

# Sobre la paleobiología de *Hippopotamus antiquus* Desmarest, 1822: ¿Un megaherbívoro acuático sin análogos vivientes?

Martínez-Navarro, Bienvenido<sup>a</sup>; Madurell-Malapeira, Joan <sup>b</sup>; Ros-Montoya, Sergio<sup>c,d</sup>; Espigares, M. Patrocinio<sup>c,d</sup>; Figueirido, Borja<sup>c</sup>; Guerra-Merchán, Antonio<sup>c</sup>; Palmqvist, Paul<sup>c</sup>

<sup>a</sup>ICREA, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social-IPHEs, Universitat Rovira i Virgili, Campus Sescelades, 43007 Tarragona, España. bienvenido.martinez@icrea.cat

<sup>b</sup>Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España

<sup>c</sup>Departamento de Ecología y Geología, Universidad de Málaga, 29071 Málaga, España

<sup>d</sup>Museo de Prehistoria y Paleontología, 18858 Orce, España

Los hipopótamos se encuentran representados hoy día por dos especies africanas, *Hippopotamus amphibius*, el hipopótamo común, de vida semiacuática, y *Choeropsis liberiensis*, el hipopótamo pigmeo, de hábitos más terrestres (Boisserie, 2005). Los hipopótamos comunes se desenvuelven en zonas de aguas tranquilas y someras, que abandonan durante la noche para pacer vegetación terrestre (Nowak 1999). Por ello, sus poblaciones experimentan una mortalidad acusada durante las sequías prolongadas, debido a la escasez de pastos en las inmediaciones de las pozas de barro a las que se ven confinados (Eltringham, 1999). Los hipopótamos no nadan, se desplazan caminando por el fondo de los ríos y lagos; por ello, sus huesos, cortos y robustos, presentan la cavidad medular rellena de tejido esponjoso, para regular su flotabilidad. Por sus condiciones ecológicas de alta dependencia del medio acuático y al no soportar temperaturas frías extremas, los hipopótamos resultan excelentes indicadores climáticos y ecológicos, mostrando una estrecha relación con los homínidos donde ambos coexisten.

*Hippopotamus antiquus* es una especie extinta con un amplio registro en los yacimientos del Villafranchense superior y el Galerense de Europa y Asia occidental. En el Pleistoceno inferior de África y en el Corredor Levantino (yacimiento de 'Ubeidiya, Israel) se ha documentado la presencia de *H. gorgops*, especie hermana (si no la misma) de la forma registrada en Eurasia. La cronología de la llegada a Europa de *H. antiquus*, procedente del continente austral, es una cuestión muy debatida. Algunas referencias sitúan la especie en Italia en torno a unos 2,0 Ma, como en Coste San Giacomo (Bellucci et al. 2012), pero su presencia en las paleomastocenos europeas no se normaliza hasta una cronología próxima a 1,6-1,5 Ma, con un buen registro en el yacimiento de Venta Micena en Orce y en la mayor parte de las tafocenosis europeas posteriores hasta la base del Pleistoceno medio (vg., Barranco León, Fuente Nueva 3, Cal Guardiola e Incarcal en España; Colle Curti, Figline e Isernia La Pineta en Italia; Ravin de Voulgarakis en Grecia; o Untermassfeld en Alemania).

Aunque el género de vida de *H. antiquus* se presume en la literatura como similar al del hipopótamo moderno, el estudio de su anatomía y los análisis biogeoquímicos de los restos óseos de Venta Micena revelan características que lo diferencian de esta especie en cuanto a su mayor dependencia del medio acuático y su alimentación. Así, concretamente, el estudio isotópico de los mamíferos del parque nacional del Amboseli (Kenia) y de Venta Micena muestra valores de  $\delta^{15}\text{N}$  singularmente altos para el colágeno de *H. antiquus* en comparación a los de los restantes ungulados de la tafocenosis, mientras que para *H. amphibius* son similares a los de otros herbívoros de Amboseli. Esta diferencia es interpretable como evidencia de la alimentación de la especie extinta sobre macrófitos acuáticos en un lago relativamente salino, en vez de pacer de noche vegetación terrestre en las riberas de lagos y ríos, como ocurre en la especie actual. De hecho, un análisis reciente de la vegetación actual de un par de lagunas saladas de la provincia de Málaga (García-Aguilar et al. 2015) ha mostrado diferencias importantes en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre su vegetación acuática (8,85 a 13,48‰) y las plantas herbáceas de la llanura circundante (-0,42 a 1,78‰).

La anatomía esquelética de *H. antiquus* es congruente con esta inferencia paleobiológica. Por ejemplo, sus órbitas oculares y sus narinas se encuentran particularmente elevadas en

comparación a las de *H. amphibius* y el paladar es proporcionalmente más estrecho y alargado, todo lo cual sugiere unos hábitos más acuáticos, aunque podría deberse también en parte a efectos alométricos. Por otra parte, los segmentos distales de las extremidades se encuentran acortados en la especie extinta respecto a la moderna. Así, el cociente entre las longitudes de los huesos largos en *H. antiquus* y *H. amphibius* es mayor en el estilópodo (húmero: 126%, fémur: 125%) que en el zeugópodo (radio: 119%, tibia: 114%) y, a su vez, vuelve a descender en el autópedo (mc3: 109%, mt3: 106%). Finalmente, la masa corporal media estimada para *H. antiquus* usando ecuaciones de regresión lineal ajustadas en ungulados a partir de la anchura de los cuatro huesos largos principales (húmero, fémur, radioulna y tibia), 3163 kg, es 2,14 veces mayor que la calculada para *H. amphibius* con dichas ecuaciones, 1476 kg, valor similar a la masa real de la especie (1.475 kg en los machos y 1.360 kg en las hembras; Nowak 1999).

## REFERENCIAS

- Bellucci, L., Mazzini, I., Scardia, G., Bruni, L., Parenti, F., Segre, A. G., Segre Naldini, E., Sardella, R., 2012. The site of Coste San Giacomo (Early Pleistocene, central Italy): Palaeoenvironmental analysis and biochronological overview. *Quaternary International* 267, 30-39.
- Boisserie, J.R., 2005. The phylogeny and taxonomy of Hippopotamidae (Mammalia: Artiodactyla): a review based on morphology and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 143, 1-26.
- Eltringham, S.K., 1999. *The hippos: natural history and conservation*. Poyser, Londres, 184 pp.
- García-Aguilar, J.M., Guerra-Merchán, A., Serrano, F., Flores-Moya, A., Delgado-Huertas, A., Espigares, M.P., Ros-Montoya, S., Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., 2015. A reassessment of the evidence for hydrothermal activity in the Neogene-Quaternary lacustrine environments of the Baza basin (Betic Cordillera, SE Spain) and its paleoecological implications. *Quaternary Science Reviews* 112, 226-235.
- Nowak, R.M., 1999. *Walker's mammals of the World*, 6<sup>a</sup> ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 1936 pp.