



Universidad
Zaragoza

Trabajo de Fin de Grado

***Sahelanthropus tchadensis*: una aproximación al
estudio del ‘primer’ homínino**

Sahelanthropus tchadensis: an approach to the study of the
‘first’ hominin

Autor

Xabier Garín Artázcoz

Director

Carlos Mazo Pérez

Grado en Historia

Facultad de Filosofía y Letras

2023

Resumen

La consideración de *Sahelanthropus tchadensis* como el primer homínido de la historia está en debate desde su descubrimiento en 2001. Su pertenencia a este clado depende de si era bípedo o no, rasgo autapomórfico de los homínidos. Su antigüedad (7 millones de años), su lugar de origen (Chad) y los rasgos anatómicos ponen en entredicho teorías como *East Side Story*, la hipótesis del modelo lineal o la propia consideración del bipedismo como rasgo autapomórfico del clado homínido. El estudio de *Sahelanthropus* es fundamental para conocer el origen de nuestro linaje.

Palabras clave: *Sahelanthropus tchadensis*, bipedismo, *East Side Story*, evolución humana, *Toumaï*, Toros-Menalla.

Abstract

Since the discovery of *Sahelanthropus tchadensis* in 2001 there has been the discussion as to whether *Sahelanthropus* should be considered the first hominin in history. Such consideration depends on whether or not *Sahelanthropus* was biped, an autapomorphic feature of the hominin clade. Its age (7 million years), the location of the discovery (Chad) and the anatomic features call into question theories such as *East Side Story*, the lineal model hypothesis or the consideration of bipedalism as an autapomorphic. The study of *Sahelanthropus* is essential to understanding the origin of our lineage.

Keywords: *Sahelanthropus tchadensis*, bipedism, *East Side Story*, human evolution, *Toumaï*, Toros-Menalla.

Índice

1. Motivaciones, objetivos y estructura y metodología	4
2. Introducción	5
a. <i>East Side Story</i>	5
b. Proceso de Hominización	6
c. Bipedismo	8
d. Momento de divergencia, estudios de ADN y restos fósiles	11
3. <i>Sahelanthropus tchadensis</i>	14
a. Toros-Menalla: contexto geológico-paleontológico y dataciones	14
b. Clasificación	18
c. Holotipo	18
d. Descripción genérica del Holotipo	18
e. Hipodigma	20
4. ¿<i>Sahelanthropus</i>... o <i>Sahelpithecus</i>?	21
a. Los primeros años de investigación	21
b. Las investigaciones tras el redescubrimiento del fémur perdido	32
5. Otros aspectos problemáticos	38
a. ¿El enterramiento de <i>Toumaï</i> ?	38
b. El diente mal colocado y el fémur olvidado	39
6. Conclusiones	41
7. Bibliografía	44
8. Recursos online	48

1. Motivaciones, objetivos y estructura y metodología

Sahelanthropus tchadensis es una pieza fundamental en el estudio de nuestro linaje. Su posición en el clado se encuentra en abierto debate desde su descubrimiento en 2001 hasta la más reciente publicación en julio de 2023. Es por ello que me atrajera el estudio de este fósil.

Uno de los objetivos del trabajo trata de aportar una breve revisión bibliográfica de las publicaciones y artículos relacionados con sus restos fósiles de *Sahelanthropus tchadensis*. Este estudio tiene cierto valor práctico en la búsqueda de información sobre *Sahelanthropus* y cierto valor teórico con la comparativa de los distintos artículos sobre él, las teorías derivadas de su estudio y las discordias en la comunidad científica surgidas por su descubrimiento. Teorías como *East Side Story* que propone un origen este africano de nuestro linaje se ven refutadas por el descubrimiento de este fósil en la región del Chad, en el centro de África. El bipedismo que juega un papel fundamental para el estudio de *Sahelanthropus* y su correspondiente clasificación en el clado. Es por ello que otro de los objetivos es un ligero acercamiento a estas problemáticas mostrando la complejidad y la dificultad que existe en el estudio de los restos fósiles en general y de *Sahelanthropus* en particular.

La estructura del trabajo se encuentra dividida en cinco partes: una introducción desde la que parten conceptos y teorías que articularán posteriormente el estudio de *Sahelanthropus*. Un segundo apartado en el que se describe el yacimiento y la zona donde sus restos fueron encontrados, las dataciones de los restos fósiles recuperados, el holotipo y el hipodigma. En tercer lugar, la gran discusión científica sobre si *Sahelanthropus* debe ser considerado como el primer homínido o no. Un cuarto apartado que trata otras problemáticas relacionadas con *Sahelanthropus* como un posible doble enterramiento que pondría en entredicho la autenticidad de los restos y problemas con algunos de los restos fósiles. Finalmente, las conclusiones que recogen ciertas de las principales ideas desarrolladas a lo largo del trabajo.

La práctica metodológica se ha basado en el estudio de artículos publicados por los principales investigadores de *Sahelanthropus* como Michel Brunet, Milford Wolpoff, Roberto Macchiarelli o Alain Beauvilain y en el manual de evolución humana de Camilo José Cela Conde y de Francisco José Ayala.

2. Introducción

a. *East side story*

A finales del siglo pasado el paleoantropólogo francés Yves Coppens propuso un modelo, bien acogido por la comunidad científica, para situar y explicar el origen de los homínidos bípedos en el este de África (Coppens, 1994). Conocido como *East Side Story* proponía un origen esteafricano, más concretamente en el lado oriental de esa gran cicatriz orográfica que es la falla del Rift, situando el inicio de la divergencia entre la subtribu *Panina* y nuestra subtribu *Hominina* en torno a los 8 Ma (millones de años) como consecuencia de un acontecimiento geológico que tuvo importantes implicaciones ecológicas.

Aunque los orígenes de esta enorme falla se remontan al Mioceno medio, hasta el Mioceno Inferior y el Plioceno el Valle del Rift supuso una unidad estructural con entidad suficiente como para dividir el África ecuatorial. Este valle es una gran depresión que se extiende desde Yibuti hasta Mozambique en su vertiente africana (el mar Rojo es una extensión de la misma), que se habría empezado a originar hace 30 Ma pero que se habría intensificado hace 8 Ma. La separación de las placas somalí y africana no solo supuso la formación de la gran depresión que hoy conocemos, sino también la formación de una serie de cadenas montañosas a lo largo de la línea de separación de las placas, donde podemos encontrar la cordillera etíope o el Kilimanjaro entre otros sistemas montañosos.

El resultado de la elevación de estas nuevas cadenas montañosas y de la separación de las placas tectónicas, habría sido la alteración en la circulación atmosférica y del régimen de lluvias en el cinturón intertropical africano. Consecuentemente, la homogeneidad intertropical previa a la actividad tectónica, que se puede concretar en un ecosistema de densa selva tropical del Atlántico al Índico, se habría ido progresivamente dividiendo en dos regiones climáticas distintas. Mientras que el oeste se habría mantenido más húmedo debido a que la carga de humedad proveniente del Atlántico seguía siendo la misma, en el este se produciría una progresiva desertificación del territorio. En el oeste se habrían mantenido las selvas y en el este se habría desarrollado una progresiva reducción de las mismas, apareciendo parches boscosos y más tarde la sabana. Por este acontecimiento medioambiental, el Último Antepasado Común (UAC) del linaje chimpancé y humano se habría quedado dividido en dos poblaciones a ambos lados de la falla. Una gran población se habría mantenido en los densos bosques del oeste sin necesidad de adaptación a un nuevo medio y habrían evolucionado en el género *Pan*, mientras que una pequeña población se habría mantenido en el lado oriental de la falla, enfrentados a un pulso adaptativo que habría dado origen a la aparición de nuestro linaje. Este modelo, por tanto, propone una especiación alopátrica¹, en la que el valle del Rift habría actuado como barrera geológica evolucionando de manera totalmente independiente ambas poblaciones hasta el punto de no retorno en el que no se habrían podido cruzar las nuevas especies. Este modelo tenía la ventaja de explicar la ausencia de restos fósiles de chimpancés y la

¹ Especiación alopátrica es un tipo de especiación que se produce cuando una población de una determinada especie se ve dividida por una barrera geográfica provocando la especiación por aislamiento geográfico.

existencia exclusiva de fósiles de nuestros antepasados con una antigüedad superior a los 3 Ma al este del Valle del Rift, así como nuestra cercanía genética entre nuestras dos subtribus por ser considerada la última divergencia acontecida.



Figura 1. Falla del Rift en la actualidad junto con las distintas placas que afectan a la falla. Según Colaboradores de Wikipedia (2023a). Obsérvense las líneas de cadenas montañosas que se agrupan en el Gran Valle del Rift.

El bipedismo es uno de los rasgos autapomórficos² de nuestra línea evolutiva que se habría adoptado como consecuencia de esas variaciones ecológicas. Existe multitud de bibliografía que ha apuntado al origen del bipedismo en un contexto de sabana. Pero este presupuesto ha recibido críticas en las últimas dos décadas tras los descubrimientos de especies como *Orrorin tugenensis* y el género *Ardipithecus*, que habrían vivido en un medio boscoso y no de sabana; y *Sahelanthropus tchadensis*, que como veremos más adelante no habitó en un medio exclusivamente de sabana. Además, estos géneros podrían haber mantenido, aún con la adopción del bipedismo, capacidades arbóreas.

b. Proceso de hominización

“Pese a que las técnicas moleculares han permitido lograr una taxonomía para el linaje humano compatible para el proceso de evolución de los homínidos, la mayor parte de las evidencias que permiten entender cómo tuvo lugar la evolución humana procede del registro fósil” (Cela Conde y Ayala, 2013).

² Una autapomorfía es un carácter exclusivo, y consecuentemente distintivo, de los miembros de un clado o rama evolutiva, y del taxón definido para ese clado.

¿Qué distingue a los homínidos de los simios? ¿Qué distingue a los humanos anatómicamente modernos de los primeros homínidos? Y ¿cómo era el UAC de los homínidos y el linaje pan?

Estas tres preguntas son cruciales en la investigación de la evolución humana. Y se han ido contestando poco a poco, con distintos puntos de vista, con distintas teorías y nuevos descubrimientos.³ “The evolution of ‘modern’ traits was not a linear, additive process, and ideas about the tempo, pattern and magnitude of change can only be tested through fossil evidence, which is always subject to revision by new finds” (Carroll, 2003).

Seguindo a Cela Conde y Ayala (2013) un homínido es todo miembro directo y colateral del camino evolutivo que conduce al ser humano de aspecto moderno durante la filogénesis de los homínidos, es decir, los prehumanos junto con los humanos actuales. Para poder otorgarles la categoría de homínido se debe seguir un método comparativo basado en que deben parecerse más a nosotros que a los chimpancés. Comúnmente se ha aceptado el criterio propuesto por Pilbeam (1968) por el cual para aceptar a un espécimen como homínido, este debe poseer un sistema de locomoción bípedo erguido habitual y dientes morfológicamente humanos.

Nuevos hallazgos como el *Kenyanthropus platyops* (Leakey *et al*, 2001) y el *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet *et al*, 2002) ponen en entredicho los planteamientos del modelo lineal u “ordenado”. Este modelo se basa en un proceso de evolución anagenético⁴ de los homínidos tras la separación de las subtribus *Pan* y *Hominina* mientras que a partir de los 3 Ma se produciría un proceso de evolución cladogenético⁵. “The distinctive hominid anatomy evolved only once, and was followed by a ladder-like ancestor–descendant series” (Wood, 2002). Una nueva visión tras los nuevos fósiles descubiertos, el modelo desordenado o arbustivo, retrata la evolución homínida como una serie de radiaciones adaptativas⁶ que forman muchas ramas diferentes de nuestro linaje (Wood, 2002; Leakey *et al*, 2001). Este modelo predice que algunas características anatómicas se encontrarían en diferentes combinaciones en los homínidos a través de su adquisición, modificación y pérdida independiente en diferentes especies. La mayoría de los rasgos físicos no son generalmente singulares sino que están ligados a características esqueléticas involucradas en la locomoción (columna vertebral, pelvis y pies, y las proporciones de las extremidades), prensión

³ Hoy, en general, se incluyen solo dos familias dentro de la superfamilia *Hominoidea*: los hilobátidos y los homínidos. Esta última agrupa a todos los grandes simios, humanos incluidos (*Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo*), más toda su ascendencia. Para clasificar al orangután y su ascendencia se eligió la categoría de subfamilia, con el término *Ponginae*, mientras que el clado de gorilas, chimpancés y humanos, más sus antepasados constituye la subfamilia *Homininae*. Dentro de este taxón se suelen distinguir tres tribus: *Gorillini* para los gorilas, *Panini* para los chimpancés y *Hominini* para los humanos y sus antepasados exclusivos que no los son del chimpancé. Pero algunos investigadores, dada la proximidad genética entre chimpancés y humanos consideran que deberían formar parte de la misma tribu, y en ese caso los humanos y sus antepasados exclusivos constituirían la subfamilia *Hominina*. No hay un acuerdo total, de manera que términos como homínido y homínido pueden no agrupar lo mismo dependiendo de qué autor los use.

⁴ Anagénesis es el proceso evolutivo de especiación por el que a partir de una especie ancestro solo hay una especie descendiente.

⁵ Cladogénesis, en contraposición a la anagénesis, es el proceso evolutivo de especiación por el que a partir de una especie ancestro existen dos o más especies descendientes.

⁶ Radiación adaptativa es un proceso evolutivo en el que se produce una diversificación evolutiva brusca de las especies de un mismo linaje como consecuencia de su adaptación a diferentes medios ecológicos.

(morfología de la mano y pulgar oponible y alargado) y la masticación de alimentos (mandíbula y dentición). Algunas tendencias evolutivas son evidentes como el aumento del tamaño del cuerpo, el aumento del tamaño y la reestructuración topológica del cerebro, la reducción del vello corporal o el cambio morfológico y la reducción del tamaño de la dentición.

Para llevar a cabo una interpretación correcta del registro fósil es necesario distinguir verdaderas apomorfías⁷, caracteres que identifican un taxón. Hay que descartar la variabilidad individual y las características diferenciadoras entre especímenes del mismo taxón, como rasgos distintivos debido al sexo. Esto último es un problema pues la existencia de dimorfismo sexual⁸ dentro una especie puede llevar a que ejemplares dentro de un mismo taxón sean separados en dos especies o géneros diferentes.

c. Bipedismo

A continuación trataré el tema del bipedismo, mientras que la evolución morfológica de los dientes será tratada más adelante cuando hablemos de la dentición del *Sahelanthropus*.

Llamamos bipedismo a la locomoción sobre las extremidades inferiores. Es posible observar el uso de esta locomoción por parte de algunos animales, incluidos chimpancés y gorilas, pero siempre de manera puntual para realizar una función práctica y específica, llamándose así bipedismo facultativo. En cambio, el bipedismo habitual (u obligado), es raro hoy en día utilizándose únicamente por algunos animales como el ser humano y los canguros.



Figura 2. Posición del foramen magno de un chimpancé, un humano anatómicamente moderno y *Sahelanthropus*. (Su, 2013). Se puede observar cómo el agujero donde se inserta la columna vertebral está en la base del cráneo en los humanos mientras que en chimpancés se encuentra desplazado hacia la parte posterior.

⁷ Apomorfía o rasgo derivado carácter biológico evolutivamente novedoso de la nueva especie en comparación con la especie ancestral. No confundir con autapomorfía que se trata de una apomorfía exclusiva de un clado.

⁸ Dimorfismo sexual es definido como las variaciones en la fisonomía externa, como forma, coloración o tamaño, entre machos y hembras de una misma especie.

El ser humano ha sufrido una serie de adaptaciones anatómicas para poder andar sobre dos extremidades. Estas adaptaciones se han sucedido a lo largo de millones de años y no de manera lineal. Cada una de las adaptaciones anatómicas es específica para cada problema asociado con la adopción del bipedismo como locomoción principal. “Si un cuadrúpedo pretende adoptar una postura bípeda no solamente debe resolver el problema del equilibrio, sino también el de levantar el cuerpo para mantener la postura erguida” (Kummer, 1991, citado en Cela Conde y Ayala, 2013).

De entre las adaptaciones morfológicas al bipedismo solo nos interesarán, por los restos fósiles asociados a *Sahelanthropus*, las del fémur y de la posición del *foramen magnum*. Cabe destacar que existen otras muy importantes como la pelvis, que trae problemas asociados con el canal del parto; una columna vertebral con una doble curvatura y con forma de S; la reducción y/o desaparición de un dedo gordo oponible del pie; mayor arco en el pie; y cambios en la orientación, función y tamaño del calcáneo del pie.

Por convención, el UAC y los primeros miembros del linaje o clado de los chimpancés habrían estado adaptados para vivir en los árboles, con el tronco sostenido horizontal o erguido y con las extremidades anteriores adaptadas para caminar sobre nudillos (Wood, 2002). Como consecuencia lógica, es presumible suponer que muchos de estos rasgos primitivos⁹ hubieran seguido presentes en los primeros homínidos a pesar de haber adoptado la locomoción bípeda.

El desplazamiento de la posición del agujero occipital de la parte posterior a una posición en la base del cráneo es una de las adaptaciones anatómicas que favorecen la locomoción bípeda (ver fig. 2). Partiendo de que un primate tiene la mandíbula paralela al suelo, con una locomoción cuadrúpeda es más favorable para la propia locomoción una posición del foramen magnum más posterior por la propia posición del cuerpo, mientras que con una locomoción bípeda la posición natural del foramen magnum estaría en la base del cráneo, implicando así una postura ortógrada, recta. Por lo tanto, cuanto más cercana a la base del cráneo estuviera la posición del foramen magnum más plausible sería pensar que un homínido fuera bípedo.

“Pero por lo que hace al propio aparato locomotor los rasgos morfológicos más notorios impuestos por la bipedia son la forma de la cadera –con la inserción del fémur en ella- y la forma de las extremidades, sobre todo la del pie” (Cela Conde y Ayala, 2013). El fémur es el punto de unión de la cadera con los glúteos, que proporcionan la fuerza propulsora para la locomoción. La cabeza femoral redondeada se articula con la pelvis en el acetábulo (ver fig. 4). La diáfisis es normalmente recta, terminando en dos cóndilos bulbosos, que son más grandes y más elípticos en bípedos en comparación con los relativamente más pequeños y redondos que se ven en cuadrúpedos. El extremo distal del fémur se articula con la tibia y la rótula en la articulación de la rodilla. La cantidad de fuerza ejercida sobre la articulación de la cadera y la cabeza femoral aumenta a medida que el acetábulo se mueve más lejos del centro de gravedad del cuerpo, por lo que es preciso que en la locomoción bípeda el centro de gravedad no se encuentre desplazado como ocurre en los simios. El tamaño de la cabeza femoral refleja la cantidad de fuerza absorbida por la articulación de la cadera. Una cabeza femoral con un diámetro mayor es capaz de absorber más estrés. Otra adaptación para contrarrestar el aumento de tensión en la articulación de la cadera es un cuello femoral más largo, lo

⁹ Plesiomorfía o rasgo primitivo es aquella característica estaba presente en la especie ancestral y permanece en esencia sin cambio en la especie evolucionada.

que aumenta la ventaja mecánica del glúteo menor alargando su brazo de palanca. “Uno de los cambios más importantes ocurre en la producción del ángulo valgus del fémur a la articulación de la rodilla y la producción en los humanos de una apariencia típicamente ‘de rodillas juntas’. Esta acomodación de las extremidades inferiores es necesaria para los requerimientos del bipedismo, ya que las pone bajo el centro de gravedad, aunque la consecuencia es un sistema de articulación de la rodilla inestable” (Ramón, 2015) (ver fig. 4 y fig. 5). Debido al ancho de la pelvis el fémur se encuentra angulado hacia dentro sobre la rodilla mientras que en chimpancés es vertical. Es por ello que la cabeza del fémur aporta información del ángulo de inserción en la cadera otorgando información sobre la locomoción. El fémur recuperado y asociado a *S. tchadensis* carece de las dos epífisis, por lo que no aporta información en este aspecto.

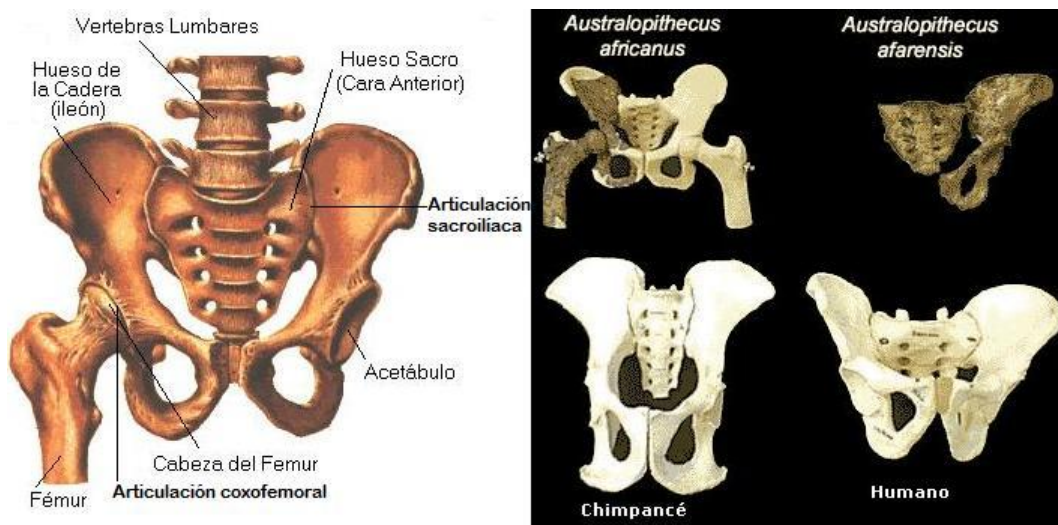


Figura 3. Caderas de homininos. Según Rodríguez (2007). A la izquierda cadera humana y sus partes. A la derecha dos caderas enteras de chimpancé y humano junto con una cadera reconstruida de *Australopithecus africanus* y los restos parciales de la cadera de *Australopithecus afarensis*.

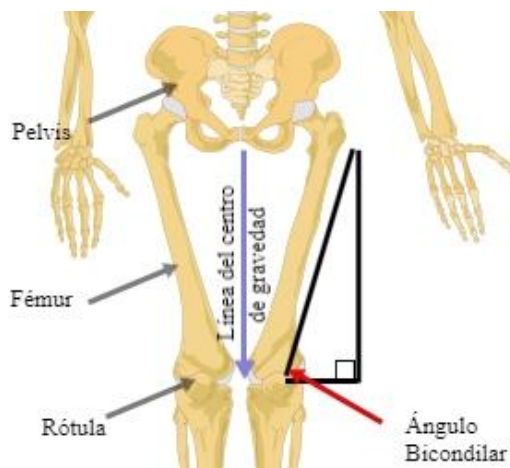


Figura 4. Ángulo bicondilar. Imagen modificada por Garín Artázcoz y recuperada de Colaboradores de Wikipedia (2023c).

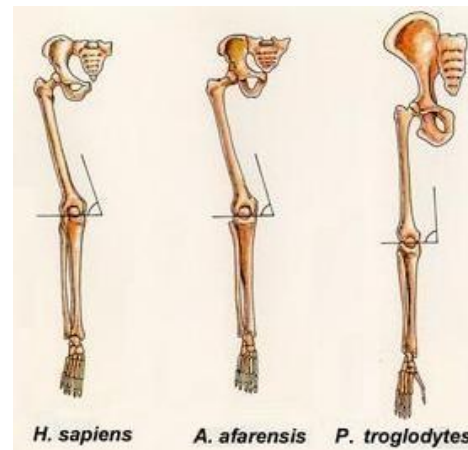


Figura 5. Ángulo bicondilar en Homo sapiens, Australopithecus afarensis y Pan troglodytes. Según Rodríguez (2007).

d. El momento de divergencia

La proximidad evolutiva entre simios y humanos, además de la fenotípica, se estableció gracias a métodos inmunológicos. Los primeros de ellos fueron los análisis bioquímicos de las proteínas en el suero sanguíneo de los hominoideos estableciendo las distancias genéticas entre humanos, chimpancés y gorilas. “Gorilas, chimpancés y humanos compartieron un mismo camino evolutivo merced a los antecesores comunes de todos ellos *después* de que los ancestros directos que han conducido hasta los orangutanes hubiesen formado ya un grupo aparte” (Cela Conde y Ayala, 2013) (ver fig. 6). Después se habría separado el gorila del ancestro común entre chimpancé y humanos, divergiendo estos dos últimos hace relativamente poco.

Estudios de comienzos de siglo, como el de Chen y Wen-Hsiung (2001) ratifican esta idea aportando además una fecha de divergencia de 7 Ma para el gorila y 6 Ma para la ramificación chimpancé-humano. Goodman aportó el orden de separación del linaje de los hominoideos, pero fueron Sarich y Wilson los primeros en establecer una fecha aproximada de divergencia entre los chimpancés y el ser humano con una fecha cercana a los 4-5 Ma (1967a; 1967b) apoyándose en que la velocidad de cambio de las proteínas es rápida¹⁰. Pero se puede pensar que la velocidad de cambio de las proteínas es lenta y extrapolándolo al momento de divergencia se ha llegado a hablar de tiempos de divergencia entre los 10 y 15 Ma (Read, 1975).

Los estudios de ADN supusieron una revolución aportando una óptica más precisa y siendo la técnica más fértil la de la hibridación ADN-ADN y apoyándose en el concepto de reloj molecular. En cualquier caso, cualquiera de los dos métodos, estudio de proteínas o ADN, precisa de calibración que se realizará mediante el registro fósil. “Si se conoce con exactitud la edad de un episodio evolutivo y se sabe también qué cambios en los DNA de dos especies se han producido desde entonces, se tiene bien establecida la calibración que se buscaba” (Cela Conde y Ayala, 2013). Glazko y Nei (2003) establecen el momento de divergencia en 6 Ma con un rango entre los 5 y 7 Ma.

¹⁰ Los relojes moleculares permiten estimar cuándo divergieron dos especies basándose en el número de diferencias entre secuencias concretas de sus moléculas de DNA, RNA o proteínas. La velocidad de cambio en las secuencias, que depende del número de mutaciones, se calcula según el número de cambios en una secuencia en un determinado tiempo. Actualmente es imposible determinar estas velocidades de cambio entre distintas especies sin recurrir al registro fósil como método de calibración. Un ejemplo, habiendo datado un fósil en 300 mil años y otro en 200 mil años, podemos comparar las cadenas de ADN de ambos especímenes y otorgar una velocidad de cambio en el ADN. Inconvenientes de esta técnica son las posibles grandes diferencias temporales entre los especímenes comparados junto al número de cambios entre las secuencias, pudiendo ser muy alto en un periodo y baja en otro, otorgando datos no muy precisos.

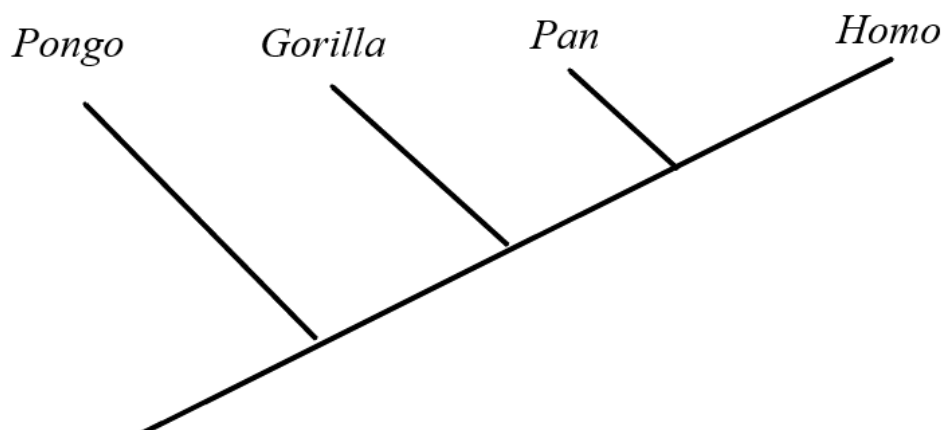


Figura 6. Cladograma en el que se muestra la sucesión de divergencias. Se lee de abajo a arriba. La primera separación es entre *Pongo* y el UAC de *Gorilla*, *Pan* y *Homo*. Luego se habría separado el género *Gorilla* del UAC de *Pan* y *Homo*. Finalmente se separan *Pan* y *Homo*.

El registro de fósiles de homíninos fuera de África no ha conseguido romper la barrera de los 2 millones de años, de modo que si el reloj molecular marca tiempos acertados entonces entre los 3 y 5 millones de años nuestra evolución independiente tuvo lugar en el continente africano (Wood, 2002). Podemos dividir África en cuatro regiones que proporcionan evidencia fósil: Sudáfrica, en donde Dart en 1925 reconoció el primer (y único) fósil del homínido de Taung y que desde entonces se han encontrado restos de australopitecos con cronología de 3-3.5 Ma (Partridge *et al*, 1999); África oriental, en la que existen referencias en Middle Awash en Etiopía de *Ardipithecus ramidus* ca. 4.4 Ma (White *et al*, 1994) o en Lukeino con el descubrimiento de *Orrorin* ca. 6 Ma (Senut *et al*, 2001); Malawi, que solo ha aportado evidencias de homíninos en forma de dientes grandes, probablemente asociados a *Paranthropus aethiopicus*; y Chad, que no se habían descubierto restos hasta la última década del siglo XX con el descubrimiento de *Australopithecus bahrelghazali* (Brunet *et al*, 2000) alertando sobre el posible potencial de África centro oeste (ver fig. 7).

El momento de divergencia entre *Pan* y *Hominina* es un punto de discusión en la comunidad científica. Dependiendo de las cronologías utilizadas existirán diferentes interpretaciones en la inclusión de diferentes especies dentro de la subtribu *Hominina*. Siguiendo a Wilson y Sarich, solo serían homíninos aquellos especímenes que se encuentran por debajo de la barrera de los 5 Ma, mientras que géneros como *Orrorin* y algunos especímenes de *Ardipithecus* quedarían fuera del rango planteando la pregunta de qué son estos géneros. En cambio, si seguimos a Glazko y Nei, el rango cronológico de 5-7 Ma nos permite integrar estas especies junto al *Sahelanthropus tchadensis* dentro de la subtribu *Hominina*.

La correspondiente pregunta lógica sería: ¿estamos adaptando los resultados científicos moleculares, es decir el rango cronológico de divergencia, a las diferentes interpretaciones derivadas del registro fósil porque no se encuentran en consonancia con el momento de divergencia establecido por los rasgos derivados? Y por lo tanto, ¿están mal calibrados los estudios genéticos? ¿O nos equivocamos acerca de las interpretaciones surgidas de las diferencias anatómicas?

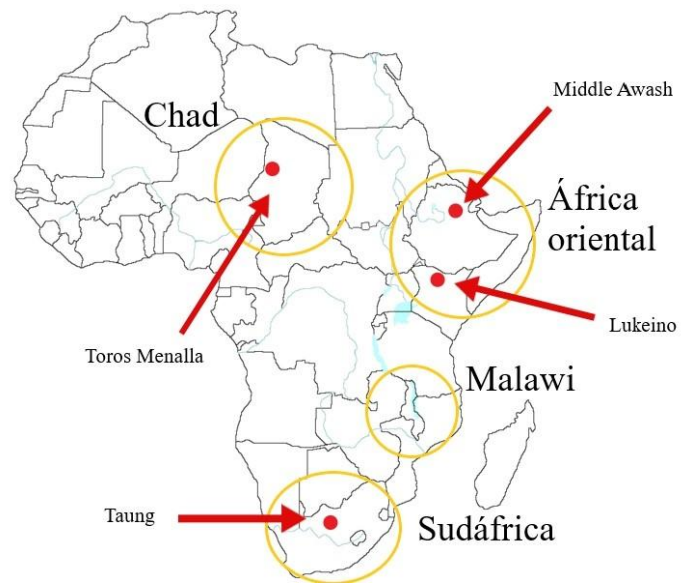


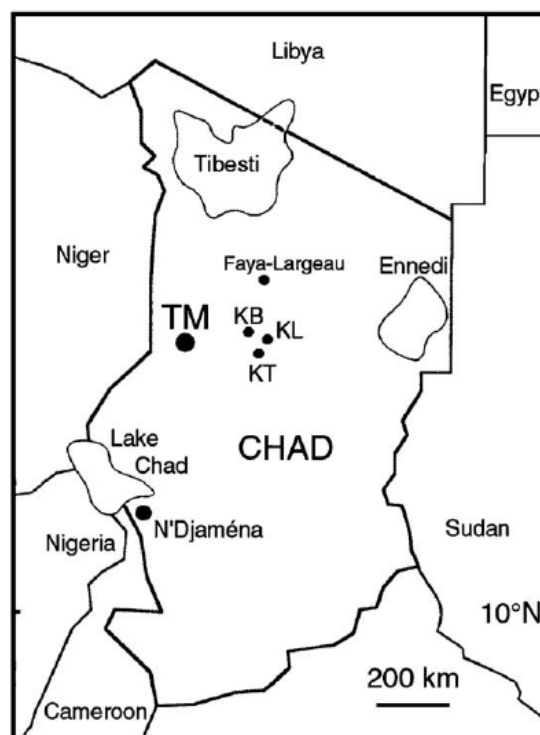
Figura 7. Las cuatro zonas de África con evidencias fósiles según Wood. Imagen modificada por Garín Artázcoz extraída de Colaboradores de Wikipedia (2023d).

3. *Sahelanthropus tchadensis*

a. Toros-Menalla: contexto geológico-paleontológico y dataciones

Desde 1994, la Misión Paleoantropológica Franco-Tchadiana, en colaboración con la Universidad de Poitiers, la Universidad de N'djaména y el Centre National d'Appui à la Recherche ha realizado diversos trabajos de campo en el desierto de Djurab, al norte de Chad. Se han descubierto distintos yacimientos de vertebrados del Mioceno y Plioceno destacándose cuatro áreas de fósiles: Koro Toro, con una datación aproximada de entre 3.5-3 Ma que contienen restos de *Australopithecus* (Brunet *et al*, 1995); Kollé (Brunet *et al*, 1998) datado entre 5-4 Ma; Kossom Bougoudi, con una cronología alrededor de los 5.3 Ma (Brunet *et al*, 2000); y finalmente Toros-Menalla (ver fig. 8).

Figura 8. Principales yacimientos en el área de fósiles de Toros Menalla en Chad. (Louchart *et al*, 2005). Entre ellos se encuentran Toros Menalla (TM), Kossom Bougoudi (KB), Kollé (KL) y Koro Toro (KT).



El área de fósiles de Toros-Menalla se encuentra en la Cuenca del Chad. Esta cuenca está compuesta de dos subcuencas más pequeñas, una en el norte y otra en el Chad central, formada por tierras bajas, que hoy en día es un desierto árido. El último gran evento lacustre antes de la desertización y erosión eólica fue el Mega Lake Chad que comprende la cuenca del Chad y que estuvo vigente durante el Holoceno. La sedimentología por tanto de esta área es eminentemente lacustre, fluvial y eólica, siendo las fluviales debidas a épocas de inundaciones repentinas.

En el yacimiento TM 266 se pueden distinguir tres secciones estratigráficas que corresponden con tres tipos de deposición distinta (ver fig. 9). La inferior está compuesta de arenas blancas finas, poco cementadas, con granos de cuarzo redondeados, mates y esmerilados que ponen de manifiesto su origen eólico. La sección es una deposición típicamente eólica por sucesión de capas cruzadas que disminuyen de tamaño desde el inferior (1-2 m) hasta la parte superior (20 cm) en condiciones de

desierto en la que progresivamente se han superpuesto dunas fósiles. Representa además las condiciones desérticas más antiguas en el área sur del Sáhara. A diferencia de las otras dos secciones, esta carece de fauna vertebrada.

La segunda sección (unos 2 m de espesor), en la que se encuentra los restos del primer homínido, clasificado como *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet *et al*, 2002), es llamada informalmente Unidad Antracotérica (AU) por la existencia en gran medida del *Libycosaurus petrochii*, un gran antracotérico¹¹. La AU está compuesta por arenisca de moderada a bien cementada. A diferencia de la anterior sección, en esta existen ondulaciones de corrientes de olas y pequeñas barras de arena péltica, atestiguando así movimientos de agua. Pero la fuerte dispersión de las paleocorrientes en todas direcciones no es compatible con la dinámica fluvial normal, significando así las primeras manifestaciones de una transgresión del lago hacia el norte, implicando inundaciones rápidas en un ambiente desértico. La AU por tanto correspondería a un ambiente perilacustre poco profundo en el cual se producirían episodios de inundaciones cortas y frecuentes. La amplia variación en la dirección de las paleocorrientes sugiere la coexistencia de ambientes lacustres, perilacustres y desérticos. En la actualidad el paisaje más similar al descrito es el delta el Okavango.

Finalmente, la capa superior de la estratigrafía (0.5 m espesor) no está muy desarrollada ya que se encuentra cortada por la erosión pero que habría supuesto un periodo lacustre por estar formada de pelita verde y restos fósiles de vertebrados acuáticos como cocodrilos.

La fauna vertebrada recuperada en la AU es muy amplia, desde distintas especies de peces, pasando por múltiples carnívoros, hasta una mandíbula fragmentada de mono. La diversidad de animales acuáticos y anfibios demuestra la presencia de ambientes acuáticos. Entre los peces, *Hydrocynus* (pez tigre) indica extensos hábitats acuáticos. La frecuencia de cocodrilos, incluidos *Euthecodon* y una nueva especie de gavial, también indicarían masas grandes y permanentes de agua. El pez *Polypterus* sugiere la existencia de áreas bien vegetadas y pantanosas con aguas muy poco oxigenadas. De igual manera, el *Gymnarchus* sugiere también la existencia de aguas pantanosas y turbias donde su sistema sensorial eléctrico es ventajoso. Además, hay una gran abundancia de taxones relacionados con los hábitats de anfibios, en particular los antracotéricos; e hipopótamos, nutrias, tortugas y la serpiente *Python* cf. *P.sebae*. Las plantas papilionoides de tipo liana de TM 266 son compatibles con un bosque que bordearía un lago. Los bóvidos representan alrededor del 55% de los restos de mamíferos de la localidad TM 266 y los anfibios representan alrededor del 28%. Los dientes de corona relativamente alta de todos los bóvidos y la falta de *Tragelaphus* (especie de antílope) y *Boselaphini* (género de bóvidos emparentado con los antílopes) son una fuerte evidencia de pastizales abiertos.

Por lo tanto, el conjunto de fauna del sitio homínido es compatible con una diversidad de hábitats que incluyen pastizales (bóvidos), sabana boscosa (proboscídeos y jirafas), agua dulce (peces, tortugas, serpientes, cocodrilos, antracotéricos, hipopótamos y nutrias) y probablemente algunos bosque de galería (primates). Este biotopo particular en el que habría habitado *Sahelanthropus tchadensis*, que no se caracteriza exclusivamente por ser un medio de sabana, pone en entredicho la hipótesis

¹¹ Los *Anthracotheridae* son una familia extinta de ungulados artiodáctilos semiacuáticos relacionados con los hipopótamos y cetáceos, que vivieron desde el período Eoceno a finales del período Mioceno.

de la adopción del bipedismo en un medio esas características. Por el contrario, se podría plantear que la adopción del bipedismo realmente se habría producido en un ambiente de transformación de bosques tropicales a sabana o en un contexto previo a la aridización en África, es decir, en un contexto arbóreo y de selva tropical.

La cronología del yacimiento TM 266 se ha establecido de dos maneras distintas. Una biocronológicamente y la segunda es una datación por núclidos cosmogénicos a través del isótopo $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$. Las dataciones biocronológicas se establecen a través de la comparación de los vertebrados encontrados en las distintas capas con las ya datadas en otros yacimientos. En la AU de TM 266 el *Nyazachoerus syrticus* se encuentra asociado al antracotérido *Libycosaurus*, pero en yacimientos con cronologías más recientes el *Nyazachoerus kanamensis* nunca aparece relacionado con el *Libycosaurus*. Los molares superiores e inferiores del *Nyazachoerus syrticus* se parecen en gran medida con los de la formación Lothagam Nawata con una datación estimada de 5.2-7.4 Ma. En TM 266 se observa también que *Anancus kenyensis* y *Loxodonta sp.* están correlacionados como ocurre en la formación Lukeino, en Kenia, con una datación en torno a los 6 Ma, aunque en el caso de TM 266 los proboscídeos muestran caracteres más primitivos por lo que la AU sería más antigua que la de Lukeino. En conclusión, se podría horquillar la AU por comparación con la formación Nawata y la formación Lukeino entre 6-7 Ma. (Vignaud *et al*, 2002)

Las dataciones del equipo de Lebatard (2008) mediante $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$, por comparación también al yacimiento TM 254, ofrecen una horquilla final para *Sahelanthropus tchadensis* de 7.04 ± 0.18 Ma. El yacimiento TM 254 que se encuentra en torno a 18 km al oeste de TM 266, presenta una capa de toba de ceniza azul grisácea de 30 cm de espesor compuesta exclusivamente por ceniza volcánica que no se encuentra en TM 266. Las correlaciones geológicas entre TM 266 y TM 254 están firmemente respaldadas por la misma continuidad estratigráfica entre ambos sitios excepto la capa de ceniza que se encuentra en TM 254, lo que refleja un ambiente similar y un progresivo cambio climático en la zona. Como Lebatard dice “the uniform stratigraphy at the TM localities allowed us to use absolute ages from both TM 266, where Toumai was discovered, and TM 254 to assign an age to Toumai” (Lebatard *et al*, 2006).

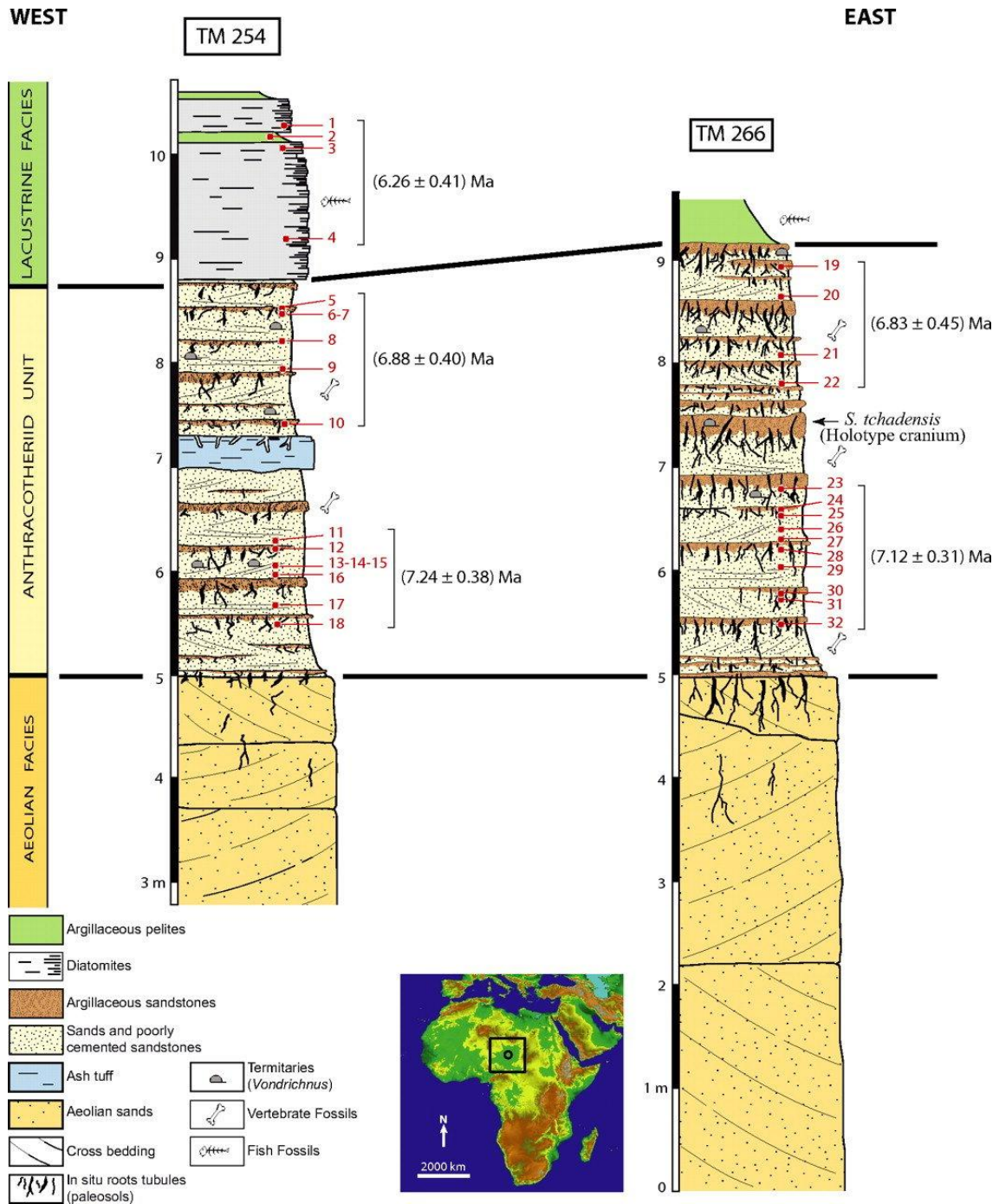


Figura 9. Secciones estratigráficas del yacimiento TM 255 y TM 264 junto con las dataciones ofrecidas por Lebatard. (Lebatard et al, 2006).

b. Clasificación

Tras su comparación sistemática con el resto de homínidos conocidos, el equipo dirigido por Brunet lo acabó asignando a un taxón totalmente distinto ante el mosaico de caracteres en los restos encontrados, tanto por sus rasgos derivados, en comparación con chimpancés y gorilas, como por poseer todavía rasgos primitivos, en comparación a otros géneros catalogados como homínidos como *Orrorin*, *Ardipithecus*, *Australopithecus* y el género *Homo*. De esta manera este nuevo género pasó a ser llamado *Sahelanthropus* que etimológicamente refiere al Sahel, la región de África que limita con el sur del Sahara y donde se encontraron los restos. Por ser considerado como nuevo género adquiere también la categoría de nueva especie, *Sahelanthropus tchadensis* sp., haciendo referencia etimológicamente a que todos los especímenes fueron recuperados en Chad.

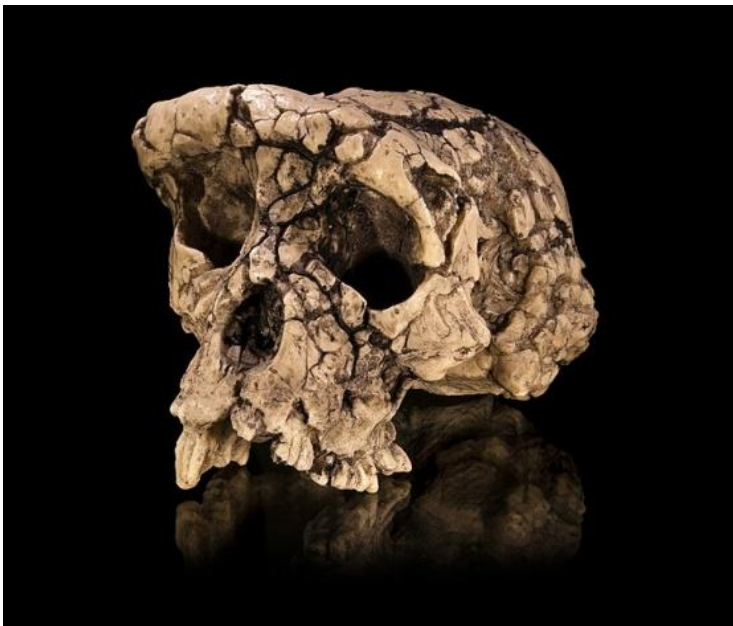


Figura 10. Cráneo TM 266-01-060-1 también llamado Toumaï, holotipo de *Sahelanthropus tchadensis*. (Colaboradores de Wikipedia, 2023b).

c. Holotipo¹²: TM 266-01-060-1 (ver fig. 10), un cráneo casi completo con lo siguiente: a la derecha- alvéolo I², C (parte distal), raíces P₃ –P₄, fragmentados M₁ y M₂, M₃; y a la izquierda: alvéolo I₂, raíces C–P₄, fragmentos M₁–M₃.¹³

d. Descripción genérica del Holotipo.

“Cráneo (probablemente de un macho) con cara ortognata mostrando débil prognatismo subnasal, caja craneana pequeña del tamaño de un simio, basicráneo largo y estrecho, y caracterizado por la siguiente morfología: la parte superior de la cara ancha en relación con una mediolateralmente estrecha y anteroposteriormente corto rostro; una gran fosa canina; un arco dental pequeño y estrecho en forma de U; órbitas

¹² Holotipo, o espécimen tipo, es la muestra de un organismo que se usa para la descripción y designación de una nueva especie. Idealmente debería ser típico de su taxón, aunque en el caso de taxones fósiles frecuentemente el holotipo es una muestra parcial, como en el caso del cráneo TM 266-01-060-1. (Cela Conde y Ayala, 2013)

¹³ La dentadura de los hominoideos se suele catalogar como: I₁ (primer incisivo), I₂ (segundo incisivo), C (canino), P₃ (primer premolar), P₄ (segundo premolar), M₁ (primer molar), M₂ (segundo molar) y M₃ (tercer molar).

separadas por un pilar interorbitario muy ancho y coronadas por un toro supraorbital grande, grueso y continuo; una escama frontal plana sin surco supratatorial pero con una marcada constricción postorbitaria; una pequeña cresta sagital ubicada posteriormente y una gran cresta nugal (al menos, en presuntos machos); un plano nugal plano y relativamente largo con una gran cresta occipital externa; un gran proceso mastoideo; pequeños cóndilos occipitales; un basioccipital corto y estrecho en la parte anterior; el eje longitudinal del hueso temporal petroso orientado aproximadamente 30° con respecto al plano sagital; la línea del bipori6n toca el basión; un entorno auditivo externo redondo; una amplia cavidad glenoidea con un gran proceso posglenoideo; un cuerpo mandibular robusto y superoinferiormente corto asociado con un surco extramolar ancho; un agujero mentoniano grande que se abre anteriormente centrado debajo de los dientes inferiores P₄–M₁, por debajo de la altura del cuerpo medio; incisivos relativamente peque1os; distintas crestas marginales y m1ltiples tub1rculos en la fosa lingual del I₁ superior; caninos superiores peque1os (presuntamente masculinos) m1s largos mesiodistalmente que bucolingualmente; caninos superiores e inferiores con extenso desgaste apical; sin diastema¹⁴ C–P₃ inferior; premolares superiores e inferiores con dos ra1ces; molares con c1spides redondeadas bajas y caras linguales bulbosas, M₃ triangular y M₃ redondeado distalmente; espesor del esmalte de los molares intermedio entre Pan y Australopithecus.” (Brunet *et al*, 2002) (ver fig. 11). La capacidad craneal, en base a una reconstrucci6n virtual (Zollikofer *et al*, 2005) ser1a de 360-370 cm³.

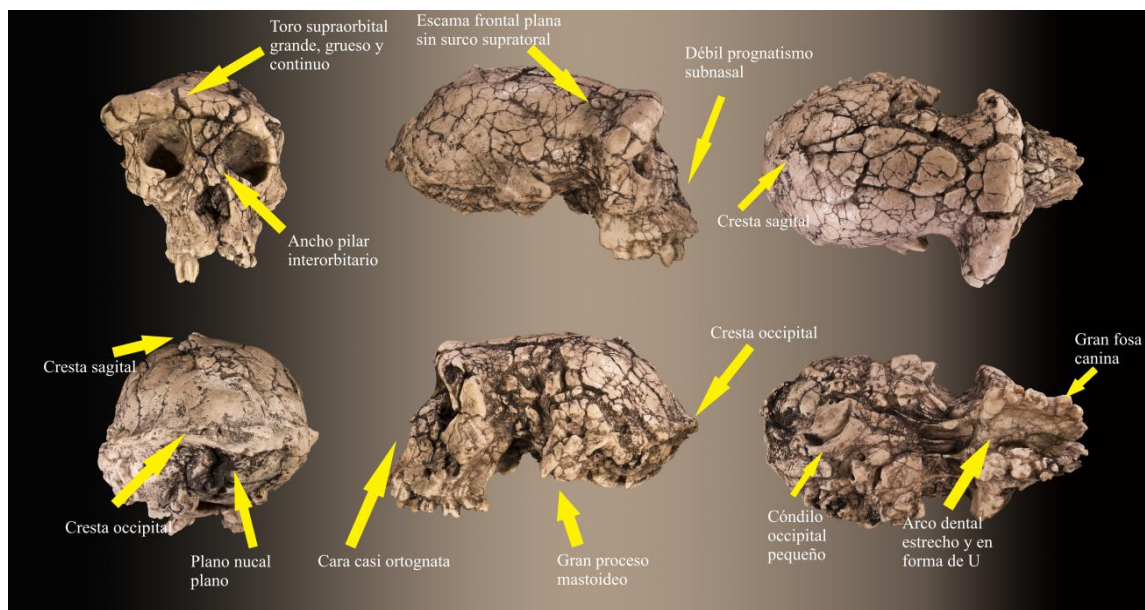


Figura 11. Caracter1sticas del cr1neo TM 266-01-060-1. Imagen de Colaboradores de Wikipedia (2023b) modificada por Gar1n Art1zcoz.

¹⁴ Diastema es el espacio existente entre dos dientes contiguos, en este caso C–P₃.

e. Hipodigma¹⁵: el cráneo TM 266-01-060-1 también conocido como *Toumai* que significa “esperanza de vida”, un fragmento de una sínfisis TM 266-01-060-2, un M³ derecho TM 266-01-447, un I¹ derecho TM 266-01-448, el TM 266-02-154-1 que está compuesto por una mandíbula derecha y (P³) P⁴-M³, y un C derecho TM 266-02-154-2 (Brunet *et al*, 2002); el fragmento de mandíbula TM 292-02-01, el fragmento de cuerpo mandibular derecho TM 247-01-02, el P³ derecho TM 266-01-462 (Brunet *et al*, 2005); el fémur TM 266-01-063 y dos cúbitos, izquierdo y derecho, TM 266-01-050 y TM 266-01-358 respectivamente (Daver *et al*, 2022).

¹⁵ Hipodigma es todo el conjunto de fósiles que se conocen de una especie. (Cela Conde y Ayala, 2013)

4. ¿*Sahelanthropus* o... *Sahelpithecus*?

En los últimos 22 años que han transcurrido desde el descubrimiento de este fósil y su primera publicación han existido distintas tendencias postulándose unas a favor de la incorporación del *Sahelanthropus tchadensis* en la subtribu Hominina, en tanto que otras, también desde el ámbito científico, han abogado por su clasificación como un simio. Desde su primera publicación, el equipo de Michel Brunet ha defendido al *Sahelanthropus tchadensis* como un hominino, tanto en su análisis preliminar a falta de posteriores investigaciones y de evidencias postcraneales, como en las publicaciones más recientes. Mientras que investigadores como Milford Wolpoff lo califican como un género nuevo pero no hominini, llamándolo *Sahelpithecus*.

a. Los primeros años de investigación

En la primera publicación, llevada a cabo en la revista Nature en julio de 2002 M. Brunet y su equipo, tras realizar un análisis comparativo de los restos encontrados con el de resto fósiles conocidos, afirmaba que el *Sahelanthropus tchadensis* poseía ciertos rasgos derivados: como los caninos pequeños con desgaste apical (que indicaría probablemente la existencia de un complejo C-P₃ sin afilamiento); un grosor intermedio del esmalte de los caninos; el aspecto facial con un prognatismo subnasal marcadamente reducido, sin diastema canino y un gran toro supraorbital continuo; y aspectos de la base del cráneo como la longitud, orientación horizontal y la posición anterior del foramen magnum.

Brunet y sus colaboradores le otorgan el carácter de macho porque el toro supraorbital es un carácter dimórfico de machos, presumiblemente por una gran selección sexual. En consecuencia, el tamaño de los caninos no tendría ese carácter dimórfico, pues su tamaño se encuentra reducido, y por lo tanto deberían ser considerados como un rasgo derivado¹⁶. Todas estas características anatómicas indicarían su pertenencia a la subtribu Hominina.

Por otro lado, y en la misma publicación inicial, Brunet deja entrever que las cosas no eran tan sencillas pues también poseía un conjunto de características primitivas entre las que se encuentra el tamaño cerebral pequeño y que será algo criticado, por Wolpoff entre otros, un hueso basioccipital triangular truncado y la porción petrosa del hueso temporal orientada 60° respecto a la cuerda bicarotidea (Brunet *et al*, 2002).

La respuesta ofrecida ante este mosaico de rasgos derivados y primitivos, como consecuencia lógica, indicaría que este espécimen estaría cercano a la divergencia entre chimpancés y humanos y por lo tanto el miembro conocido más antiguo y primitivo del clado hominini (Brunet *et al*, 2002). Una hipótesis a raíz de estas características es la posibilidad de su filogenia con *Ardipithecus* pudiendo ser un grupo hermano de estos, tal como pensaba Tim White en 2002, paleoantropólogo de la Universidad de California (Whitfield, 2002) y que estaría en la línea del modelo lineal u ordenado.

¹⁶ Que un macho tenga reducido el tamaño de los caninos significa que deja de ser un rasgo dimórfico, porque las hembras también tendrían los caninos pequeños. En ese caso estaríamos hablando de un rasgo derivado, porque en los simios los caninos son dimórficos. De ser considerado *Toumaï* como hembra entonces nos podríamos plantear que los caninos fueran un carácter derivado, porque desconoceríamos el tamaño de los caninos de los machos.

Finalmente, el equipo de Brunet concluía que los descubrimientos de *Ardipithecus ramidus* con 5.2-5.8 Ma en el caso de *ramidus kadabba* (Haile-Selassie, 2001) y de 4 Ma en el caso de *ramidus ramidus* (White *et al*, 1994), *Orrorin tugenensis* en torno a los 6 Ma (Senut *et al*, 2001) y *Sahelanthropus* invitaban a pensar que los homínidos del Mioceno tardío, y consecuentemente los homínidos, estaban geográficamente más extendidos de lo que se pensaba contradiciendo teorías como *East Side Story*, tanto por la localización geográfica como cronológica (Brunet *et al*, 2002) y acercándose a los postulados del modelo desordenado.

Meses después de la publicación original, en octubre del mismo año, se publicaba en la misma revista un artículo criticando la naturaleza de los restos encontrados. Wolpoff y su equipo basándose en las características de la dentición, la cara y la base del cráneo llegaban a la conclusión de que *Sahelanthropus* no fue un bípedo obligado (Wolpoff *et al*, 2002). La afirmación se realizaba a partir de las mismas características propuestas por Brunet en la publicación original. Las razones ofrecidas por el equipo de Wolpoff para definir al *Sahelanthropus* como no homínido eran las siguientes:

- El canino es pequeño, siendo el ancho similar a la media del chimpancé y estando en el rango de hembras chimpancé y gorilas y de machos chimpancé; con dientes postcaninos grandes en comparación tanto a chimpancés como a hembras de simios del Mioceno. El canino, que tiene desgaste apical y en la parte distal de la corona, concluye Brunet que no tiene una función de afilamiento, pero Wolpoff encuentra esto último incorrecto. Es importante pues a especies como *Kenyapithecus* o *Ramapithecus* que en algún momento se les otorgó el carácter de primeros homínidos porque la función de afilamiento había sido sustituida por (supuestamente el uso de) herramientas (además de ser considerados bípedos) resultaron ser finalmente hembras (Pilbeam, 1996). Por todo esto, Wolpoff y sus colaboradores piensan que *Toumai* habría sido hembra.
- Se critica la atribución del gran tamaño del toro supraorbital al gran dimorfismo sexual que Wolpoff considera improbable. “The biomechanical model of the supraorbital region would predict that an orthognathic face such as that of *Sahelanthropus*, combined with a low forehead, creates the potential for greater strain during anterior tooth loading than would a prognathic face with a higher forehead, as in African apes” (Wolpoff *et al*, 2002). La fuerza de los dientes se vería en la expansión de la musculatura temporal posterior formando una cresta sagital.
- Mientras que Brunet infiere que el grado intermedio de espesor de los postcaninos es un rasgo importante, Wolpoff espera un grueso esmalte sea cual sea la relación con los chimpancés no solo por las adaptaciones en la dieta sino por ser una plesiomorfía.
- La cuestión de la posición del *foramen magnum* es importante para discernir si se trata de un bípedo obligado o no. Brunet lo sitúa en una posición anterior, en la base del cráneo del eje frontal juntándose con las cuerdas bicarotídeas y biporion siendo bípedo por comparación a los chimpancés, en los que la posición del *foramen magnum* es posterior y no se junta con las cuerdas mencionadas. Wolpoff rebate esto usando un

contraejemplo. El STS5, un *Australopithecus africanus* que es bípedo obligado, no se diferenciaría según este criterio de los chimpancés, de modo que no debería ser considerado bípedo obligado. Por ello, este razonamiento carecería de lógica.

Según Wolpoff también hay otras características que podrían acercar al *Sahelanthropus* a chimpancés y gorilas como el plano de la nuca que es largo, plano y con un ángulo de 55° con respecto al plano de Frankfurt¹⁷ describiéndose como “the posterior cranial vault of a small quadrupedal ape with a powerful masticatory complex” (Wolpoff *et al*, 2002).

La conclusión de Wolpoff es que *Sahelanthropus* probablemente fuera una gorila hembra que vivió en un ambiente luego habitado por australopitecinos y que como ellos se adaptó con un complejo masticatorio poderoso. “Because the face is orthognathic rather than prognathic and the anterior teeth are small, posture is the only credible explanation of this nuchal anatomy. It is evident that *Sahelanthropus* did not habitually hold its head in an upright position over the spine and was not an obligate biped. This contrast with all known hominids is itself sufficient to exclude *Sahelanthropus* from the hominid clade as we currently understand it” (Wolpoff *et al*, 2002).

Son curiosas algunas de las conclusiones a las que llegan Wolpoff como la inferencia de que *Sahelanthropus* sea un gorila hembra cuando no se demuestra de ninguna manera su sexo a través de la anatomía ni la pertenencia al género gorila, a pesar de que sí argumentan sus características simiescas.

La respuesta por parte del equipo de Brunet al artículo de Wolpoff apareció en la misma publicación de la revista *Nature*. Par Brunet y sus colaboradores no es sorprendente la retención de caracteres primitivos tratándose del hominino más antiguo, tenga caracteres primitivos. Siguiendo la práctica sistemática moderna, Brunet, a diferencia de Wolpoff, utilizó caracteres derivados y no primitivos para establecer relaciones filogenéticas en la publicación original. “Those who ignore these derived characters and concentrate on primitive ones will reach the conclusion that early hominids, including Orrorin, are related to modern apes” (Brunet, 2002).

Para rebatir los argumentos sobre la relación directa entre el tamaño de los toros supraorbitales con el tamaño de los postcaninos y/o fuerzas masticatorias, Brunet recurre a varias investigaciones experimentales y de desarrollo (Hylander y Johnson, 1992; Ross, 2001) que afirman que las tensiones causadas por la masticación en el arco superciliar de los primate ortognatos y prognatos son siempre pequeñas e insuficientes para generar un crecimiento óseo tan grande en respuesta a la carga. De esta manera la única explicación para ese gran toro supraorbital sería el dimorfismo sexual y no, como dice Wolpoff, las fuerzas masticatorias, demostrando el género masculino de *Toumaï* y la reducción de los caninos como rasgo derivado. El plano de la nuca que Wolpoff establece en 55° a través de las fotografías de la publicación original estaría mal medido según Brunet, que a pesar de que no lo ofrece lo considera dentro del rango de los fósiles homininos y fuera del rango de los chimpancés¹⁸. La interpretación de Wolpoff a

¹⁷ El plano de Frankfurt es el plano cefalométrico que pasa por el punto infraorbitario (punto más bajo del reborde inferior de la órbita) y por el porion (punto más alto del conducto auditivo externo).

¹⁸ El ángulo entre el Plano de Frankfurt y la línea sellion-prosthion en 5 *Pan troglodytes* hembra al azar tiene una media de 54° y un rango de 49°- 57° mientras que en 5 machos la media es de 50.5° y el rango entre 50°- 63° (Kimbel *et al* , 1984).

la descripción original sobre el desgaste distal en la corona del canino es que implica un afilamiento, pero para Brunet no se encuentra afilado porque no muestra el borde distal que presentan y comparten todos los simios, pareciéndose además a los homíninos posteriores tanto en tamaño (que según Brunet también habría sido mal medido por Wolpoff) como en proporción con los dientes postcaninos. Además, el tamaño del canino que Wolpoff califica de simio estaría mal medido y que en su tamaño relativo, morfología y desgaste, el canino de *Toumaï* deriva en la dirección Hominina.

La conclusión de Brunet, al refutar los argumentos de Wolpoff, es que no se puede obviar la filogenia del *Sahelanthropus*, derivarlo a un género nuevo no incluido en la subtribu Hominina ni categorizarlo como *Sahelpithecus* en base a caracteres primitivos y la posición filogenética de *Orrorin*; no habiendo conseguido refutar ninguno de los rasgos derivados presuntamente compartidos por *Sahelanthropus tchadensis* con los homíninos posteriores.

Wood en 2002 no tenía clara la posición de *Sahelanthropus*. Las características en mosaico le impedían afirmar una u otra posición: “from the back it looks like a chimpanzee, whereas from the front it could pass for a 1.75-million-year-old advanced australopith” (Wood, 2002). Si se aceptara como evidencia suficiente solo la estructura de la cara, las pequeñas coronas o la posición del foramen magnum entonces esto causaría estragos en el modelo ordenado de los orígenes humanos. De la misma manera Cela-Conde y Ayala (2003) plantean serias dudas acerca de la inclusión de *Sahelanthropus* dentro del grupo de los homíninos ante la falta de restos postcraneales que impiden establecer su grado de bipedismo, y que por su lugar de hallazgo, a 2500 km del Valle del Rift, sería un espécimen que estaría en *incertae sedis*, que en parte se debe a la falta de conocimientos sobre el linaje de los chimpancés. En cambio, Begun lo ve un poco más claro y acepta la inclusión del *Sahelanthropus* en la subtribu Hominina. “*Sahelanthropus* has a unique combination of superficially modern-looking facial and periorbital morphology, primitive-looking teeth and braincase, and a probably homologous hominin suite of features of the basicranium” (Begun, 2004). “*Sahelanthropus* is also quite distinct from Pliocene hominins in craniofacial and dental morphology” (Begun, 2004).

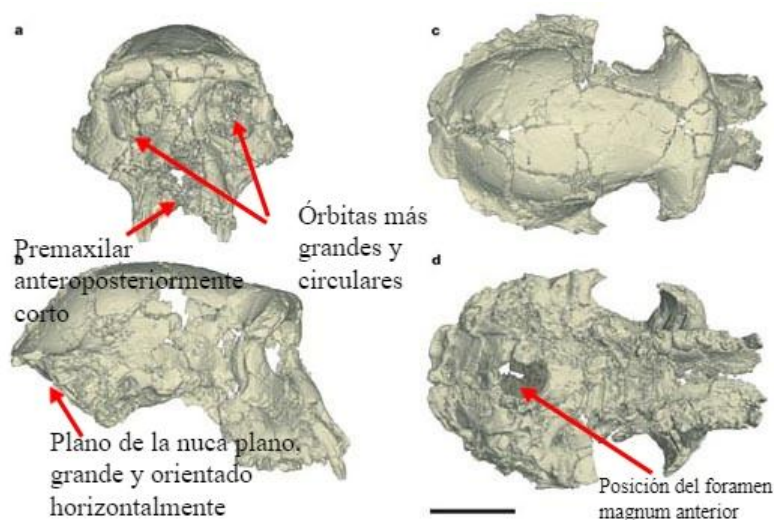


Figura 12. Reconstrucción virtual del cráneo TM 266-01-060-1 junto algunas características de *Sahelanthropus* en relación con el cráneo original. Imagen según Zollikofer et al (2005) modificada por Garín Artázcoz.

En 2005 se publicaron dos nuevos artículos en la revista *Nature* por los cuales Brunet está convencido de la filogenia de *Sahelanthropus tchadensis* y así lo hace saber a la revista Nature: “Now it’s completely confirmed that Toumaï is not a chimp, or a gorilla, but a true hominid” (Ebert, 2005). Pero que no consiguieron convencer a Wolpoff, que afirma que basándose en la reconstrucción realizada el espacio donde se fijan los músculos en la parte trasera del cráneo apoyaría la idea de que debería tener grandes músculos, parecido a los chimpancés y que por lo tanto “this doesn’t fit in the functional range of bipedalism” (Ebert, 2005).

En el primero de ellos, a través de una tomografía computarizada de alta resolución el equipo de Zollikofer realizó una representación digital del cráneo de *Toumaï* (ver fig. 12). Se trataba de obtener una reconstrucción exacta del cráneo, dada la distorsión, erosión y craquelación por razones tafonómicas del original. El resultado fue que el cráneo, en su conjunto es más ancho ahora, el contorno occipital es más redondeado en la parte sagital, el plano de la nuca está orientado más horizontalmente, las órbitas son más grandes y circulares, y la cara es superiorinferiormente más alta. Estos cambios reflejarían varios caracteres derivados compartidos con homínidos posteriores como una cara relativamente vertical con un premaxilar anteroposteriormente corto, un posicionamiento del foramen magnum anterior ligado a un relativo basioccipital corto, un plano de la nuca relativamente plano, grande y orientado horizontalmente, y un reborde descendente de la cresta de la nuca. Estas características demostrarían que las conclusiones de Brunet y su equipo en la primera publicación sobre la pertenencia de *Sahelanthropus tchadensis* al clado Hominina son acertadas.

Además, la reconstrucción virtual, según Zollikofer (*et al*, 2005), permite evaluar la hipótesis por la cual *Sahelanthropus* habría sido bípedo. Basándose en que todos los primates, a pesar de la orientación del cuello, tienden a moverse con el plano orbital (la línea que une los márgenes inferior y superior de las órbitas oculares) aproximadamente perpendicular al suelo (Strai y Ross, 1999) y que cuentan con un rango en torno a los 10° de flexión y extensión en la articulación craneocervical (Graf *et al*, 1995), el ángulo entre el foramen magnum y el plano orbital es casi perpendicular en *Homo Sapiens* ($103,2 \pm 6,9^\circ$, $n = 23$) mientras que tiene un ángulo más agudo en *Pan troglodytes* ($63,7 \pm 6,2^\circ$, $n = 20$). En la reconstrucción, el ángulo es de 95° bastante más parecido al de los humanos. “TM 266-01-060-1 as a quadruped would require an unusually extended angle of the neck relative to the plane of the foramen magnum” (Zollikofer *et al*, 2005) por lo que se demostraría que debía ser bípedo.

Brunet (*et al*, 2002) propuso una estimación de la capacidad craneal por comparación al chimpancé de 320-380 cm³. Zollikofer da una estimación, tras la reconstrucción, de 360-370 cm³, que corresponde a la más pequeña documentada en un homínido adulto, quedando dentro del rango de los chimpancés. Ante esto, hay voces como la de Benefit (2017) que catalogan al *Sahelanthropus* como un simio bípedo por poseer una capacidad craneal inferior a la poseída por los chimpancés pero por contar con una locomoción bípeda. Este razonamiento invita a pensar que es posible que no se debiera utilizar el bipedismo como un carácter que pueda ser usado como elemento diferenciador del clado homínido, es decir una autapomorfía.

Zollikofer y sus colaboradores en base a la reconstrucción virtual, también nos dan un valor aproximado del ángulo entre el plano de la nuca con respecto al Plano de Frankfurt, que Brunet, recordemos, obviaba en la publicación respondiendo a Wolpoff, y que es de 36°, lejos de los 55° que proponía Wolpoff. En cualquier caso, Zollikofer concluye que serán las evidencias postcraneales las que finalmente aporten las

suficientes pruebas para validar la hipótesis de que *Sahelanthropus tchadensis* era bípedo, y por lo tanto perteneciente al clado Hominini.

El segundo artículo publicado en el año 2005, Brunet y su equipo ampliaba el hipodigma del *Sahelanthropus* y el número de yacimientos a los que se asocia (de uno a tres). Aunque eso sí, los tres yacimientos (TM 266, TM 247 y TM 292) se encuentran en un área de 0.73km² en la misma área de fósiles de Toros-Menalla (Brunet *et al*, 2005).

Los nuevos especímenes vendrían dados por un fragmento mandibular (TM 292-02-01, recuperado en 2002), un corpus de mandíbula derecha (TM 247-01-02) y una corona de un P₃ derecho (TM 266-01-462) ambos hallados en 2001 (ver figs. 13, 14 y 15). Llama la atención que tanto TM 247-01-02 como TM 266-01-462 no aparecieran en la primera publicación. Esto se puede deber a que los restos encontrados en TM 266 parecerían más importantes como objeto de estudio que los de TM 247, a la vez que *Toumai* habría cobrado más interés de estudio que el resto de huesos y dientes.

La necesidad de hacer comparaciones entre los propios especímenes de *Sahelanthropus* habría sido necesaria para poder llegar a la conclusión de que estos especímenes publicados en este nuevo artículo efectivamente pertenecieran a la misma especie.

Brunet y su equipo tras explicar la morfología y proceder a un análisis comparativo justificando así su inclusión en este género, concluyen el artículo resaltando la importancia de estos descubrimientos.

- Por una parte porque aumenta el hipodigma. “The *S. tchadensis* hypodigm now includes a minimum of six individuals (a maximum of nine) from three sites in a small area of the Anthracotheriid Unit” (Brunet *et al*, 2005).
- Segundo, porque gracias a los nuevos especímenes se permite una mayor comprensión de *Sahelanthropus*.
- Que comparte más cantidad de caracteres derivados con el clado hominini que otros reconocidos homininos y que ratifica de esta manera su posición en la subtribu *Hominina* como uno de los posibles candidatos a último antecesor común con los chimpancés o su cercanía a él. Esto se refleja a través de características anatómicas de la dentición como el complejo C-P₃ sin afilamiento; la ausencia de diastema entre C y P₃; caninos con corona pequeña y raíz larga, que se trata de una característica en la evolución humana; la reducción de los caninos y su transformación de cónicos a espatuliformes; o dientes postcaninos con un espesor de esmalte radial máximo pero intermedio entre chimpancés y australopitecinos.
- Todos los especímenes de Toros-Menalla cuentan con el mismo patrón radicular, con dos raíces y tres conductos pulpares separados en cada premolar que retienen la supuesta condición primitiva para los homininos (Wood *et al*, 1988).
- Finalmente, características como una corona de canino inferior con una cresta marginal mesial y distinta y una tira de desgaste acanalada digital que termina en tubérculo distal grande, consistente con la ausencia de un afilamiento en el complejo C-P₃, confirmarían las diferencias

morfológicas de las especies chadianas de los simios africano y las afinidades con el clado de los homíninos (Brunet *et al*, 2005).



Figura 13. TM 292-02-01. (Brunet *et al*, 2005). A la izquierda vista frontalmente y a la derecha



Figura 14. TM 266-01-462. (Brunet *et al*, 2005). A la izquierda visto oclusalmente y a la derecha mesialmente.

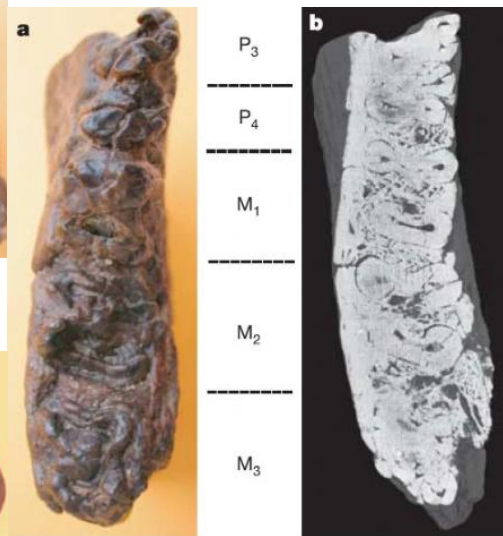


Figura 15. TM 247-01-02. (Brunet *et al*, 2005). A la izquierda visto cenitalmente y a la derecha una reconstrucción tridimensional con

Un estudio derivado de la recreación virtual se publicó a finales de 2005 en PNAS. En este artículo se llevó a cabo una comparación de la reconstrucción virtual de *Toumaï* con cráneos de simios africanos, humanos y homíninos del Plioceno, buscando establecer la posición filogenética del *Sahelanthropus*, aunque no de manera confiable (Guy *et al*, 2005) (ver fig.16).

Los resultados ofrecidos son que en cuanto a la forma de la bóveda craneal se parece a *P. troglodytes* y *G. gorilla* por tener un contorno superior largo y bajo del neurocráneo y en especial anterior al vértice de la bóveda craneal. El plano de la nuca en cambio difiere siendo relativamente largo, plano y rotado a la horizontal como en *A. africanus* y *A. afarensis* (Kimbel *et al*, 1984). La altura facial relativa es similar a AL 444-2 y Sts 5 (respectivamente *A. afarensis* y *A. africanus*) y a KNM-ER1813 (*H. habilis*) pero más corto que *G. gorilla* y *P. troglodytes*. La proyección facial superior explicaría su escama frontal larga y plana y su toro supraorbital alargado, en contradicción a las propuestas de Wolpoff y sus colaboradores que la explican como causa de una masticación fuerte, y que podría complementar en cambio la hipótesis del dimorfismo sexual de Brunet y su equipo. Según los resultados de Guy, también tendría un premaxilar corto y sin diastema y un prognatismo subnasal reducido en comparación con *Pan*, *Gorilla* y algún representante de *Australopithecus*, lo que le confiere un carácter menos arcaico.

Algunas de las sinapomorfías¹⁹ que ofrece la reconstrucción virtual (Zollikofer *et al*, 2005) son el plano de la nuca largo y plano, el basioccipital acortado y el foramen magnum colocado en la base del cráneo. Esto, unido junto a que la dentición de

¹⁹ Sinapomorfía es una apomorfía compartida por varios taxones.

Sahelanthropus se asemeja a la de *Ardipithecus*, como la reducción de los caninos en comparación a *Pan*, el complejo C-P₃ sin afilamiento y poscaninos con poco esmalte; lleva a Guy a determinar que *S. tchadensis* se agruparía fenéticamente con homínidos posteriores, aunque en general no es más similar a ninguna otro género homínido.

Las conclusiones de la investigación son las siguientes: “First, more information is needed to compare *Orrorin*, *Ardipithecus*, and *Sahelanthropus* in detail. Second, additional hominid fossil material is needed from Late Miocene deposits in different parts of Africa. Third, we need a better understanding of the developmental and functional bases of cranial morphology that are necessary to hypothesize phylogenetically informative characters. Fourth, we particularly need a better understanding of the vertebrate and hominid biogeographical relationships through Africa during the upper Miocene”. A pesar de su complejo mosaico de caracteres derivados y primitivos califican a *Sahelanthropus* como claramente homínido primitivo, siendo ancestral al resto de géneros homínidos.

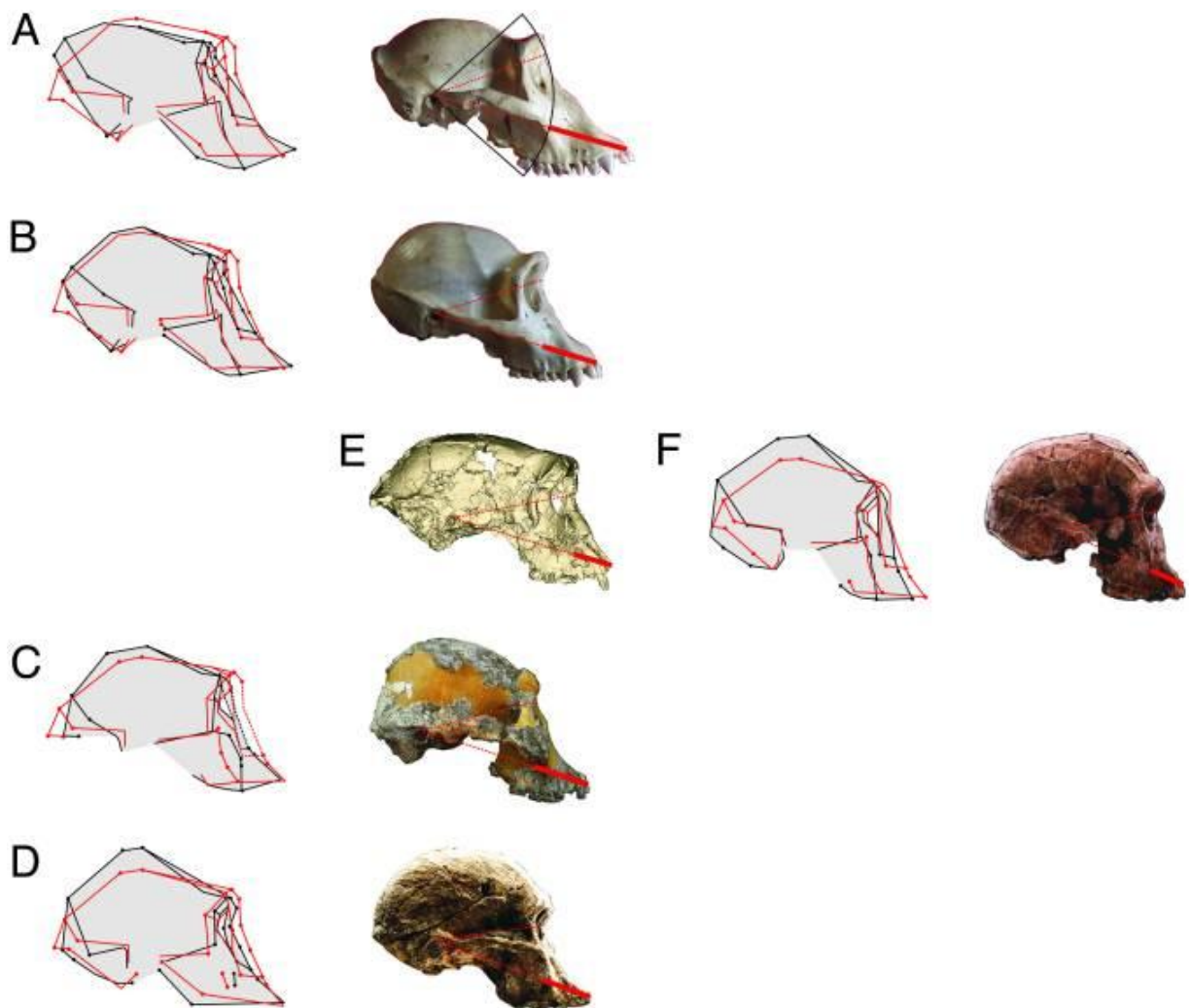


Figura 16. Comparación de *Sahelanthropus* con otros cráneos de homínidos. (Guy et al, 2005). Superposición de GLS (columna izquierda), vista lateral, de TM 266-01-60-1 con consenso de hembra adulta de *G. gorilla* (A), consenso de adultos de sexo combinado *P. troglodytes* (B), AL 444-2 (*A. afarensis*) (C), Sts 5 (*A. africanus*) (D) y KNM-ER 1813 (*H. habilis*) (F). La configuración de puntos de referencia de TM 266-01-60-1 se muestra en rojo. Los puntos indican la ubicación de las principales desviaciones de los puntos de referencia craneales. Cada comparación está asociada a una vista lateral (columna derecha) del cráneo de *G. gorilla* (hembra) (A), el cráneo de *P. troglodytes* (B), AL 444-2 (*A. afarensis*) (C), Sts 5 (*A. africanus*) (D), reconstrucción virtual del cráneo TM 266-01-60-1 (E) y KNM-

ER 1813 (*H. habilis*) (F). La línea discontinua inferior y superior, respectivamente, corresponden a alveolar-porion y nasion-porion; la línea continua es la distancia alveolar-porion menos nasion-porion.

En 2006, Wolpoff y sus colaboradores vuelven a dejar clara sus posturas acerca de la condición del *Sahelanthropus* en un artículo publicado en la revista *PaleoAnthropology* (Wolpoff *et al*, 2006). Basándose en que si la hipótesis que afirma que *Sahelanthropus* es un hominino es refutada, entonces este nuevo género debería considerarse como simio.

Un dato bastante interesante derivado del M₃ que ofrecen Wolpoff y su equipo es la edad de *Toumaï* que sería de 11 años.

En cuanto al sexo, y en comparación con gorilas y chimpancés, ni el toro supraorbital ni los caninos establecen la posibilidad de conocer su sexo (recordemos, macho para ellos en la publicación de 2002), pudiendo pertenecer a ambos (Brunet *et al*, 2002; Brunet, 2002; Brunet *et al*, 2005). La cuestión es que tras la reconstrucción virtual realizada, el valor recalculado del espesor vertical del toro supraorbital ofrece distintos valores pasando de 18.2 mm a 16 mm. Este nuevo valor queda fuera del rango de chimpancés y australopitecinos, pero dentro del de ambos sexos de gorilas. El tamaño del canino no podría ser usado según Wolpoff para establecer el sexo (a pesar de que los caninos tienen tendencia a ser un carácter dimórfico en primates) porque la corona del canino no es excepcionalmente pequeña para diagnosticar el sexo de un simio Mioceno y porque su forma original no puede ser conocida debido a una fisura vertical en la corona y el desgaste apical del propio diente. Únicamente la anchura del canino podría ser usada para comparar con otros especímenes y según Kelley (1995) su valor estaría en el rango de ambos sexos. Estos dos datos, sexo y edad, son usados posteriormente para refutar la condición de hominini del *Sahelanthropus*.

El patrón de desgaste apical del canino de TM 266 tendría sus similitudes según Wolpoff con varios simios Miocenos como son *Ugandapithecus*, *Afropithecus*, *Nacholapithecus*, *Kenyapithecus*, *Ouranopithecus*, *Ankarapithecus*, *Oreopithecus*, y *Sivapithecus*, pareciéndose al que más al *Gigantopithecus* (Wolpoff *et al*, 2006). Además, *Toumaï* tiene desgaste apical en las coronas de los caninos y poco desarrollado el afilamiento en el complejo C-P₃. Estas características serían una adaptación a una masticación poderosa (Jolly, 1973), “what is obviously a homoplasy”²⁰ (Wolpoff *et al*, 2006). El desgaste en la punta de las coronas de los caninos es más común en hembras primate que en machos de la misma especie (Greenfield, 1998) y el grado de magnitud de desgaste en *Toumaï* es mayor que en chimpancés macho o hembra pero común en los más ancianos. “In fact, the unusual magnitude of age specific canine wear for TM 266 does not clearly support either taxonomic assessment but instead suggests a masticatory cause that is compatible with the explanation for canine tip blunting” (Wolpoff *et al*, 2006).

El otro carácter estudiado es la posición erguida y el bipedismo, que como hemos dicho se ha considerado como la más significativa autapomorfía del clado hominini pero que puede comenzar a ser debatida si catalogamos a *Sahelanthropus tchadensis* como un primate bípedo como cree Benefit, “an ape that probably walked on two legs” (2017). La idea de Wolpoff es que si refutan los argumentos del equipo de

²⁰ Una homoplasia es un cambio evolutivo paralelo que hace que dos grupos presenten un mismo carácter adquirido independientemente.

Brunet quedaría demostrado que el *Sahelanthropus* no es un hominini. Para ello se analiza el plano de la nuca y la posición del inión²¹, el ángulo del plano de la órbita del *foramen magnum* y la postura y locomoción de TM 266. “The TM 266 cranial rear and posterior portion of the cranial base, including the size, shape, and orientation, of the nuchal plane, are compatible with a chimpanzee pattern of locomotion” (Wolpoff *et al*, 2006). El plano de la nuca por ser excepcionalmente largo, incluso con la gran reducción del ángulo en la reconstrucción, se encuentra en su parte más posterior marcadamente por encima del Plano de Frankfurt. La prominencia de los músculos de la nuca, importantes en el balanceo y sostenimiento de la cabeza, se intensifica por el desarrollo del tuberculum linearum (ver fig. 17). El *quid* de la cuestión, según Wolpoff, no es que la parte trasera de la cabeza de *Toumaï* y la parte posterior de la base del cráneo no sean como los homininos porque se parezca más a los simios, sino que *Sahelanthropus* no tenía una postura erguida porque la región de la nuca muestra funciones similares a las de los simios. Además, el ángulo del plano foramen magnum/órbitas no reflejaría una postura o locomoción en este primate.

Mediante un contraejemplo se intenta demostrar que la presunción de que *Sahelanthropus* es bípedo en base a que el ángulo del plano del foramen magnum con las órbitas oculares es 95°, muy parecido al de los humanos (Zollikofer *et al*, 2005). Esto se podría desjustificar al usar el ejemplo de los australopitecos, que son bípedos obligados y el rango en el que se encuentra este ángulo es entre 64° y 81°. Rango que cae casi en el rango del chimpancé y que está muy lejos del humano. Por tanto el uso del plano del ángulo para justificar el bipedismo por parecerse al de los humanos no reflejaría necesariamente su postura bípeda. “We deduce from this comparison that the foramen magnum – orbit plane angle does not distinguish the posture and locomotion of australopithecines and chimpanzees, and therefore it cannot be expected to address the posture and locomotion of a species said to be close to the last common ancestor of australopithecines and chimpanzees” (Wolpoff *et al*, 2006). De esto se deduce que, a pesar de que no se refuta que la posición del foramen magnum en la base del cráneo sea una característica que facilite la comprensión de la locomoción bípeda del espécimen, una posición más posterior no podría llegar a ser tan determinante para determinar la no bipedia de un espécimen pues si este ángulo, foramen magnum - órbitas, está cerca del rango con los chimpancés, y los chimpancés no son bípedos obligados, entonces podrían llegarse, o haberse llegado, a conclusiones erróneas en el estudio de cráneos fósiles.

“Without a key postcranial element such as a pelvis or femur, none of these data provide compelling evidence for upright posture or obligate bipedal locomotion, and the various details of the nuchal plane argue against it. This functional implication has a phylogenetic consequence—by itself it is sufficient to disprove the phylogenetic hypothesis that TM 266 was a hominid” (Wolpoff *et al*, 2006).

²¹ Protuberancia externa del hueso occipital.



Ilustración 17. *Tuberculum linearum*. Según Colaboradores de Wikipedia (2023) modificado por Garín Artázcoz.

Por lo que respecta a la dentición “the morphological evolution of the teeth in hominins has been characterized by, among other features, the reduction of the anterior teeth, the molarization of the premolars, and the diminution of the occurrence of M_3 ” (Emonet *et al*, 2013). En cuanto a la parte suboclusal, se observa en *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Homo* la reducción del número y volumen de raíces, cambios en la curvatura de las raíces de los molares en *Homo* y molarización de las raíces de premolares en australopitecinos robustos (Wood *et al*, 1988).

A pesar de que el número de raíces y cavidades pulpares es variable entre hominini, incluso dentro de una misma especie, se han realizado exitosamente relaciones de filogenia usando como caracteres el número y la morfología de las raíces (Wood *et al*, 1988). “This ‘African apes’ morphology” (haciendo referencia a *Gorila* y *Pan*) “is clearly distinct from the morphology of modern and fossil hominins but shares more characters with other hominoids such as *Hylobates*, *Pongo*, *Khoratpithecus* and the primitive hominoid *Proconsul*” (Emonet *et al*, 2013).

La tabla 1 muestra las distintas diferencias entre estos primates. “The transition from a stem hominoid morphology to a hominin morphology is as yet unknown. The association or the absence of association between the morphological evolution of roots and that of crowns in hominins is also unknown. These issues are important to understand the global factors, whether genetic or epigenetic, that induced the emergence of the hominin dental and cranial morphology.”

El artículo publicado por Emonet *et al* (2013) estudia la morfología de la raíz dental de *Sahelanthropus tchadensis* comparándose con *Ardipithecus ramidus* y *kadabba*, simios africanos modernos y otros fósiles homininos más modernos. “The results allow conclusions on the possible association of the evolution of roots and that of crowns” (Emonet *et al*, 2013). Estas conclusiones son que las raíces de *Sahelanthropus tchadensis*, *Ardipithecus ramidus* y *Ardipithecus kadabba* son muy similares y conducen a la definición de una morfología de raíces de “early hominin” (Ebert, 2005) resultando en una combinación de caracteres primitivos parecidos a los simios, como la robustez de la raíz de C_1 y un P_3 con tres raíces, y caracteres derivados

del *Australopithecus* y/o de *Homo*, como la sección de las raíces de los incisivos y la curvatura de las raíces de los molares. Esto implica un nuevo capítulo o estadio en la evolución dental de los hominini suponiendo la transición de una morfología de raíz similar a un primate a una morfología de tipo australopiteco y/o homo.

	<i>Proconsul, Pongo</i>	<i>Hylobates</i>	<i>Gorilla, Pan</i>	<i>Modern Homo</i>	<i>Sahelanthropus</i>
Roots of incisors	Thin and shallow, elongated section	Broad and deep, elongated section	Broad and deep, elongated section	Broad and deep, rounder section	Broad and deep, rounder section
Root of canine	Robust, strongly curved	Robust, strongly curved	Robust, strongly curved	Gracile, slightly curved	Robust, slightly curved
Most common P ₃ number of roots/pulp canals	2/3	1/1	2/3	1/1	2/3
Most common P ₄ number of roots/pulp canals	2/4	2/4	2/4	1/1	2/4
Most common M ₁₋₂ number of roots/pulp canals	3/4	2/4	3/4	2/4	3/4
Roots of premolars	Bucco-lingually wide	Bucco-lingually wide	Bucco-lingually wide,	Bucco-lingually narrow, only one root	Bucco-lingually narrow, several roots
Separation of roots of premolars	Strong separation, divergence towards the apex	Strong separation, divergence towards the apex	Strong separation, divergence towards the apex	Often one single root, when two roots they keep in contact and do not diverge towards the apex.	Roots keep in contact and do not diverge towards the apex
Roots of molar	Curved	Curved	Straight	Curved	Curved

Tabla 1. *Diferencias dentales entre distintos homínidos.* (Emonet *et al*, 2013).

b. Las investigaciones tras el redescubrimiento del fémur perdido

Tras el revuelo mediático respecto al fémur (ver fig. 18), y que trataré en otro apartado, han surgido dos nuevas investigaciones sobre *S. tchadensis* relacionadas con el mismo fémur y ambas con conclusiones contradictorias e incompatibles. El tan ansiado resto postcraneal que pudiera haber supuesto el nexo de unión entre aquellos investigadores que catalogan a *Sahelanthropus tchadensis* como un hominino y los que no y que hubiera puesto en una misma dirección la investigación no ha conseguido este resultado hasta la fecha.

Según Beauvilain y Watté (2009) un fémur izquierdo parcial fue descubierto el 19 de julio de 2001 en TM 266 y fue reconocido como probable primate por Bergeret-Medina en 2004, cuando revisaba la colección de fósiles vertebrados no homínidos (Bergeret, 2004).

Teniendo en cuenta que en el yacimiento de Toros-Menalla existen felinos, como el *Dinofelis* o el *Machariodus*, y hiénidos, como *Chasmaporthetes* o *Belbus* (Vignaud *et al*, 2002), Macchiarelli y su equipo se plantearon la posibilidad de que el fémur recuperado perteneciera a un carnívoro. Finalmente, descartaron esta idea porque “the neck-shaft angle is usually lower, the proximal shaft is typically not anteroposteriorly flattened, and the intertrochanteric región has been apparent in what is preserved of the lesser throchanter” (Macchiarelli *et al*, 2020) y porque “TM 266 femoral shaft is convex anteroposteriorly throughout its lengt. Carnivoran femora are also bowed, but normally only in the distal part of the shaft” (Macchiarelli *et al*, 2020). Por tanto, consideran que lo más probable es que este fémur perteneciera a un primate antes que a un carnívoro. Teniendo en cuenta que el único gran primate recuperado ha

sido *Sahelanthropus* y que el fémur fue recuperado en la misma localización (Beauvilain y Watté, 2009) les parece razonable, por parsimonia²², a Macchiarelli y su equipo incluirlo dentro del hipodigma del *S. tchadensis*.



Figura 18. El fémur parcial TM 266-01-063 de Toros-Menalla. (Macchiarelli *et al*, 2020). Vistas anterior (a), posterior (b), medial (c) y lateral (d). Barra de escala = 2 cm.

Para establecer la filogenia del *Sahelanthropus* y su inclusión en el clado Hominina, Macchiarelli y sus colaboradores trataron de demostrar que su locomoción era bípeda. Por ello se preguntaron dos cuestiones: ¿la morfología de TM 266 se parece más al único bípedo habitual actual que al resto de simios? Dados los resultados de su estudio parece que morfológicamente se parece más a un chimpancé común (por la

²² El principio de parsimonia, o navaja de Ockham, es un principio metodológico que prioriza las explicaciones más sencillas entre todas las posibles. Es decir, que en igualdad de condiciones la explicación más sencilla suele ser la correcta.

curvatura anteroposterior, la morfología interseccional de la parte distal y el ángulo del cuello-eje) que a un humano anatómicamente moderno. Esto nos conduciría a pensar que si solo nos basáramos en la comparativa con los especímenes actuales entonces *S. tchadensis* no pertenecería al clado de los homíninos porque lo más probable es que no fuera bípedo por parecerse más al género *Pan*.

Pero existen fósiles de homíninos cuyo fémur morfológicamente no se parece al de *H. sapiens* pero que son bípedos habituales (Richmond y Jungers, 2008). Por carecer de las epífisis, que son las partes del fémur que más datos podrían aportar sobre el tipo de locomoción de *S. tchadensis*, y solo contar con la diáfisis, Macchiarelli comparó el fémur con *Orrorin* (ver fig. 19), catalogado como bípedo (Pickford *et al*, 2002) aunque hay voces que lo ponen en duda (Bleuze, 2012). Si BAR 1002'00, un fémur de *Orrorin tugenensis* considerado bípedo, y el fémur de *S. tchadensis* fueran muy parecidos entonces se podrían considerar casi pertenecientes al mismo taxón y apoyaría la hipótesis de que *S. tchadensis* fuera bípedo, y por lo tanto perteneciente a la subtribu Hominina. Pero hay diferencias: en la curvatura anteroposterior, en la ausencia de línea espiral y tuberosidad del glúteo presentes en *Orrorin*, en la evidencia modesta de desarrollo de la pilastra espiral lateral en *Sahelanthropus* y ausente en *Orrorin*, o en la morfología de la superficie posterior (Macchiarelli *et al*, 2020).

Teniendo en cuenta las palabras de Guy *et al* (2005) en las que se sugería que “further research is needed to determine the evolutionary relationships between *Sahelanthropus* and known Miocene and Pliocene hominids”, en las de Zollikofer *et al* (2005), “postcranial evidence will be necessary to test more rigorously the hypothesis that *S. tchadensis*-the earliest known hominid, found 2,600 Km west of the East African rift valley- was a biped”, y de otros (Cela-Conde y Ayala, 2003; Wolpoff *et al*, 2006) y, una vez refutadas las dos hipótesis planteadas más arriba, Macchiarelli y sus colaboradores concluyen que el sistema locomotor de *Sahelanthropus* no aceptaría una locomoción bípeda y por tanto su inclusión en el clado homínini debería ser rechazada.

Un segundo estudio sobre el fémur, que se intentó publicar en 2020 pero que no consiguió pasar la revisión por pares, no fue publicado hasta 2022 (Daver *et al*, 2022). A pesar de ser descubierto en 2001 y empezado a ser examinado en 2004, no fue hasta 2017 cuando empezó a cobrar impulso el estudio del fémur parcial, únicamente una diáfisis, porque el equipo priorizó el trabajo de campo y el estudio de otros restos de *Sahelanthropus*.

“It was not our priority at the time” decía Franck Guy en una entrevista de prensa (Callaway, 2022). Haile-Selassie afirmaba que “it is great that these specimens are finally published officially, since their presence has been known to a lot of us” y que “clearly shows that the femur assigned to *Sahelanthropus* here had most of the morphology that one would expect to see in a habitual biped”, and confirms that *Sahelanthropus* was a hominin” (Callaway, 2022). Parece que este estudio convence también a Lieberman pues “*Sahelanthropus* femur doesn’t have ‘smoking-gun’ traces of bipedalism but it looks more like that of a bipedal hominin than that of a quadrupedal ape” (Callaway, 2022). Aunque está en desacuerdo con uno de los argumentos ofrecidos por Guy *et al* (2022) por los cuáles se sustenta la hipótesis de que *S. tchadensis* era bípedo que es la presencia de calcar femoral²³, característica que está presente en algunos simios como orangutanes y que ocasionalmente no aparece en humanos. Por

²³ Cortical interna del cuello femoral, que es de mayor grosor que la cortical externa y refuerza el cuello. (Clínica Universidad de Navarra)

tanto, no se puede considerar como argumento válido (Lieberman, 2022), además de que no está claro que *Sahelanthropus* posea esta característica según Marine Cazenave (Callaway, 2022).

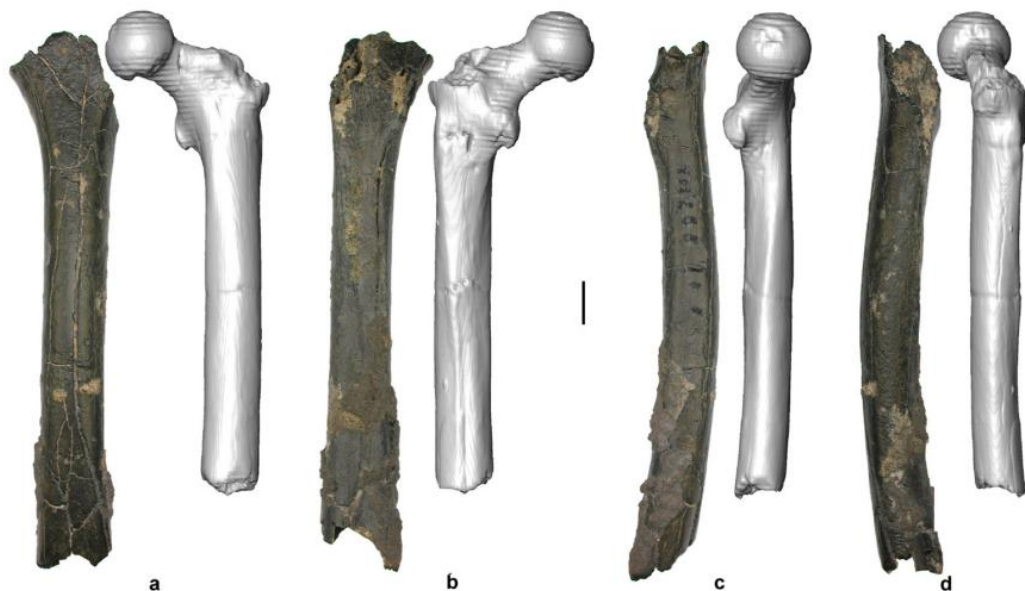


Figura 19. El fémur parcial TM 266-01-063 (izquierda) de Toros-Menalla comparado con BAR 1002'00 (derecha) perteneciente a Orrorin. Según Macchiarelli *et al* (2020). En vistas anterior (a), posterior (b), medial (c) y lateral (d). Barra de escala = 2 cm.

El estudio llevado a cabo por Daver *et al* (2022) ofrece el trabajo llevado a cabo sobre un fémur izquierdo y dos cúbitos, izquierdo y derecho. Los dos cúbitos son por primera vez publicados como pertenecientes a *Sahelanthropus*.

Las conclusiones finales, tras la comparación con primates miocenos y los actuales, son que, aplicando por parsimonia sobre el fémur, *Sahelanthropus* sería bípedo. Pero los cúbitos presentan evidencian comportamiento arborícola lo que abre la posibilidad a que los primeros homínidos pudieran haber sido ya bípedos hace 7 Ma pero que conservaran la capacidad arborícola.

Como Macchiarelli, y por parsimonia, tanto el fémur como los cúbitos recuperados en 2001 pertenecerían a *Sahelanthropus* por ser el único primate existente conocido en la zona hace 7 Ma (Daver *et al*, 2022). Aquellas características que implicarían su locomoción bípeda son: los contornos de la sección transversal femoral, las propiedades de la geometría de la sección transversal y la distribución del hueso cortical a lo largo de un eje particularmente torcido transversalmente, que son características de homínido; un bien desarrollado calcar femoral disipando las cargas compresivas causadas por la locomoción bípeda (Zhang *et al*, 2009); aunque existente en algunos homínidos, una protolínea áspera bien definida, presencia de tuberosidad glútea y platimeria subtrocanterea asociada sin fosa hipotrocanterea o inferolateral que se han asociado tradicionalmente con una mayor flexión-extensión de la cadera (Lovejoy *et al*, 2009).

Los cúbitos por otro lado reflejan capacidad arborícola pero la curvatura del eje, la distribución transversal del hueso y las propiedades geométricas, la morfología y orientación troclear, convergen para descartar el cuadrupedalismo terrestre (Daver *et al*, 2022). El tipo de trepa, según el patrón funcional, apuntaría a una trepa pronógrada y ortógrada arbórea sin actividades suspensivas habituales como balanceo del antebrazo y/o suspensión. El fémur también sugeriría una trepa ortógrada en contexto arbóreo “as part of a cautious climbing repertoire” (Daver *et al*, 2022) y que involucraría funciones de soporte de peso para las extremidades inferiores. En un reciente artículo Meyer *et al* (2023) critican esto: “The problem with this explanation is that this muscle inserts on the most proximal aspect of the ulna on the coronoid process and tuberosity of ulna and not on the shaft. Thus, its action cannot be directly responsible for curvature of the ulna shaft”.

Si seguimos a Daver, las conclusiones están en consonancia con las nuevas interpretaciones sobre el origen de los homínidos y que ponen de manifiesto la diversidad medioambiental en la que se desarrollarían los homínidos del Mioceno como áreas boscosas abiertas de *Orrorin tugenensis* (Senut *et al* 2017), una mezcla de bosques y pastizales húmedos para *Ardipithecus kadabba* (WoldeGabriel *et al*, 2001) o un bosque cubierto de hierba alimentado por aguas subterráneas para *Ardipithecus ramidus* siendo lo más probable un palmeral para este último (White *et al*, 2009).

En el último artículo publicado en 2023 por Meyer y su equipo estudian por separado el eje del cúbito y el complejo proximal del cúbito de distintos homínidos y primates, entre los que se encuentran los cúbitos de *Sahelanthropus* (TM 266-01-050 y 266-01-358) (ver fig. 20), analizados de forma independientes mediante métodos elípticos de Fourier buscando identificar señales funcionales.

No están de acuerdo con Daver en que las propiedades de las secciones transversales del cúbito se ajusten a una mayor resistencia anteroposterior y pronosupinación optimizadas correlacionados con comportamientos arbóreos habituales pues inferir patrones locomotores a partir de las propiedades de la sección transversal en primates a menudo no es muy fiable y no indican la orientación de las cargas a las que están sometidos los huesos. Desechan la posibilidad de que *Sahelanthropus* fuera bípedo. “We find the degree of diaphyseal curvature in TM 266 only among the principally terrestrial, quadrupedal African apes” (Meyer *et al*, 2023).

Pero, si tenemos en cuenta que las extremidades superiores se liberan durante la locomoción bípeda y que los primeros homínidos bípedos no eran únicamente obligados, sino que podían disponer de otros sistemas de locomoción, entonces es razonable especular que si los más antiguos homínidos hubieran evolucionado de un antepasado que caminara sobre nudillos, entonces podría conservar la capacidad de andar sobre nudillos. “The morphology of TM 266 and OH 36 appear to signal a function of the forelimb different from fossil hominins and *H. sapiens*, raising further questions about their bipedal status. Rather than representing fossils of obligate bipeds, their distinctive similarity to *Pan* may provide evidence for knuckle-walking behavior. We cannot rule out that this mode of quadrupedal locomotion was combined with facultative bipedalism in *S. tchadensis*, offering the possibility that the first hominin was an ‘omniped’ rather than a biped *sensu stricto*” (Meyer *et al*, 2023).

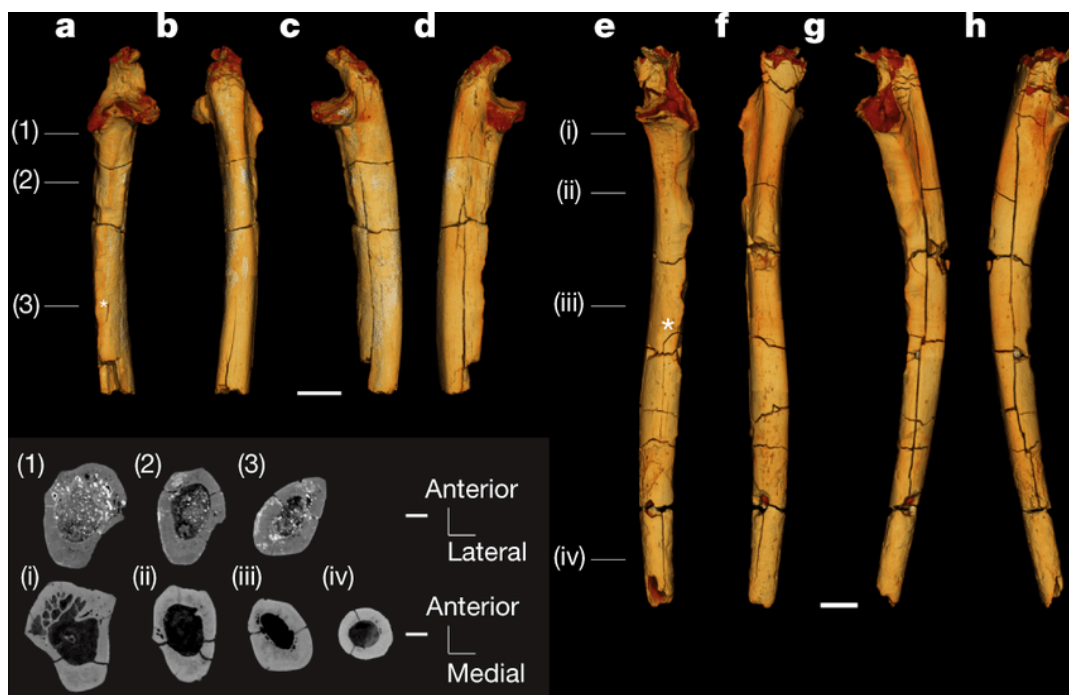


Figura 20. Restos de los cúbitos de *S. tchadensis*. (Meyer *et al*, 2023). Cúbito TM 266-01-358 en a-d: vistas anterior (a), vista (b), vista (c) y vista (d) de. Cúbito TM 266-01-050 en e-h: Vistas anterior (e), posterior (f), lateral (g) y medial (h). Abajo a la izquierda, los niveles de imágenes de corte transversal micro-CT (de proximal a distal) están numerados de (1) a (3) para TM 266-01-358 y de (i) a (iv) para TM 266-01-050. Barra de escala, 20 mm (a-d), 15 mm (e-h) y 5 mm (abajo a la izquierda).

5. Otros aspectos problemáticos

a. ¿El enterramiento de *Toumai*?

El 19 de julio de 2001, un equipo conformado por tres chadianos, Ahounta Djimdoumbaye, Fanoné Gongdibé y Mahamat Adoum junto con Alain Beauvilain, como director del grupo y formando parte de la Misión Paleoantropológica Franco-Tchadiana, encontraron el cráneo de *S. tchadensis* en TM 266. Mientras que el resto de fósiles de esta área están separados aleatoriamente unos de otros sin grandes concentraciones de restos, *Toumai* fue encontrado siendo parte de un denso grupo de fósiles (Beauvilain y Watté, 2009). Los compañeros chadianos de Beauvilain catalogaron esta concentración de fósiles como un “palaentologist’s dump” consideración que Beauvilain (2009) se encarga de refutar basándose en que “los vertederos de paleontólogos” encontrados en TM o KB los huesos estaban rotos, corroídos por la costra, no eran identificables y a veces mezclados con botellas de cerveza o vino.

Los huesos encontrados estaban alineados en dos bandas paralelas, con la calavera posicionada en el noreste del grupo de fósiles. La erosión no habría podido reagrupar y alinear tantos y diferentes fósiles. El conjunto de fósiles formaba un rectángulo de entre 1 m de largo y 40 cm de ancho orientado NE-SW. La matriz o el cemento silíceo blanco que cubría los fósiles procederían de diferentes estratos y lugares, además de que la erosión sobre la calavera se produjo sobre los dos lados. La posición del cráneo en relación con las dos líneas paralelas sugeriría la disposición de un esqueleto siendo esta disposición antinatural pudiendo ser tratado como un enterramiento, que los restos encontrados fueron puestos juntos y reagrupados, y que por tanto *Toumai* no se encontraría *in situ* (Beauvilain y Watté, 2009). Un esqueleto reconstruido a partir de un cráneo reconocido como humano usando los fósiles de animales disponibles que se habrían encontrado cercanos al cráneo. Así se habrían colocado un húmero cerca de la cabeza y el extremo distal de un fémur correctamente orientado en el otro extremo del esqueleto. La hipótesis en la que se sustenta el enterramiento de *Toumai* en tiempos recientes se basa en la creencia de que el cráneo de un humano no habría pasado desapercibido en comparación con el resto de fósiles del área que la gente toma por piedras (Beauvilain y Watté, 2009).

La posición del cráneo en relación con las dos líneas paralelas sugeriría la disposición de un esqueleto siendo esta disposición antinatural pudiendo ser tratado como un enterramiento (Beauvilain y Watté, 2009). Un esqueleto reconstruido a partir de un cráneo reconocido como humano usando los fósiles de animales disponibles que se habrían encontrado cercanos al cráneo. Así se habrían colocado un húmero cerca de la cabeza y el extremo distal de un fémur correctamente orientado en el otro extremo del esqueleto. La hipótesis en la que se sustenta el enterramiento de *Toumai* en tiempos recientes se basa en la creencia de que el cráneo de un humano no habría pasado desapercibido en comparación con el resto de fósiles del área que la gente toma por piedras. (Beauvilain y Watté, 2009)

La orientación dada al esqueleto corresponde a la del cuadrilátero con disposición noreste-suroeste, orientado a La Meca. De ser un enterramiento podría haber sido realizado por nómadas que atravesaban regularmente la región convertidos al islam desde siglo XI ya que su religión obliga a los creyentes a enterrar los cuerpos con

la cabeza orientada hacia La Meca. En ausencia de instrumentos, los creyentes toman como referencia la dirección del sol naciente, que, en la proximidad del Trópico de Cáncer, varía mucho a lo largo del año desde el noreste al sureste. (Beauvilain y Watté, 2009). Habría sido posible que se hubiera enterrado dos veces incluso, explicándose así la erosión en ambos lados de la cara de Toumaï. A Hawks (2009) no le parece improbable que una calavera humana hubiera sido reenterrada por la población local pero no ha encontrado en la literatura ningún caso parecido y por lo tanto no tiene ninguna razón para aceptar ni negar el estudio de Beauvilain.

b. El diente mal colocado y el fémur perdido

En abril de 2004 surgió una nueva fuente de discusión cuando *South African Journal of Science* publicó un artículo escrito por Alain Beauvilain y Yves Le Guellec en el que se intentaba demostrar que el tercer molar inferior de la mandíbula derecha de Toumaï es en realidad un M₃ izquierdo y que un incisivo recogido en el yacimiento no aparece en la publicación original de 2001. Estas demostraciones afectarían a la interpretación realizada del número de individuos. Basándose en la fotografía de la publicación original en *Nature*, la mandíbula inferior derecha de TM 266-02-154-1 revela una línea completa desde P₄ a M₃, en la que con una perspectiva oclusal el M₃ aparece bien preservado mientras que el resto de dientes en la fila se encuentran dañados y desgastados. Pero en contraste con la sección tomográfica, las raíces del M₃ aparecen rotas además de que presuntamente este molar habría aparecido aislado a escasos decímetros de la mandíbula catalogada como TM 266-02-154-3. Posteriormente este molar se pegó a la mandíbula en el laboratorio de la Universidad de Poitiers.

Tras el análisis del diente por parte de Beauvilain, geógrafo, y Le Guellec, dentista amigo de Beauvilain, se llegó a la conclusión de que este molar se pegó de manera errónea lo que implicaría un aumento del hipodigma de dos a tres individuos: TM 266-01-060-1 que es *Toumaï*, la mandíbula inferior TM 266-02-154-1 y la sínfisis mandibular TM 266-02-203 (Beauvilain y Le Guellec, 2004a).

La noticia tuvo bastante en los medios franceses, sobre todo tras numerosas cartas de paleoantropólogos a *South African Journal of Science* apoyando la publicación original de Brunet y afirmando que efectivamente era un molar derecho, y no uno izquierdo como afirmaba Beauvilain. Brunet y la MPFT respondieron a la publicación de Beauvilain y Le Guellec argumentando que no hay duda en cuanto a la integridad de la adhesión del molar a la mandíbula y que el M₃ tiene un carácter ambiguo en cuanto al lado de la mandíbula (Brunet y MPFT, 2004). Pero Beauvilain y Le Guellec no se desdicen en un segundo artículo (Beauvilain y Le Guellec, 2004b). La sublimación del conflicto llega cuando se sabe que el revisor de este artículo fue Martin Pickford, que no es parte desinteresada del conflicto por competir por el fósil homínido más antiguo, *Orrorin*, y quien se disculpó porque prestó “poca” atención a los detalles del artículo (Dalton, 2004) en tanto que para Gibbons (2004), Beauvilain habría intentado que Brunet revelara otros fósiles al plantear la tentadora posibilidad de que huesos de la extremidad inferior del *Sahelanthropus* pudieran estar entre los 52 fósiles de mamíferos inéditos del yacimiento en Chad.

Según Beauvilain y Watté (2009) un fémur encontrado en 2001 no habría sido mencionado hasta entonces y podría ser fundamental para aportar información acerca de la locomoción de *Sahelanthropus*. Este fémur habría sido catalogado como TM 266-01-

063 y habría sido encontrado junto a *Toumai*. “A left hominoid femoral diaphysis is also present. Its encrustation is similar to that of the skull” (Beauvilain y Watté, 2009).

En 2004 fue Aude Bergeret, por entonces estudiante de máster en la Universidad de Poitiers y estudiante de Brunet, quien estudió los restos óseos de animales encontrados junto a *Toumai*. Durante su trabajo observó que uno de los huesos, bastante grande, tenía un color diferente de sedimento en su interior. Pidió permiso para cortar el hueso y hacer un análisis de los sedimentos para comprobar cualquier posible diferencia o similitud. Dada la condición de “indeterminado” del hueso se concedió el permiso. Michel Brunet y Patrick Vignaud autorizaron expresamente a Aude Bergeret a cortar el fémur por la mitad y realizar investigaciones sobre su estructura interna, la mineralogía de las arcillas y realizar estudios de química isotópica. Macchiarelli, profesor de la Universidad de Poitiers, que acabó supervisando el trabajo de Bergeret se dio cuenta del carácter del fémur largo que estaba estudiando Aude y lo catalogó como primate y que por parsimonia y proximidad al cráneo de *Toumai* debía pertenecer al propio *Toumai* o a la misma especie.

No se puede entender el por qué de la no inclusión a partir de entonces del fémur en el hipodigma de *S. tchadensis* ni su publicación por separado o junto a otras publicaciones. Bergeret recuerda cómo uno de sus supervisores le dijo tomando el fémur en la mano: “Esta pieza tú la olvidas, nunca la has visto” (Constans, 2018). Después Bergeret se fue a Chad unos días y cuando volvió se sorprendió al no encontrar los huesos que estaba estudiando y que habían desaparecido, terminando su tesis sin volver a verlos. Testigos de este periodo hablan de “clan” dentro del laboratorio, que aplicaba cierto ostracismo sobre algunas personas como Macchiarelli. Ante esto, Macchiarelli acabaría cambiando de laboratorio y abandonando la enseñanza del máster de paleoantropología. Finalmente, Brunet en 2016 y en France Culture acabó por reconocer en un programa de radio llamado ‘Le Salon noir’ la existencia del fémur. Sucediéndose las dos siguientes publicaciones del fémur, la de Macchiarelli en 2020 basándose en las notas de Bergeret de 2004 y el de Guy en 2022.

6. Conclusiones

1º Destacar la importancia de la recuperación de restos que amplían el registro fósil y que nos dan una mayor perspectiva y una mayor comparación del propio registro fósil. Nuestro conocimiento acerca de la divergencia entre chimpancés y humanos es todavía muy difuso debido a la escasez del registro fósil de antepasados de los chimpancés y los escasos restos fósiles recuperados en nuestro clado. A pesar de que poco a poco se han recuperado mayor cantidad de restos en las últimas décadas, la falta de individuos en el registro fósil hace muy difícil el estudio comparativo entre los restos. Un ejemplo de ello es el reducido hipodigma de *Sahelanthropus* que no permite un gran estudio comparativo con otros supuestos primeros homínidos, con reducidos hipodigmas también, como ocurre con *Orrorin*. De modo que la ampliación del registro fósil es necesaria para el estudio de la evolución humana, tanto para expandir nuevas perspectivas, rebatir antiguas teorías y plantear nuevas hipótesis.

2º La aparición de *Sahelanthropus* tan alejado de la falla del Rift obliga a plantearse teorías como *East Side Story*, las aplicaciones de las técnicas de datación y el desarrollo del bipedismo en medio de sabana. Si aceptamos como válido la inclusión de *Sahelanthropus* dentro del clado homínido nos vemos obligados a replantearnos ese origen alopatrico y producido por la existencia de una barrera geográfica, la falla del Rift en el Este de África, presuponiendo la existencia de una mayor dispersión geográfica. Como dice Dalton (2002): “The first shock was the fossil’s age, which was determined from the geology of its isolated desert location near Lake Chad, as well as accompanying vertebrate fossils, to be between 6 million and 7 million years. The location itself was a surprise, indicating that early humans were evolving much farther west in Africa than was previously thought. If Brunet’s assertion that Toumaï is a hominid is correct, East Africa’s Rift Valley can no longer be seen as the exclusive cradle of humanity”. La datación de los restos nos obligaría a retrasar el momento de divergencia planteado por Coppens de los 5 Ma a los 7 Ma como límite superior de la divergencia, es decir, que como el *Sahelanthropus* está datado en torno a los 7 Ma el momento de divergencia entre chimpancés y humanos debería ser anterior al propio *Sahelanthropus*. Esto obliga a pensar, como ya planteo en la introducción, que los estudios sobre genética que aportan dataciones no están optimizados, es decir, que todavía no se encuentran totalmente calibrados otorgando fechas erróneas. Si afirmáramos que estos estudios fueran muy precisos, entonces la conclusión lógica siguiente sería que la mayoría de los estudios otorgarían fechas parecidas en cuanto al momento de divergencia. Pero esto no es así, sino que las horquillas temporales que dan estos estudios a menudo difieren notablemente entre sí. Es por ello que los investigadores ante los nuevos restos recuperados, como el caso del *Sahelanthropus*, hayan cambiado sus posturas en relación con el momento de divergencia retrasando el momento de divergencia que se creía en torno a los 5 Ma hasta los 7 Ma. Tanto *Orrorin*, como *Ardipithecus* como *Sahelanthropus* presentan un biotopo muy diferente al de sabana, obligando a replantearse el origen del bipedismo en un medio de sabana. *Orrorin* y *Ardipithecus* han sido encontrados en contextos boscosos y *Sahelanthropus* ha sido encontrado en un mosaico formado por bosques cercanos a un lago, sabana y praderas y que recuerda más al de los australopitecos más recientes que conviven en un mayor rango de biotopos.

3º Los nuevos descubrimientos de los homínidos del Mioceno, *Sahelanthropus* y *Orrorin*, presenta una nueva pregunta. ¿Se tratan de especímenes pertenecientes a un mismo género, que debería incluirse en el género *Ardipithecus*, o son tres géneros diferentes? “Here we have compelling evidence that our own origins are as complex and

as difficult to trace as those of any other group of organisms” (Wood, 2002). Si nos decantamos por la opción de un solo género estaríamos apoyando la hipótesis del modelo lineal. Si creyéramos que estas tres especies pertenecen a tres géneros distintos entonces apoyaríamos el modelo desordenado.

4° ¿*Sahelanthropus* o *Sahelpithecus*? A lo largo del presente trabajo he intentado mostrar las visiones de unos investigadores y otros. Las opiniones desde el descubrimiento hasta las más reciente publicaciones son muy dispares. No existe un acuerdo formal en cuanto a la inclusión del *Sahelanthropus tchadensis* dentro del clado de los homínidos. Obviando por un momento el fémur, que debería ser el que otorgara más información del carácter bípedo de *Sahelanthropus* y por lo tanto siguiendo el criterio de Pilbeam perteneciente a la subtribu Hominina, y fijándonos solo en el cráneo y los dientes nos encontramos con un mosaico de caracteres primitivos y derivados. Ejemplos de rasgos derivados, entre otros, caninos pequeños con desgaste apical sin afilamiento en el complejo C-P₃, grosor intermedio del esmalte, prognatismo subnasal, no hay diastema, toro supraorbital continuo, una posición del foramen magnum anterior o el menor prognatismo facial que chimpancés que acercan a *Sahelanthropus* al clado de los homínidos. Por otro lado, presenta rasgos primitivos como el pequeño tamaño del cerebro, la forma en U de la mandíbula, un hueso basioccipital triangular truncado o la porción petrosa del hueso temporal orientada 60° respecto a la cuerda bicarotídea. De estos rasgos los más determinantes son la posición del foramen magnum y los dientes pequeños que posee *Sahelanthropus*. La posición del foramen magnum, según la reconstrucción virtual de *Toumaï* de Zollikofer (2005), se encuentra cerca de la base del cráneo denotando una posición bípeda y por lo tanto, según el criterio de Pilbeam, debería incluirse dentro de los homínidos. Si seguimos las conclusiones de Brunet *et al* (2002) y consideramos que el toro supraorbital es un carácter dimórfico de machos, presumiblemente por una gran selección sexual, entonces el tamaño de los caninos no tendrían ese carácter dimórfico y por lo tanto deberían ser considerados como un rasgo derivado. Siguiendo a Pilbeam esta característica apoyaría la inclusión de *Sahelanthropus* en el clado homínido. Si por el contrario nos apoyamos en que *Toumaï* era hembra, entonces el carácter pequeño de los dientes podría suponer simplemente un carácter dimórfico de las hembras y por lo tanto, dado que no se ha producido una reducción en el tamaño de los dientes, se debería considerar su exclusión del clado de los homínidos. A pesar de que Meyer *et al* (2023) determinan a través de los dos cúbitos recuperados que *Sahelanthropus* poseía una locomoción sobre nudillos, esto no significa que *S. tchadensis* fuera bípedo. De igual modo, Dayer *et al* (2022) establecen según los cúbitos que *Sahelanthropus* poseía una trepa pronógrada y ortógrada arbórea con actividades suspensivas habituales como balanceo del antebrazo y/o suspensión que no entraría en ningún caso en contradicción con el bipedismo del mismo *Sahelanthropus*. Cualquiera de las dos formas de locomoción son consideradas rasgos primitivos y podrían haber permanecido latente durante cierto tiempo hasta que finalmente desaparecieran, así que, aunque los cúbitos aportan información sobre el modo de locomoción de *Sahelanthropus* no llegan a determinar la bipedia del mismo y por lo tanto no sirven para establecer la filogenia de *Sahelanthropus*. Y finalmente, la tan ansiada evidencia postcraneal que habría significado el fin de la discusión sobre la bipedia del *Sahelanthropus*, el fémur, no ha conseguido unir a los investigadores en una misma tendencia. Al carecer de las dos epífisis es imposible conocer el ángulo bicondilar y por lo tanto no se puede establecer precisamente los atributos del propio fémur. Los estudios realizados sobre el fémur basados en las comparaciones de la diáfisis con otros fémures de otros homínidos no parecen concluyentes hasta la fecha. Las conclusiones de Dayer no pueden ser más dispares que las de Macchiarelli. Los

primeros argumentando que *Sahelanthropus* era bípedo y los segundos que no. La conclusión es que es necesaria la recuperación de más restos fósiles para poder ampliar nuestro horizonte de información y por lo tanto ampliar el análisis comparativo. Es decir, es necesaria una evidencia postcraneal que permita, siguiendo el criterio de Pilbeam, identificar el tipo de locomoción, bípeda o no, de *Sahelanthropus tchadensis* que sirva para incluirlo dentro del clado hominina o no.

5° ¿Debe ser considerado el bipedismo como un rasgo autapomórfico de los homininos? “La interpretación que hacemos de la filogénesis viene forzada por las especies de los hominoideos existentes ahora. Es difícil saber cómo clasificaríamos a los chimpancés si se hubiesen extinguido poco después de su aparición y nos topásemos ahora con sus restos fósiles. Tampoco sabemos, si hubiese mismos parántropos vivos, cómo los consideraríamos. ¿Concederíamos una gran importancia a sus propios rasgos derivados, enfatizando las diferencias que mantienen respecto de nosotros? ¿Reduciríamos en consecuencia el taxón de los homininos al género *Homo* para excluir los parántropos vivos y, por tanto, muy fáciles de distinguir? ¿Lo haríamos si comprobásemos que utilizan herramientas? ¿Incluso si, de alguna forma, hablaran? Pero no estamos en esas circunstancias. Todos los homininos conocemos, salvo los miembros de nuestra especie, pertenecen a especies ya desaparecidas. Sus rastros los encontramos en los registros fósil y arqueológico. Los clasificaremos, pues, en la misma categoría que la nuestra –la tribu Hominini- por la razón poderosa de que comparten con nosotros un rasgo derivado muy notorio, una sinapomorfía relacionada con la locomoción: la bipedia”. Pero, ¿y sí, como plantea Wood (2002), la bipedia no debiera ser considerada como una autapomorfía de nuestra línea evolutiva? ¿Y si, siguiendo el modelo desordenado de evolución, hubieran existido distintos géneros con una gran dispersión geográfica, explicando así la aparición de *Sahelanthropus* tan lejos del Rift, que hubieran sufrido diferentes radiaciones adaptativas? ¿Y si varias de estas radiaciones, que implican la adquisición de nuevos rasgos y pérdida de otros, hubieran significado la adquisición de algún rasgo de forma independiente y paralela por dos géneros distintos, o lo que es lo mismo que una homoplasia? ¿Y si siguiendo esto la bipedia pudiera considerarse una homoplasia implicando que varios géneros hubieran adquirido la capacidad para andar sobre las extremidades inferiores a pesar de finalmente convertirse en líneas muertas de la evolución? Entonces la evidencia de bipedismo como supuesta características distintiva de los homininos podría no ser suficiente para vincular una nueva especie con la tribu Hominina. Tampoco serviría este rasgo para identificar esta especie como el antepasado directo de los humanos modernos. Por lo tanto no podría considerarse la bipedia como una autapomorfía, significando un replanteamiento sobre los rasgos que definen a un hominino y consecuentemente una reconsideración a gran escala de nuestra línea evolutiva generando graves problemas acerca de la pertenencia de algunos géneros al linaje de los homininos. Lo que conlleva la siguiente pregunta: ¿pertenería *Sahelanthropus tchadensis* al linaje de los homininos?

7. Bibliografía

- Beauvilain, A., y Le Guellec, Y. (2004a). Beauvilain and Le Guellec reply to Sahelanthropus tchadensis: the facts. *South African Journal of Science* 100, September/October , 445-446.
- Beauvilain, A., y Le Guellec, Y. (2004b). Further details concerning fossils attributed to Sahelanthropus tchadensis (Toumaï). *Journal of Science* , 142-145.
- Beauvilain, A., y Watté, J.-P. (2009). Was Toumaï (Sahelanthropus thcadensis) buried? *Anthropologie* , 1-6.
- Begun, D. R. (2004). The Earliest Hominins—Is Less More? *Science* , 1478-1480.
- Benefit, B. R. (2017). Skull secrets of an ancient ape. *Nature* , 160-161
- Bergeret, A. (2004). *Approche taphnomique d'un assemblage miocène de vertébrés fossiles du désert du Djourab (Tchad): implications paléoécologiques*. Poitiers: DEA Thesis, Université de Poitiers.
- Bleuze, M. (2012). Proximal femoral daphyseal cross-sectional geometry in Orrorin tugenensis. *J. Comparat. Human Biol.* , 153-166.
- Brunet, M. (2002). Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'? *Nature* , 582.
- Brunet, M., y MPFT. (2004). Sahelanthropus tchadensis: the facts. *South African Journal of Science* 100, September/October , 443-445.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Billiou, D., y Bocherens, H. (2000). Chad: Discovery of a vertebrate fauna close to the Mio-Pliocene boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology* , 205-209.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., y Mountaye, A. H. (1995). The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature* , 273-275.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Geraads, D., Guy, F., Kasser, M., Mackaye, H. T., y otros. (1998). Tchad: découverte d'une faune de mammifères du Pliocène inférieur. *C.R. Acad. Sci. Earth and Planetary Science* , 153-158.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Lieberman, D. E., Likius, A., Mackaye, H. T., y otros. (2005). New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature* , 752-755.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Taisso Mackaye, H., Likius, A., Ahounta, D., y otros. (2002). A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* , 145-151.
- Carroll, S. B. (2003). Genetics and the making of Homo sapiens. *Nature* , 849-857.
- Cela Conde, C. J., y Ayala, F. J. (2013). *Evolución humana: El camino hacia nuestra especie*. Madrid: Alianza.
- Cela Conde, C. J., y Ayala, F. J. (2001). *Senderos de la Evolución Humana*. Madrid: Alianza.

- Cela-Conde, C. J., y Ayala, F. J. (2003). Genera of the human lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences* , 7684-7689.
- Chen, F.-C., y Wen-Hsiung, L. (2001). Genomic Divergences between Humans and Other Hominoids and the Effective Population Size of the Common Ancestor of Humans and Chimpanzees. *The American Journal of Human Genetics* , 444-456.
- Coppens, Y. (Mayo 1994). East Side Story: The Origin of Humankind. *Scientific American* , 88-95.
- Dalton, R. (2004). Brickbats for fossil hunter who claims skulls has false tooth. *Nature* , 956.
- Dalton, R. (2002). Face to face with our past. *Nature* , 735-736.
- Daver, G., Guy, F., Mackaye, H. T., Likius, A., Boissarie, J. -R., Moussa, A., y otros. (2022). Postcranial evidence of late Miocene hominin bipedalism in Chad. *Nature* , 94-100.
- Emonet, E.-G., Andossa, L., Mackaye, H. T., y Brunet, M. (2013). Subocclusal dental morphology of *Sahelanthropus tchadensis* and the evolution of teeth in hominins. *American Journal of Physical Anthropology* , 116-123.
- Glazko, G. V., y Nei, M. (2003). Estimation of divergence times for major lineages of primate species. *Molecular Biology and Evolution* , 424-434.
- Graf, W., de Waele, C., y Vidal, P. P. (1995). Functional anatomy of the head-neck movement system of quadrupedal and bipedal mammals. *Journal of Anatomy* , 55-74.
- Greenfield, L. O. (1998). Canine tip wear in male and female anthropoids. *American Journal of Physical Anthropology* , 87-96.
- Guy, F., Lieberman, D. E., Pilbeam, D., Ponce de León, M., Likius, A., Mackaye, H. T., y otros. (2005). Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. *Proceedings of the National Academy of Sciences* , 18836-18841.
- Haile-Selassie, Y. (2001). Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* , 178-181.
- Hylander, W. L., y Johnson, K. R. (1992). En Z. Davidovitch, *The Biological Mechanisms of Tooth Movement* (págs. 559-569). Ohio: Ohio State Univ College.
- Jolly, C. J. (1973). Changing views of hominid origins. *Yearbook of Physical Anthropology* , 1-17.
- Kelley, J. (1995). Sex determination in miocene catarrhine primates. *American Journal of Physical Anthropology* , 391-417.
- Kimbel, W. H., White, T. D., y Johanson, D. C. (1984). Cranial Morphology of *Australopithecus afarensis*: A Comparative Study Based on a Composite Reconstruction of the Adult Skull. *American Journal of Physical Anthropology* , 337-388.
- Leakey, M. G., Spoor, F., Brown, F. H., Gathogo, P. N., Kiarie, C., Leakey, L. N., y otros. (2001). New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature* , 433-440.
- Lebatard, A.-E., Bourlès, D., Düringer, P., Jolivet, M., Braucher, R., Carcaillet, J., y otros. (2006). Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and

Australopithecus bahrelghazali: Mio-Pliocene hominids from Chad. *Proceedings of the National Academy of Sciences* , 3226-3231.

Lieberman, D. E. (22 de 08 de 2022). Standing up for the earliest bipedal hominins. *Nature* , 33-35.

Louchart, A., Mourer-Chauviré, C., Vignaud, P., Mackaye, H. T., y Brunet, M. (2005). A finfoot from the Late Miocene of Toros Menalla (Chad, Africa): Palaeobiogeographical and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* , 1-9.

Lovejoy, C. O. (2005). The natural history of human gait and posture Part 1. Spine and pelvis. *Gait & Posture* , 95-112.

Lovejoy, C. O., Suwa, G., Spurlock, L., Asfaw, B., y White, T. D. (2009). The Pelvis and Femur of *Ardipithecus ramidus*: The Emergence of Upright Walking. *Science* , 71e1-71e6.

Macchiarelli, R., Bergeret-Medina, A., Marchi, D., y Wood, B. (2020). Nature and realtionships of *Sahelanthropus tchadensis*. *Journal of Human Evolution* 149 , 201898

Marsall, M. (2020). The war over Toumaï's femur. *NewScientist* , 17.

Meyer, M. R., Jung, J. P., Spear, J. K., Araiza, I. F., Galway-Witham, J., y Williams, S. A. (2023). Knuckle-walking in *Sahelanthropus*? Locomotor inferences from the ulnae of fossil hominins and other hominoids. *Journal of Human Evolution* . 103355

Partridge, T. C., Shaw, J., Heslop, D., y Clarke, R. J. (1999). The new hominid skeleton from Sterkfontein, South Africa: age and preliminary assessment. *Journal of Quaternary Science* , 293-298.

Pickford, M., Senut, B., Gommery, D., y Treil, J. (2002). Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *C.R. Palevol* , 1-13.

Pilbeam, D. (1996). Notes on *Ramapithecus*, the Earliest Known Hominid, and *Dryopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology* , 1-6.

Pilbeam, D. (1968). The Earliest Hominids. *Nature* , 1335-1338.

Ramón, F. (2015). El dilema obstétrico. *Revista de la Facultad de Medicina (México)* , 17-35.

Read, D. W. (1975). Primate Phylogeny, Neutral Mutations and 'Molecular Clocks'. *Systematic Zoology* , 209-221.

Richmond, B. G., y Jungers, W. L. (2008). *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. *Science* , 1662-1665.

Ross, C. F. (2001). In vivo function of the craniofacial haft: The interorbital "pillar". *American Journal of Physical Anthropology* , 108-139.

Sarich, V., y Wilson, A. C. (1967^a). Immunological Time Scale for Hominid Evolution. *Science* , 1200-1203.

Sarich, V., y Wilson, A. C. (1967^b). Rates of Albumin Evolution in Primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* , 142-148.

- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., y Ségalen, L. (2017). Palaeoenvironments and the origin of hominid bipedalism. *An International Journal of Paleobiology* , 284-296.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., y Coppens, Y. (2001). First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). Premier hominidé du Miocène (formation de Lukeino, Kenya). *C.R. Acad. Sci. Paris, Earth Planet. Sci.* , 137-144.
- Strai, D. S., y Ross, C. F. (1999). Kinematic data on primate head and neck posture: Implications for the evolution of basicranial flexion and an evaluation of registration planes used in paleoanthropology. *American Journal of Physical Anthropology* , 205-222.
- Vignaud, P., Durringer, P., Taisoo Mackaye, H., Likius, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., y otros. (2002). Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature* , 152-155.
- White, T. D., Ambrose, S. H., Suwa, G., Su, D. F., Bernor, R. L., Boisserie, J.-R., y otros. (2009). Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science* , 67-93.
- White, T. D., Suwa, G., y Asfaw, B. (1994). *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* , 306-312.
- Whitfield, J. (2002). Oldest member of human family found. *Nature* .
- WoldeGabriel, G., Haile-Selassie, Y., Renne, P. R., Hart, W. K., Ambrose, S. H., Asfaw, B., y otros. (2001). Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. *Nature* , 175-178.
- Wolpoff, M. H., Hawks, J., Senut, B., Pickford, M., y Ahern, J. (2006). An Ape or the Ape: Is the Toumaï Cranium TM 266 a Hominid? *PaleoAnthropology* , 36-50.
- Wolpoff, M. H., Senut, B., Pickford, M., y Hawks, J. (2002). *Sahelanthropus* o 'Sahelpithecus'? *Nature* , 581-582.
- Wood, B. A., Abbot, S. A., y Uytterschaut, H. (1988). Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. IV. Mandibular postcanine root morphology. *Journal of anatomy* , 107-139.
- Wood, B. (2002). Hominid revelations from Chad. *Nature* , 133-135.
- Zhang, Q., Chen, W., Liu, H.-j., Li, Z.-y., Song, Z.-h., Pan, J.-s., y otros. (2009). The role of the calcar femorale in stress distribution in the proximal femur. *Orthopaedic Surgery* , 311-316.
- Zollikofer, C. P., Ponce de León, M. S., Lieberman, D. E., Guy, F., Pilbeam, D., Likius, A., y otros. (2005). Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* , 755-759.

8. Recursos Online

Anónimo. (s. f.). *LA EVOLUCIÓN DE LA COLUMNA VERTEBRAL*. Consultado por última vez el 12 de abril de 2023.

<http://laanatomiadela columna.blogspot.com/2014/12/la-evolucion-de-la-columna-vertebral.html>

Callaway, E. (22 de 08 de 2022). *Seven-million-year-old femur suggests ancient human relative walked upright*. Consultado por última vez el 18 de mayo de 2023 <https://www.nature.com/articles/d41586-022-02313-7>

Clínica Univesrdad de Navarra. (s.f.). Consultado por última vez 11 de 06 de 2023, de Diccionario Médico: <https://www.cun.es/diccionario-medico/terminos/calcar-femoral>

Colaboradores de Wikipedia. (2023a). Gran Valle del Rift. *Wikipedia, la enciclopedia libre*. Consultado por última vez el 15 de junio de 2023. https://es.wikipedia.org/wiki/Gran_Valle_del_Rift#/media/Archivo:Great_Rift_Valley_map-es.svg

Colaboradores de Wikipedia. (2023b). Sahelanthropus. *Wikipedia, La Enciclopedia Libre*. Consultado por última vez el 15 de junio de 2023. <https://en.wikipedia.org/wiki/Sahelanthropus>

Colaboradores de Wikipedia. (2023c). Skelet (mens). *Wikipedia, La Enciclopedia Libre*. Consultado por última vez el 15 de junio de 2023. [https://nl.wikipedia.org/wiki/Skelet_\(mens\)#/media/Bestand:Human_skeleton_front_-_no_labels.svg](https://nl.wikipedia.org/wiki/Skelet_(mens)#/media/Bestand:Human_skeleton_front_-_no_labels.svg)

Colaboradores de Wikipedia. (2023d). Archivo: África Mapa mudo.png *Wikipedia, La Enciclopedia Libre*. Consultado por última vez el 15 de junio de 2023. https://es.m.wikipedia.org/wiki/Archivo:Africa_mapa_mudo.png

Constans, N. (23 de 01 de 2018). *L'HISTOIRE DU FÉMUR DE TOUMAÏ*. Consultado por última vez el 12 de febrero de 2023 <https://nicolas-constans.net/2018-01-23-lhistoire-du-femur-de-toumai/>

Ebert, J. (06 de 04 de 2005). *Facelift seals standing of oldest hominid*. Consultado por última vez el 02 de mayo de 2023. Obtenido de Nature: <https://www.nature.com/articles/news050404-6#citeas>

Gibbons, A. (20 de 12 de 2004). *Fossil Tooth Makes Fur Fly*. Consultado por última vez el 12 de abril de 2023. Obtenido de Science: <https://www.science.org/content/article/fossil-tooth-makes-fur-fly>

Hawks, J. (18 de 05 de 2009). *John Hawks*. Consultado por última vez el 13 de julio de 2023, de Did somebody bury the bones of Toumaï?: Consultado por última vez el 26 de marzo de 2023. <https://johnhawks.net/weblog/sahelanthropus-burial-beauvilain-2009/>

Rodríguez, F. Y. (2007, 6 abril). *¿Qué sabes sobre los Australopitecos?* Sin Dioses. Consultado por última vez el 05 de julio de 2023. <https://sindioses.github.io/cienciaorigenes/australopitecos.html>

Su, D. F. (2013). The earliest hominins: Sahelanthropus, Orrorin, and Ardipithecus. *Nature Education Knowledge*. Consultado por última vez 23 el de marzo de 2023. Obtenido de Nature: <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/the-earliest-hominins-sahelanthropus-orrorin-and-ardipithecus-67648286/>