Medio. En otro trabajo expondremos el estado actual de nuestro conocimiento en estos dos puntos, y analizaremos cuáles fueron las nuevas formas de hominoideos que aparecieron en el Mioceno Medio.

Carlos A. Marmelada

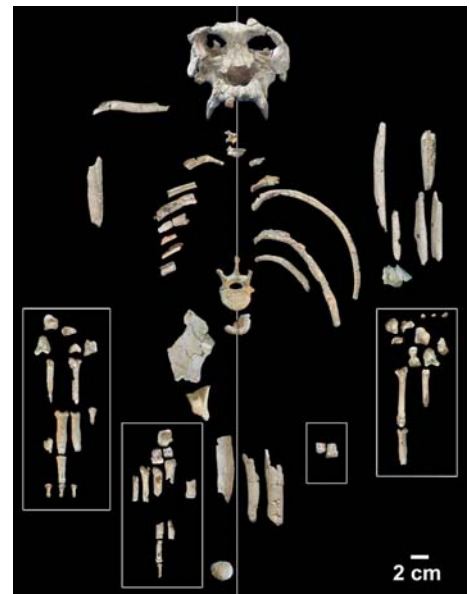
Orígenes remotos del género humano (II) Hominoideos del Mioceno Medio

Carlos A. Marmelada
carlosalbertomarmelada@yahoo.es

Mayo 2007



Kenyapithecus wickeri



Pierolapithecus catalaunicus

INDICE

1.- El paso del Mioceno Inferior al Mioceno Medio.....	2
2.- De África a Eurasia.....	6
3.- <i>Kenyapithecus</i> y <i>Equatorius</i>	9
4.- <i>Griphopithecus</i>	11
5.- <i>Pierolapithecus catalaunicus</i>	12
6.- Conclusión.....	15

1.- El paso del Mioceno Inferior al Mioceno Medio.

El ser humano, en cuanto ser vivo, es susceptible de incluirse en las diversas clasificaciones taxonómicas que hacen los biólogos. Así, puede afirmarse que todos los humanos que existimos hoy en día pertenecemos a la especie *sapiens*, al género *Homo*, a la familia *Hominidae*, a la superfamilia *Hominoidea*, la cual es una de las tres superfamilias que componen el suborden de los antropoides (las otras dos superfamilias son la *Ceboidea*, compuesta por los monos del Nuevo Mundo; y la *Cercopithecoidea*, formada por los monos del Viejo Mundo). El suborden *Anthropoidea* es uno de los tres en los que se divide el orden de los primates (los otros dos son los subórdenes de los *Prosimii* y los *Tarsioidea*). El orden de los primates pertenece a la clase de los mamíferos, ésta al subfilum de los vertebrados y éste al filum de los *Chordata* o animales cordados (llamados así por tener una cuerda dorsal o notocordio al menos en alguna de las fases de su vida). Los *Chordata*, finalmente, pertenecen al reino animal.

La familia homínida, en la que se incluye el género humano, tiene su origen biológico en alguna especie de hominoideo miocénico; por eso es interesante analizar las especies de hominoideos de ese periodo para poder intentar identificar cuál pudo haber sido la que diera lugar a la familia homínida (en la cual, como ya hemos dicho, estamos biológicamente incluidos). En otro trabajo¹ ya hemos estudiado los miembros de las principales familias de hominoideos del Mioceno Temprano. Ahora vamos a ver los hominoideos del Mioceno Medio.

El Mioceno es la época geológica que sucede al Oligoceno y precede al Plioceno. Abarca un período que se extiende desde hace casi 24 millones de años (a partir de ahora Ma.) hasta hace 5,3 Ma. Se divide, a su vez, en tres subperiodos. Por una parte está el Mioceno Inferior o Temprano, que va desde hace casi 24 Ma. hasta hace 16 Ma. Le sigue el Mioceno Medio, que va desde los 16 Ma. hasta hace 10 Ma. Y, finalmente, tenemos el Mioceno Superior o Tardío que abarca desde hace 10 Ma. hasta hace 5,3 Ma.

Es cierto que son muy pocas las especies de hominoideos que han llegado hasta nuestros días; pero durante el Mioceno fueron muchos los géneros y las especies de hominoideos que llegaron a existir; tantas que David Begun, una primera autoridad

¹ Cif. Carlos A. Marmelada: *Orígenes remotos del género humano I: Hominoideos del Mioceno Inferior*, www.educarm.es departamento de Evolución Humana, artículos.

mundial en esta materia, ha logrado expresar muy hábilmente (y de forma muy sintética) esta misma idea en el título de uno de sus numerosos artículos sobre el tema. El título en cuestión reza así: *The planet of the Apes* (El planeta de los Simios, en clara referencia a la célebre película de los años 70 del siglo pasado)².

La riqueza de la diversidad biológica que experimentó la superfamilia hominoidea durante el Mioceno puede deducirse del hecho de que: “Los investigadores han identificado más de 40 géneros de primates fósiles del Mioceno en yacimientos distribuidos por todo el Viejo Mundo, ocho veces el número de géneros que sobrevive en la actualidad (...) Sólo del Mioceno inferior de África (entre 22 y los 17 millones de años de antigüedad) se han reconocido 14 géneros. Y considerando que el registro fósil es incompleto, hay grandes probabilidades de que este número sea muy inferior al que realmente hubo en ese período”³. Efectivamente, hubo una gran radiación de hominoideos, sobre todo durante el Mioceno Medio, que les llevó a extenderse por Eurasia a partir de su cuna africana. Si queremos aspirar a encontrar nuestro antepasado biológico remoto deberemos buscar entre estas especies extintas.

El Mioceno Temprano tenía un clima más bien cálido con una vegetación en Eurasia compuesta fundamentalmente de bosques similares a los que hay actualmente en los trópicos. A finales del Mioceno Inferior se producen una serie de cambios geológicos de gran trascendencia. En efecto: “hacia finales del Mioceno, el mundo se volvió considerablemente más frío y árido. Los bosques tropicales de Eurasia retrocedieron hacia el sur y se formó un hábitat boscoso más abierto. La India continuó su lento deslizamiento hacia Asia, provocando el surgimiento del Himalaya. Algunos climatólogos piensan que los cambios resultantes en la circulación atmosférica fueron responsables del enfriamiento del Mioceno final. Hace cerca de 18 millones de años África se unió a Eurasia, dividiendo el mar de Tetis y creando el mar Mediterráneo. Como el estrecho de Gibraltar no se había abierto todavía, el Mediterráneo quedó aislado del resto de los océanos. En cierto momento, el mar Mediterráneo se secó completamente, dando lugar a valles que se encontraban miles de metros por debajo del nivel del mar. Alrededor del mismo período, la gran cadena montañosa norte-sur del Rift del este de África empezó a aparecer. Como las nubes descargan su humedad a medida que se elevan, existe un

² D. R. Begun: *The planet of the Apes*; Scientific American, august 2003, pp. 74-83. Hay traducción castellana (aunque con un título mucho más prosaico) en D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; Investigación y Ciencia, nº 325, octubre de 2003, pp. 62-72.

³ D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; op. cit., p. 65.

área de pluviosidad reducida, denominada sombra de lluvia, en el lado abrigado (a resguardo del viento) de una cadena montañosa. Las recientes surgidas montañas del Rift provocaron que los bosques tropicales del este de África fueran reemplazados por sabanas y zonas boscosas secas”⁴.

Así, pues, a finales del Mioceno Inferior los hominoideos esteafricanos se encontraron con dos grandes cambios geocológicos. Por un lado su hábitat se transformó al cambiar las condiciones climáticas de las zonas en las que se hallaban los econichos ocupados por ellos y al aparecer otros nuevos en las tierras que hoy están cubiertas por las aguas del Mediterráneo. Pero el otro gran cambio fue la conexión entre África y Eurasia, sobre todo al secarse el Mediterráneo, lo que facilitó que los hominoideos esteafricanos pudieran ocupar los nuevos econichos a su alcance.

Sin embargo, explicar cómo se produjo la radiación de los hominoideos del Mioceno por el Viejo Continente a partir de África, es algo que resulta extremadamente difícil. Las mismas dificultades se encuentran a la hora de intentar explicar cómo se produjo la transición de los simios africanos del Mioceno Inferior a la variedad de formas europeas y asiáticas que se pueden observar en el periodo correspondiente al Mioceno Medio. Según David R. Begun: “La mayoría de los primates del Mioceno Temprano se extinguió. Pero uno de ellos, quizás *Afropithecus*, de Kenia, fue el antepasado de las especies que salieron por primera vez hacia Eurasia hace unos 16,5 millones de años”⁵.

Existe un largo debate en el campo de la paleontología humana acerca de dónde está el origen remoto de los precursores de la familia homínida. Para unos, como los homínidos se originan en África debe ser ahí donde se ha de encontrar su cuna; pero otros, sin embargo, opinan que la familia homínida tiene su origen en alguna especie de hominoideo euroasiático y no en uno africano. El argumento que esgrimen es muy sencillo: el vacío que se produce en el registro fósil de los hominoideos africanos entre los 16 y los 9 millones de años es casi total. En cambio, fue en Eurasia donde se produjo la auténtica radiación de este tipo de primates, si es que hemos de hacer caso de las evidencias proporcionadas por el registro fósil actualmente existente. Ha sido en yacimientos europeos y asiáticos (y no en sus homólogos africanos) donde han aparecido una gran cantidad de géneros y especies de hominoideos pertenecientes al Mioceno

⁴ Robert Boyd y Joan B. Silk: *Cómo evolucionaron los humanos*; Ariel, Barcelona, 2001, pp. 281-282.

⁵ D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; op. cit., p. 67.

Medio; como son, por ejemplo: *Griphopithecus*, *Oreopithecus*, *Ankarapitheus*, *Ouranopithecus*, *Lufengpitheus*, *Sivapithecus*, *Pierolapithecus*, etc.

Así, pues, según la opinión de algunos especialistas en primates miocénicos, por ejemplo David R. Begun, la superfamilia hominoidea se habría formado en África hace casi 24 millones de años, allí habría experimentado una radiación y después se habría empezado a extinguir hace unos 17 millones de años. Sin embargo, los cambios geológicos experimentados en esas mismas fechas habrían permitido que algunos hominoideos, por ejemplo *Afropithecus*, hubieran abandonado África y procedieran a la colonización de econichos en el actual Oriente Medio (dando lugar, por ejemplo, a *Heliopithecus*), en Asia y Europa. Después de permanecer varios millones de años separados de África es posible que una nueva bajada del nivel de los mares facilitara el contacto con África y que hominoideos euroasiáticos regresaran a su cuna africana para dar lugar allí a nuevas especies de hominoideos, ya durante el Mioceno Superior o Tardío, para que una de estas nuevas especies (*Samburupithecus*, según Martin Pickford y Brigitte Senut) diera lugar a la primera especie de homínido: el primer miembro de nuestra familia biológica⁶. La conclusión que extrae Begun de este planteamiento es que: “cada vez hay más pruebas que indican que, aunque África fue el lugar de aparición de los primeros hominoideos, el clado de los grandes antropomorfos y de los humanos se originó en Eurasia. A tenor del registro fósil de los grandes antropomorfos actuales y los humanos descenderían de dos líneas evolutivas eurasiáticas: una, asiática, representada por *Sivapithecus* (probable antepasado del orangután), la otra, europea, por *Dryopithecus* (el antepasado más probable de los antropomorfos africanos y de los humanos)”⁷. Más adelante Begun añade que: “aunque es posible que los primates euroasiáticos evolucionaran en paralelo con un antepasado africano aún no descubierto, tal fenómeno parece improbable”⁸.

No son pocas las dificultades que se pueden encontrar a la hora de concretar la pluralidad de formas hominoideas propias del Mioceno Medio (hace entre 16 y 10 Ma.) Sus relaciones de parentesco son tan difíciles de establecer que los problemas a la hora

⁶ El debate sobre quien fue el primer antepasado de nuestra familia biológica, *Hominidae*, lo hemos analizado en otros trabajos. Cif., por ejemplo, Carlos A. Marmelada: *Evolución humana. Los descubrimientos más recientes*; texto de la conferencia pronunciada el 26 de agosto de 2006 en la Universidad de Navarra y publicado en <http://www.unav.es/cryf/evolucion2006.html> y en www.educarm.es Departamento de Evolución Humana, artículos.

⁷ D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; op. cit., p. 64.

⁸ *Ibidem*, p. 72.

de interpretar los fósiles de este periodo han obligado a reescribir en diversas ocasiones su historia evolutiva. Así, según algunos autores, los fósiles hallados en Fort Ternan (Kenia) pertenecerían a *Kenyapithecus wickeri*, mientras que los ejemplares de los yacimientos de Ombo, Majiwa, Nayakadi, islas Moboko y Kaloma (Uganda y Kenia) son englobados en el género *Equatorius*. Para otros, en cambio, estos últimos ejemplares se encuadrarían dentro del género *Kenyapithecus africanus*; mientras que un tercer grupo los incluirían dentro de la familia *Afropithecinae*. Como puede apreciarse, los criterios de clasificación aún distan mucho de alcanzar la unanimidad. Necesitamos, pues, muchos más fósiles. Y ni siquiera esto nos puede garantizar que podamos despejar totalmente el panorama y, con ello, se pueda establecer una filogenia definitiva.

No obstante, el hecho evidente es que en el Mioceno Medio se produce una radiación de hominoideos desde África hacia el continente eurasiático que desembocará en la aparición de nuevas formas de hominoideos en el Mioceno Tardío o Superior. Si bien es cierto que hay que reconocer que todavía nos “resulta difícil descubrir cómo tuvo lugar en detalle el proceso de salida de África y la relación que existe entre los ejemplares europeos y asiáticos con sus ancestros africanos”⁹.

Por lo que hace referencia a las posibles relaciones filogenéticas entre los hominoideos del Mioceno Inferior, Medio y Superior, estamos aún muy lejos de poder precisarlas con exactitud. De hecho, hay autores que reconocen que: “Las dificultades para entender cómo los simios del Mioceno Inferior –al estilo de *Proconsul*- dieron paso a la mayor variedad de formas europeas y asiáticas del Mioceno Medio y a la gran diversidad del Mioceno Superior, han supuesto desde hace muchos años un verdadero desafío a los primatólogos”¹⁰. De modo que establecer esas relaciones filogenéticas con un elevado grado de certeza es algo que todavía no se ha logrado.

2.- De África a Eurasia

A finales del Mioceno Temprano los cambios geológicos acaecidos en el planeta pusieron en contacto África con Eurasia. En poco tiempo los hominoideos africanos comenzaron a colonizar los nuevos nichos ecológicos que aparecían a su alcance. *Heliopithecus* o “simio del Sol” fue hallado cerca de la localidad de Ab Dabtiyah, en el

⁹ Francisco Ayala y Camilo José Cela Conde: *Senderos de la evolución humana*; Alianza Editorial, Madrid, 2001, p. 93.

¹⁰ Ibidem.

centro de Arabia Saudita. Se trata de un primate muy similar a *Afropithecus*, de ahí que algunos autores los engloben dentro del mismo género. Los fósiles de *Heliopithecus Leakey* tienen una antigüedad de 17 Ma. (por lo tanto de finales del Mioceno Inferior), establecida por fauna comparada. Sus dientes molares son muy parecidos a los de *Afropithecus*. Sus caninos debieron ser muy grandes, a juzgar por el lugar que ocupaban. Para Luis de Bonis: “el tamaño un poco más pequeño de los dientes de *Heliopithecus* podría justificar el mantenimiento de una especie distinta dentro del mismo género”¹¹. Para Peter Andrews, en cambio, los ejemplares de *Afropithecus*, *Heliopithecus* y <<*Kenyapithecus*>> *africanus*¹² guardan un gran parecido entre sí¹³ que podría llegar hasta el punto de justificar la asignación de todos ellos a un mismo género; aunque él los agrupa en una subfamilia¹⁴.

Hace unos 14 millones de años, por tanto a principios del Mioceno Medio, y durante unos dos millones de años, la temperatura del planeta descendió de una forma considerable. Se ha calculado que ese descenso pudo superar los 12º c de media, tal como pone de manifiesto los estudios paleoclimáticos de retención de isótopos de oxígeno en los foraminíferos. Aunque la temperatura ya había empezado a bajar hace 16 millones de años, los descensos eran inestables y se sucedían con periodos de recuperación. En cambio, a partir de hace 14 millones de años el descenso es progresivo hasta estabilizarse. Con él se produce un gran aumento de los casquetes polares y la consiguiente disminución global del nivel del mar. Las repercusiones en el paisaje africano fueron evidentes. Se produjo una severa reducción de las áreas boscosas dando paso a la aparición de una sabana en la que predominaban los espacios abiertos frente a las zonas arboladas. Éste no era, desde luego, el paisaje preferido por los hominoideos, tan dependientes del medio arbóreo. Se establecen las corrientes marinas que aún predominan y se acentúan los periodos estacionales con inviernos fríos y veranos cálidos y secos.

A nivel paleontológico estos sucesos se traducen en dos hechos. Por una parte disminuye el registro fósil de especies de hominoideos en África y por otra parte aparecen

¹¹ Luis de Bonis: *Cuando los grandes simios dominaban el Viejo Mundo*; en VV. AA.: *Los orígenes de la humanidad*; Espasa Calpe, vol I, Madrid, 2004, p. 129.

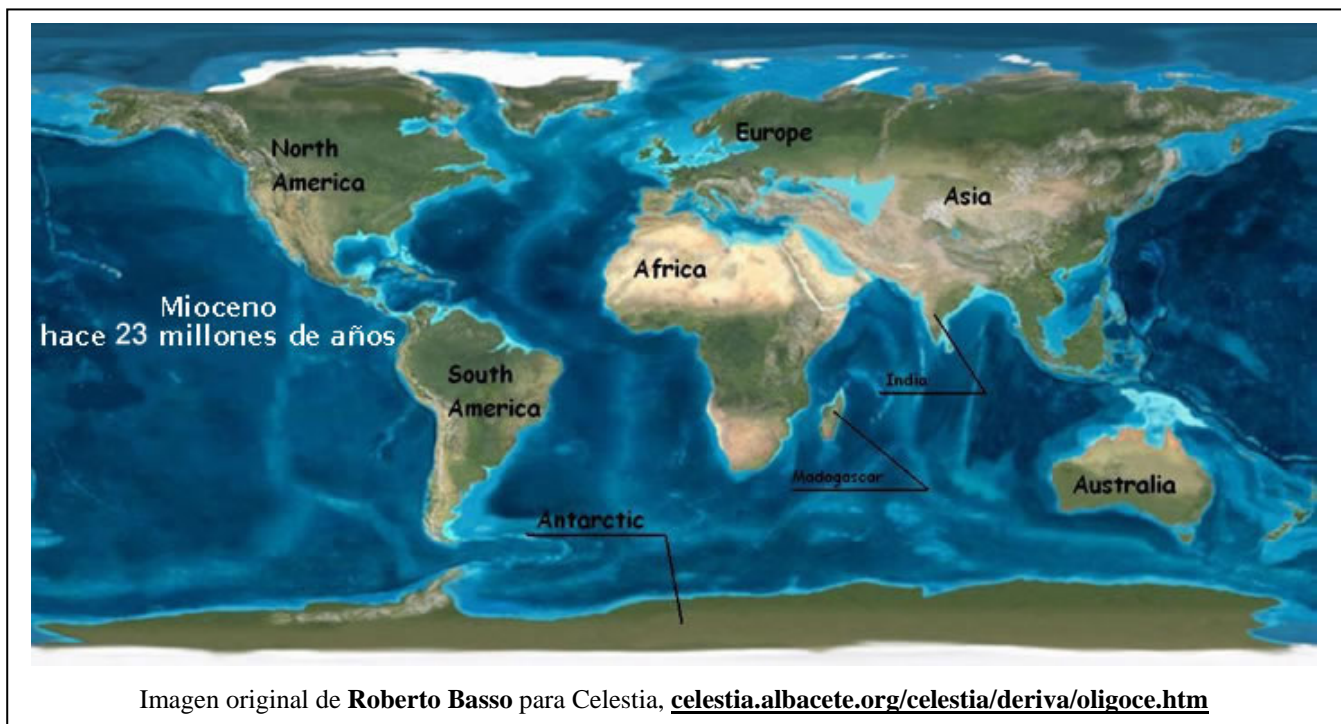
¹² Andrews pone entrecomillado el género para destacar la diferencia de su significado taxonómico en su nomenclatura respecto al que se le da en las otras filogenias.

¹³ Peter Andrews: *Evolution and environment in Hominoidea*; Nature, Vol. 360, pp. 641-646.

¹⁴ Peter Andrews: *Paleoecology and Hominoidea paleoenvironments*; Biol. Rev., Vol. 71, pp. 257-300.

claros signos de una radiación de estos mismos especímenes hacia Eurasia. Algo compartido con otros primates, como los pliopitecinos, por ejemplo.

También hay que recordar que es justamente en esta época, finales del Mioceno Inferior, cuando se produce un gran acontecimiento geológico. En efecto, hace uso 17 millones de años varias placas tectónicas colisionaron de modo que en Eurasia se formaron las cordilleras montañosas de los Alpes y los Pirineos, mientras que en Asia se levantó parte del Himalaya; además África y Eurasia conectaron entre sí. Todos estos acontecimientos tuvieron repercusiones en los ecosistemas, dando lugar a la aparición de nuevas especies que se adaptaban a los nuevos nichos ecológicos que iban apareciendo fruto de los cambios geológicos y climáticos.



Los cambios orográficos que se producen a nivel mundial en esa época tienen sus repercusiones en los cambios de biotopos en África centro oriental; pero, sobre todo, influye de forma decisiva la aparición de una gran falla que da lugar al llamado Gran Valle del Rift, una cicatriz en la tierra que se extiende de norte a sur desde la parte occidental de la Península Arábiga hasta casi Mozambique. Ahora bien, según David Lordkipanidze y Jordi Agustí, hay que admitir que: “de acuerdo con la información existente, los primeros núcleos de pradera herbácea en el África oriental no se desarrollaron como una

consecuencia directa del cambio climático, sino como una adaptación a las peculiares condiciones de alta salinidad y alcalinidad de la zona del Rift¹⁵.

3.- Kenyapithecus y Equatorius

Hace 14 millones de años, y coincidiendo con los cambios citados, aparece en África centro oriental un nuevo tipo de primate diferente a los proconsulidos más arborícolas, se trata de los miembros del género *Kenyapithecus*. Estamos ante un género de antropomorfos que se distingue de los *Aegyptopithecus* y los *Proconsulidae*, entre otras cosas, por estar dotados de una dentición con esmalte grueso en los molares, lo que indica que estaban adaptados a una dieta basada en hojas y vegetación de tipo duro (esta característica la volveremos a encontrar en los hominoideos de finales del Mioceno, así como en los primeros homínidos). El hecho de que el maxilar inferior posea una región redondeada y una rama robusta hace pensar en una dieta basada en alimentos coriáceos, frutos muy duros y nueces. Los incisivos son simétricos y se ha podido confirmar el dimorfismo sexual en los caninos. Aún así el canino de los machos resulta ser relativamente pequeño, al igual que los dientes molares, lo que sugiere un hocico corto.



El género fue definido en 1962 por Louis Leakey¹⁶ a partir de cuatro fragmentos de maxilar, una decena de dientes aislados y un fragmento distal de húmero procedentes de Fort Ternan, en Kenia. A partir de estos fósiles se creó la especie *Kenyapithecus wickeri*. Posteriormente aparecieron otros restos fosilizados en yacimiento de Uganda y Kenia como: Ombo, Majiwa, Nyakach, las islas Moboko y Kaloma. La asignación taxonómica de estos restos ha resultado ser motivo de controversia, pues hay investigadores que asignan una parte de estos fósiles a la especie *Kenyapithecus*

africanus, mientras que otros van a parar al género *Equatorius*; sin embargo, hay especialistas que no ven diferencias significativas entre unos y otros.

¹⁵ D. Lordkipanidze y J. Agustí: *Del Turkana al Cáucaso*; RBA Editores, Barcelona, 2005, p. 45.

¹⁶ Cf. Louis S. B. Leakey: *A new Lower Pliocene Fossil Primate from Kenya*; Ann. Mag. Nat. Hist., 13, pp. 689-696.

Sea como fuere, el fragmento de húmero distal antes mencionado sugiere que su locomoción habitual sería la cuadrupedia terrestre, lo que coincidiría con la dieta que se le supone.

El estudio de la fauna de mamíferos que ha fosilizado en Fort Ternan, así como los análisis palinológicos, muestra claramente que el paleoentorno de *Kenyapithecus* era el propio de un hábitat relativamente abierto en el que predominaban las plantas herbáceas, algo que concuerda con la morfología de su dentición.

Sin embargo, la ubicación taxonómica exacta de la familia *Kenyapithecinae* sigue siendo objeto de discusión entre los especialistas. Para Peter Andrews, por ejemplo, *Kenyapithecus wickeri* sería, junto a unos ejemplares procedentes del yacimiento turco de Paçalar, una subfamilia de la familia *Kenyapithecinae*. Mientras que *Kenyapithecus wickeri* sería una subfamilia de la familia *Afropithecinae*. Para Ward y sus colaboradores, en cambio, el material atribuido a *Kenyapithecus africanus* y el procedente de la Tugen Hill (región de Baringo, Kenia) debería pasar al nuevo género *Equatorius*, un animal que, según los miembros del Baringo Paleontological Research Project (BPRP), tendría un tamaño similar al de los babuinos machos que vivían tanto en las ramas de los árboles como en el suelo al pie de estos, habitando en zonas tropicales. *Equatorius* representaría, pues, para los miembros del BPRP, un papel decisivo en el proceso de descenso de los hominoideos africanos de la vida en los árboles a la ocupación de hábitats terrestres.

Polémicas taxonómicas al margen, Ayala y Cela Conde concluyen que: “sea como fuere, la cadena *Procónsul-Afropithecus-Equatorius-Kenyapithecus* parece describir de una manera razonable, de acuerdo con los especímenes disponibles, el proceso que lleva desde los primeros hominoideos a la salida de los simios de África y su radiación y diversificación en el Mioceno Superior”¹⁷. Aunque los mismos autores admiten que todavía nos: “resulta difícil descubrir cómo tuvo lugar en detalle el proceso de salida de África y la relación que existe entre los ejemplares europeos y asiáticos con sus ancestros africanos”¹⁸. De todas formas, y sea como fuere, el hecho es que: “en algún momento hace entre 16 y 14 millones de años, *Kenyapithecus* o una forma parecida colonizó el continente europeo, donde, con el nombre de *Griphopithecus*, se le conoce en diversos yacimientos de Europa central y oriental como Klein-Hadersdorf en Austria, Neudorf-

¹⁷ F. Ayala y C. J. Cela Conde: Op. cit., p. 97.

¹⁸ Ibidem, p. 93.

Sandberg en Eslovaquia o Çadir y Paçalar en Turquía¹⁹. Así, pues, tenemos que, polémicas filogenéticas y taxonómicas al margen, las evidencias paleontológicas indican claramente que en el Mioceno Medio se produce una radiación de hominoideos desde África hacia el continente euroasiático que desembocará en la aparición de nuevas formas de hominoideos en el Mioceno Tardío o Superior; de las cuales, una de las más antiguas es *Griphopithecus*.

4.- Griphopithecus

Llegamos al punto en el que nos encontramos con la expansión de los hominoideos fuera de África y que está representada por el género *Griphopithecus*, cuyos representantes han podido ser detectados en Europa y Asia. Este género se creó a partir del hallazgo de cuatro dientes en el yacimiento eslovaco de Dvinska Nova Ves. Sin embargo, este registro fósil europeo tan magro ha sido relacionado con varios centenares de dientes y algunos maxilares procedentes del yacimiento turco de Paçalar y con una mandíbula hallada en otro yacimiento turco, concretamente en Çandir.

La historia taxonómica de estos especímenes es un buen ejemplo de las dificultades existentes a la hora de hacer árboles filogenéticos. En primer lugar los fósiles hallados a los que nos estamos refiriendo se atribuyeron a *Sivapithecus*, posteriormente se asignaron a *Ramapithecus*; más tarde fueron a parar nuevamente al género *Sivapithecus*; para, finalmente, acabar formando parte del clado *Griphopithecus*.

Una de las características peculiares de *Griphopithecus* es que sus caninos son especialmente robustos respecto a los molares; los cuales, a su vez, están recubiertos de un esmalte especialmente grueso. Ahora bien, como todavía no se ha descrito todo el material disponible se especula con la posibilidad de que entre la colección de dientes de Paçalar puedan estar representados dos taxones, dada la morfología y el tamaño de los incisivos superiores; y todo ello teniendo en cuenta, incluso, el dimorfismo sexual de la muestra.

¹⁹ D. Lordkipanidze y J. Agustí: Op. cit., p. 45.

5.- *Pierolapithecus catalaunicus*

En el año 2003 se hacía un descubrimiento muy importante en la pequeña localidad de Hostalets de Pierola (Barcelona, España). Se estaba trabajando en el movimiento de tierras para acondicionar un camino en el vertedero de basuras de Can Mata, en el citado municipio. Como existía la sospecha de que esa zona podía ser muy rica en fósiles del Mioceno Medio las excavaciones estaban supervisadas por científicos del equipo de Salvador Moyà y Meike Köhler, especialistas en hominoideos. La fortuna sonrió a los investigadores porque las excavaciones sacaron a la luz un diente de mamífero que parecía interesante. Los científicos que estaban allí delimitaron la zona y empezaron a excavar metódicamente hallando una cara de un simio que presentaba rasgos muy peculiares. Eran las cuatro de la tarde del 5 de diciembre de 2002. El espécimen recibió el nombre técnico de *Pierolapithecus catalaunicus*, aunque popularmente se le conoce como Pau (que en catalán significa tanto Pablo como Paz; en este sentido cabe recordar que por aquellas fechas se vivían sendas manifestaciones pacifistas en oposición a la invasión anglo-británica de Irak). Los restos fueron recuperados en el yacimiento de Barranc de Can Vila. La antigüedad del estrato en el que se hallaron es de entre 13 y 12.5 millones de años, datación establecida por fauna comparada, paleomagnetismo y otros métodos.

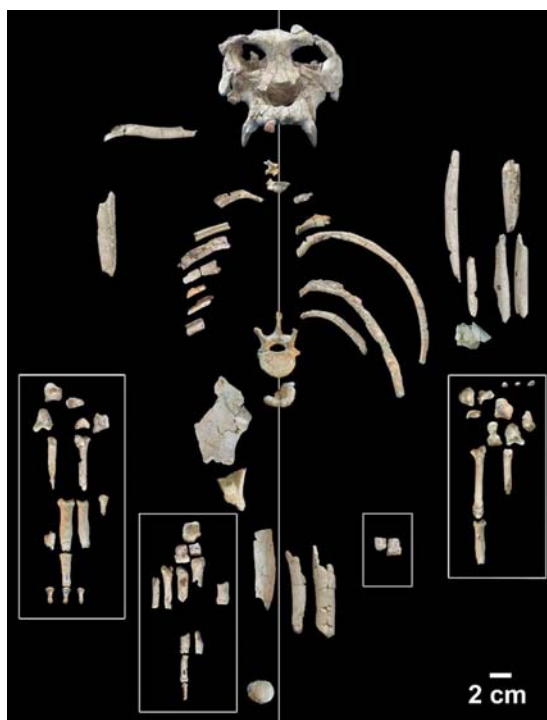
En la primavera de 2003 se emprendió una campaña de excavación que reportó un buen dividendo elevando hasta 83 el número de fósiles de este género que pudieron recuperarse entonces. Por la longitud de los colmillos se piensa que debió ser un macho y por el poco desgaste dental se supone que murió siendo joven, aunque no se ha podido calcular la edad en el momento del óbito ni la causa del mismo. Lo que sí se ha podido determinar es que su cadáver fue objeto de un festín por parte de los carroñeros, ya que sus restos se hallaban esparcidos y algunos de ellos mostraban las marcas de la acción evidente de los carnívoros.

Tras dedicar un año al examen de los fósiles de Hostalets de Pierola el equipo de Moyà, Köhler y colaboradores publicaron un trabajo en Science en el que exponían sus conclusiones²⁰. En el artículo se describía un esqueleto parcial que incluía la cara del cráneo de *Pierolapithecus*. De hecho se trata del primer espécimen de esta época que

²⁰ Salvador Moyà-Solà, Meike Köhler, David M. Alba, Isaac Casanovas-Vilar y Jordi Galindo: *Pierolapithecus catalaunicus*, a new Middle Miocene Great Ape from Spain; Science, Vol. 306, 19 de noviembre de 2004, pp. 1339-1344.

combina un fósil craneofacial, dientes y restos postcraneales. El estudio de esta muestra revela que los primeros grandes simios retenían caracteres primitivos simiescos asociados a otros que no lo eran tanto, tales como una estructura corporal que permitía tener el tronco en una posición erguida. Los autores concluyen que *Pierolapithecus* no se

ajusta al modelo teórico según el cual los caracteres compartidos por los grandes simios existentes estuvieron presentes en su último antepasado común. En su lugar, las evidencias paleontológicas presentadas por la muestra fósil procedente de Can Mata y correspondiente a *Pierolapithecus* apuntan a que más bien se dio una gran cantidad de homoplasias²¹. Según Moyà, Köhler y colaboradores la combinación de caracteres primitivos y derivados que presenta *Pierolapithecus* debe situarle filogenéticamente muy cerca del último antepasado común a los grandes simios y a los humanos. Por su parte,



David Begun y Carol V. Ward, tras reconocer la importancia del hallazgo, matizan que ellos ven a *Pierolapithecus* más próximo a la raíz de la tribu de los homínidos, en calidad de miembro basal del clado formado por los humanos y los simios africanos, que en la base de los homínidos que, para los autores citados, engloban a los grandes simios y a los humanos. Begun y Ward también opinan que *Pierolapithecus* debía incluir en su repertorio locomotor el desplazarse por los árboles colgándose, así como un cierto tipo de locomoción propia de los plantígrados²².

Entre las características físicas de *Pierolapithecus catalaunicus* destaca un tórax más ancho de costado a costado que de pecho a espalda. Esto le permitía tener el centro de gravedad más próximo al tronco, de modo que le facilitaba la acción de trepar. En los humanos esta forma del tórax nos facilita la marcha erguida. Asociada a esta características Pau presenta una región lumbar más corta que en los hominoideos anteriores a él. Este rasgo le permitía reducir su peso con lo que trepar tenía que resultar

²¹ Una homoplasia es un carácter que aparece en dos especies distintas fruto de una adquisición por convergencia evolutiva; es decir: que un mismo carácter aparece fijado en dos linajes distintos fruto de de dos periplos evolutivos independientes.

²² David Begun & Carol Ward: *Comment on "Pierolapithecus catalaunicus, a New Middle Miocene Great Ape from Spain"*; Science, Vol 308, 8 april 2002, 203c. La respuesta de Salvador Moyà *et al.* viene justo a continuación.

una tarea mucho más sencilla; los gorilas no son arborícolas precisamente por su gran peso y tamaño. La estructura de la muñeca de *Pierolapithecus* le permitía una gran maniobrabilidad; como podía doblarla hacia los lados y hacer rotaciones le resultaba mucho más sencillo el agarre a las ramas y la aprehensión de objetos en general. El omoplato lo tiene en la espalda, como nosotros, y no a los lados, como resulta propio de los cuadrúpedos en general. Se supone que el desplazamiento de los omoplatos desde la zona lateral hacia la zona dorsal debió ser causado por el cambio de la forma del tórax. En cualquier caso, la nueva ubicación le permitía a *Pierolapithecus* el poder levantar los brazos por encima de la cabeza. La posición dorsal de los omoplatos muestra que “*Pierolapithecus* ya había abandonado la locomoción cuadrúpeda exhibida por los antropoides del Mioceno Inferior y Medio africano como *Kenyanthropus*. Se trata, por tanto, del primer eslabón reconocible de la cadena que lleva a los actuales antropomorfos africanos, como el gorila y el chimpancé o nosotros”²³.

Entre los fósiles recuperados destaca el craneofacial. En efecto, la fortuna ha querido que podamos saber cómo era el rostro de *Pierolapithecus catalaunicus*. Su cara presenta rasgos anatómicos arcaicos como un morro proyectado hacia delante que recuerda el de los antropomorfos africanos de principios del Mioceno como *Afropithecus*; también muestra un espacio chato entre los ojos, dejando bien claro que carecía de protuberancia ósea en esa zona, lo que pudo posibilitarle una visión estereoscópica tridimensional como la nuestra. Al no haberse podido recuperar la parte posterior del cráneo, ni la calota, no se puede calcular el volumen endocraneal.

Se cree que Pau debía medir en torno a 1'30 m. y que su peso era de unos 35 kg. Otro rasgo llamativo de *Pierolapithecus* es que sus dedos eran cortos, como evidencia la longitud de las falanges que se han podido recuperar, lo que debía dificultar la acción de colgarse de las ramas de los árboles, tal como hacen actualmente los orangutanes. Esto ha llevado a los investigadores que están estudiando los restos de Pau a cuestionar el paradigma clásico que suponía que las características morfológicas que llevaron al bipedismo y las que condujeron a la braquiación surgieron simultáneamente. Sin embargo, sus descubridores sostienen que las evidencias presentadas por *Pierolapithecus* sugieren que no fue así, sino que primero se desarrollaron las características que facilitaron la adquisición de la posición erecta y posteriormente las implicadas en la habilidad para la braquiación.

²³ David Lordkipanidze y Jordi Agustí: *Del Turkana al Cáucaso*; op. cit. p. 48.

La riqueza de la potencia estratigráfica de los yacimientos de la zona en la que se encontró *Pierolapithecus* es notoria y abarca desde los 15 millones de años hasta los 8 Ma. Lo razonable es suponer que en un rango tan amplio no sólo se pueden recuperar más restos fosilizados de *Pierolapithecus catalaunicus* sino que, incluso, no se puede descartar que se descubran nuevos géneros de hominoideos, tanto del Mioceno Medio como del Mioceno Superior. De hecho, a principios de febrero de 2007 Salvador Moyà adelantaba (durante una conferencia celebrada en el pequeño museo dedicado a Pau, en Hostalets de Pierola) que su equipo ya había descubierto más fósiles de hominoideos y que, lo más probable, es que representaran a un nuevo género hasta ahora inédito y cuyo estudio estaba en curso, de modo que se deberá esperar hasta la publicación de los resultados para tener más información.

Finalmente cabe destacar que el entorno paleoclimático de *Pierolapithecus* era el propio del clima tropical, y el paleoambiente era el de una selva tropical cálida y húmeda. Entre la fauna asociada abundan las tortugas; también hay elefantes y rinocerontes primitivos, pequeños carnívoros, ardillas voladoras, distintas especies de ciervos. Entre las ausencias cabe destacar a los antílopes y a los bóvidos en general, pues prefieren los hábitats despejados, es decir, sus nichos se encuentran en los espacios abiertos y no en las superficies selváticas, donde sus estrategias de supervivencia se ven comprometidas por la espesura de la vegetación.

6. Conclusión

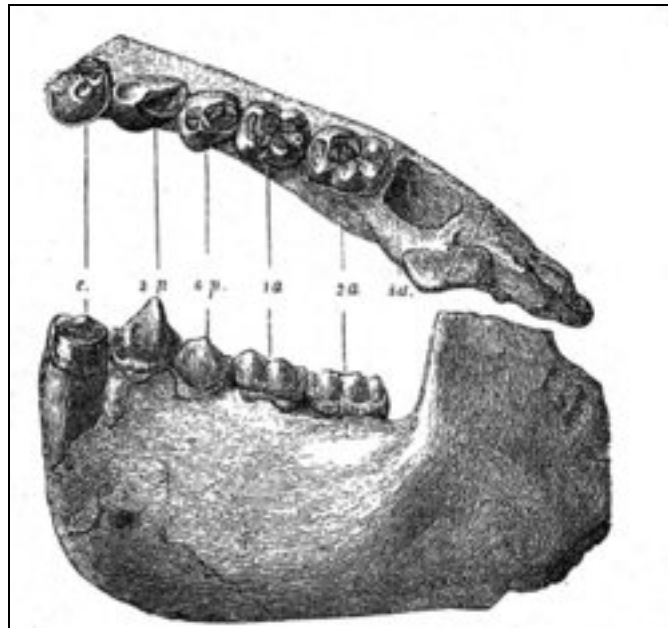
Con *Griphopithecus* y *Pierolapithecus* llegamos al punto en el que empezamos a contemplar de hecho la radiación de los hominoideos africanos fuera de este continente y con ellos llegamos también a las puertas de los hominoideos del Mioceno Superior, tema que será objeto de estudio en la tercera parte de esta trilogía. Hay otros hominoideos del Mioceno Medio que son famosos, como es el caso de *Sivapithecus* o *Dryopithecus*, pero preferimos tratarlos en la última parte de esta serie de trabajos dedicados a los primates del Mioceno, puesto que, aunque hunden sus raíces en el Mioceno Medio, gran parte de su existencia como género transcurre en el Mioceno Superior, de modo que nos servirán de puente de enlace entre estos dos periodos geológicos.

Carlos A. Marmelada

Orígenes remotos del género humano (III): Hominoideos del Mioceno Superior

Carlos A. Marmelada
carlosalbertomarmelada@yahoo.es

Mayo 2007



Mandíbula de Dryopithecus Fontani

Fuente: www.answers.com/topic/dryopithecus

Índice

1.- Introducción	2
2.- Cambio climático hace 10 millones de años	3
3.- <i>Dryopithecus</i>	4
4.- <i>Sivapithecus</i>	9
5.- <i>Oreopithecus</i>	10
6.- <i>Ouranopithecus</i>	13
7.- <i>Ankarapithecus</i>	16
8.- <i>Lufengpithecus</i>	17
9. <i>Gigantopithecus</i>	19
10.- <i>Samburupithecus</i>	20
11.- Conclusión	22

1.- Introducción

Hemos visto en otros trabajos¹ cuál ha sido la evolución de la familia hominoidea durante el Mioceno Inferior y Medio. Allí explicábamos cuál es el sentido que tiene dedicar tiempo y esfuerzo al estudio de los hominoideos miocénicos. Para el no especialista que está interesado en evolución humana no cabe duda que el estudio de unos primates que vivieron hace entre 5 y 23 millones de años puede no resultar tan atractivo como el estudio de los *Australopithecus* o el de cualquiera de las múltiples especies del género *Homo*. Pero no debemos olvidar, como muy bien nos recuerda Meike Köhler, que: “el estudio del pasado de los grandes antropomorfos proporciona las claves para comprender nuestro propio origen”².

En este trabajo vamos a ver cómo se desarrolló ese grupo en Eurasia y África (aunque aquí el registro fósil es mucho más pobre) durante el Mioceno Superior hasta que un género de hominoideos de este periodo dio lugar a la familia homínida, a la que pertenece biológicamente el género humano.

La segunda parte de esta tetralogía la acabábamos echando un vistazo a un espécimen interesantísimo: *Pierolapithecus catalaunicus*, un nuevo género de hominoideo con una antigüedad comprendida entre los 12.5 y los 13 millones de años y que fue hallado en un yacimiento cercano a Barcelona (España). También decíamos, al final de aquel trabajo, que hay hominoideos del Mioceno Medio, como es el caso de *Sivapithecus* y de *Dryopithecus* que no los íbamos a estudiar allí porque los reservábamos para el inicio de este trabajo, pues se trata de especímenes que, ciertamente, hunden sus raíces en el Mioceno Medio pero gran parte de los fósiles asignados a estos géneros han sido recuperados en sedimentos del Mioceno Superior; y, por ello, preferíamos abrir la tercera parte de esta tetralogía dedicada a los hominoideos miocénicos analizando estos dos géneros, de modo que servirían de puente entre la segunda y la tercera parte de este trabajo. Pero antes de pasar a su estudio creemos conveniente analizar los cambios paleoclimáticos y las concomitantes

¹ Carlos Alberto Marmelada: *Orígenes remotos del género humano I y II*; en www.educarm.es Departamento de Evolución Humana.

² Meike Köhler: *El pasado de un grupo con escaso futuro: los orígenes de orangutanes, chimpancés y gorilas*; en VV. AA.: *Antes de Lucy. El agujero negro de la evolución humana*; Ed. Tusquets, Barcelona., 2003, p. 71.

transformaciones paleoambientales que se produjeron a finales del Mioceno Medio y principios del Mioceno Superior.

2.- Cambio climático hace 10 millones de años.

El tránsito del Mioceno Medio al Mioceno Superior se produce hace unos diez millones de años. Un millón de años antes, a principios de la época conocida como “Vallesiense”³, se produce un enfriamiento notorio del clima, cuyas consecuencias son la acumulación de hielo en la Antártica y un descenso del nivel del mar de hasta 140 m. Fue entonces cuando *Hiparión*, un pequeño caballo cuyas extremidades acababan en pezuñas de tres dedos, pasó de Norteamérica a Siberia nororiental a través del brazo de tierra de Beringia que unía Alaska con Siberia; a partir de ahí se extendió por Asia septentrional y luego colonizó Asia meridional, Próximo Oriente y Europa, en una rápida expansión de pocos miles de años. A *Hiparión* le siguieron jiráfidos del género *Paleotragus* y un poderoso depredador: *Machairodus*, un felino de dientes de sable.

A principios del Vallesiense hay una gran fauna de mamíferos, cuya riqueza y variedad llegó hasta el extremo de producir una coexistencia de especies durante un periodo de tiempo prolongado (en algunos casos más de un millón de años) compartiendo los mismos nichos ecológicos y sin que se produjera un proceso más o menos inmediato de desplazamiento provocado por la competencia por los mismos recursos alimenticios. Sin embargo, hace 9.6 millones de años, y de forma repentina, se produce un descenso brutal en la biodiversidad faunística. El número de especies de mamíferos existentes en esa época desciende de una forma drástica y súbita. Así lo ponen de manifiesto los sedimentos de principios del Mioceno Superior de la cuenca del Vallés-Penedés en Cataluña. Estamos ante la denominada: “crisis del Vallesiense”.

Esta crisis alcanzó de lleno a los hominoideos de Europa y Asia. Antes del citado suceso “hace unos 10 millones de años, los antropomorfos euroasiáticos alcanzaron unos grados extraordinarios de diversidad, con

³ Que toma su nombre de la comarca del Vallés, en la provincia de Barcelona (España) y en la que fue hallado un esqueleto parcial de *Dryopithecus*, junto al que se pudieron recuperar muchos otros restos de fauna de esa época.

formas gráciles suspensoras (*Dryopithecus* y *Sivapithecus*), y otras muy robustas, en un momento en que, por el contrario, muy poco conocemos de África”⁴. Medio millón de años más tarde, cuando se desencadena la crisis del Vallesiense, *Dryopithecus* sufre las consecuencias y a duras penas logra sobrevivir un poco más a esa fecha. El mismo destino le espera a *Graecopithecus* y a *Ankarapithecus*. En Grecia y Turkía la extinción de los grandes antropomorfos comportó la sustitución por monos, lo que no sucedió en Centro Europa y en su extremo occidental. Por su parte *Sivapithecus* logró sobrevivir hasta hace unos 8 millones de años en la cordillera de Siwaliks (Pakistán).

A finales del Mioceno Superior los grandes antropomorfos habían desaparecido de Europa y Asia; sin embargo, sus restos se vuelven a encontrar en África. Hace menos de 8 millones de años el nuevo enfriamiento que sufrió la Tierra acabó con el paleoambiente de tipo subtropical que había en Europa y, parejamente, con los grandes antropomorfos, al aparecer un paisaje dominado por las praderas herbáceas tan ajeno al nicho ecológico de los hominoideos. En África el hábitat propio de estos primates permaneció, por lo que actuó como continente refugio.

3.- *Dryopithecus*

Dryopithecus cuenta con el honor de haber sido el primer simio miocénico en ser identificado. Corría mediados del siglo XIX cuando el doctor Montan, un naturalista francés aficionado, halló unos fósiles en una cantera de arcilla próxima a la ciudad de Saint-Gaudens⁵, cerca de Toulouse (Francia). Montan le habló de su descubrimiento a E. Lartet (discípulo del afamado Georges Couvier) famoso por haber descrito el pliopiteco más antiguo conocido



⁴ David Lordkipanidze y Jordi Agustí: *Del Turkana al Cáucaso*; RBA Editores, Barcelona, 2005, p. 52.

⁵ D.R. Pilbeam & E.L. Simons: *Biological Sciences: Humerus of Dryopithecus from Saint Gaudens, France*; Nature 229, 406 – 407, 05 February 1971.

hasta entonces. A partir del estudio de una mandíbula Lartet publicó en 1856 (el mismo año en el que se descubrían los primeros fósiles identificados como perteneciente a una especie humana distinta de la nuestra, el llamado hombre de Neandertal) un artículo en el que nombraba un nuevo género y una nueva especie de antropomorfo: *Dryopithecus fontani*, que significa: simio de los robles, en alusión a la vegetación de su paleoambiente. La antigüedad del yacimiento se calculó a partir de su fauna y se le atribuyó unos 13 millones de años, por lo que habría que ubicarlo a mediados del Mioceno Medio.

Lartet advirtió que *Dryopithecus* ya mostraba algunos rasgos que posteriormente estarían presentes en los grandes antropomorfos, diferenciándose de ellos por algunos caracteres dentales y por un menor prognatismo facial⁶. Su dieta debió ser frugívora, como sugiere el acortamiento de los incisivos y el gran desarrollo de los molares⁷. Así, pues, *Dryopithecus*, al igual que *Sivapithecus*, presenta algunos rasgos morfológicos compartidos con los grandes antropomorfos actuales, como son unos caninos puntiagudos, unas mandíbulas largas y robustas, así como unos molares y premolares largos con una superficie de masticación simple. Se trata de un conjunto de características dentales que apuntan hacia un tipo de dieta basada en frutos blandos y maduros. Ahora bien, Ayala y Cela Conde se encargan de recordarnos que, pese a estos indicios, lo cierto es que: “aún no se dispone de suficientes datos para establecer su tipo de alimentación”⁸.

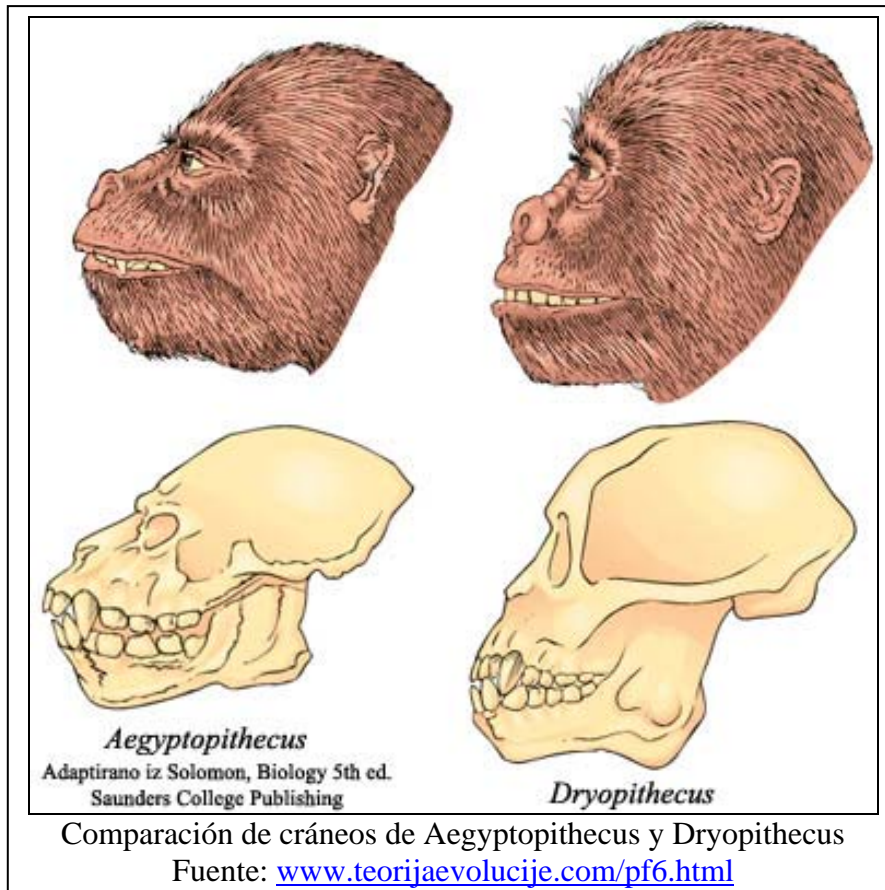
El estudio histológico de la dentición sugiere que tanto *Dryopithecus* como *Sivapithecus* tenían un crecimiento lento, como es el caso de los grandes antropomorfos actuales. Pese a este dato no sabemos si el resto de su desarrollo (alta longevidad y baja tasa de reproducción, centrada en una sola cría por parto) también era el de los grandes antropomorfos hoy existentes, aunque es probable que fuera así. De hecho, David Begun, especialista de fama mundial en hominoideos miocénicos, opina que tanto *Dryopithecus* como *Sivapithecus*, jugarían un gran papel en la aparición de los grandes simios

⁶ Sin embargo, unas décadas más tarde se descubrió otro maxilar. A partir de su estudio paleontológico A. Gaudry sostuvo que el prognatismo y, por consiguiente, el aspecto simiesco de *Dryopithecus fontani*, era mayor que el que se había supuesto inicialmente.

⁷ Louis de Bonis: *Cuando los grandes simios dominaban el Viejo Mundo*; en VV. AA.: *Los orígenes de la humanidad*; Espasa Calpe, Madrid, Vol I, p. 152.

⁸ Francisco Ayala y Camilo José Cela Conde: *Senderos de la evolución humana*; Alianza Editorial, Madrid, 2001, p. 99.

africanos y del mismo hombre. Según Begun: “a tenor del registro fósil los grandes antropomorfos actuales y los humanos descenderían de dos líneas evolutivas euroasiáticas: una asiática, representada por *Sivapithecus* (probable antepasado del orangután), la otra, europea, por *Dryopithecus* (el antepasado más probable de los antropomorfos africanos y de los humanos)”⁹.

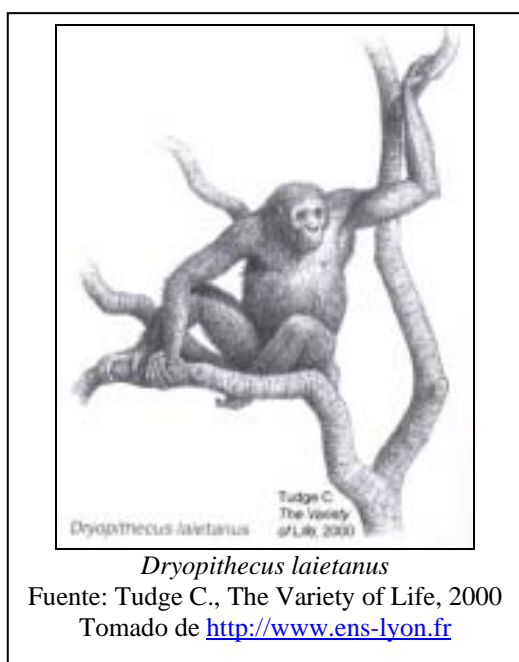


Afortunadamente se han descubierto numerosos restos de *Dryopithecus*, hasta el punto que se han podido identificar tres nuevas especies. En Cataluña (España) se han descubierto varios yacimientos. Can Llobeteres es uno de ellos y tiene el honor de haber proporcionado la primera cara, casi completa, de este espécimen y, en conjunto, el esqueleto casi completo de esta especie hallado hasta el presente. Can Posic, Can Vila y El Firal son otros yacimientos catalanes que han proporcionado importantes restos de *Dryopithecus*. La muestra comprendida por estos restos ha sido interpretada de varias formas por diversos investigadores. Por ejemplo, hay (como es el caso de Begun o Moyà) quienes consideran que en esta colección están representadas dos especies: *Dryopithecus laietanus* y *Dryopithecus crusafonti* (llamado así en

⁹ D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; Investigación y Ciencia, nº 325, octubre de 2003, p. 64.

honor del paleontólogo catalán Miquel Crusafont). Pero también están (como son Harrison o Robot) los que creen que sólo hay una: *D. laietanus*.

Entre los especímenes hallados en Cataluña destaca el ya citado esqueleto parcial de Can Llobeteres, y que popularmente es conocido como *Jordi* (patrón de Cataluña). ¿Como se desplazaba Jordi? Ayala y Cela Conde creen que: “a juzgar por el esqueleto hallado en Can Llobeteres [la] anatomía relativa a los brazos y las manos indican que su medio locomotor era la braquiación”¹⁰. Es posible que su medio de locomoción fuese la suspensión sin



una gran capacidad acrobática, al menos no tan acusada como en los gibones.

Según los mismos autores: “la mayor evolución de *Dryopithecus* se da en el antebrazo y codo, cosa que los acerca a los simios superiores actuales y permite situar el género como antecesor de alguno de los grandes simios, pero cuál de ellos sería éste, en concreto, es una cuestión debatida”¹¹. De hecho, David Begun reconoce que actualmente: “se sigue debatiendo la posición de *Dryopithecus* en el árbol filogenético de

los hominoideos”¹². Según el análisis filogenético llevado a cabo por Begun, el más completo en cuanto al número de características anatómicas consideradas, el resultado “indica que *Dryopithecus* revela un estrecho parentesco con *Ouranopithecus*, un primate procedente de Grecia. Uno de estos géneros sería el antepasado de los antropomorfos africanos y de los humanos”¹³.

Cataluña, como es lógico, no es el único lugar en el que se han hallado nuevos ejemplares de *Dryopithecus*. En 1999, por ejemplo, el geólogo húngaro Gabor Hernyák (miembro del equipo de Begun) encontró en el yacimiento de Rudabánya (Hungría) un fósil de driopiteco (cuyo nombre popular es *Gabi*, en

¹⁰ Francisco Ayala y Camilo José Cela Conde: Op. Cit., p. 99.

¹¹ Ibidem.

¹² D. Begun: Op. cit., p. 70.

¹³ Ibidem.

honor de su descubridor) muy interesante, puesto que se trata de un ejemplar que conserva la conexión entre la cara y la caja craneana. Según el parecer de David Begun, su neurocráneo resulta ser largo, o sea: es dolicocefálico; y bajo, es decir: platicefálico, al estilo de los grandes antropomorfos africanos y similar, también, a los protohumanos¹⁴. Meike Köhler, en cambio, sostiene que: “la reconstrucción precisa del cráneo de *Dryopithecus laietanus* de Can Llobeteres (con la ayuda de los restos de *Dryopithecus* de Rudabánya) muestra claramente que el cráneo de *Dryopithecus* es esencialmente moderno”¹⁵.

En Rudabánya se ha encontrado el cráneo de driopiteco más completo hallado hasta la fecha. Según D. Begun la cara de *Dryopithecus* recuperada en este yacimiento húngaro muestra un rasgo muy interesante; es clinorriquia, es decir: vista de lado la cara se orienta hacia abajo, rasgo que comparte con los antropomorfos africanos y los protohumanos¹⁶. Para David R. Begun: “este aspecto fundamental de la arquitectura craneal de *Dryopithecus* nos habla a favor de una relación evolutiva estrecha con la línea de los antropomorfos africanos y los humanos”¹⁷. Tras haber estudiado el cráneo de Rudabánya Begun concluye que: “el aspecto característico de los cráneos adultos de chimpancés, gorilas y humanos fósiles evolucionó a partir del plan básico que representan *Dryopithecus* y los juveniles de los antropomorfos africanos”¹⁸.

En función de los ejemplares recuperados en Can Llobeteres y en Rudabánya no parece que *Dryopithecus* tuviera cresta sagital. Las órbitas oculares están muy separadas, son grandes y se hallan recubiertas por un cierto reborde óseo. La dentadura pone de manifiesto un dimorfismo sexual muy acusado. Los caninos de los machos son notoriamente más grandes y poderosos que los de las hembras, las cuales tienen un hocico más corto. Sus brazos y sus manos eran alargados, las falanges de los dedos eran curvadas y las patas eran relativamente cortas.

¹⁴ Ibidem.

¹⁵ M. Köhler: *El pasado de un grupo con escaso futuro. Los orígenes de los orangutanes, chimpancés y gorilas*. En VV. AA.: *Antes de Lucy. El agujero negro de la evolución humana*; Ed. Tusquets, Barcelona, 2000, p. 80.

¹⁶ Sin embargo, los grandes antropomorfos no africanos, como los orangutanes, los gibones o el siamang, así como *Procónsul*, muestran una disposición facial contraria, denominada aerorriquia, en virtud de la cual su cara, vista de perfil, se manifiesta orientada hacia arriba.

¹⁷ D. Begun: Op. cit., pp 70-71.

¹⁸ Ibidem, p. 71.

4.- Sivapithecus

Los fósiles de *Sivapithecus* proceden de las colinas de Siwaliks, al pie del Himalaya, concretamente por su vertiente meridional que se extiende desde Pakistán hasta Nepal y la India. Pilgrim describió el género a principios del siglo XX a partir de un tercer molar aislado, asignándolo a *Sivapithecus indicus*. De hecho se pudo recuperar una buena cantidad de fósiles que, en las siguientes décadas, acabó asignándose a toda una pléyade de géneros y especies de hominoideos tales como: *Dryopithecus punjabicus*, *Dryopithecus chinjiensis*, *Palosimia*, *Sivapithecus himalayensis*, *Sivapithecus orientalis*, *Sivapithecus middlemissi*, *Palopithecus sylvathicus*, *Hylopithecus hysuchicus*, *Dryopithecus pilgrimi*, *Dryopithecus cantleyi*, *Dryopithecus frickae*, *Ramapithecus brevirostris*, *Ramapithecus hariensis*, *Sugrivapithecus saltamontanus*, *Dryopithecus sivalensis*, *Bramapithecus thorpei* y *Adeototherium incognitum*.

Como puede imaginarse el lector, todo un calidoscopio de géneros y especies que dificultaba enormemente la navegación taxonómica entre estos escollos filéticos. Ahora bien, entre todos estos nombres ganó protagonismo el de *Ramapithecus*. Estudios posterior hicieron despertar la sospecha entre la comunidad científica de que la muestra de Siwaliks podía comprender ejemplares que pertenecían realmente a un mismo género (con acusado dimorfismo sexual) pero que, de momento, estaban asignados a géneros distintos. De esta forma se pudo determinar que *Ramapithecus* no era sino la hembra de *Sivapithecus*.

Los fósiles hallados en Siwaliks comprenden un rango cronológico que va desde los 12.5 millones de años hasta los 7 Ma.; por lo tanto, desde mediados del Mioceno Medio hasta mediados del Mioceno Superior. Los estudios paleoecológicos indican que el paleoambiente de esa zona era el propio de un bosque tropical con una acusada estacionalidad.

Tanto la dieta como la locomoción de *Sivapithecus* son objeto de debate. Como el espesor del esmalte de los molares es grueso hay quienes deducen que su alimentación estaría formada por alimentos duros (como en el caso de *Gigantopithecus* y *Ouranopithecus*). En cambio otros le atribuyen una dieta frugívora blanda aunque esto contradiga la citada presencia de un esmalte dental grueso en los molares. La explicación que dan para justificar esta incongruencia es que la posesión de dicho esmalte sería un carácter primitivo

retenido y, por consiguiente, anterior a la aparición de la nueva dieta. Estaríamos, pues, ante una plesiomorfía, es decir, ante un vestigio que se conserva pero que procede de épocas anteriores.

Respecto a la locomoción cabe decir que disponemos de muy pocos elementos para emitir un juicio dado que los restos que se han podido recuperar pertenecientes al esqueleto apendicular de *Sivapithecus* son muy escasos. Ahora bien, entre ellos hay dos diáfisis humerales que indican que no debieron ser braquiadores, a diferencia del orangután.

El hallazgo de un rostro bastante completo por parte del equipo de David Pilbeam ha permitido señalar las principales características faciales de *Sivapithecus*. Su cara muestra unas órbitas oculares ovaladas hacia arriba, con un espacio interorbital pequeño. El reborde óseo supraorbital es muy ligero y aunque no se registra la presencia de una cresta sagital se empiezan a insinuar los signos que conducen a ella. De estas características, junto a otras más, se desprende que: “la anatomía del cráneo sitúa, sin la menor duda, a *Sivapithecus* en la familia de los *Pongidae*”¹⁹. Dicho con otras palabras, la morfología craneal de *Sivapithecus* lo coloca claramente en la línea filética del género *Pongidae*, concretamente: “*Sivapithecus* constituye un grupo hermano del género *Pongo* y no es su antepasado directo”²⁰. De hecho, el origen exacto del orangután: “sigue siendo un misterio”²¹.

Para finalizar señalemos que, aunque existen varias especies de *Sivapithecus* (*punjabicus*, *sivalensis*, o *indicus*, por ejemplo): “los vínculos entre unas y otras no aparecen de manera muy clara”²².

5.- Oreopithecus

Oreopithecus es el primate miocénico euroasiático mejor conocido por lo que a porcentaje del esqueleto recuperado se refiere. Vivió hace siete millones de años. El primer fósil hallado de esta especie fue un maxilar encontrado en la Toscana (Italia). El género lo describió el paleontólogo francés Paul Gervais a partir de los restos hallados en Baccinello y en una mina de lignito de Monte

¹⁹ Louis de Bonis: *Cuando los grandes simios dominaban el Viejo Mundo*; en VV. AA.: *Los orígenes de la humanidad*; Espasa Calpe, Madrid, Vol I, p. 145.

²⁰ *Ibidem*; p. 146.

²¹ *Ibidem*.

²² *Ibidem*.

Bambolini, cerca de la ciudad de Grosseto (Italia); de hecho su nombre significa literalmente: “simio de la montaña”²³. La antigüedad del ejemplar de Baccinello ha podido ser estimada por medios radiométricos y por referencias biocronológicas (es decir: mediante estudios de fauna comparada), datándose en 7 millones de años.

En opinión de Ayala y Cela Conde: “constituye quizás el ejemplar más difícil de clasificar de todos los de esa época”²⁴. En efecto: “esta especie tenía un cuerpo de gran tamaño y un cerebro pequeño, pero su anatomía es tan extraña que no queda claro si se trata de una forma primitiva que precede a la divergencia de los gibones y los grandes antropomorfos, si es un gran antropomorfo temprano o un pariente cercano de *Dryopithecus*”²⁵. Hay quienes, como Robert Martin, lo han visto más cercano a los cercopitecoideos; pero también los hay, como J. Hurzeler²⁶, que lo ven muy próximo a los homínidos ya que detectó la presencia de dos cúspides en P3 (el premolar anterior de la mandíbula), como en el caso de los humanos. En los años cincuenta del pasado siglo Hurzeler tuvo la fortuna de hallar un esqueleto de *Oreopithecus* casi completo en el techo de una galería de una mina de lignito de Baccinello. La extracción de los restos contenidos en la ganga se realizaría en el laboratorio del Museo Paleontológico de Basilea: “el resultado añadiría nuevos motivos de perplejidad en relación con la posición filética del oreopiteco”²⁷.

Aunque la interpretación de la dentadura de *Oreopithecus* es objeto de controversia la morfología de las cúspides de sus molares inferiores (dispuestas en pares transversos, como en los cercopitecoideos) sugiere un régimen alimenticio folívoro. En general, el esqueleto de *Oreopithecus* ha sorprendido a los investigadores. Su pelvis “guarda más relación con la de los humanos que con la de los monos antropomorfos”²⁸. Algunos elementos de la estructura de su esqueleto sugieren más bien una locomoción bípeda, como medio de desplazamiento, que la cuadrupedia. Ahora bien, unos pies y unas

²³ Aunque Chris Stringer y Peter Andrews afirman que significa: “mono del pantano”. Cif. C. Stringer y P. Andrews: *La evolución humana*; Akal, Madrid, 2005, p. 113.

²⁴ Francisco Ayala y Camilo José Cela Conde: *Senderos de la evolución humana*; Op. cit., p. 103.

²⁵ D. R. Begun: *Primates del Mioceno*; Op. cit., p. 71.

²⁶ J. Hurzeler: *Oreopithecus bambillii gervais: a preliminary report*; Verh. Naturf. Ges. Basel., 69, pp. 1-48.

²⁷ Louis de Bonis: Op. cit., p. 140.

²⁸ *Ibidem*; p. 141.

manos largas, con falanges curvadas indica que los oreopitecos usaban la braquiación como medio locomotor al desplazarse colgándose de las ramas. Además, hay signos de que era un buen trepador. Así pues, la división de opiniones entre los especialistas aparece nuevamente a la hora de precisar cuál fue el medio de locomoción elegido por *Oreopithecus*. Una muestra de ello es la opinión que David Begun expresa sobre este tema: “Según Meike Köhler y Salvador Moyà Solà, del Instituto Paleontológico Miquel Crusafont de Sabadell, *Oreopithecus* podía caminar de forma bípeda y tenía una mano similar a la humana, prensil. Sin embargo, la mayoría de los paleoantropólogos opina que, muy al contrario, se suspendía de los árboles”²⁹.



Su origen tampoco es un tema que refleje unanimidad. Hay quienes opinan que debió aparecer en Europa a partir de *Dryopithecus*. Pero otros sostienen que su cuna es africana y que sus raíces hay que buscarlas en el género *Nyanzapithecus*, hominoideo que hunde sus raíces filéticas hasta el Mioceno Inferior africano. En efecto, los ejemplares de *Nyanzapithecus vancouveringi* proceden de las islas de Rusinga y Mfango, en el Lago Victoria, y del

yacimiento de Shongor. Los caracteres distintivos de este espécimen sólo se repiten posteriormente en *Oreopithecus*, de modo que estos caracteres “revelan una innegable relación de parentesco entre los dos géneros”³⁰. Hay dos especies más de *Nyanzapithecus*: *N. pickfordi* y *N. harrisoni*, ambas son más recientes que *N. vancouveringi* y aparecen en el Mioceno Medio, lo que muestra una persistencia longeva del género en cuestión. *Rangwapithecus* y *Mabokopithecus* se hallan emparentados con *Nyanzapithecus* pero la relación filética de este grupo con los oreopitecos plantea problemas de orden paleográfico: ¿Por dónde llegaron a Europa sus antepasados africanos? Hay

²⁹ D. Begun: Op. cit., p. 71.

³⁰ Louis de Bonis: Op. cit., p. 143.

quienes proponen que el paso a Europa se hizo desde Túnez, para llegar a Sicilia, especulando con la posibilidad de que lo hicieran a través de un estrecho que ocasionalmente estuviera emergido pero es algo que no está del todo claro. Así, pues, el tema del origen de los *Oreopithecus* sigue siendo objeto de debate.

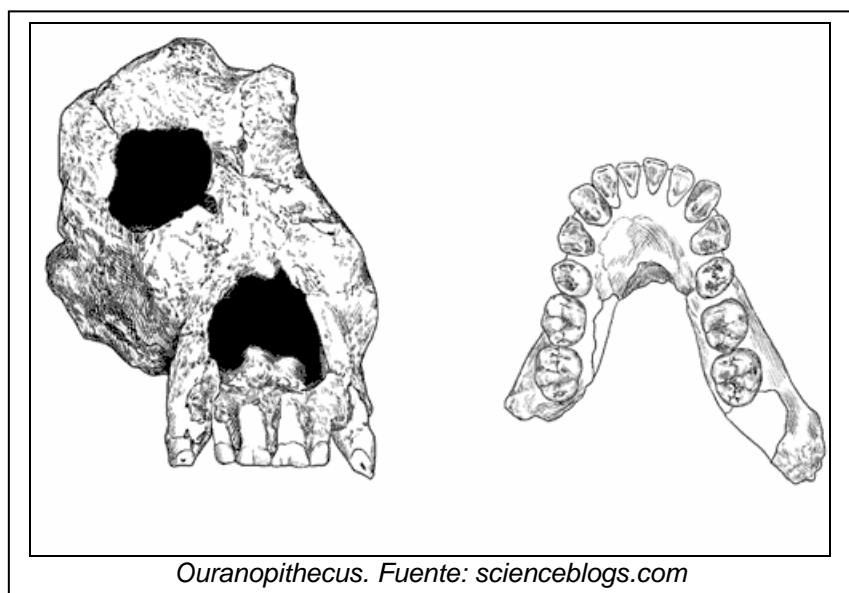
6.- Ouranopithecus

El descubrimiento de este género de hominoideos hunde sus raíces en acontecimientos que se remontan hasta la I Guerra Mundial. A fin de ayudar a las tropas serbias en su enfrentamiento con las fuerzas austrohúngaras, británicas y francesas desembarcaron en Gallipoli, en el Estrecho de los Dardanelos, para controlar las comunicaciones entre el Mar Egeo y el Mar Negro a través del Mar de mármara. El fracaso de esta campaña llevó a los aliados a emprender una acción más directa de auxilio a Serbia, lo que les llevó a desembarcar en Salónica (Tsaloniki, en la Tracia griega). Entre las tropas francesas que se hallaban en Vatilük (hoy, Vathylakkos, a unos 30 km. al oeste de Salónica) se encontraba Camille Arambourg, un paleontólogo que la guerra había convertido en jefe de una compañía de ametralladoras de un regimiento de zuavos. Los trabajos de acondicionamiento del terreno pusieron al descubierto huesos que Arambourg pudo identificar como pertenecientes a vertebrados fósiles. Aún estando en campaña militar consiguió organizar excavaciones y recuperar más material, pero las siguientes ofensivas acabaron con los trabajos de excavación.

Ya en tiempo de paz las muestras recuperadas fueron objeto de estudio por parte del propio Arambourg. Pero sus estudios cayeron en el olvido y no fue hasta principios de los setenta del pasado siglo cuando se reemprendieron los trabajos de campo. Louis de Bonis dirigió las campañas de excavación, identificando los lugares citados por Arambourg y hallando otros nuevos. Entre ellos está el yacimiento del Barranco de la Lluvia, con una antigüedad de 9 millones de años. Este sitio proporcionó en 1973 un maxilar inferior de hominoideo con unas características morfológicas distintas a todos los encontrados hasta la fecha. A partir de él se nombró un nuevo género. Había nacido *Ouranopithecus*. Las siguientes campañas no decepcionaron y continuaron aportando fósiles de este género. Nuevos maxilares y dientes

aislados ampliaron la colección. Aunque los maxilares pertenecen a *Ouranopithecus* hay suficientes diferencias morfológicas como para establecer dos tipos. El primero de estos morfos sería el representado por la primera mandíbula hallada; el maxilar es un poco más grande que el de un chimpancé macho, los caninos son relativamente pequeños, no superando la altura de los incisivos. El segundo morfo presenta unos caninos mayores y un conjunto de rasgos cuyos tamaños serían semejantes a los de un gorila hembra. En El Barranco de la Lluvia, pues, parece estar presente una sola especie de ouranopiteco (*Ouranopithecus macedonensis*) pero con individuos de ambos sexos que reflejan un marcado dimorfismo sexual.

El esmalte dental grueso parece indicar una dieta lo suficientemente dura como para no ser la propia del bosque. A partir de los estudios de la fauna de mamíferos fósiles de los yacimientos macedonios resulta



posible reproducir el paleoentorno del Mioceno Superior de aquella región. La conclusión de un estudio de este tipo es que *Ouranopithecus* vivía en un paleoambiente despejado, un medio abierto, con una alternancia estacional marcada. El estudio de la dentadura de *Ouranopithecus* revela unas ralladuras y unas marcas que son las propias de una dieta coriácea a partir de alimentos recogidos del suelo, como tubérculos y raíces, cuyos granos de arena han dejado su marca indeleble en el esmalte. En algunos sentidos *Ouranopithecus* sigue pautas propias de los homínidos del Plio-pleistoceno. Por ejemplo, el tipo de dieta señalada se asemeja a la de los australopitecinos de ese periodo. Al igual que las proporciones dentales. El desgaste de los caninos es similar al que sufrían los australopitécidos. Por todo esto Louis de Bonis dice que *Ouranopithecus* posee “caracteres que no sólo le alejan de los hominoideos primitivos, sino que le acercan a los australopitecos... *Australopithecus*

anamensis, el australopiteco más antiguo que se conoce, recuerda a *Ouranopithecus* en la morfología de los maxilares y en el aspecto de la dentadura. *Australopithecus afarensis* (...) es un poco más pequeño que *Ouranopithecus*, pero presenta como él un fuerte dimorfismo sexual³¹; y concluye afirmando que: “es posible que, durante el periodo que se extiende entre hace 9 y 5 millones de años, existieran en África formas cercanas a *Ouranopithecus*, pero por el momento éste sigue siendo el hominoideo miocénico más cercano a los australopitécidos”³².

Ahora bien, pese a todas las similitudes que se puedan identificar entre ambos clados se impone un hecho, y es que entre los 9 ó 10 millones de años de *Ouranopithecus* y los casi 7 millones de años de *Sahelanthropus tchadensis* (el candidato más antiguo a primer homínido) hay un agujero negro paleoantropológico de dos millones de años (que se amplía hasta cinco o seis millones si nos remontamos hasta *Australopithecus anamensis*) sin restos fósiles que vinculen estos linajes; de ahí que se deba imponer la prudencia a la hora de hacer filogenias en estos estadios iniciales de la evolución humana.

A unos dos kilómetros de El Barranco de la Lluvia se descubrió otro yacimiento, llamado Xirohori, que ha proporcionado un rostro de *Ouranopithecus*, que incluye la parte frontal, la región nasal, la región orbital, el maxilar (el cual, a excepción del tercer molar derecho, cuenta con todos los dientes). Por el tamaño de los caninos se puede inferir que se trata de un espécimen macho (pues sobresalen de forma notoria sobre los incisivos). La antigüedad de este ejemplar es similar a la de los de El Barranco de la Lluvia y su paleoambiente es parecido, tal como sugiere el hecho de que ambos yacimientos cuenten con una fauna similar. El ejemplar de Xirohori también guarda similitudes con los australopitecinos, por eso se le conoce popularmente como “John-Paul” (llegados a este punto hay que recordar que a *Lucy*, la célebre hembra de *Australopithecus afarensis*, se le llama popularmente así porque la noche –del día- en que fue hallada sus descubridores estaban celebrando una fiesta en el campamento y escuchaban en el cassette la canción de *The Beatles: Lucy in the sky with diamonds*; fue entonces cuando se le ocurrió a alguien que podrían apodararla con el nombre

³¹ Ibidem, p. 157.

³² Ibidem, p. 163.

de *Lucy*. La idea tuvo éxito y el nombre ha calado. Como el ejemplar de Xirohori ya muestra unas plesiomorfías, o caracteres arcaicos, respecto a los australopitécidos se decidió apodarlo con el nombre de pila de los dos miembros más mediáticos de la mítica banda de Liverpool).

Para acabar con *Ouranopithecus* comentaremos su relación con *Graecopithecus*. Durante la II Guerra Mundial el paleontólogo Pyrgos Vassilisis llevaba a cabo unas excavaciones en las afueras de Atenas. El científico griego encontró una mandíbula con un solo diente (concretamente M2). Aunque no se pudo determinar su antigüedad exacta se le consideró un cercopitecoide y se le asignó a *Mesopithecus penteleci*, un espécimen de finales del Mioceno Superior. Estudios posteriores de Von Koenigswald le llevaron a concluir que era un hominoideo (y no un cercopitecoide), lo que es cierto, asignándolo a un género nuevo: *Graecopithecus*, lo que ya no estaba tan claro. En cualquier caso la mandíbula no presentaba unas apomorfías que justificaran la creación de un género nuevo. Las vicisitudes de este espécimen no pararon ahí, pues su peregrinaje por el árbol filogenético de los hominoideos le llevó primero a ser incluido en *Ankarapithecus* y, posteriormente, fue a parar al taxón *Sivapithecus*. Más tarde se le asignó a *Ouranopithecus* (pues la mandíbula incluía afinidades con este género, aunque hay que admitir que también presenta diferencias). Lo cierto es que el fósil hallado en Vassilisis representa a un hominoideo pero se trata de una pieza que, en rigor, resulta indeterminable desde el punto de vista específico y genérico. Pero lo más grave es que la solución al problema de su ubicación taxonómica no parece sencilla, pues el yacimiento en el que se encontró ha sido absorbido por la superficie urbana de la capital griega, de modo que difícilmente se podrán recuperar nuevos ejemplares allí.

7.- Ankarapithecus

Ankarapithecus es un hominoideo que, como su nombre indica, procede de yacimientos turcos. Durante un tiempo los escasos fragmentos de este género se asociaban a *Sivapithecus*, pero el descubrimiento de unos restos en la región de Sinap³³ ha llevado a englobarlos en un género aparte

³³ Cif. Berna Apagut, Peter Andrews *et al.*: *A new specimen of Ankarapithecus meteai from the Sinap Formation of central Anatolia*; Nature 382, pp. 349-351, 26 de julio de 1996.

(*Ankarapithecus*) con una antigüedad de 10 millones de años (por lo tanto, una antigüedad similar a la de *Ouranopithecus*).

Los restos de este género son muy escasos. El holotipo (es decir: el espécimen a partir del cual se hace la diagnosis de las características que definirán al género) es un maxilar que incluye los dientes hasta el primer premolar (P3) y fue hallado en la citada región de Sinap, en las afueras de Ankara. El tamaño del canino hace pensar que el espécimen tipo de *Ankarapithecus metai* (el nombre específico se puso en homenaje al servicio geológico de Turquía, el MTA) es un macho. El maxilar guarda en su conjunto un parecido con *Sivapithecus* y se diferencia de *Ouranopithecus*. De Sinap procede también un rostro completo y una mandíbula. El tamaño de sus caninos sugiere que se trata de una hembra.



El lugar filogenético de *Ankarapithecus* sigue siendo objeto de debate. No está claro si es un morfo que une los géneros del Mioceno Medio con los del Mioceno Superior (tales como *Dryopithecus*, *Sivapithecus* y *Ouranopithecus*), o si es un miembro lateral del clado de los grandes simios y los humanos, o si está más emparentado con los orangutanes. Por todo esto Louis de Bonis sostiene que: “el lugar de *Ankarapithecus* en la filogenia de los hominoideos no está muy bien establecido. Algunos rasgos parecen relacionarlo con los *Pongidae*, pero otros (¿más primitivos?) recuerdan a *Ouranopithecus* o a los monos antropomorfos de África”³⁴.

8.- Lufengpithecus

Todos los ejemplares conocidos como “Simio de Lufeng” (pues eso mismo es lo que significa el nombre genérico de *Lufengpithecus*) procede de

³⁴ Louis de Bonis: Op. cit., p. 143.

un único yacimiento situado en la colina de Sihuibai (o Shihuiba), a unos 10 km. de la ciudad de Lufeng, en la región de Yunnan en el sur de China. Allí se han podido recuperar casi 1200 restos fosilizados de este género. La primera pieza que se encontró fue una mandíbula y, como entonces estaba de moda *Ramapithecus*, se asignó al género *Ramapithecus lufengensis*. Una nueva mandíbula, descubierta posteriormente, se asignó a *Sivapithecus yunnanensis*. Cuando se admitió que *Ramapithecus* no era un género bueno sino las hembras de *Sivapithecus* las dos piezas pasaron a un mismo género³⁵, pero la colección de fósiles recuperada en Lufeng pasó a formar parte de un nuevo género de hominoideos: *Lufengpithecus lufengensis*.

Todas las piezas de la muestra (más de un millar, tal como ya hemos señalado) han sufrido deformaciones durante el proceso de fosilización, por lo que no podemos hacernos una imagen indudablemente exacta de este hominoideo de hace 8 millones de años. Ahora bien, pese a estas deformaciones, se pueden reconocer algunos rasgos diagnósticos de este género, tales como: unas órbitas oculares ligeramente ovaladas pero con un gran eje transversal, muy separadas entre sí y coronadas por un pequeño pliegue supraorbital similar al que se da en *Pongo*. Largos caninos y unos incisivos centrales mucho más altos y grandes que los laterales (incisivos heteromorfos). Tal como es normal en los antropomorfos el primer premolar de *Lufengpithecus* es cortante.

La fauna y la flora fosilizada hallada en el mismo estrato del que proceden todos los restos de *Lufengpithecus* indican un paleoambiente propio de un bosque denso de tipo templado cálido, con un monte bajo y húmedo. La fauna y la vegetación de los niveles superiores indican un cambio climático que trajo temperaturas más frías y un paleoentorno mucho más abierto. Con la reducción de los árboles se produjo la desaparición del simio de Lufeng, así como la de otros primates que habitaban la zona.

Pese a la diagnosis de este hominoideo que han podido hacer los especialistas, lo cierto es que: “no es fácil determinar la posición filética y, en

³⁵ De hecho: “los ejemplares de Lufeng fueron los que permitieron considerar al <<*Ramapithecus*>> como la hembra de *Sivapithecus* aunque, por esas paradojas de la paleontología, los *Sivapithecus* de Lufeng fueron clasificados más tarde como un género distinto, *Lufengpithecus*” (Ayala y Cela: Op. cit., pp. 121-122).

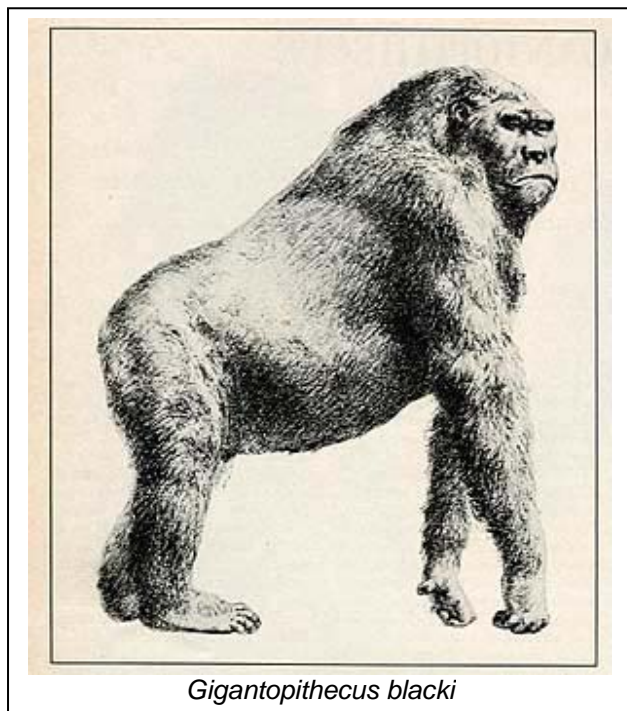
consecuencia, la clasificación de *Lufengpithecus*³⁶. Ayala y Cela conde reconocen que: “su interpretación filogenética es incierta [hasta el punto de que] su relación con las demás familias hominoideas de la época está aún por determinar”³⁷. Estos mismos autores se posicionan de una forma clara y rotunda respecto a esta cuestión al manifestar que: “esa parece ser la postura más convincente”³⁸.

Así, pues, aún no está nada claro cuál es la posición filogenética del *Lufengpithecus*. Hay quien lo ve como un ancestro directo del orangután; otros, en cambio, lo consideran un sucesor de *Sivapithecus* que se bifurcó en una rama lateral evolutiva que no prosperó. Resulta, pues, evidente que se necesitan más fósiles de este género y que se hallen en un mejor estado de conservación; y si, además, fueran recuperados en otros yacimientos que no fuesen los de Sihuiya permitiría establecer comparaciones con individuos de otras poblaciones y de otras áreas geográficas. También se podrían comparar las faunas y las vegetaciones para corroborar las hipótesis sobre su paleoentorno.

9. Gigantopithecus

Gigantopithecus es otro género de hominoideo controvertido. Para empezar se disponen de muy pocos restos que se reducen a tres mandíbulas parciales (pues todas ellas están incompletas) y a un buen puñado de dientes aislados; pero eso es todo. No hay restos postcraneales, ni faciales, ni de la parte superior del cráneo.

Los primeros dientes de este género se identificaron en



³⁶ Louis de Bonis: Op. cit., p. 149.

³⁷ Ayala y Cela: Op. cit., p. 103.

³⁸ Ibidem.

una farmacia china y eran conocidos como “dientes de dragón”. Una vez triturados la farmacopea local los usaba como elementos afrodisíacos de ciertas pócimas. A partir de ellos Von Koenigswald nombró un nuevo género: *Gigantopithecus blacki*. El nombre específico es un homenaje a Davidson Black, el descubridor del *Sinanthropus pekinensis* u hombre de Pekín, hoy conocido como *Homo erectus (pekinensis)*. Debido a los pocos restos conservados la taxonomía y el sentido evolutivo de *Gigantopithecus* resultan inciertos.

10.- Samburupithecus

En lo referente a restos de hominoideos del Mioceno Tardío el registro fósil africano se muestra descorazonadoramente pobre. Para finalizar este repaso a los hominoideos de esta época vamos a ver el único ejemplar africano hallado hasta la fecha: *Samburupithecus kiptalami*. Un espécimen que, en palabras de Brigitte Senut: “ocupa una posición filética confusa”³⁹.

El holotipo es un fragmento de maxilar izquierdo, técnicamente conocido por las siglas KNM-SH 8531⁴⁰, que incluye un premolar (P3) y un molar (M3), este último diente todavía no había llegado a la plena erupción, de modo que, en vida, aún no podía ser visto en la hilera dental. Este fósil fue hallado a principios de los ochenta del siglo pasado en la formación Namurungule en las colinas de Samburu (Samburu Hills, en Kenia) por el equipo dirigido por H. Ichida, del que formaba parte un joven Martin Pickford. La publicación de este descubrimiento se hizo en 1984⁴¹. Estudios posteriores llevaron a los mismos autores a englobar, 15 años después, este fósil de antropoide en un nuevo género de hominoideo, el citado *Samburupithecus kiptalami*⁴². La antigüedad de esta especie se ha obtenido por medios radiocronológicos y por estudios de

³⁹ B. Senut: *La aparición de la familia del hombre*; en VV. AA.: *Los orígenes de la humanidad*; Espasa Calpe, Madrid, 2005, Vol I, p. 185.

⁴⁰ Que espécimen número 8531 del Museo Nacional de Kenia (KNM) hallado en las Colinas de Samburu (Samburu Hills, SH).

⁴¹ Cf. H. Ichida, M. Pickford, H. Nakaya y Y. Nakumo: *Fossil anthropoids from Nachola and Samburu Hills*; African Study Monographs, Suppl., 2, pp. 73-85, 1984.

⁴² H. Ichida & M. Pickford: *A new late Miocene hominoid from Kenya: Samburupithecus kiptalami gen & sp. nov.*; C. R. Acad. Sc. Paris, serie IIa, 325, pp. 823-829, 1998.

fauna comparada⁴³, estimándose que su antigüedad está comprendida entre los 9 y los 9,5 millones de años.

Ya vimos antes que Brigitte Senut advertía que *Samburupithecus* ocupa una posición filética confusa en el árbol genealógico de los hominoideos. El motivo es que “algunos de sus rasgos se acercan al gorila, otros al chimpancé, otros a los humanos y los restantes, por fin, son rasgos primitivos”⁴⁴. Así, pues, no está aún clara su ubicación exacta en dicho árbol por lo que a la relación de antepasado-descendiente se refiere. En efecto: “para algunos exhibe caracteres que recuerdan a un antepasado, muy incierto, de los gorilas”⁴⁵. Louis de Bonis, por ejemplo, es uno de los que considera que: “si se exceptúa el grosor, relativo, del esmalte, *Samburupithecus* recuerda al gorila por su morfología dental”⁴⁶. En cambio, Brigitte Senut es de un parecer distinto y sostiene que: “aun cuando por su tamaño y por la neumatización de la raíz anterior de su arco cigomático el fósil está relacionado con el gorila actual, difiere de este en la mayoría de sus caracteres”⁴⁷; y, a continuación, pasa a citar unos cuantos de ellos; de donde Senut deduce que: “el samburupiteco keniano, en buena posición en nuestro árbol genealógico, podría constituir un jalón en nuestra historia”⁴⁸. En relación con este tema, Chris Stringer y Peter Andrews opinan que: “los dientes de este simio fósil son muy parecidos a los de los gorilas y difieren de los de los chimpancés y los humanos. Desafortunadamente, éste es el único espécimen conocido hasta ahora, y la evidencia es muy débil como para establecer si esta similitud tiene un significado evolutivo”⁴⁹; y concluyen lamentándose de que, por desgracia, el fragmento de maxilar “está demasiado incompleto como para identificar sus parentescos”⁵⁰.

⁴³ Recientemente se ha publicado un nuevo estudio sobre el paleoentorno de *Samburupithecus* a partir de los estudios de la fauna asociada. Cf. Hiroshi Tsujikawa: *The paleoenvironment of Samburupithecus kiptalami based on its associated fauna*; African Study Monographs, Suppl., 32, pp. 51-62, diciembre de 2005.

⁴⁴ Ayala y Cela Conde: Op. cit., p. 144.

⁴⁵ B. Senut: Op. cit., p. 185.

⁴⁶ Louis de Bonis: Op. cit., p. 151.

⁴⁷ B. Senut: Op. cit., p. 185.

⁴⁸ Ibidem.

⁴⁹ C. Stringer y P. Andrews: *La evolución humana*; Akal, Madrid, 2005, p. 192.

⁵⁰ Ibidem.

11.- Conclusión.

A lo largo de la tetralogía dedicada a los hominoideos miocénicos no sólo hemos hecho una exposición, acompañada de un breve estudio, de los ejemplares más notorios, sino que también hemos intentado ver en ellos al posible último antepasado común a chimpancés y homínidos con el fin de poder distinguir quién fue el espécimen que dio lugar a nuestra familia biológica.

Como ha podido comprobar el lector, la paleontología humana todavía no ha podido identificar al precursor inmediato de nuestra familia biológica, la familia *Hominidae*, lo que nos lleva a plantearnos una nueva cuestión: el estudio del problema de las filogenias de los hominoideos. Tema que desarrollaremos en otro artículo.

Carlos A. Marmelada

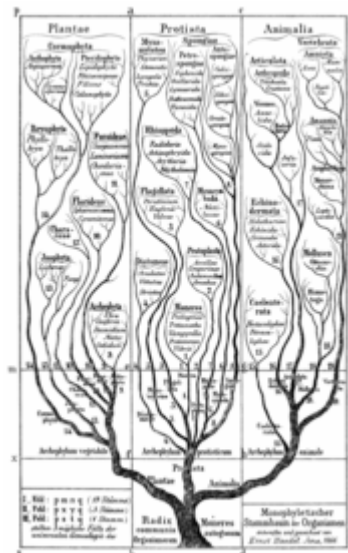
Orígenes remotos del género humano (IV: Conclusión)

El problema de la filogenia de los hominoideos

Carlos A. Marmelada

carlosalbertomarmelada@yahoo.es

Junio 2007



El árbol de la vida según Haeckel

1.- Introducción

En otros trabajos hemos estudiado a muchos de los hominoideos más importantes del Mioceno Inferior, Medio y Superior¹. El sentido de esa trilogía era analizar a los miembros más antiguos de nuestra superfamilia biológica: pues, uno de estos hominoideos del Mioceno Tardío debió ser, con toda seguridad, el último antepasado común a homínidos y chimpancés. Dicho de otro modo, entre los antropoides del Mioceno Superior debe de encontrarse el primate que dio lugar a la familia homínida, aquella a la que taxonómicamente pertenece el género humano. Ahora bien, pese a las múltiples propuestas que se han realizado en los últimos años, continuamos sin saber quién es ese personaje que jugó un papel tan relevante en nuestra evolución biológica. Ignoramos su identidad, su morfología, su conducta, su ecología social y su hábitat.

2.- Más preguntas que respuestas

De hecho, como sucede en tantas otras áreas de la evolución humana nos encontramos en un terreno en el que casi hay más preguntas que respuestas. En efecto, interrogantes como: ¿De dónde proceden los hominoideos? ¿Cuál es la relación filogenética que existe entre las numerosas especies de hominoideos? ¿Qué especie de hominoideo miocénico dio lugar a la familia homínida, en la que está biológicamente incluido el hombre? son preguntas fundamentales siguen pendientes de solución.

Hoy en día se cree que cronológicamente el origen de los hominoideos debe estar en el Mioceno Inferior, al mismo tiempo que se considera que su origen geográfico debe hallarse en África, ya que allí es donde se encontraron los hominoideos más antiguos. Ayala y Cela Conde argumentan sí: “Los primeros hominoideos conocidos, del género *Proconsul*, pertenecen a los

¹ Cf. Carlos A. Marmelada: *Orígenes remotos del género humano I. Hominoideos del Mioceno Inferior. Orígenes remotos del género humano II. Hominoideos del Mioceno Medio; Orígenes remotos del género humano III. Hominoideos del Mioceno Superior*, Consejería de Educación y Cultura del Gobierno de la Región Autónoma de Murcia, Departamento de Evolución Humana; www.educarm.es

yacimientos de Uganda y Kenia con edad de unos 22 millones de años, es decir, del Mioceno Inferior. Los primeros hominoideos de fuera de África de los que se tiene noticia cuentan con unos 13 Ma. Cabe suponer, pues, que los hominoideos surgieron en África y en una época no posterior a los 22 millones de años². Otra cuestión es saber si el hominoideo que dio lugar a la familia homínido era africano o euroasiático. En este sentido David Begun se decanta por la segunda opción. Así a este respecto David Begun opina que: “cada vez hay más pruebas que indican que, aunque África fue el lugar de aparición de los primeros hominoideos, el clado de los grandes antropomorfos y de los humanos se originó en Eurasia. A tenor del registro fósil los grandes antropomorfos actuales y los humanos descenderían de dos líneas evolutivas eurasiáticas: una, asiática, representada por *Sivapithecus* (probable antepasado del orangután), la otra, europea, por *Dryopithecus* (el antepasado más probable de los antropomorfos africanos y de los humanos)”³.

Tras el repaso que hemos hecho en los trabajos citados sobre algunos de los hominoideos miocénicos más conocidos coincidimos con Robert Boyd y Joan B. Silk cuando concluyen que: “la historia evolutiva de los simios del Mioceno es poco conocida. Había muchas especies diferentes, y las relaciones filogenéticas entre ellas siguen siendo un misterio. No tenemos candidatos claros para los antepasados de ningún simio moderno, excepto para los orangutanes, quienes comparten varios rasgos derivados en el cráneo con *Sivapithecus* del Mioceno medio. No podemos establecer vínculos claros entre gorilas o chimpancés y ningún simio del Mioceno. Una vez más, esto no es demasiado sorprendente, dada la escasez del registro fósil. Podemos estar casi seguros de que los primeros homínidos evolucionaron de algún tipo de simio miocénico, pero no tenemos ni idea de cuál era”⁴. David Begun afirma a este respecto que: “Todavía nos queda mucho por conocer. Numerosos primates fósiles sólo están representados por mandíbulas y dientes; tenemos

² F. Ayala y . C. J. de Cella Conde: *Senderos de la evolución humana*; Alianza Editorial, Madrid, 2001, pp. 87-88.

³ David R. Begun: *Primates del Mioceno*: Investigación y Ciencia; n 325, octubre 2003, p. 64.

⁴ Robert Boyd & Joan B. Silk: *Cómo evolucionaron los humanos*; Ed. Ariel, Barcelona, 2001, p. 286.

poca o ninguna información sobre su postura habitual y forma de locomoción, su tamaño cerebral y corporal. No se han encontrado todavía restos fósiles de los antepasados de los antropomorfos africanos. Y existe un gran vacío geográfico y cronológico en el registro fósil entre los representantes de los primeros miembros del linaje homínido africano en Europa (*Dryopithecus* y *Ouranopithecus*) y los primeros homínidos fósiles africanos”⁵.

Francisco Ayala y Camilo José de Cela Conde también reconocen las dificultades con las que se encuentran los investigadores a la hora de estudiar los hominoideos miocénicos, ya que: “los restos que se conservan de los hominoideos del Mioceno son demasiado fragmentarios y escasos como para poder sacar conclusiones definitivas acerca de cuál fue ese linaje ancestral y qué relaciones filogenéticas tienen los especímenes del periodo con los simios y humanos de ahora (...) La filogénesis y, en consecuencia, la taxonomía de los hominoideos es una de las cuestiones más controvertidas en la paleontología de los primates. Cómo clasificar a los seres humanos, a sus antecesores y a sus parientes más próximos resulta todavía (...) una cuestión controvertida. Cada descubrimiento de una forma fósil anteriormente ignorada suele resolver algunas de las dudas previas, pero al precio de plantear otras nuevas que, a menudo, producen la sensación de que el panorama de nuestros orígenes es algo muy confuso sobre lo que se carece de conocimientos fiables”⁶.

En cuanto a la determinación de qué hominoideo fue el supuesto ancestro de la familia homínida, estos mismos autores advierten que: “al hablar de la evolución de los hominoideos durante el Mioceno (...) no es fácil establecer conexiones evolutivas que se remonten a esa época. Hay que reconocer que no tenemos evidencia cierta alguna acerca de las relaciones filogenéticas existentes entre los hominoideos del Mioceno y tanto los grandes simios como los homínidos actuales”⁷.

⁵ David R. Begun: op. cit., p. 72.

⁶ F. Ayala y Cella Conde: Op. cit., pp. 85-86.

⁷ Ibidem; pp. 169-170.

Así pues, aunque, afortunadamente, el registro fósil es cada vez más rico, pues se incrementa año tras año, lo cierto es que, de momento, seguimos sin saber cuál fue el hominoideo miocénico que dio lugar a la familia homínida.

Carlos A. Marmelada