

La evolución de *Oreopithecus bambolii* Gervais, 1872 (Primates, Anthropeidea) y la condición de insularidad

The evolution of Oreopithecus bambolii Gervais, 1872 (Primates, Anthropeidea) and the state of insularity

Salvador Moyà-Solà¹ y Meike Köhler¹

Resumen: En este trabajo realizamos una revisión de la anatomía funcional de *Oreopithecus bambolii* e integramos esta información en el marco especial de la evolución en condiciones de insularidad con el fin de proponer una hipótesis sobre la evolución de este primate que considere todos los datos disponibles. Tres son los factores ecológicos determinantes de las presiones de selección en las islas, el área geográfica finita, la limitación de los recursos tróficos y la ausencia de depredadores terrestres. Las hipótesis funcionales y adaptativas propuestas para *Oreopithecus* son discutidas en este contexto paleoecológico particular en el que evolucionó este primate. Como en otros mamíferos insulares en *Oreopithecus* se ha seleccionado, por una parte un modo de locomoción de bajo coste energético y por otra, eficientes órganos de recolección de alimentos. La locomoción bípeda y las habilidades manuales de *Oreopithecus* forman parte de este complejo adaptativo, y permiten comprender como la locomoción bípeda y habilidades manuales van inseparablemente ligados.

Palabras clave: *Oreopithecus*, Mioceno, Evolución, Bipedismo, Insularidad.

Abstract: In this paper, we describe the Upper Miocene hominoid *Oreopithecus* in the framework of insular environmental conditions not considered in earlier work, but highly important for understanding the unique adaptations of this ape. Three ecological factors, the limited geographic area, the limitation of the trophic resources, and the lack of predators decisively change the balance of selective pressures on islands, leading to an energy-saving locomotor behaviour and an increase in harvesting efficiency in the endemic mammals. These insular conditions provide the background for the specialised locomotor and manipulative adaptations of *Oreopithecus*. The results of our analysis suggest that bipedal locomotion, upright harvesting at the shrub level, and collecting food items with skilful hands were the main components of the locomotor and postural behaviour of *Oreopithecus*.

Key words: *Oreopithecus*, Miocene, Evolution, Bipedalism, Insularity.

INTRODUCCIÓN

Oreopithecus es un primate hominoideo del Mioceno superior de Italia. Sus restos fósiles han sido recolectados en antiguas minas de lignito de Monte Bamboli, Casteani, Ribolla y Baccinello, en la actual Toscana italiana (GERVAIS, 1872; HÜRZELER, 1949, 1951, 1958) y en depósitos fluviales en Fiume Santo (Cerdeña) (CORDI & GINESU, 1994).

El género *Oreopithecus* es conocido por una sola especie, *Oreopithecus bambolii* GERVAIS (1872), descrito hace más de 125 años por el eminente paleontólogo francés P. GERVAIS. Las características anatómicas de este primate, en particular la peculiar anatomía

craneal, asociada a una morfología dentaria única en el seno de los primates, combinada con un esqueleto postcraneal de características también muy particulares y sorprendentes en algunos detalles, han hecho de este primate uno de los más controvertidos, tanto en su interpretación filogenética como funcional.

En el presente artículo se revisa críticamente la anatomía de este primate, particularmente bajo el punto de vista funcional, lo que permite una reconstrucción de los hábitos locomotores y tróficos de este primate. Estos datos se han obtenido de publicaciones anteriores de los autores (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1997 a, b; MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999, ROOK *et al.*, 1999; ALBA *et al.*, 2001). La novedad de este artí-

¹ Institut De Paleontologia M.Crusafont, Escola Industrial, 23, 08201 Sabadell, Barcelona. e-mail: moyass@diba.es

culo reside en que esta información se articula con los datos existentes sobre las peculiares condiciones paleoecológicas en las que vivió este primate, con el fin de proponer una hipótesis evolutiva capaz de explicar coherentemente la peculiar y única asociación de caracteres de *Oreopithecus*. Esta hipótesis se construye a partir de la introducción en el análisis de un hecho fundamental: que *Oreopithecus* vivió en condiciones de insularidad, argumento no suficientemente considerado en la literatura anterior. La evolución no es un fenómeno que ocurre en el vacío, sino que tiene lugar en el seno de los ecosistemas (MARGALEF, 1974), siendo las características de los mismos las que imponen la dirección en la que actúa la selección natural. Los ecosistemas insulares son bien distintos en sus características fundamentales a los ecosistemas continentales, en particular en su menor complejidad y en sus redes tróficas profundamente alteradas, como ya veremos más adelante. Por tanto, si queremos comprender las adaptaciones de *Oreopithecus*, no debemos intentarlo sin tener en cuenta las características del ecosistema en el cual evolucionó. Estamos convencidos de que en este hecho ha radicado el estado de absoluto desconcierto en el que ha estado la comunidad científica por más de un siglo ante *Oreopithecus*. Hoy en día existe ya una abundante literatura sobre la evolución en condiciones de insularidad que permite analizar *Oreopithecus* bajo una óptica distinta. Cualquier intento de comprender este primate sin tener en cuenta este hecho, es un error metodológico imperdonable abocado al fracaso, como lo demuestran las hipótesis contradictorias, exóticas y parciales, propuestas para este fascinante primate en el pasado.

OREOPITHECUS, EL DESCONCERTANTE.

Probablemente en la única cosa en que todos los autores que han trabajado en *Oreopithecus* estarían de acuerdo es en que es una especie enigmática, con una asociación de caracteres desconcertante.

Las múltiples, contradictorias y algunas de ellas incluso curiosas hipótesis filogenéticas propuestas para *Oreopithecus* son una buena muestra del desconcierto creado en la comunidad científica del siglo XX por tan curioso primate. Sobre la base de su anatomía dentaria, algunos autores lo han considerado un descendiente miocénico del antropoide oligocénico *Apidium* (SIMONS, 1960), mientras que para otros

era indudablemente un cercopitécido (algo aberrante) (DELSON, 1979, 1986). Para otros, mostraba importantes similitudes con un cierto grupo de hominoideos primitivos del Mioceno medio de Africa (HARRISON, 1986), con el gorila actual (GERVAIS, 1872), e incluso según GREGORY (1951) debería ser considerado un descendiente simiiforme de un artiodáctilo arbóreo primitivo del Eoceno. Sin embargo, ninguna de estas hipótesis es congruente con la información proporcionada por el esqueleto postcraneal. De modo resumido, tres han sido los intentos serios de análisis. Inicialmente HÜRZELER (1949, 1951, 1968) hizo particular hincapié en el hecho de que la anatomía postcraneal poseía algunas similitudes con el hombre actual, mientras que otros caracteres sugerían un estadio más primitivo similar al de los grandes antropoides vivientes (GAV). Esta hipótesis era congruente con los datos de la anatomía craneal descrita por HÜRZELER, lo que le llevó a la conocida hipótesis de que *Oreopithecus* representa una rama lateral tempranamente escindida de la línea de los homínidos. Hoy lo llamaríamos el grupo hermano. Los autores inmediatamente posteriores o bien ignoraron sus propuestas (DELSON, 1979, 1986) o bien consideraron banales sus observaciones sin darles ninguna relevancia. En este apartado se sitúan SCHULTZ (1950) y HARRISON (1986) quien ve en la morfología postcraneal de *Oreopithecus* la más antigua evidencia del tipo de esqueleto postcraneal de los GAV, considerándolo así un suspensor arbóreo generalista. Sólo SARMIENTO (1986) observó algunos de los caracteres postcraneales notables observados por HÜRZELER, pero no los interpretó del mismo modo. Sin embargo, hay que reconocer que la hipótesis filogenética de HÜRZELER tenía grandes lagunas, y fue considerada descabellada, mientras que los caracteres que sugerían locomoción bípeda fueron mayoritariamente ignorados, con la única excepción de STRAUS (1963). Una de las últimas hipótesis propuestas en base al esqueleto postcraneal es reciente (WALKER *et al.*, 1999), y propone que *Oreopithecus* tenía un comportamiento locomotor similar al de los lemúridos subfósiles gigantes de Madagascar, a los que se considera análogos locomotores a los perezosos actuales (*Bradypus* y *Choloepus*).

Estas diversas interpretaciones filogenéticas y funcionales muestran que *Oreopithecus* presenta un mosaico de caracteres dentales, craneales y postcraneales desconocido y que cualquier estudio fundamentado en el convencimiento de que no hay otras alternati-

vas funcionales que las que conocemos en los primates actuales, es un error metodológico de partida. Más grave es aún el problema cuando en ninguno de los anteriores trabajos interpretativos de la evolución de este primate se hace mención alguna al contexto paleogeográfico y paleoecológico en el que vivió.

EL MARCO.

INSULARIDAD- UN ESCENARIO ESPECIAL DE LA EVOLUCIÓN.

La consideración del hecho que *Oreopithecus* vivió durante algunos millones de años en una isla del Mediterráneo durante el Mioceno superior, debe de ser el primer paso para comprender las especiales presiones selectivas a las que estuvo sometido, y así comprender porqué la selección natural favoreció determinada combinación de caracteres.

Las faunas de vertebrados de ecosistemas insulares presentan unas características muy específicas que permiten reconocerlas cuando las encontramos en estado fósil. Una de las más importantes es la baja diversidad acompañada por un 'desequilibrio' en la estructura de la comunidad de mamíferos (y vertebrados en general), siempre en relación a las faunas continentales (SONDAAR, 1977). El grado de diversidad biótica en las islas es función de su tamaño (MCARTHUR & WILSON, 1967; GRANT, 1998). Debido a que las islas tienen un espacio limitado y por tanto unos recursos tróficos también finitos, albergan menor número de especies que los ecosistemas continentales. La isla donde vivió *Oreopithecus* ya no existe como tal, pero la distribución geográfica de la fauna endémica que acompaña a *Oreopithecus* sugiere que esta era grande, probablemente de tamaño superior a las que conocemos hoy en día en el Mediterráneo. Debía incluir, al menos, Cerdeña y la actual Toscana, como una única isla o un archipiélago (MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999). Este es ya un tamaño considerable y explica por qué su diversidad específica era superior a la de las otras faunas insulares conocidas en el Mediterráneo durante el Plio-Pleistoceno (Baleares, Cerdeña, Malta). Con respecto a la macrofauna hay 4 especies de bóvidos de los géneros *Maremmia* HÜRZELER & ENGESSER, 1976, *Etruria* HÜRZELER & ENGESSER, 1976 y *Tyrrhenotragus* WEITHOFER, 1888, un giráfido, *Umbriotherium azzarolii* HÜRZELER & ENGESSER, 1976, un suido,

Eumaiocoerus HÜRZELER, 1982, un mustélido, *Enhydryctis galictoides* (HÜRZELER, 1987), un anficiónido del género *Hyenarctos*, además de diversa microfauna (cuatro roedores, un sorícido y un lagomorfo). Esta diversidad, aunque notable para una isla, es muy inferior a la de la fauna continental de la época (las clásicas faunas Turolenses del Mediterráneo). Es también digno de mención el 'desequilibrio' (lo que SONDAAR (1977) llama 'unbalanced faunas') en la estructura de la comunidad de mamíferos, en comparación con el continente. Faltan los perisodáctilos, los cérvidos y los depredadores terrestres. Con respecto a este último punto hay que señalar que a pesar de que en la fauna con *Oreopithecus* hay dos carnívoros, un lutrino (probablemente piscívoro) y un anficiónido (probablemente un omnívoro similar a los úrsidos actuales) en ningún caso pueden considerarse, troficamente, depredadores de los mamíferos de la isla, como serían los félidos o cánidos en el continente. Por lo tanto la ausencia de depredadores terrestres, carácter común a todas las faunas insulares (SONDAAR, 1977) también se cumple en el presente caso de las faunas con *Oreopithecus*. Hay también otros criterios más específicos como son el gigantismo en los micromamíferos y enanismo en los mamíferos de mayor tamaño, el acortamiento de los metápodos y fusión de algunos huesos del tarso en los rumiantes (SONDAAR, 1977), que también encontramos en diversos representantes de la fauna de la Maremma.

Así pues dos características ecológicas de las islas son particularmente relevantes para nuestro análisis y deben ser mencionadas especialmente. Los recursos tróficos limitados, hecho que emana del propio hecho de la insularidad, y la ausencia de depredadores terrestres (SONDAAR, 1977; GRANT, 1998), que también es una simple consecuencia de la misma (normalmente el área geográfica que una población de un depredador terrestre necesita para mantener una biomasa suficiente para asegurar la supervivencia de la especie, es muy superior al tamaño de una isla mediana, (MARGALEF, 1974; GRANT, 1998). Estos factores, son los determinantes de las presiones selectivas responsables de las adaptaciones que se repiten insistentemente en los mamíferos insulares (SONDAAR, 1977; GRANT, 1998). Como resultado de estas, muchos de los habitantes de las islas pierden sus habilidades para la dispersión en un grado notable (e.g. pájaros, insectos o murciélagos que han perdido sus habilidades voladoras, JAMES & OLSON, 1983), y adoptan modos locomotores más energética-

mente económicos que sus parientes continentales (MCARTHUR & WILSON, 1967; GRANT, 1998). Estas adaptaciones del esqueleto tienen como resultado la disminución de la velocidad de carrera y la disminución de la movilidad en diversas articulaciones, como por ejemplo la que en los rumiantes permite el zigzag durante la carrera, comportamiento esencial para evitar la depredación (LEINDERS & SONDAAR, 1974). En otras palabras, todas las adaptaciones que en el continente se han seleccionado para intentar minimizar el efecto de la depredación, en una isla se pierden y se substituyen por otras adaptaciones que aseguran una locomoción más estable (reduce riesgos de accidentes) y además más económica, factor adaptativo importante en una área con recursos tróficos limitados como es una isla (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 2001).

La combinación entre la ausencia de depredadores y la limitación de los recursos tróficos, tienen otro importante efecto sobre las adaptaciones de los vertebrados en ecosistemas insulares. La ausencia de depredación tiene como consecuencia el crecimiento sin control de la población de herbívoros, de manera que la población alcanza densidades muy altas, e ineludiblemente se llega la superpoblación. Como consecuencia, los recursos tróficos, ya de por sí limitados se hacen particularmente escasos, llegándose a fases de desnutrición que suelen conducir a momentos de mortalidad en masa (SONDAAR, 1977). Estos episodios, probablemente cíclicos (ya que posteriormente el tamaño de la población se recupera) son instantes (en tiempo geológico) de alta selección, en los que solo los individuos (o especies) más eficientes cuando los recursos son escasos, así como los que han adquirido adaptaciones para usar recursos tróficos adicionales, van a sobrevivir y tener descendencia (SONDAAR, 1977). Este modelo es el que se ha usado para explicar el gradual incremento en hipodontia de la dentición en los bóvidos insulares, como en el caso de *Myotragus* (MOYÀ SOLÀ & PONS MOYÀ, 1981; ALCOVER *et al.*, 1981).

Por lo tanto en las islas se seleccionan positivamente dos características: Estrategias recolectoras de alimentos eficientes y mecanismos de ahorro energético. En este contexto se comprenden las adaptaciones locomotoras de *Myotragus* (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 2001), de ciervos insulares (SONDAAR, 1977) y de *Maremmia* (HÜRZELER, 1983). Los incisivos de crecimiento continuo de *Myotragus* (MOYÀ-SOLÀ & PONS-MOYÀ, 1981), y de *Maremmia* (HÜRZELER, 1983) se enmarcan en este contexto.

EL HÁBITAT DE *OREOPITHECUS BAMBOLII*.

En la actualidad, el hábitat de los grandes antropoides (orangután, gorila, chimpancé y bonobo) está restringido a las regiones tropicales de África y Asia. Este es precisamente el ambiente reconstruido para *Dryopithecus laietanus*, una forma filogenéticamente próxima a *Oreopithecus*, del Mioceno superior Europeo (MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1997). Entre aproximadamente los 12 y 9 M.a. *Dryopithecus* vivió durante un óptimo climático, como lo atestiguan los datos paleoclimáticos (ALBA *et al.*, in press) y confirman los datos paleobotánicos (SANZ DE SIRIA, 1998). Sin embargo una fuerte bajada de la temperatura cerca de los 9 M.a. condujo a un importante cambio florístico y faunístico en el que se enmarca, en Europa, la extinción de los hominoideos, entre ellos *Dryopithecus*. Por ello no se encuentran hominoideos a partir del Turoliense en la Europa continental (AGUSTI *et al.*, 1996).

Curiosamente, *Oreopithecus* vivió durante el Turoliense y su extinción se sitúa en el Turoliense final, probablemente coincidente con la crisis de salinidad Mesiniense hace unos 6 M.a. Ello implica que *Oreopithecus* no solamente fue la excepción que sobrevivió a la crisis Vallesiense, sino que además sobrevivió la mayor parte del Turoliense, cuando no encontramos grandes antropoides en Europa.

Aunque los lignitos de las minas de carbón de muchos yacimientos del área de la actual Toscana sugieren la presencia de áreas encharcadas con abundantes plantas acuáticas, y una preponderancia de helechos y árboles de zonas húmedas (BENVENUTI, *et al.* 1994; HARRISON & HARRISON, 1989) el espectro polínico es mucho más amplio. Incluye especies de suelos secos como Ericacea (*Arbutus unedo*) y que no toleran temperaturas altas como Betulaceae. También hay Taxodiaceae en abundancia, Pinaceae y Lauraceae, compatibles con un clima mediterráneo similar al actual. Por tanto el espectro florístico de toda el área muestra que habían zonas pantanosas locales inundadas, con su típica flora húmeda (que son las áreas donde los restos de la fauna también han podido conservarse) rodeadas de bosque abierto de tipo mediterráneo o sabana, en un clima templado. Un hábitat bien distinto de aquel en el que vivió *Dryopithecus*.

ANATOMÍA FUNCIONAL DE *OREOPITHECUS*.

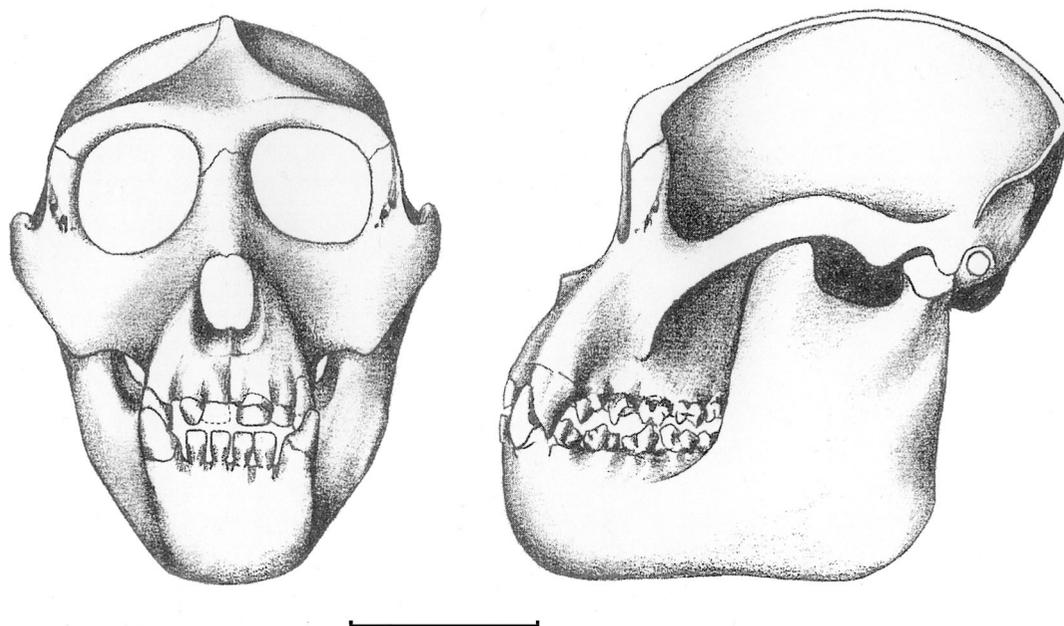


Figura 1.- Reconstrucción de la anatomía craneal de *Oreopithecus bambolii* Gervais (de MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1997).
 Figure 1.- Reconstruction of the skull anatomy of *Oreopithecus bambolii* Gervais (from MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER 1997).

LA ANATOMÍA CRANEAL Y DENTARIA.

La anatomía craneal y dentaria de *Oreopithecus* es única (HÜRZELER 1951, 1958, 1968). Reconstrucciones recientes (MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1997) basadas en 8 cráneos o fragmentos de cráneos deformados (IGF 11778, BA 40, 43, 60, 61, 62, 63 y 78), han permitido confirmar que una de las características más llamativas de su anatomía craneal es el acortamiento de la zona facial, con una raíz del zigomático baja y adelantada (Fig. 1). El neurocráneo es pequeño y globular con una fuerte cresta sagital en ambos sexos. Los dientes son de tamaño pequeño en relación a la masa corporal estimada a partir del esqueleto postcranial (JUNGERS, 1987; MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1997; ALBA *et al.*, 2001). La serie dentaria no tiene diastema entre premolares y caninos. Los incisivos están implantados verticalmente y los caninos son pequeños y exhiben un reducido dimorfismo sexual (ALBA *et al.*, 2000). Los molares poseen, sorprendentemente para un hominoideo, la corona relativamente alta, cíngulos y cúspides suplementarias que llegan incluso a estar presentes en los incisivos.

Esta peculiar morfología dentaria es la que indujo a UNGAR & KAY (1995) a sugerir que *Oreopithecus* era

folívoro, en contraste con *Dryopithecus* presuntamente más frugívoro. Estos autores consideran que la proliferación de crestas y cíngulos es una adaptación a la folivoría. Sin embargo otros autores (MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1977) encuentran en los pécaris actuales y fósiles el patrón dentario análogo que más se aproxima al de *Oreopithecus*. Estos artiodáctilos son esencialmente herbívoros con tendencias a la omnivoría.

A pesar de ello, en nuestra opinión la morfología dentaria de *Oreopithecus* puede ser un carácter secundario, consecuencia de las adaptaciones craneales de este taxón. Se ha propuesto (MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1977; ALBA *et al.*, 2001) que la anatomía craneal de *Oreopithecus* se ha adquirido mediante un proceso de heterocronía. Esto significa que durante el curso de la evolución, la selección natural (uno de los términos del binomio esencial de la evolución) ha actuado sobre la variabilidad (el segundo término del binomio) de origen ontogenético y no sobre la variabilidad de origen mutacional, que es al azar. Por algún motivo, (todavía no demasiado claro), en *Oreopithecus* se seleccionó una morfología craneal pedomórfica, posiblemente neoténica (MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1997). Esto significa que durante la evolución se han seleccionado, caracteres juveniles del

ancestro (que en este caso se cree que es *Dryopithecus* o forma similar (MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1997; HARRISON & ROOK, 1997) en el descendiente (*Oreopithecus*). En este punto es importante recordar que los fenómenos de heterocronía pueden afectar a todo el individuo o solo afectar una de sus partes (ALBA *et al.*, 2000). En el presente caso, como ocurre con el bonobo (*Pan paniscus*), ha afectado solamente al cráneo. De hecho toda la anatomía craneal de *Oreopithecus* responde a este modelo: es microcéfalo (cráneo pequeño en relación con el tamaño corporal), con morfología juvenilizada, que implica poco prognatismo facial, con la raíz del zigomático baja y adelantada. Es bien conocido que en las especies con morfología craneal pedomórfica (como por ejemplo perros pequeños (HERRE & RÖHRS, 1990) se origina un conflicto estructural para mantener el mismo número de dientes en un espacio mandibular y maxilar menor. Las soluciones a este conflicto suelen ser diversas, pero la mayoría implican microdontia i/o pérdida de diastemas, incompleta erupción de los últimos molares e incluso imbricación de diferentes piezas dentarias con el fin de disminuir la longitud efectiva de la serie dentaria. Estos "ajustes" son consecuencia de la microcefalia y el escaso prognatismo de estas formas. En *Oreopithecus* se han ensayado todas estas soluciones (MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1997; ALBA *et al.*, 2001). Este proceso va acompañado de una reducción en el dimorfismo sexual de los caninos, fenómeno ligado al mismo proceso heterocrónico de la pedomorfosis (ALBA *et al.*, 2000).

En los casos en que la pedomorfosis solo afecta a una parte de un organismo y no a su totalidad, como ocurre en *Oreopithecus* donde el cráneo ha reducido su tamaño, mientras que la masa corporal se mantiene inalterable (no hay un proceso de enanismo) (ALBA *et al.*, 2000), se producen disarmonías estructurales que necesitan reajustes para que el morfotipo resultante sea biológicamente viable. Al ser la masa corporal del descendiente la misma que la del ancestro, pero el tamaño de la dentición menor, se genera un conflicto con la capacidad de procesar la misma cantidad diaria de alimento. Una reducción en el tamaño de los dientes, sin una disminución de la masa del animal debería ir acompañada por un cambio en el sistema masticatorio que permitiese el procesado de la misma cantidad de alimento. La única solución a este dilema es aumentar de algún modo la superficie dentaria complicando el dibujo dentario, añadiendo cúspides y crestas accesorias e incremen-

tando la altura de la corona, tal y como precisamente hace *Oreopithecus*. Por este motivo creemos que la morfología dentaria es en este caso, poco informativa de las adaptaciones tróficas y es solamente un producto secundario del proceso evolutivo. Problema distinto es averiguar las causas de la selección de una anatomía craneal pedomórfica en *Oreopithecus*, y su homólogo actual *Pan paniscus*. Se está trabajando en ello.

LA LOCOMOCIÓN DE *OREOPITHECUS*.

El esqueleto postcraneal de *Oreopithecus* muestra un conjunto notable de características que podrían considerarse adaptaciones a trepar verticalmente (vertical climbing) (HARRISON, 1987, 1991; SARMIENTO, 1997), en particular el amplio tórax anteroposteriormente aplanado, el tronco corto y el alto índice intermembral (relación longitud brazo/pierna). Juntamente a estos caracteres, que comparte con su presunto ancestro *Dryopithecus* y los grandes antropoides vivientes, presenta otros caracteres más 'exóticos' y difíciles de interpretar. Esta dificultad proviene del hecho de que así como tenemos otros modelos de adaptaciones insulares para bóvidos, ciervos, elefantes, etc., no hay ningún otro caso conocido de un gran antropoide insular. Esto ha hecho muy difícil la interpretación de la anatomía y evolución de *Oreopithecus*.

Autores anteriores habían descrito una serie de caracteres particulares como son el gran ángulo epicondilar del fémur, la pelvis relativamente corta, con una extraordinariamente desarrollada espina iliaca antero-inferior, la distancia entre la articulación sacro-iliaca y el acetábulo reducida, todos ellos no presentes en los grandes antropoides fósiles (*Dryopithecus*) o actuales, y que fueron relacionados por algunos autores con la locomoción bípeda (KUMMER, 1965; HÜRZELER, 1968). Sin embargo, la escasez de los caracteres, el mal estado de conservación de algunos restos fósiles y su escasa restauración en algunos casos, no ofrecieron las garantías suficientes a la comunidad científica (siempre hipercrítica con los trabajos de los demás) para que estos caracteres fuesen convenientemente interpretados. La mayoría de estos fueron considerados primitivos (HARRISON, 1986, 1991), hipótesis más fácil de defender.

En los últimos años, un importante número de especímenes, previamente no estudiados y algunos de ellos ni siquiera completamente restaurados del Museo de Historia Natural de Basilea fueron reanali-

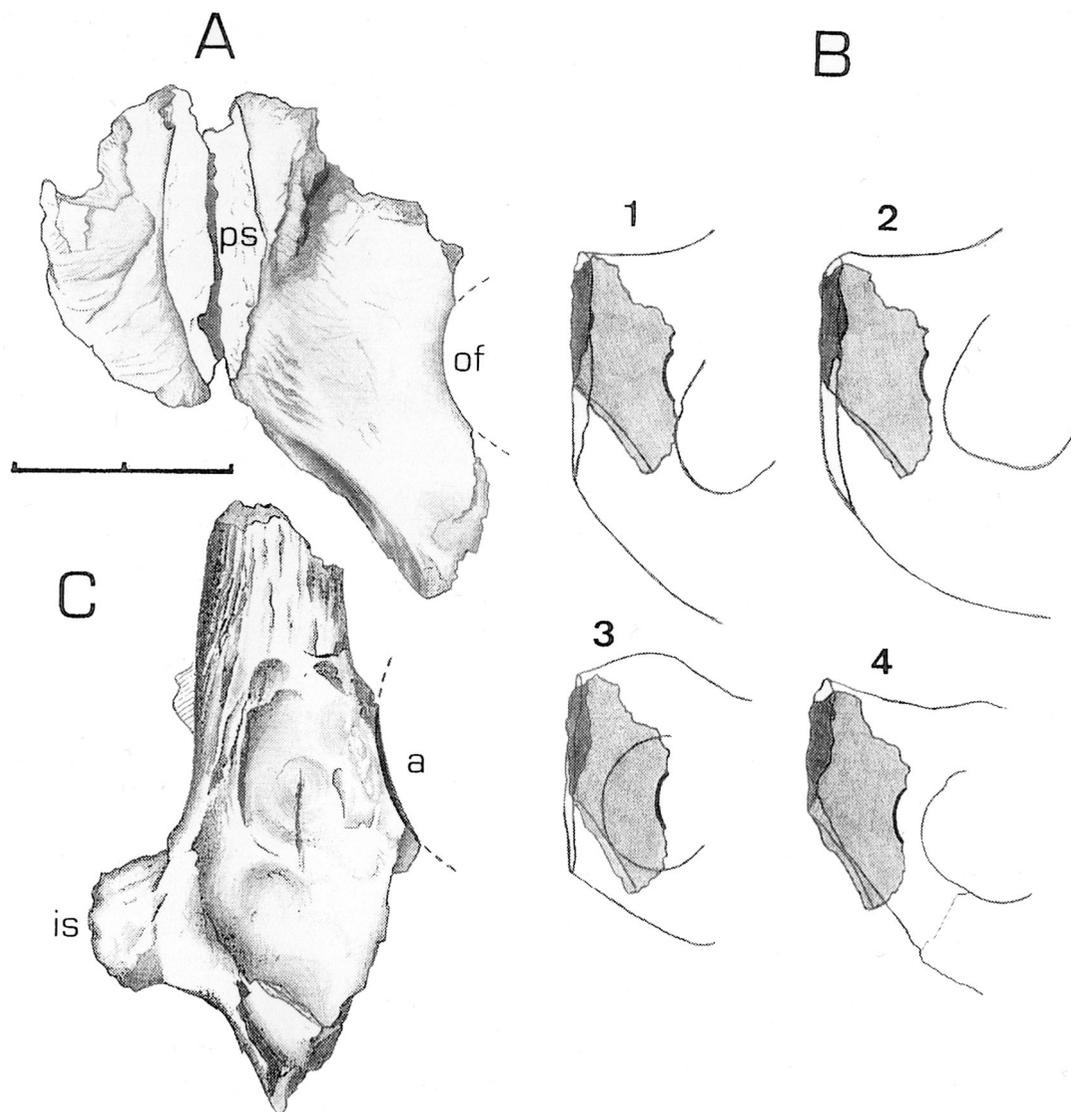


Figura 2.- Elementos de la pelvis de *Oreopithecus bambolii*. A: Sinfisis púbica completa (BA 71). ps: sinfisis púbica; of: Foramen obturador; B: Vista dorsal del pubis derecho de *Oreopithecus* dibujado a la misma escala y superpuesto con 1: *Pan*; 2: *Pongo*; 3: *Symphalangus*; 4: *A. afarensis* (AL-288-1). C: Fragmento de isquion (BA 71) con is: espina isquiática; a: acetabulum. Escala gráfica 2 cm.

Figure 2.- Pelvic elements of *O. bambolii*. A: Complete pubic symphysis (BA 71). ps: pubic symphysis; fo: obturator foramen. Dorsal view of the left partial pubis of *Oreopithecus*, drawn to the same scale and overlapping those of 1. *Pan*; 2: *Pongo*; 3: *Symphalangus*; 4: *A. afarensis* (AL-288-1). C: Partial ischium (BA 71) with is: ischial spine; a: acetabulum. Scale bar 2 cm.

zados, previa restauración en el Instituto de Paleontología M. Crusafont de Sabadell, por los autores del presente trabajo.

Este análisis permitió ampliar y precisar la anatomía de *Oreopithecus*. El estudio de la región lumbar de la columna vertebral, en particular el espéci-

men BA#72 muestra algunos caracteres sugerentes de lordosis (una típica característica humana asociada a la locomoción bípeda). El espécimen BA#72, a pesar de estar aplastado por el peso de los sedimentos, muestra la típica morfología de incremento caudal de la distancia entre las facetas articulares y la

mayor longitud del cuerpo vertebral en su parte ventral (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1997). Sin embargo, esta característica no está presente en la región lumbar del espécimen IGF11778, por lo que sin más material, el significado de esta característica no está clara. El espécimen BA#71 conserva gran parte del pubis y la región de la sínfisis púbica. Mientras que en los antropoides esta sínfisis es notablemente larga, como corresponde a un animal cuadrúpedo, en *Oreopithecus* y los australopitecos es corta (Fig. 2) (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ 1977). El isquion, del cual disponemos de tres especímenes (BA#182; BA#71; BA#208) muestra una extraordinariamente larga y robusta espina isquiática (Fig. 2). Las espinas isquiáticas son la parte osificada del ligamento sacroespinoso, cuya misión es prevenir la rotación del sacro bajo el peso del tronco. Estas espinas están ausentes en los primates cuadrúpedos, mientras que están fuertemente desarrolladas en los bípedos, como *Australopithecus* y *Homo*. Solo en los antropoides que usan frecuentemente posturas verticales del tronco, como el orangután y el gibón, estas espinas están insinuadas. Las de *Oreopithecus* poseen un tamaño similar al humano, indicando que probablemente su tronco descansaba vertical y libremente sobre el sacro (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1977). Similares conclusiones se han obtenido al estudiar la estructura trabecular interna de la pelvis (ROOK *et al.* 1999).

Las rodillas de *Oreopithecus*, poseen una morfología que comúnmente se denomina rodilla en valgo (genu valgum) (KUMMER, 1965). Esto significa que, considerando la pierna derecha en vista frontal, el fémur forma externamente un ángulo menor de 180 grados con la tibia, que adopta una posición vertical. Esta morfología contrasta con la que se observa en los primates en general, en el que el fémur y la tibia forman un ángulo de 180 grados o superior (genu varum). La rodilla en valgo es típica de los seres bípedos, en particular cuando esta orientación afecta específicamente la parte distal de la diáfisis y no solamente la epífisis, como ocurre en algunos fémures de *Pongo* e *Hylobates*. Esta disposición de la rodilla en *Homo*, *Australopithecus* y *Oreopithecus* tiene como función situar las rodillas cerca de la vertical del centro de gravedad del cuerpo para poder soportar el peso del cuerpo durante la locomoción bípeda (PREUSCHOFT & TARDIEU, 1996).

El pie de *Oreopithecus* es un capítulo aparte. Reconstruido inicialmente como un pie típico de un

antropoide, similar al de un chimpancé, con alta movilidad y capacidad prensil, típicas de un primate trepador habitante de los árboles (SZALAY & LANGDOM, 1987). Sin embargo, una vez reconstruido en base en los especímenes BA#79 y BA#83, hubo que replantearse totalmente su anatomía y en particular su interpretación funcional (Fig. 3) (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1977). La primera característica sorprendente y única del pie de *Oreopithecus* es que el eje de los metatarsianos 2-5 no es paralelo al plano sagital del cuerpo como ocurre en todos los primates, sin excepción. En *Oreopithecus* los metatarsianos están permanentemente desviados hacia fuera del cuerpo, permanentemente abducidos lateralmente. Este carácter va asociado con una capacidad de hiperabducción del metacarpiano primero. El tamaño pequeño del cuboide, la gran superficie articular de los cuneiformes lateral y central, y el metatarsiano segundo firmemente encajado entre los cuneiformes y el metatarsiano tercero, indican un énfasis en la transmisión de fuerza en el lado medial del pie, en contraste al lateral, que es lo habitual en los primates. Los metatarsianos son cortos y minimamente curvados, de una longitud similar, de manera que comparativamente a un pie de chimpancé, el metatarsiano 2 es relativamente corto y el 5 largo. La orientación del *tuber calcis* indica la dirección en la cual actúa el músculo gastrocnemius, que sigue la dirección de la tibia. En *Oreopithecus* es cercana a la vertical en relación a la planta del pie y a la superficie del astrágalo, donde se articula la tibia (Fig. 3a) (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1977). Ello sugiere que la estructura del pie es concordante con la posición de la rodilla en valgus, como en el caso humano, y nada adecuada para trepar verticalmente. En los antropoides este vector es notablemente más inclinado externamente, mostrando como la dirección de acción del gastrocnemius y la orientación de la tibia corresponden a una pierna con la rodilla en varus, típica de un trepador vertical (Fig. 3b). Otro conjunto de características, sugiere escasa movilidad (particularmente dorsiflexión y rotación) en el tarso, tales como la morfología baja y rectangular de la articulación entre calcáneo y cuboide; la presencia incluso de ligamentos intra-articulares en esta misma articulación (BA#71) es un paso más allá de la rigidez y escasa movilidad del pie de *Oreopithecus*. Estructuras análogas han sido descritas en otros mamíferos insulares, como el caso de *Myotragus* (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 2001). Las articulaciones entre el tarso y el metatarso son planas y

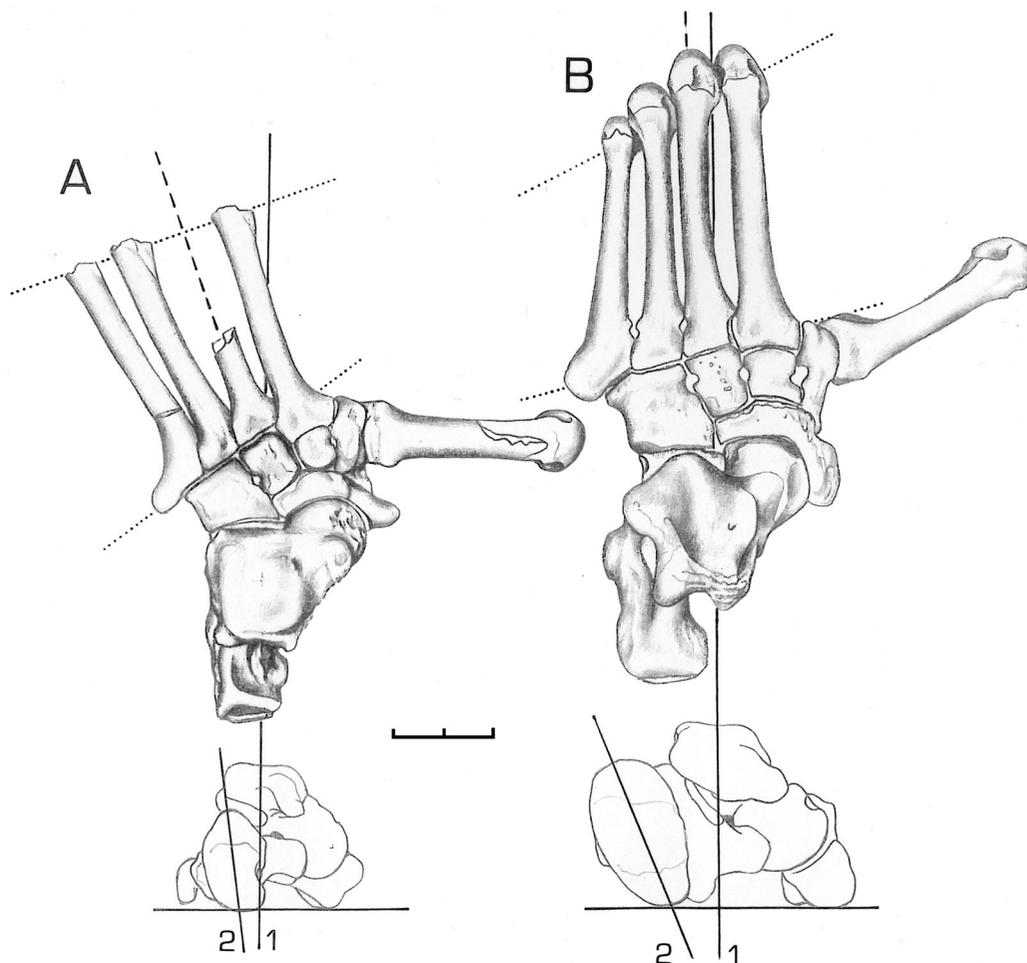


Figura 3.- Anatomía del pie. A: *Oreopithecus bambolii* (basada en BA79 y BA83). B: *Pan troglodites*. Vista dorsal. Línea continua: eje del pie; línea discontinua: eje del metatarsiano 3. Parte inferior: vista posterior del pie con los elementos del tarso articulados, 1: Línea de gravedad; 2: Inclinación del tuber calcis (de KÖHLER & MOYA-SOLÀ 1997). Escala gráfica 2 cm.

Figure 3.- Foot anatomy. A: *Oreopithecus bambolii* (based on BA79 y BA83). B: *Pan troglodites*. Dorsal view. Continuous line: long axis of the foot; interrupted line: axis of the Mt3. Lower: Posterior view of the articulated tarsal elements. 1: line of gravity; 2: inclination of the tuber calcis (from KÖHLER & MOYA-SOLÀ, 1997). Scale bar 2 cm.

a pesar de la capacidad de abducción/adducción del metatarsiano 1 de *Oreopithecus*, las características descritas antes abogan por un pie con escasa movilidad y reducidas capacidades de inversión, que indican claramente que *Oreopithecus* poseía reducidas capacidades para trepar verticalmente a los árboles.

Mover el cuerpo es una función vital para cualquier animal, y en especial la propulsión se hace normalmente mediante los pies. Debido a que los pies funcionan como palancas que deben elevar la masa

corporal, sus proporciones reflejan la masa que deben mover. Relacionando las proporciones del pie (de la palanca) mediante la relación r/R en la que r es la distancia entre la inserción del músculo gastrocnemius y el centro de la articulación entre la tibia y el astragalo, y R la distancia entre este último punto y el punto más anterior de la extremidad distal del tercer metatarsiano, con la masa corporal en los primates se demuestra que las proporciones del pie están determinadas por el peso que deben soportar y

trasladar (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1977). Platirrinos, cercopitécidos y chimpancés poseen unas proporciones similares y se sitúan en una misma línea de regresión con una alta correlación entre ambos parámetros ($r = 0.933$), con una pendiente de 0.11. Solo cuatro formas no siguen la norma general. El orangután (*Pongo*) que por su peso tiene un índice r/R muy bajo debido al enorme alargamiento de los metatarsianos que este primate usa esencialmente para colgarse por los pies como si de manos se tratase. Esta adaptación va en detrimento de la pérdida de las capacidades de propulsión del pié en el suelo. Por este motivo el pié del Orangután es el tipo del pié adaptado a la vida arborícola de manera especializada. El caso opuesto es el de *Homo*, que posee una relación r/R muy alta al tener R corto y r largo. Estas proporciones son la consecuencia de que el ser humano es el único primate actual que soporta sobre sus pies el doble de masa que el resto de primates, que lo reparten entre manos y pies al ser cuadrúpedos (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1977). Es por lo tanto una consecuencia de la adaptación a la locomoción bípeda. El tercer caso que se sale de la norma es el del *Gorilla*. Como en el caso humano la relación r/R es muy alta al tener un brazo de fuerza largo. En proporciones es pues similar al humano, pero en cambio no es bípedo. Ello es debido a un problema de alometría entre masa muscular y trabajo que es capaz de ejercer el músculo. La capacidad de generar fuerza de un músculo no se incrementa isométricamente con su masa sino con su sección, de modo que cuando la masa del cuerpo aumenta al cubo la fuerza muscular solo lo hace al cuadrado. Este es un gran problema para el gorila ya que sus músculos generan relativamente menos fuerza para mover su enorme masa corporal que la que generan los antropoides más pequeños. Esta restricción alométrica la ha resuelto cambiando las proporciones del pié, incrementando la relación r/R , aumentando así la ventaja mecánica del músculo, de modo análoga a lo que se consigue cuando se cambia de marcha en un automóvil (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1977). Por tanto las proporciones del pié del gorila son una consecuencia estructural de su enorme tamaño y no una adaptación específica a la locomoción bípeda. El cuarto y último caso es *Oreopithecus* que se incluye en este grupo con una relación r/R muy alta para su masa corporal. Estas proporciones atípicas no pueden explicarse, como en el caso del gorila, como consecuencia de una gran masa corporal, ya que la de *Oreopithecus* es incluso inferior a la de un chimpancé.

Por tanto, en el caso de *Oreopithecus*, la única explicación posible a las proporciones del pié es una adaptación a soportar sobre los mismos el doble de la masa corporal que un primate cuadrúpedo. Esto también sugiere que *Oreopithecus* era bípedo de manera habitual (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1997).

LA LOCOMOCIÓN BÍPEDA ES COSA DE MANOS.

Los australopitecos y los humanos poseen unas características muy particulares en las manos que diversos autores han relacionado, de una manera u otra, con la locomoción bípeda. Ya DARWIN (1884) y WASHBURN (1959) sugirieron que de la adquisición de la locomoción bípeda facilitó la liberación total o parcial la mano de las constricciones mecánicas que impone la locomoción. La desaparición de estas permitió la adquisición de la anatomía más adecuada para convertir la mano en unos óptimos instrumentos para la manipulación (ALBA *et al.*, in press).

La anatomía de las manos de los primates refleja el comportamiento locomotor mas que cualquier otra actividad, simplemente porque en cualquier actividad locomotora realizada con la mano se ejercen niveles de estrés más altos que en cualquier otro tipo de actividad, como la manipulación (PREUSCHOFT & CHIVERS, 1993).

El primer carácter que es importante analizar es la longitud de la mano en relación con la masa corporal. Relacionando la longitud de la mano con la masa corporal en antropoides, se constata que la mayoría de los antropoides poseen unas manos similares a *Homo* (Fig.4) (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1977). En cambio los grandes hominoideos vivos, gibones, orangutanes y chimpancés poseen manos notablemente más largas con respecto a su masa corporal. Este hecho tiene un especial significado ya que manos muy largas es lo que cabría esperar en un grupo especializado en la suspensión como son los hominoideos vivos, ya que para asegurar la mano en el soporte, cuanto mayor superficie de fricción esta tenga mejor y más segura será la presa. Esta característica es plenamente coincidente con la estructura corporal ortógrada (adaptada a usar posturas verticales del tórax) de los hominoideos vivos. En los hominoideos fósiles encontramos formas como *Dryopithecus* que poseen una mano larga en relación a su masa corporal, y como predice el modelo, va asociada a una estructura corporal ortógrada

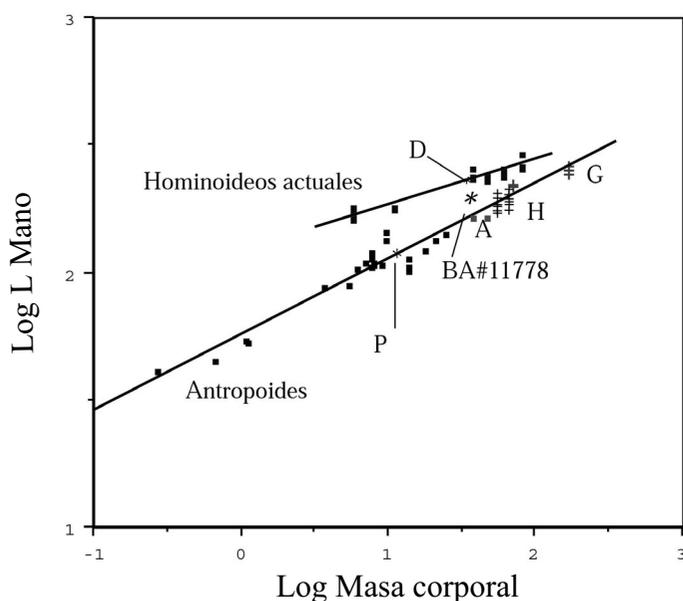


Fig. 4.- Gráfico logarítmico entre la longitud de la mano (carpo, metacarpo y falanges del tercer dedo) y la masa corporal. P: *Proconsul heseloni* (Mioceno inferior, Kenia); O: *Oreopithecus*; A: *A. afarensis*; H: *Homo sapiens*; G: *Gorilla gorilla*; D: *Dryopithecus laietanus* (datos de MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999).

Figure 4.- Logarithmic plot of hand length (carpal, metacarpal and phalanges of the third digit) and body mass. P: *Proconsul heseloni* (Mioceno inferior, Kenia); O: *Oreopithecus*; A: *A. afarensis*; H: *Homo sapiens*; G: *Gorilla gorilla*; D: *Dryopithecus laietanus* (data from MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999).

(MOYÀ-SOLÀ & KÖHLER, 1996). También encontramos formas más primitivas, como *Proconsul* que poseen una mano más corta, como los antropoides generalistas, y en este caso va asociada con una estructura corporal pronógrada (adaptada para usar el tronco en posición horizontal) (Fig. 2). *Oreopithecus* es, nuevamente, una excepción. Posee una estructura corporal ortograda (HARRISON, 1996, 1991; KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1997), por lo que sería predecible una mano larga como la de los hominoideos modernos o *Dryopithecus*. Sin embargo nada más lejos de la realidad. *Oreopithecus* posee las manos cortas en relación con su masa corporal (Fig. 4) (MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1997), a pesar de que algunos autores han expresado una opinión opuesta (aunque no basada en datos cuantitativos, (SUSMAN, 1985). Los únicos ejemplos conocidos que asocian ortogradía y mano corta son los homínidos actuales (*Homo*) y los fósiles (ALBA *et al.*, in press).

Los detalles interesantes de la mano de *Oreopithecus* no se acaban aquí. En la mayoría de primates existe una relación muy estable entre la longitud del primer dedo (pulgar) y el resto (como referencia se usa el tercero). El pulgar es corto en relación a los demás dedos, llegando en algunas formas muy especializadas a desaparecer casi totalmente (*Ateles* y colobinos). *Oreopithecus* es con relación a este carácter también excepcional. Tiene un pulgar muy largo en relación a los demás (Fig. 5) (MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999). Nueva-

mente, solo los homínidos bípedos poseen proporciones similares (Fig. 5). En estos últimos las proporciones se han interpretado como una adaptación a una manipulación eficiente (ALBA *et al.*, in press).

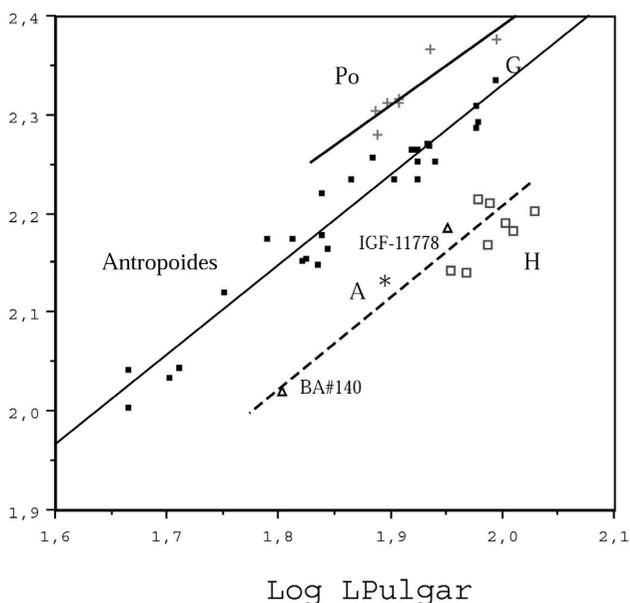
Otras características más específicas de la mano de *Oreopithecus* (Fig. 6) también encuentran un paralelismo con los homínidos (MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999). De ellas es particularmente relevante la presencia de una profunda área para la inserción del *flexor pollicis longus* en la cara palmar de la falange distal del pulgar (Fig. 7). En los homínidos bípedos también existe esta área de inserción y va ligada a la existencia de un músculo particular, el *flexor pollicis longus*, que permite la presa de precisión con fuerza entre el pulgar y el dedo índice, un movimiento clave de las altas capacidades manipulativas de la mano humana. La orientación diagonal de la articulación capitatum/metacarpo 2, es otro carácter morfológico de la mano de *Oreopithecus*, que confirma la funcionalidad de esta presa (MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999). Este carácter es también exclusivo de los homínidos.

LA EVOLUCIÓN DE *OREOPITHECUS* EN CONDICIONES DE INSULARIDAD: EL MODELO.

Hasta ahora hemos ido desgranando la información necesaria para interpretar la evolución de *Oreo-*

Figura 5.- Gráfico logarítmico entre la longitud del pulgar y la longitud del índice. Po: *Pongo pygmaeus*; G: *Gorilla gorilla*; Ch: *Pan troglodites*; H: *Homo sapiens*; A: *A. afarensis*; BA 140 y IGF 11788 *Oreopithecus bambolii* (datos de MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999).

Figure 5.- Logarithmic plot of the length of the pollex and the length of the third digit. Po: *Pongo pygmaeus*; G: *Gorilla gorilla*; Ch: *Pan troglodites*; H: *Homo sapiens*; A: *A. afarensis*; BA 140 y IGF 11788 *Oreopithecus bambolii* (data from MOYÀ-SOLÀ *et al.*, 1999).



pithecus en el marco ecológico correcto. Hemos resumido la información morfo-funcional básica y hemos remarcado aquellas características ecológicas de la insularidad que consideramos han tenido un papel relevante en la evolución de este primate. Este apartado final pretende relacionar toda esta información con el fin de proponer una hipótesis coherente que explique la peculiar asociación de caracteres de *Oreopithecus*. Hasta ahora, para construir una hipótesis sobre el origen y las adaptaciones de este taxón, únicamente se había utilizado un aspecto parcial de su anatomía, sin considerar el resto. Ninguna de estas hipótesis ha sido capaz dar una explicación a toda la asociación de caracteres. Los caracteres incómodos o “incongruentes” con la hipótesis preferida, eran dejados de lado. Por otra parte, el contexto ecológico en el cual vivió, la insularidad, no fue ni siquiera mencionado en la interpretación. Nosotros proponemos aquí una hipótesis, que creemos capaz de resolver el puzzle de *Oreopithecus*.

Los hominoideos construyen grandes y confortables nidos en los árboles. De hecho gran parte de la actividad diaria, como comer o desplazarse lo hacen en los árboles. Pero los primates no viven y duermen en los árboles por afición, sino por motivos más trascendentales. En ellos evitan, o al menos lo intentan, la depredación. De aquí las adaptaciones locomotoras a la vida arborícola de los primates. Sin embargo, este comportamiento tiene un inconveniente. Las caídas desde los árboles son frecuentes, mas de lo que

cabría esperar en animales tan hábiles. La forzada elección de los primates por la vida arborícola entraña un aspecto negativo que puede conllevar la muerte (SCHULZ, 1941).

Por otro lado, vivir en los árboles no es solamente arriesgado por las caídas, sino que además es energéticamente costoso (PEARSONS & TAYLOR, 1977; YAMAZAKI & ISHIDA, 1983). Estos autores han demostrado que trepar y moverse en un árbol, sea para recolectar alimentos o para desplazarse en el espacio, es cuatro veces más caro en términos de energía que moverse por el suelo, ya sea de manera cuadrúpeda o bípeda.

La ausencia de depredadores en la isla, modifica completamente las condiciones ecológicas en las que vivía el ancestro continental de *Oreopithecus*. Los factores que determinan la adaptación a vivir en los árboles desaparecen, y con ello el “precio” que pagaba el ancestro por vivir en un ambiente con depredadores terrestres (gasto energético cuatro veces mayor y un mayor riesgo de caídas peligrosas), se convierten en presiones selectivas (menor riesgo de caídas y menor gasto de energía) que favorecen una ‘readaptación’ a la vida en el suelo (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1997). Exactamente los mismos argumentos han sido usados para explicar las adaptaciones de *Myotragus* y otros mamíferos insulares (SONDAAR, 1977; KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 2001).

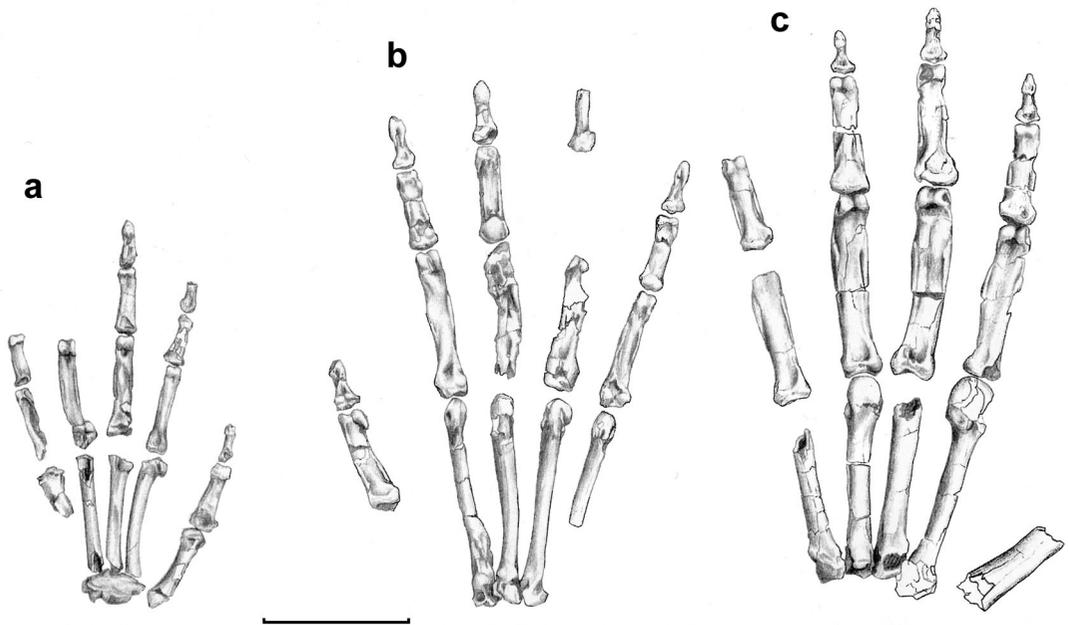


Figura 6.- Manos de, a: *Oreopithecus bambolii* (BA 140); b: *O. bambolii* (IGF 11788); c: *Dryopithecus laietanus*. Vista palmar.
 Figure 6.- Hands of: a: *Oreopithecus bambolii* (BA 140); b: *O. bambolii* (IGF 11788); c: *Dryopithecus laietanus*. Palmar view.

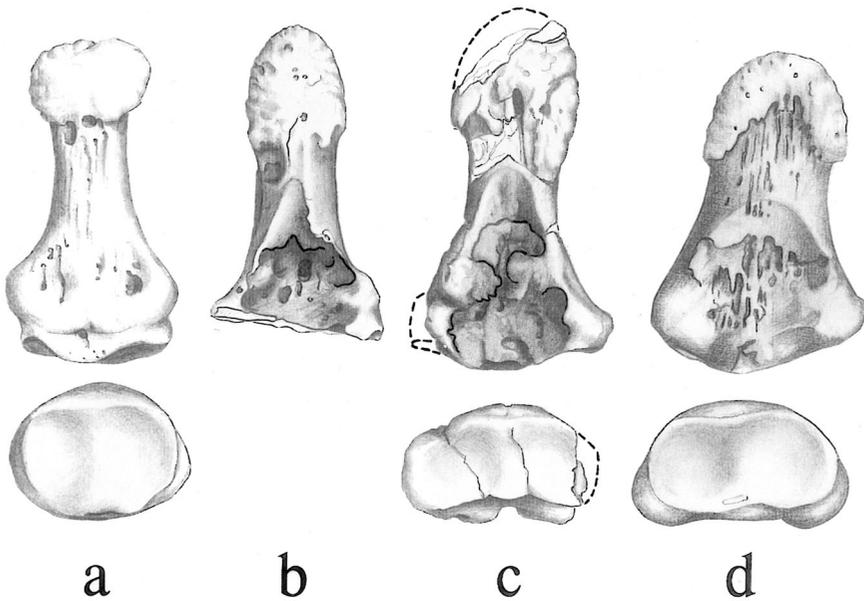


Figura 7.- Falange distal del pulgar en diversos hominoides. A: *Pan troglodites*; b: BA 130 y c: IGF 11778 *Oreopithecus*. d: *Homo sapiens*. Nótese la fuerte impresión para el tendón del flexor pollicis longus en *Oreopithecus* y *Homo*.
 Figure 7.- Distal phalanx of the thumb in some hominoids. A: a. *Pan troglodites*; b: BA 130 and C. IGF 11778 *Oreopithecus*. D: *Homo sapiens*. Note the strong impression for the flexor pollicis longus tendon in *Oreopithecus* and *Homo*.

En este punto, la pregunta es ¿Qué alternativas locomotoras tenía *Oreopithecus* en el suelo?. Obviamente solo dos, locomoción cuadrúpeda o bípeda, ambos energéticamente equivalentes (PEARSONS & TAYLOR, 1977; YAMAZAKI & ISHIDA, 1983). En este punto, la estructura corporal ortógrada del ancestro de *Oreopithecus* (*Dryopithecus*) debe haber jugado un papel relevante en la solución adoptada. Como hemos comentado anteriormente, esta estructura corporal es una adaptación al uso frecuente del tronco en posición vertical, una adaptación a la vida arborícola en un contexto de tamaño corporal grande. Estructuralmente es un paso "intermedio" entre la postura típicamente pronógrada de los primates cuadrúpedos generalistas y la locomoción bípeda. Por lo tanto, la estructura corporal del ancestro de *Oreopithecus* puede considerarse una preadaptación a la locomoción bípeda. En otras palabras, la preadaptación del ancestro a usar posturas verticales del tronco condicionó el resultado final del proceso.

Por otra parte hay un segundo factor que ha podido intervenir activamente en la adaptación al bipedismo de *Oreopithecus*. Como hemos visto anteriormente, *Oreopithecus* muestra intrigantes convergencias con los homínidos en la anatomía de la mano. En un ecosistema insular sin depredación y por lo tanto donde es posible la vida en el suelo, la locomoción bípeda tiene la ventaja, ante la cuadrúpeda, de que las extremidades superiores no intervienen habitualmente en la locomoción. Este hecho, aparentemente irrelevante, tiene sin embargo una trascendencia capital. Las manos libres de las constricciones mecánicas que impone la locomoción cuadrúpeda pueden adaptarse a cumplir otra función como instrumentos manipuladores de alta eficacia, dirigida a la recolección de alimentos. De modo similar interpretan algunos autores (HUNT, 1994) el origen del bipedismo humano. En cierta manera las manos de *Oreopithecus* son el análogo a los incisivos de crecimiento continuo de muchos rumiantes insulares. En una isla, la ausencia de depredación tiene como consecuencia un incontrolado aumento de la densidad de población, que a su vez incrementa la competencia intra e interespecífica por el alimento, ya de por sí limitado en una isla (SONDAAR, 1977; ALCOVER *et al.*, 1982). Este hecho es más acuciante, si como en este caso, gran parte de la isla estaba poblada por árboles con escaso valor nutritivo en sus frutos y hojas (ver biotopo de *Oreopithecus*). Estas presiones selectivas conducen a la supervivencia de los individuos más eficientes en la recolección de alimentos.

Por lo tanto como hemos visto, todas las características anatómicas del esqueleto locomotor de *Oreopithecus* convergen hacia una misma conclusión: la adaptación a la locomoción bípeda habitual. De las características ecológicas del ecosistema insular en las que vivió, en particular la ausencia de depredadores terrestres y la alta competencia intra y interespecífica por los limitados recursos tróficos de una isla, emanaron las presiones de selección responsable de la adaptación a este modo de locomoción, que tiene como ventaja, la liberación de las manos para su uso exclusivo en la recolección y el procesamiento de alimentos en un contexto de alta competencia intra e interespecífica por los recursos tróficos. Esta hipótesis es congruente con los estudios, antiguos y recientes, en los que se vincula el origen del bipedismo humano con las manos y su uso para cargar i/o recolectar alimentos (DARWIN, 1874; WASHBURN, 1959; HUNT, 1994; VIDEAM & MCGREW, 2002).

Como conclusión general, queremos insistir una vez más en que hubiera sido imposible comprender *Oreopithecus* (como de hecho lo ha sido por más de un siglo) si no hubiéramos analizado su evolución en el contexto ecológico en el que se produjo. Los intentos anteriores de análisis se basaron en el convencimiento que *Oreopithecus* era otro primate continental más, solo un tanto exótico. De aquí la importancia de considerar el marco ecológico en el que ocurre la evolución para ser capaces de interpretar correctamente las adaptaciones de un determinado taxón fósil. MARGALEF (1974) lo ha expresado muy adecuadamente cuando escribió que la evolución no ocurre en el vacío sino en el seno de los ecosistemas y es precisamente en las características y la dinámica de los mismos donde encontraremos las respuestas que nos ayudarán a interpretar las adaptaciones y la evolución de los seres vivos del pasado

AGRADECIMIENTOS

A Burkard ENGESSER y Lorenzo ROOK por las facilidades dadas para acceder al material original. Queremos agradecer también a Emiliano AGUIRRE y un revisor anónimo sus consejos, así como a los editores de este volumen por su paciencia. Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto BTE2001-1076 del Ministerio de Ciencia y Tecnología. Finalmente deseamos que este trabajo sea un sentido homenaje a nuestro buen amigo Remmert, quien

dedicó gran parte de su vida a interpretar los ecosistemas del pasado y que también se interesó por los fascinantes mamíferos insulares. A Remmert por habernos regalado tan buenos ratos.

BIBLIOGRAFÍA.

- AGUSTI, J., KÖHLER, M., MOYÀ-SOLÀ, S., CABRERA, L., GARCÉS, M. & PARÉS, J.M. 1996. Can Llobateres: Pattern and Timing of the Vallesian Hominoid Radiation Reconsidered.- *Journal of Human Evolution*, **31**: 143-155.
- ALBA, D. M., MOYÀ-SOLÀ, S., KÖHLER, M. & ROOK, L. 2001. Heterochrony and the Cranial Anatomy of *Oreopithecus*: Some Cladistic Fallacies and the Significance of Developmental Constraints in Phylogenetic Analyses. In: *Phylogeny of the Neogene Hominoid Primates of Eurasia*. De Bonis, L., Koufos, G. D. & Andrews, P. Eds. págs. 284-315. Cambridge University Press. Cambridge.
- AGUSTI, J. & MOYÀ-SOLÀ, S. in press. Climate forcing of mammalian diversity in Eurasia during the Neogene. *Paleo-biology*.
- MOYÀ-SOLÀ, S. & KÖHLER, M. 2000. Canine reduction in the Miocene hominoid *Oreopithecus bambolii*: behavioural and evolutionary implications. *J. of Human Evolution*, **40**: 1-16.
- In press. Morphological affinities of the *Australopithecus africanus* hand. Manual proportions and relative thumb length. *Journal of Human Evolution*.
- ALCOVER, J. A.; MOYÀ-SOLÀ, S. & PONS-MOYÀ, J. 1981. *Les quimeres del passat. Els vertebrats fòssils del Plio-Quaternari de les Balears I Pitiüses*. 262 págs. Edit. Moll. Palma de Mallorca.
- BENVENUTI, M., BERTINI, A. & ROOK, L. 1994. Facies analysis, vertebrate paleontology and palynology in the Late Miocene Baccinello-Cinigiano Basin (Southern Tuscany). *Memorias de la Societa Geologica Italiana*, **48**: 415-423.
- CORDY, J. M. & GINESU, S. 1994. Fiume Santo (Sassari, Sardinia, Italia): un nouveau gisement à Oreopithecidae (Oreopithecidae, Primates, Mammalia). *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris*, **318** (2): 693-704.
- DARWIN, C. 1874. *The descent of man and selection in relation to sex*, 2nd. Ed. Wheeler. New York.
- DELSON, E. 1979. *Oreopithecus* is a cercopithecoid after all. *American Journal of Physical Anthropology*, **50**: 431 - 432.
- 1986. An anthropoid enigma: Historical introduction to the study of *Oreopithecus bambolii*. *Journal of Human Evolution*, **15**: 523-531.
- GERVAIS, P. 1872. Sur un singe fossile d'un espèce non encore décrite, qui a été découvert au monte Bamboli. *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences Paris*, **74**: 1217-1223.
- GRANT, P.R. 1998. Patterns on islands and microevolution.- In: *Evolution on islands*. P.R. GRANT. Ed. págs. 1-17; Princeton University Press. Princeton.
- GREGORY, W.K. 1951. *Evolution emerging*. 348 págs. MacMillan. New York.
- HARRISON, T. 1986. A reassessment of the phylogenetic relationships of *Oreopithecus bambolii* Gervais. *Journal of Human Evolution*, **15**: 541-583.
- HARRISON, T. 1989. Palynology of the Late Miocene *Oreopithecus* Bearing Lignite from Baccinello. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **76**: 45-65.
- 1991. The implications of *Oreopithecus bambolii* for the origin of bipedalism. In: *Origine(s) de la bipédie chez les hominides*, B. SENUT & Y. COPPENS, Eds. págs. 235-244. CNRS. Paris.
- HÜRZELER, J. 1949. Neubeschreibung von *Oreopithecus bambolii* Gervais.- *Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen*, **66** (5): 1-20.
- 1951. Contribution à l'étude de la dentition de lait d'*Oreopithecus bambolii* Gervais. *Eclogae geologicae Helveticae*, **44** (2): 404-411.
- 1958. *Oreopithecus bambolii* Gervais, a preliminary report. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft*, **69** (1): 1-48.
- 1968. Questions et réflexions sur l'histoire des anthropomorphes. *Annales de Paléontologie*, **54**: 195-233.
- 1982. Sur le suidé du lignite de Montebamboli (prov. Grosseto, Italie). *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris*, **295**: 679-701.
- 1983. Un Alcelaphiné aberrant (Bovidae, Mammalia) des „lignites de Grosseto“ en Toscana.- *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris*, **283**: 333-336.
- 1987. Die lutrinen (Carnivora, Mammalia) aus dem "Grosseto-lignit" der Toscana. *Schweizer Paläontologische Abhandlungen* **110**: 25-48.
- HÜRZELER, J. & ENGESSER, B. 1976. Les faunes de mammifères néogènes du Basin de Baccinello (Grosseto, Italie). *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris*, **283**: 333-336.
- HUNT, K. D. 1994. The Evolution of Human Bipedality: Ecology and Functional Morphology. *Journal of Human Evolution*, **26**: 183-202.
- JUNGERS, W. L. 1987. Body Size and Morphometric Affinities of the Appendicular Skeleton in *Oreopithecus bambolii* (IGF 11778). *Journal of Human Evolution*, **16**: 445-456.
- KÖHLER, M. & MOYÀ-SOLÀ, S. 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behaviour of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **94**: 11747-11750.
- 2001. Phalangeal adaptations in the fossil insular goat *Myotragus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21** (3): 621-624.
- KUMMER, B. 1965. Bauprinzipien des Säugerskeletts.- *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft*, **22**: 239-259.
- HERRE, W. & RÖHRS, M. 1990. *Haustiere - zoologisch gesehen*. 2nd. Ed Fischer. Stuttgart-New York.
- LEINDERS, J. & SONDAAR, P. 1974. On functional fusions in footbones of ungulates. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **39**: 109-115.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. 1-130; Princeton University Press. New Jersey.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecologia*. 951 págs. Editorial Omega. Barcelona.
- MOYÀ-SOLÀ, S. & KÖHLER, M. 1996. A *Dryopithecus* skeleton and the origin of great-ape locomotion. *Nature*, **379**: 156-159.

- 1997. The phylogenetic relationships of *Oreopithecus bambolii* Gervais 1872. *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris*, **324**: 141-148.
- KÖHLER, M. & ROOK, L. 1999. Evidence of hominid like precision grip capability in the hand of the Miocene ape *Oreopithecus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**: 313-317.
- PONS-MOYA, J. 1981. *Myotragus peponellae* nov. sp., un primitivo representante del género *Myotragus* Bate, 1909 (Bovidae, Mammalia) en la isla de Mallorca (Balears). *Acta Geológica Hispanica*. **17** (1-2): 77-87.
- QUINTANA, J., ALCOVER, A. & KÖHLER, M. 1999. Endemic island faunas of the mediterranean miocene. In: *The Miocene Land Mammals in Europe*. G. RÖSSNER, G. & K. HEISSIG Eds. págs. 435-442. F. Pfeil. München.
- OLSON, S. L. & JAMES, F. H. 1983. Flightless birds. *Natural History*, **92**: 30-40.
- PERSONS, P.E. & TAYLOR, C.R. 1977. Energetics of brachiation versus walking: A comparison of a suspended and an inverted pendulum mechanism. *Physiological Zoology*, **50**: 107-117.
- PREUSCHOF, H. & CHIVERS, D. 1993. Introduction. In: *Hands of Primates*. H. PREUSCHOF, & D. CHIVERS, Eds. págs. 1-3; Springer-Verlag. Wien.
- PREUSCHOF, H. & TARDIEU, C. 1996. Biomechanical reasons for the divergent morphology of the knee joint and the distal epiphyseal suture in hominoids. *Folia Primatologica*, **66**: 82-92.
- ROOK, L., BONDIOLI, L., KÖHLER, M., MOYÀ-SOLÀ, S. & MACCHIARELLI, R. 1999. *Oreopithecus* was a bipedal ape after all: Evidence from the iliac cancellous architecture. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**: 8795-8799.
- SANZ DE SIRIA, A. 1998. La macroflora del Mioceno Superior de Terrassa (Barcelona). Datos Paleoecológicos y Paleoclimáticos. *Paleontologia i Evolució*, **30-31**: 247-267.
- SARMIENTO, E. 1986. The Phylogenetic position of *Oreopithecus* and its significance in the origin of the Hominoidea.- *American Museum Novitates*, **2881**: 1-44.
- SCHULTZ, A. H. 1941. Growth and development in the orang-utan. *Contributions to Embryology*, **182**: 58-111.
- 1950. Einige Beobachtungen und Masse am Skelett von *Oreopithecus*. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, **50**: 136-149.
- SIMONS, E. L. 1960. *Apidium* and *Oreopithecus*.- *Nature*, **186**: 824-826.
- SONDAAR, P. Y. 1977. Insularity and its effects on mammalian evolution.- In: *Major Patterns of Vertebrate Evolution*. M. K. HECHT, P.C. GOODY, & B.M. HECHT, Eds. págs. 671- 707. Plenum. New York.
- STRAUS, W. L. 1963. The classification of *Oreopithecus*. In: *Classification and human evolution*. S. L. WASHBURN, Ed. págs. 146-177. Aldine. Chicago.
- SUSMAN, R. 1985. Functional morphology of the *Oreopithecus* hand (abstract). *American Journal of Physical Anthropology*, suppl., **66**: 235.
- SZALAY, F. S. & LANGDON, J. 1987. The foot of *Oreopithecus bambolii*: an evolutionary assessment. *Journal of Human Evolution*, **15**: 585-621.
- UNGAR, P. & KAY, R. 1995. The Dietary adaptations of European Miocene Catarrhines. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **92**: 5479-5481.
- VIDEAM, E. N. & MCGREW, W. C. 2002. Bipedality in chimpanzee (*Pan troglodytes*) and bonobo (*Pan paniscus*): testing hypotheses on the evolution of bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, **118**, 2: 184-190.
- WALKER, A., JUNGERS, W. L. & WUNDERLICH, R. E. 1999. Rethinking the positional repertoire of *Oreopithecus* (abstract). *American Journal of Physical Anthropology*, (suppl.) **28**:282.
- WASHBURN, S. L. 1959. Speculations on the interrelations of the history of tools and biological evolution. In: *The Evolution of man's capacity of culture*. J.N Spuhler, Ed. págs. Wayne State University Press. Detroit.
- YAMAZAKI, N. & ISHIDA, H. 1983. Biomechanical analysis of primate bipedal walking by computer simulation. *Journal of Human Evolution*, **8**: 37-349.