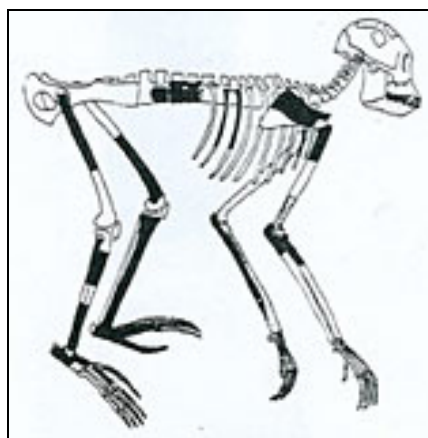

Orígenes remotos del género humano (I)

Hominoideos del Mioceno Inferior

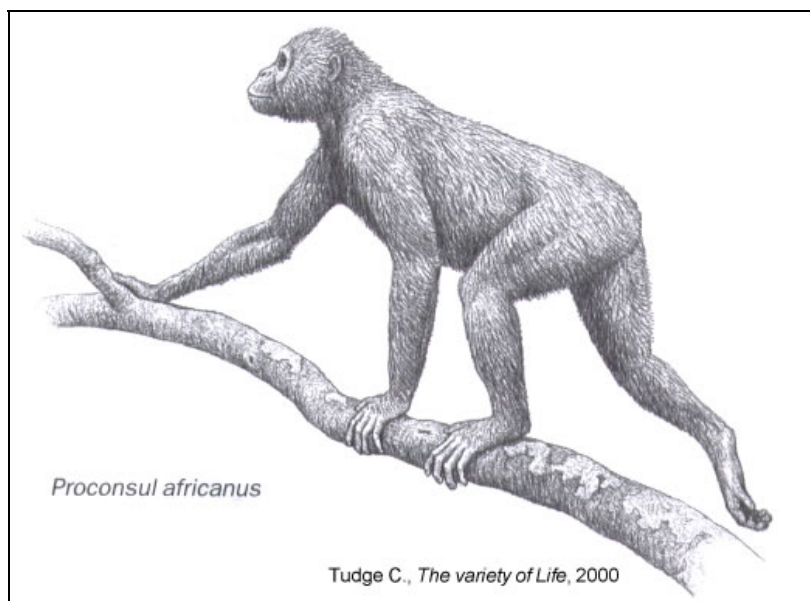
Carlos A. Marmelada
Enero 2007



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