

PALEOHÀBITATS: LA CLAVE PARA LA EVOLUCIÓN HUMANA

Francesc RIBOT TRAFÍ^{1*}

Luís GIBERT BEOTAS²

María LERÍA MORILLO³

Fernando GONZÁLEZ TAPIA¹

Mario GARCÍA BARTUAL⁴

¹ Museo de Paleontología Josep Gibert, Orce, Granada, Spain

² Departament de Geoquímica, Petrologia i Prospecció Geològica, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain

³ Departament de Dibuix, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain

⁴ Grupo Cultural Paleontológico de Elche, Museo Paleontológico, Elche, Alicante, Spain

*Autor para correspondencia.

Correo electrónico: fribottrafi@hotmail.es (F. Ribot Trafi)

RESUM: els hominins van sorgir a l'est africà fa uns 6 milions d'anys, mitjançant un procés de diferenciació alopatrica respecte als avantpassats comuns amb els ximpanzés. El Rift Valley va funcionar com una barrera semiporosa que va aïllar les dues poblacions; si bé en un principi va permetre la hibridació entre elles, al voltant dels 6,3 Ma les mutacions en el cromosoma X (sexual) juntament amb la dificultat de creuar el Rift Valley d'est a oest van provocar el fenomen d'especiació. Davant del plantejament dominant, que diu que el bipedalisme en els primers humans va ser el fet diferenciador entre els avantpassats comuns amb els chimpances i els hominins?, es proposa la idea que l'única diferència va ser a nivell genètic. Les proves anatomicofuncionals en els hominins més primitius ens indiquen que aquests van ser quadrúpedes i possiblement *knuckle-walkers*, i que practicaven el bipedalisme i la trepa arborícola esporàdicament (com els ximpanzés actuals). Aquests hominins es van desenvolupar en els espessos boscos en galeria en els marges dels rius. L'extensió d'àmplies zones d'espais oberts tipus sabana va afavorir l'adquisició del bipedalisme com a forma de marxa obligada en el gènere *Homo*

RESUMEN: los homininos surgieron en el este africano hace unos 6 Ma, mediante un proceso de diferenciación alopatrica con respecto a los antepasados comunes con los chimpancés. El Rift Valley funcionó como una barrera semiporosa que aisló ambas poblaciones, si bien en un principio permitió la hibridación entre ellas, alrededor de los 6,3 Ma las mutaciones en el cromosoma X (sexual) junto a la dificultad de cruzar el Rift Valley de este a oeste provocaron el fenómeno de especiación. Frente al planteamiento dominante, que dice que el bipedalismo en los primeros homininos fue el hecho diferenciador con los antepasados de los chimpancés, se propone la idea de que la única diferencia fue a nivel genético. Las pruebas anatomicofuncionales en los homininos más primitivos nos indican que éstos fueron cuadrúpedos y posiblemente nudilleadores (*knuckle-walkers*), y que practicaban el bipedalismo y la trepa arborícola esporádicamente (como los chimpancés actuales). Estos homininos se desarrollaron en los tupidos bosques en galería en los márgenes de los ríos. La extensión de amplias zonas de espacios abiertos tipo sabana favoreció la adquisición del bipedalismo como forma de marcha obligada en el género *Homo*.

SUMMARY: Hominines appeared in East Africa around 6 Ma after a process of allopatric differentiation in relation to previous common ancestors with the chimpanzee. The Rift Valley acted as semi-porous barrier that isolated both populations, although initially allowed the hybridation among them. Around 6.3 Ma the X chromosome (sexual) mutations together with the difficulties to cross the Rift Valley from East to West produced the speciation process. Against the dominant idea that propose bipedalism as the main differentiation process between hominines and common ancestors with chimpanzees, it is proposed the hypothesis that the unique differences was at genetic level. The anatomic-functional evidences in primitive hominines indicate that those were quadruped and probably knuckle-walkers and that bipedalism and climbing was sporadically (like in modern chimpanzees). These hominines developed in gallery forest located near rivers. The extension of wide savanna-like areas favored the acquisition of bipedalism as a locomotion model for the *Homo* genus.

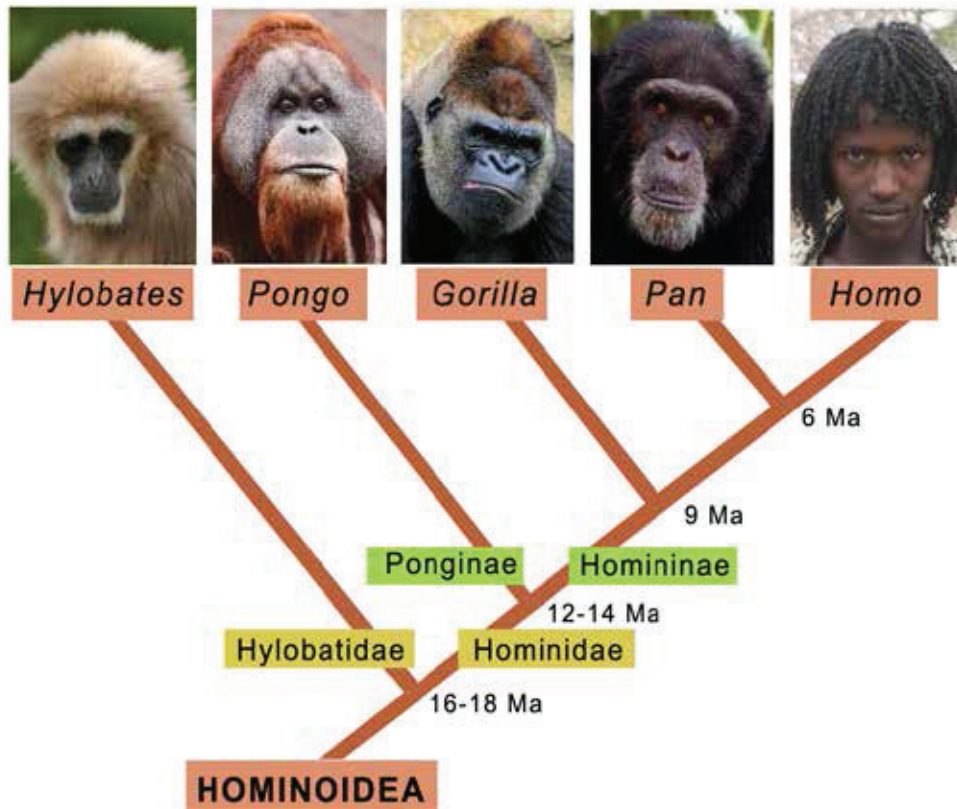


Fig. 1: relaciones evolutivas de la superfamilia Hominoidea. Las edades de las bifurcaciones se basan en los datos de la biología molecular.

1. INTRODUCCIÓN

Según una inmensa mayoría de autores, la adquisición del bipedalismo es el hecho que marca la separación entre el antepasado humano y el del chimpancé. Así, la presencia de bipedalismo es la condición necesaria para considerar a un fósil hominoideo como homínido.

Durante muchos años, la idea predominante era que los homínidos se convirtieron en bípedos como consecuencia de la expansión climática de la sabana en África (Dart, 1925; Robinson, 1963; Vrba, 1985). Sin embargo, esta hipótesis ha sido cuestionada por la reconstrucción de los hábitats de los primeros homínidos fósiles (entre 6 y 4,3 Ma), que ha demostrado la asociación de *Orrorin tugenensis* (Senut et al., 2001), *Ardipithecus kadabba* (Haile-Selassie, 2001) y *Ardipithecus ramidus* (White et al., 1994), con ambientes forestados y húmedos (Reed, 1997; White et al., 2006), lo que, en teoría, contradice la asociación bipedalismo-sabana.

En paleoantropología, hasta bien entrada la década de los sesenta, se pensaba que los tres grandes antropoides formaban un clado independiente con respecto al hombre, y que ambas líneas se habían separado de un antepasado común hacía más 20 Ma (ver discusión en Lewin, 1989; Ribot et al., 2001), aceptándose así la clasificación propuesta por Simpson en 1945, en la que agrupaba orangután, gorila y chimpancé en la familia Pongidae y dejaba al hombre como único representante de la familia Hominidae. De esta manera, el linaje humano era bípedo desde sus orígenes. Los estudios sobre proteínas realizados por Goodman (1962, 1963) demostraron que el gorila y el chimpancé están más relacionados con el hombre que con el orangután. Sarich y Wilson (1967), con la aplicación del llamado “reloj molecular” rebajaron sustancialmente las edades de las bifurcaciones de los hominoideos. Estos trabajos hicieron que la clasificación clásica empezara a tambalearse y se planteara una que reflejase realmente las relaciones evolutivas entre estos primates.

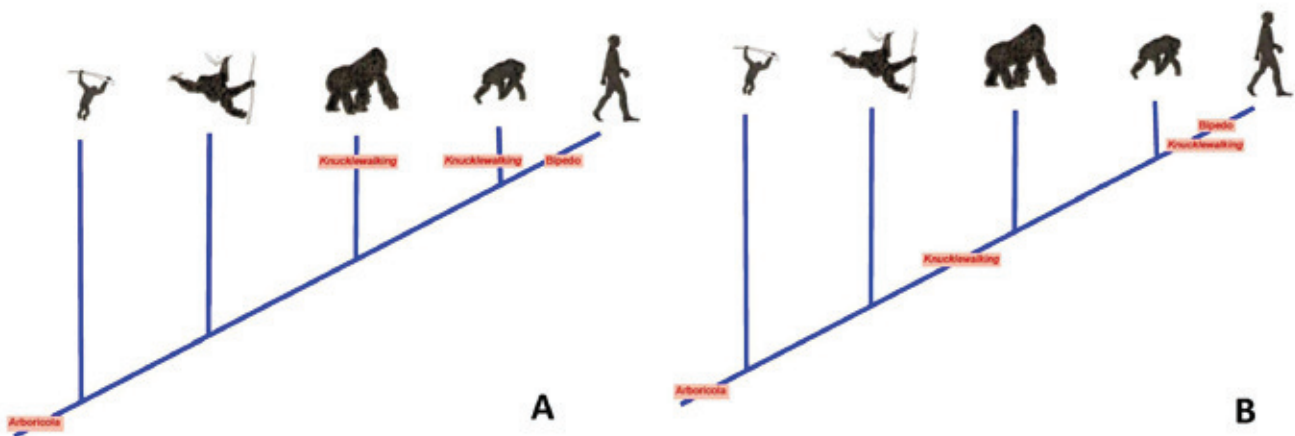


Fig. 2: evolución del bipedalismo. A) Si el bipedalismo se acepta como un modo de locomoción derivado de la locomoción arborícola, el *knucklewalking* en los homínidos no humanos africanos se tiene que haber desarrollado independientemente en ambos. B) Modelo más parsimonioso, en el que se contempla que el bipedalismo se desarrolló a partir de un antepasado *knucklewalking*.

Actualmente se acepta mayoritariamente que los 4 taxones que configuran la familia Homínidae, el gorila, el chimpancé y el hombre forman un grupo monofilético (subfamilia Homíninae), mientras que el orangután restaría en un clado aparte (subfamilia Ponginae) (fig. 1). La biología molecular nos da unas edades más ajustadas para las distintas bifurcaciones, así los homínidos emergieron hace entre 18 y 16 Ma, la rama del orangután se separó del tronco común hace unos 12 Ma, el gorila alrededor de los 9 Ma y la separación entre el chimpancé y el hombre se hizo alrededor de los 6 Ma (fig. 1). Finalmente, la comunidad paleoantropológica aceptó los resultados de la biología molecular; sin embargo, lo que no aceptó una mayoría de paleoantropólogos era lo más evidente: si el gorila y el chimpancé son cuadrúpedos *knuckle-walkers* (caminadores con los nudillos), eso quiere decir que el antepasado común de ambos era, asimismo, cuadrúpedo nudilleador y, por tanto, los primeros homínidos tuvieron que ser cuadrúpedos nudilleadores (fig. 2). Esto responde a la tendencia que hay de crear un hecho diferenciador desde los propios orígenes, al rechazo a pensar que nuestros primeros antepasados eran prácticamente idénticos a los chimpancés. Así veremos que en muchos de los trabajos dedicados

al origen del bipedalismo, apenas si se habla de la locomoción con nudillos. Pero es evidente que por cuestiones filogenéticas el cuadrúpedismo/nudilleo es la interpretación más parsimoniosa, por encima de la creencia de que los primeros homínidos ya fueron bípedos habituales u obligados o de la que plantea un origen arborícola con un modelo de locomoción más parecido al del orangután, o de cualquier otra interpretación. Pero, ¿cómo solventan el escollo de la filogenia? La única forma parece ser que es demostrar que el *knuckle-walking* evolucionó de forma independiente (paralela) en el gorila y el chimpancé (Dainton & Macho, 1999). Sin embargo, los planteamientos de Dainton & Macho (1997) han sido plenamente contestados y rebatidos por los trabajos de Inouye & Shea (2004) y Williams (2010). En este trabajo cuestionamos la premisa según la cual la adopción del bipedalismo es condición *sine qua non* para diferenciar a los homínidos primitivos de los homínidos africanos; abogamos por una etapa primitiva de los primeros homínidos en que el modo de locomoción preferente fue el cuadrúpedismo/*knuckle-walking*; asimismo retomamos la vieja idea de que el bipedalismo se instaura como obligado en el linaje humano por la presión selectiva de los espacios abiertos y áridos.

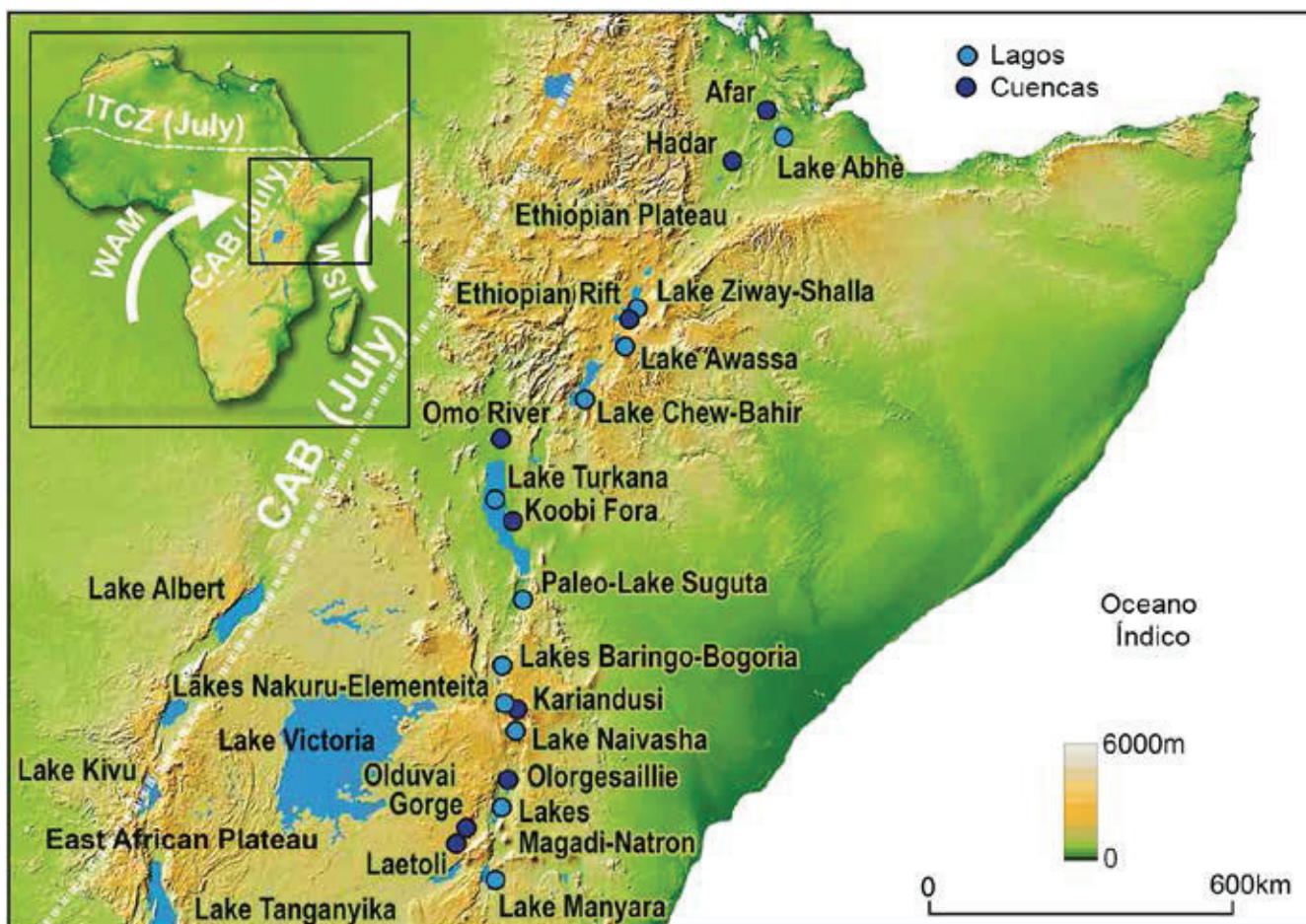


Fig. 3: mapa del Este de África mostrando la localización de lagos actuales y cuencas lacustres antiguas en el Rift Valley. Modificado de Maslin et al 2014.

2. EL RIFT VALLEY: CLAVE PARA LA EVOLUCIÓN DE LOS PRIMEROS HOMININOS

Durante buena parte del Mioceno inferior, la fuerte actividad tectónica distensiva en el Este de África inició un proceso de ruptura y separación del continente en dos placas tectónicas mediante un proceso de *rifting*, con un sistema de fallas de dirección aproximada N-S (fig. 3). Este proceso supuso el hundimiento relativo de la región del Rift Valley, con un importante vulcanismo asociado y formación de corteza oceánica en la zona del Mar Rojo. Este proceso se pone como ejemplo del nacimiento de una cuenca oceánica que acabará inundando la región del Rift Valley africano dentro de pocos millones de años. Durante el Mioceno superior, la presencia de tierras altas fuera de la zona deprimida del Rift protegió a esta re-

gión de las lluvias y determinó un incremento de la estacionalidad. El proceso de *rifting*, junto con el incremento de la estacionalidad, dio como resultado, en esta zona, una reducción gradual de la pluviselva tropical y, consecuentemente, un aumento de la aridez. Esta fragmentación del biotopo favoreció la creación de microhábitats cuyo clima, vegetación y topografía eran mucho más heterogéneos. Por tanto, este cambio de la distribución vegetal se puede atribuir a un aumento de la aridez debido a la dislocación progresiva y al levantamiento tectónico del este de África.

El Rift Valley actuó como una zona aislada y restringida en la que se fue gestando la parte primordial de la evolución humana: donde los antepasados del hombre se separaron del antepasado común compartido con el chimpancé hace alrededor de 6,3 Ma —según datos moleculares (p. ej., Patterson et al., 2006)—;

donde se originaron y evolucionaron gran variedad de géneros y especies homínidos, y también fue allí donde nació la cultura material, en forma de industria lítica, a los 3,3 Ma (Harmand et al., 2015). Excepto Homo, todos los demás géneros se extinguieron; Homo no solo evolucionó en la zona del Rift Valley, sino que se dispersó fuera del continente africano durante el Pleistoceno inferior (Gibert et al., 2016).

Parece existir una relación entre las crisis ecológicas que afectaron esta región a partir del Mioceno tardío y las estrategias adaptativas desarrolladas por los diferentes grupos de homínidos frente a estas crisis (Malgosa et al., 1992; Ribot et al., 2004). Además de contribuir a la aridez de África oriental, la actividad tectónica también produjo numerosas cuencas adecuadas para la formación de lagos (fig. 3). Estos lagos funcionaron como barreras importantes para la migración, la mezcla y la competencia de las diferentes poblaciones de animales, entre ellas los homínidos. Durante los períodos de fuerte humedad y pluviosidad, estos lagos se comportaron como una semibarrera para la migración de este a oeste, aunque entre los lagos existieron pasillos terrestres importantes. En estos períodos, no habría obstáculos para los movimientos norte-sur entre los diferentes sistemas de lagos, pero la presencia de entornos boscosos fértiles que rodeaban a los lagos y en las laderas del Rift favorecía la ausencia de presión ambiental para una amplia dispersión. En los períodos más áridos, la reducción de las precipitaciones y la subsiguiente contracción de los lagos provocaron la retirada de los bosques a orillas de los lagos, lo que facilitó las migraciones norte-sur y este-oeste; pero, a medida que se incrementó la aridez, las zonas de bosques se redujeron más y solo se encontraban pequeños núcleos boscosos aislados que actuaron como refugios. Lo que significó la fragmentación de grupos distribuidos homogéneamente en poblaciones aisladas alopatricamente. Esta vicarianza, seguramente fue el motor de la especiación (Trauth et al., 2010). En consonancia con todo lo dicho hasta ahora, la especiación alopatrica fue el mecanismo

principal de especiación y evolución en las poblaciones de homínidos.

3. ORIGEN DE LOS HOMÍNIDOS: LA SEPARACIÓN DEL ANTEPASADO COMÚN CON EL CHIMPANCÉ

Patterson et al. (2006), mediante el estudio de las mutaciones en cromosomas autosómicos (no sexuales) y en el cromosoma X (sexual), sugieren que los linajes de homínidos y chimpancés se empezaron a separar hace unos 6,3 Ma —siguiendo el modelo de especiación alopatrica de Mayr—, pero durante un tiempo ambas poblaciones estuvieron esporádicamente en contacto, permitiendo la hibridación entre las distintas razas del antepasado común hombre-chimpancés; es decir, hubo un flujo de genes entre dos poblaciones divergentes debido a la “porosidad” de la barrera de aislamiento, dando lugar a poblaciones híbridas. A medida que la divergencia entre las dos poblaciones aumentó, se incrementó la reducción de la fertilidad en los machos —los machos híbridos podrían haber sido infértiles, en consonancia con la regla de Haldane—, debido a incompatibilidades en el cromosoma X (Nick Patterson, en comunicación personal). Entonces, solo se habría planteado una población viable si las hembras fértiles se aparearon con una de las poblaciones ancestrales (p. ej., los ancestros de los chimpancés), produciendo híbridos fértiles masculinos cuando se transmitían los cromosomas X derivados casi por completo de esa población ancestral. Por tanto, el cromosoma X debió ser objeto de una selección rápida y fuerte para eliminar los alelos, de una u otra población parenteral, que contribuyeron a la reducción de la aptitud. Es decir, la presencia de múltiples loci de incompatibilidad híbridos podría conducir a la selección en la mayor parte o la totalidad del cromosoma X. Esto explicaría la baja divergencia en el cromosoma X de los humanos y chimpancés. Finalmente, este intercambio genético se interrumpió hace menos de 6,3 Ma, momento en el que se produjo el fenómeno de especiación.

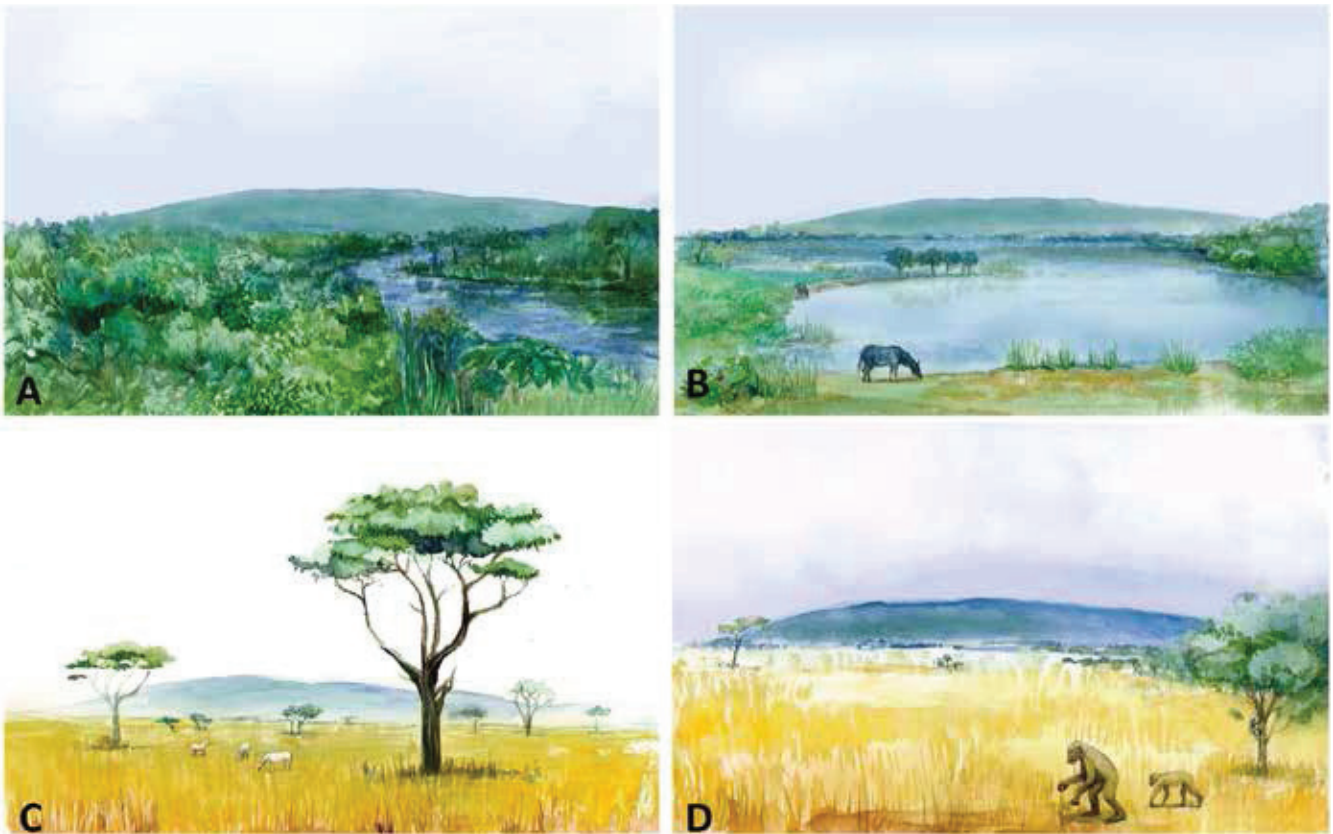


Fig. 4: distintos hábitats implicados en la evolución de los homininos. A) Frondosos bosques en galería en los que habitaron los primeros homininos (*Orrorin* y *Ardipithecus*). La espesura de estos bosques, posiblemente similar a la de los bosques donde habitó el antepasado común del chimpancé y el hombre, hizo que las modificaciones anatómicas implicadas en la locomoción fueran mínimas y, por tanto, estos primeros homininos siguieron desplazándose mayoritariamente de forma cuadrúpeda, posiblemente con los nudillos. B y C) Hábitats en los que vivieron los preantropinos. La deforestación progresiva provocó la retirada de los bosques cerrados y espesos para dar lugar a pequeños bosques en galería, con zonas de inundación y pastos (B), y finalmente sabanas con bosques abiertos (C). En estos ambientes, el cuadrupedismo fue perdiendo importancia y, seguramente, se complementó con un bipedalismo y una trepa esporádicos. (D) Hábitat de sabana abierta, donde se adaptaron los primeros representantes de *Homo* y los parantropos. El nudilleo y la trepa pasan a ser esporádicos, mientras que el bipedalismo es la forma de locomoción predominante.

4. PRIMEROS HOMININOS

Hábitats

Con una edad de 6-5,7 Ma, *Orrorin* [Lukeino (Tugen Hills, Kenia) (6-5,7 Ma)] se considera como el primer hominino, la reconstrucción del hábitat de esta especie mediante fauna (Pickford & Senut, 2001) y datos sedimentológicos (Sawada et al., 2002), indica la presencia de bosques abiertos intercalados con zonas boscosas más densas (presencia de *Colobus*) y una zona de inundación que bordeaba el pa-

leolago Lukeino. Para *Ardipithecus kadabba* [Ada Asu Formation, Middle Awash (Etiopía) (5,8-5,5 Ma) y Sagantole Formation, Central Awash (Etiopía) (5,5-5,2 Ma)] se han descrito ambientes relativamente húmedos y boscosos, con un mosaico de bosques en galería y bosques cubiertos de hierba (WoldeGabriel et al., 2001; Haile-Selassie et al., 2004).

Finalmente, del estudio de la fauna, de los isótopos del esmalte dental de *Ardipithecus ramidus* [Aramis (Sagantole Formation, Middle Awash, Ethiopia) (4,4 Ma) y Gona (Saganto-

le Formation, Gona Western Margin, Ethiopia) (4,5-4,3 Ma)], así como de los isótopos estables de oxígeno y carbono de los carbonatos pedogénicos del yacimiento de Aramis (WoldeGabriel et al., 2009; Louchart et al., 2009; White et al., 2009), se infiere un biotopo de bosques cerrados y verdes, húmedos y fríos, con un sustrato cubierto de hierba, con moderada cantidad de agua y alejado de grandes masas acuáticas (fig. 4A).

Locomoción

Orrorin. Del estudio del fémur—BAR 1002'00—se concluye que Orrorin era bípedo habitual (Pickford et al., 2002; Galik et al., 2004; Richmond & Jungers, 2008). La justificación para esta afirmación se centra especialmente en dos argumentos: la presencia de surco para el tendón del obturador externo, lo que implica la extensión regular y completa del muslo durante la locomoción bípeda (Day, 1969; Lovejoy, 1978), y a que la cortical inferior del cuello femoral presenta un espesor más fuerte que la superior, modelo equiparable al de los homínidos y diferente al de los hominoideos (Galik et al., 2004). Sin embargo, según otros estudios, dichos argumentos no son concluyentes: así, para Stern & Susman (1991) y Stern & Larson (1993), la presencia de la ranura para el obturador no es un rasgo diagnóstico para el bipedalismo habitual y podría ser el subproducto del acortamiento isquiático; este surco también es visible en el mono aullador y en el mono araña (Stern & Larson, 1993), así como en algunos cercopitécidos (Bacon, 1997); por otro lado, un reciente artículo de Kuperavage et al. (2010) muestra que la distribución del espesor cortical en el cuello femoral de Orrorin es más parecida a la del chimpancé que a la de los humanos, sobre todo en la zona más cercana a la cabeza femoral. Asimismo, Orrorin presenta muy poco desarrollo de la línea aspera en el fémur (Richmond & Jungers, 2008), lugar de inserción de los músculos aductores, que en los humanos actuales está muy desarrollada, ya que los aductores contribuyen al mantenimiento del equilibrio del cuerpo durante la estación bípeda; mientras que en los hominoideos africanos la línea

aspera está ausente, o poco desarrollada en el chimpancé, ya que en estos los aductores contribuyen junto a otros músculos al impulso hacia adelante durante el desplazamiento cuadrúpedo.

Ardipithecus kadabba. El poscraneal de *Ar. kadabba* es extremadamente escaso. El bipedalismo de este homínido se deduce de la morfología de una cuarta falange proximal del pie, que presenta una superficie articular proximal dorsalmente inclinada, de forma similar a *Praeanthropus afarensis* (Haile-Selassie et al., 2004). Latimer & Lovejoy (1990) argumentan que esta morfología permitía la dorsiflexión del pie de *Pr. afarensis* de una manera similar a la dorsiflexión del pie del hombre moderno durante la zancada bípeda; sin embargo, para Duncan et al. (1994) la morfología de esta cuarta falange es intermedia entre la de los hominoideos africanos y la de los humanos actuales.

Ardipithecus ramidus. White et al. (2009) encuentran 8 características poscraneales de *Ar. ramidus* derivadas con *Pr. afarensis*: istmo ilioisquio corto; orientación sagital de dicho istmo; contorno de la sínfisis púbica corto; ligero ensanchamiento ilíaco; espina ilíaca anteroinferior fuerte y formada por centros de osificación separados; caña y base del segundo metatarsiano robustos; cabezas de los metatarsianos 2.º a 5.º abovedadas dorsalmente, y falanges proximales del pie inclinadas hacia arriba. Por lo que dichos autores concluyen que *Ar. ramidus* era un bípedo facultativo (White et al., 2009). Sin embargo, la interpretación de Sarmiento (2010) es totalmente diferente; según este autor, las 8 características citadas también sirven para los requisitos mecánicos del cuadrupedismo, y añade que las proporciones de los segmentos de los pies de *Ar. ramidus* encuentran su análogo funcional más cerca de las de *Gorilla*, cuadrúpedo terrestre y no bípedo facultativo.

5. LOS PREANTROPINOS

Los preantropinos son un grupo heterogé-

neo de homínidos que vivieron en África del este desde los 4,2 hasta los 2,5 Ma. Aunque mayoritariamente se clasifican como *Australopithecus*, algunos autores pensamos que las diferencias morfológicas con el holotipo de *Australopithecus* son tan grandes que precisan una clasificación diferenciada a nivel genérico y nombrarlos como *Praeanthropus* (Day et al., 1980; Coppens, 1987; Strait et al., 1997; Ferguson, 1999; Ribot et al., 2001, 2004) —ver discusión en Strait et al., 1997 y Ribot et al., 2004—. En este trabajo se sigue la clasificación propuesta en Ribot et al. (2004) modificada (tabla 1).

Hábitats

Los preantropinos vivieron en una amplia zona de África del este. Ocuparon una dilatada variabilidad de hábitats (tabla 1); aunque, para las formas más antiguas —4,2-3,7 Ma— (*Pr. anamensis*, *Praeanthropus* sp. y *Pr. africanus*) predomina el mosaico de bosques en galería/sabana o praderas herbáceas (Kanapoi, Allia Bay, Aralee-Issie y Mesig Dora —ambos en Woranso Mille— y Laetoli) (figs. 4B y C), mientras que para el más reciente *Pr. afarensis* predominan los ecotonos bosque abierto/pradera que, en algunos sitios, son sustituidos por humedales de margen de lago (Sidi Hakoma y Denen Dora en Hadar); en Korsi Dora (Woranso Mille) ocupan un hábitat densamente arbolado, pero inserto en un área de pastizales y matorrales, mientras que en Tulu Bor predomina el bosque en galería en medio de llanura de inundación y bosques abiertos. Finalmente, los últimos representantes de *Pr. afarensis* se encuentran en el miembro Kada Hadar —KH— (3,2-2,94 Ma), en el que claramente las condiciones se han vuelto más áridas; así, en KH1 predomina el bosque abierto con praderas, y en KH2 el hábitat es aún más seco y árido, con bosque abierto y zonas arbustivas.

Por su parte, la fauna de Burtele, en Woranso Mille, de donde procede *Pr. deyiremeda* (3,5-3,3 Ma), nos indica que este homínido vivió en un paleoambiente de praderas y bosques secos, con indicaciones de ambientes localmente bien regados, lo cual es consistente con las

indicaciones sedimentológicas de un sistema deltaico.

Finalmente, el hábitat para *Pr. garhi* de Bouri (2,5 Ma), deducido por fauna, sería el de un amplio margen de lago de agua dulce superficial, con amplias llanuras cubiertas de hierba que llevaban a la orilla del lago.

Locomoción

El material poscranial de *Pr. anamensis* es escaso y fragmentario. La predicción de un bipedalismo habitual para este taxón, según Ward y colaboradores (Ward et al., 2001; Ward, 2002), se infiere del estudio del tercio distal de la tibia, que presenta una superficie talar horizontal con respecto al eje largo de la diáfisis (la tibia estaba orientada verticalmente a la superficie de la articulación talocrural), lo que implica que la rodilla habría pasado directamente sobre el pie, como en los homínidos, y no lateralmente sobre el pie, como en *Pan* y *Gorilla*, durante la locomoción plantígrada, donde la superficie talar está inclinada (diáfisis en ángulo varo con la articulación talocrural). Sin embargo, el fémur presenta una línea aspera para la inserción de los aductores muy poco desarrollada. Además, la articulación de la muñeca de *anamensis* (radiocarpal y mediocarpal) está adaptada para limitar (estabilizar) su extensión, como ocurre en los homínidos africanos durante el nudiileo (*knuckle-walking*): en el radio, el margen dorsal se proyecta distalmente y se expande medialmente, y la escotadura para el escafoide se orienta dorsolateralmente —KNM-ER 20419— (Richmond & Strait, 2000), con una morfología mediocarpiana ancha —KNM-WT 22944— (Richmond, 2006).

Acerca de la locomoción en *Pr. afarensis* hay gran cantidad de estudios debido a la abundancia de poscranial. Las conclusiones de dichos estudios se pueden incluir en tres campos: a) fue un bípedo obligado (p. ej., Lovejoy, 1988; Latimer & Lovejoy, 1990; Latimer, 1991; Ward et al., 2002); b) fue un bípedo con un importante componente arborícola (p. ej., Stern & Susman, 1983; Susman et al., 1984; Stern, 2000; Harcourt-Smith, 2007), o c) fue un cuadrúpedo con componentes bípedos y

arbóreos limitados (p. ej., Ferguson, 1992; Sarmiento, 1998; Sarmiento y Marcus, 2000; Richmond y Strait, 2000; Richmond et al., 2001; Mitchell et al., 2012). Curiosamente, la morfología adaptada al bipedalismo (tabla 2) se concentra especialmente en la cadera y en los miembros inferiores; las características arborícolas (tabla 3) en los miembros superiores; mientras que los rasgos cuadrúpedos (tabla 4) se manifiestan en los pies y tobillos y en las manos y muñecas.

Sin embargo, no todas las adaptaciones al bipedalismo (apuntadas en la tabla 2) podrían estar relacionadas estrechamente con la marcha bípeda, y algunas de ellas se cuestionan: la pelvis es más ancha que la de los humanos actuales, lo que podría responder funcionalmente a la forma de embudo de la caja torácica, más ancha inferiormente que en los humanos; asimismo, la longitud del cuello del fémur se podría deber a la anchura de la pelvis y del tórax; las palas ilíacas están orientadas posteriormente (en los humanos actuales están orientadas anteroposteriormente), con orientación lateral del acetábulo y baja torsión femoral, lo que indica que la articulación de la rodilla (A.L. 288-1) está dirigida lateralmente, por lo que el ángulo bicondilar femoral solo contribuyó parcialmente en la formación del ángulo de transporte, en marcado contraste con el bipedalismo de los humanos actuales; la tuberosidad medial del navicular es muy grande, esto implica fuertemente una considerable carga de peso en la parte media del pie, lo que es incompatible con el arco longitudinal; la morfología del cuneiforme (A.L. 333) implica un grado de oponibilidad del hálux.

A pesar de que se ha sugerido la existencia de arco longitudinal en *afarensis*, por su supuesta presencia en las huellas de Laetoli (p. ej., Kimbel y Delezen, 2009), la pertenencia de los fósiles de Hadar y de las huellas de Laetoli a una misma especie ha sido cuestionada (Tobias, 1980; Falk, 1988; Ribot et al., 2004). Además, según Meldrum et al. (2011), en las pisadas de Laetoli la reducción de la divergencia del hálux no se correlaciona con el desarrollo de un arco longitudinal medial rígido, sino que más bien es una extensión de una

tendencia de reducción de la divergencia del dígito medial correlacionado con el aumento de la terestrialidad —una tendencia análoga evidente entre los hominoideos actuales—. En su lugar, el arco es una innovación derivada del pie que se encuentra en gran parte los homininos posteriores.

Por otro lado, frente a las adaptaciones arborícolas (tabla 3), *Pr. afarensis* presenta unas características en las manos que no tienen los hominoideos asiáticos y que indican terestrialidad: hamulus (gancho del ganchoso) grande y orientado palmarmente; asimismo, según señala Sarmiento (1988, 1994), las falanges manuales y pedales de Hadar presentan unos valores para la longitud y anchura relativas, así como para el grado de curvatura, que son prácticamente los mismos que para los del gorila de montaña, y lo mismo ocurre para los valores del ángulo de orientación de la fosa glenoidea; el estudio de Mitchell et al. (2012) demuestra que las características del 4.º metatarso de Hadar (A.L. 133-160) son comunes a las de los catarrinos que tienen un descanso del tarso medio y que carecen de arcos transversal y longitudinal, asimismo concluye que, en general, A.L. 133-160 es más similar al 4.º metatarso del gorila del este, que es un cuadrúpedo obligado; del mismo modo, el estudio de Duncan et al. (1994) demostró que el ángulo de las facetas articulares proximales de las falanges proximales queda fuera de la variabilidad humana y está entre la de los humanos y la de los hominoideos africanos.

Cabe destacar que estos preantropos carecen de los caracteres esqueléticos únicos que en los humanos modernos están asociados con la bipedestación habitual (tabla 5). La bipedestación humana moderna requiere un compromiso con la terestrialidad, y este compromiso se encuentra íntimamente asociado con el arco longitudinal del pie, que como ya se ha comentado anteriormente, los preantropos de Hadar carecen de dicho arco longitudinal, por lo que es muy poco probable que estas formas fueran bípedos obligados o habituales. Del mismo modo, no hay ninguna razón para argumentar que las características de los pies que los primeros homininos comparten con

los hominoideos africanos son necesariamente indicativos de conductas arbóreas, ya que su aproximación a las de los gorilas sostiene firmemente la terrestrialidad.

6. ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS A LOS HÁBITATS ABIERTOS

El modelo de especiación alopátrica, que tendría lugar en el período predominantemente árido comprendido entre ~3 y 2,7 Ma, explicaría la formación de los parantropinos y del género *Homo* a partir de grupos de preantropinos que desarrollaron estrategias adaptativas distintas frente a nuevas condiciones ambientales.

La adaptación a espacios más abiertos (fig. 4C y D) provocó que el bipedalismo y la postura erecta fueran cada vez más predominantes, frente al modelo locomotor de los preantropinos, que combinaba el nudilleo obligado y la trepa y el bipedalismo esporádicos, muy similar al de los hominoideos africanos actuales, especialmente el chimpancé. Tanto los parantropos como *Homo* se adaptaron a los espacios abiertos con la adquisición del bipedalismo habitual, pero con dos estrategias diferenciadas (Ribot et al., 2004).

Primera estrategia: los parantropinos

El bipedalismo en los parantropinos es poco discutido, y viene determinado por el estudio del poco material poscraneal procedente de Swartkrans y Kromdraai en Sudáfrica (tabla 6).

La estrategia de adaptación a los hábitats abiertos y secos no solo implicó al bipedalismo, sino que también consistió en el aumento del tamaño corporal y la especialización del complejo masticatorio, que se vio favorecido por el incremento de la ingestión de elementos vegetales duros. Este tipo de alimento, pobre en proteínas y rico en calorías, precisó de una ingesta más abundante y continua y comportó importantes transformaciones anatómicas. La función de los dientes pasó a ser la de “moler” gran cantidad de comida, y esto solo se

podía conseguir con unas filas dentales que presentaran una amplia superficie; por tanto, la megadontia en los molares, la molarización de los premolares y el fuerte incremento del esmalte dental fueron la respuesta adaptativa. Así, al perder importancia en el procesado de los alimentos, los dientes anteriores (incisivos y caninos) cedieron espacio a los posteriores y se redujeron sus proporciones, lo que favoreció una fuerte disminución del prognatismo facial. Las mandíbulas incrementaron su tamaño para albergar los potentes dientes poscaninos y soportar las poderosas fuerzas de masticación; de esta manera, los músculos implicados precisaron de fuertes inserciones en el cráneo para poder asentarse y mover las masivas mandíbulas. Unos arcos zigomáticos grandes y robustos fueron idóneos para la inserción de los músculos maseteros; asimismo, un origen muy alto del masetero, la frontalización y expansión lateral del zigomático y la forma recta y ascendente de la cresta zygomaticoalveolar sirvieron para compensar las fuerzas masticatorias y dar mayor superficie de inserción al masetero. Estos cambios en el tercio facial medio implicaron una fuerte reducción de la fosa canina, que se transformó en un surco (*sulcus maxillaris*). Por otro lado, los músculos temporales precisaron de una marcada cresta sagital para que sus aponeurosis se insertaran con fuerza en la línea media del neurocráneo; esto permitió a dichos músculos tener una amplia superficie de asentamiento. Todo ello supuso un cráneo masivo y pesado, que tenía que balancearse mientras andaban de forma erguida, por tanto, para soportar dicho peso y balanceo durante la deambulación, en el occipital se seleccionaron unas marcadas crestas nucales para la inserción de unos músculos lo suficientemente masivos para cumplir su función, así como un ensanchamiento de las apófisis mastoides; también se produjo un fuerte incremento de la “clinorrinquia” —inclinación hacia delante del paladar duro respecto al neurocráneo— y un drenaje venoso cerebral a través del sinus occipital marginal (como en *Pr. afarensis*) y no a través del sinus transversal, como es característico en la mayoría de mamíferos y en los

humanos (fósiles y actuales) (Falk, 1988). Esta remodelación craneal conformaría la morfología distintiva del denominado linaje robusto o, lo que es lo mismo, taxones con un aparato masticatorio especializado, cuyas formas finales serían *Zinjanthropus boisei* en el este y *Paranthropus robustus* en el sur africanos.

Segunda estrategia: *Homo*

El resto más antiguo de *Homo* se ha encontrado en África oriental, concretamente en la localidad de Ledi-Geraru (Afar, Etiopía). Se trata de un fragmento del cuerpo mandibular izquierdo (LD 350-1) datado en 2,8 Ma (Villmoare et al., 2015).

La adaptación a los espacios abiertos y áridos también comportó la adopción del bipedalismo en *Homo* como forma predominante de deambulación. Las adaptaciones al bipedalismo de *Homo habilis* se resumen en la tabla 7. La estrategia de adaptación de estos primeros *Homo* estaría basada en el bipedalismo y en la ingestión oportunista de proteínas animales en el contexto de una dieta predominantemente vegetariana. Este hecho debió jugar un papel determinante en la evolución de este género por diversos factores. En primer lugar redujo la potencia del aparato masticatorio, favoreciendo un macizo facial más grácil y unas superestructuras óseas más suaves para las inserciones musculares en el esplanocráneo y el neurocráneo, lo que, a su vez, facilitó la expansión del neurocráneo. Al mismo tiempo, el aumento del volumen cerebral se vería favorecido por la ingestión de proteínas animales, que propiciaría un incremento del número de neuronas y de la complejidad de las circuitaciones. Estos factores posibilitaron el incremento gradual del neurocráneo frente al esplanocráneo.

El aprovechamiento de la carne, junto al desarrollo cerebral y la liberación de las manos, condujeron a la fabricación de útiles. Como resultado del desarrollo del cerebro se daría también la aparición del lenguaje y el pensamiento humanos, que posiblemente son las características que mejor diferencian al género *Homo* de sus antepasados (Gibert Clols

y Iglesias Diéguez, 1997; Iglesias Diéguez et al., 2004).

Entre 1,9 y ~1,6 Ma tiene lugar otro episodio de aridez, con un máximo a 1,8 Ma. Durante este período se producen tres acontecimientos evolutivos importantes: a) la aparición de *Homo ergaster* a ~1,8 Ma; b) la primera dispersión fuera de África a 1,8-1,7 Ma; y c) y la aparición de la tecnología achelense a ~1,6 Ma (deMenocal, 2011).

7. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La formación de los diferentes géneros y especies humanos (fig. 5) se explica mediante la acción de la selección natural sobre las poblaciones homínidas en África oriental. De acuerdo con esta premisa puede buscarse la relación con las crisis ecológicas que afectaron esta región durante el Plioceno y las estrategias adaptativas desarrolladas por cada una de estas especies frente a estas crisis (Ribot et al., 2004). Los eventos de extinción y especiación en los homínidos parecen estar asociados con los cambios ambientales que se produjeron en África oriental en los últimos 5 Ma. A medida que el Valle del Rift se fue volviendo más árido, las zonas boscosas disminuyeron y quedaron separadas, lo que favoreció que las poblaciones repartidas homogéneamente se fragmentaran en grupos separados. Esta vicarianza es el posible motor de la especiación: el aislamiento de los grupos humanos en los períodos de aridez durante el Plioceno y el Pleistoceno daría como resultado poblaciones reducidas confinadas en pequeños refugios boscosos, con la posibilidad de divergencia alopátrica y, finalmente, la especiación (Trauth et al., 2010).

Esto explicaría la presencia de diferentes especies penecontemporáneas en zonas cercanas entre sí, como es el caso de la existencia de *Pr. deyiremeda*, *Pr. afarensis* y una especie por definir —representada por los restos de un pie (BRT-VP-2/73)— en Woranso Mille. A partir de ~3 Ma hay una tendencia general al aumento de las condiciones más secas, que se superpone a los ciclos húmedos-secos de escala milenaria relacionados con variaciones

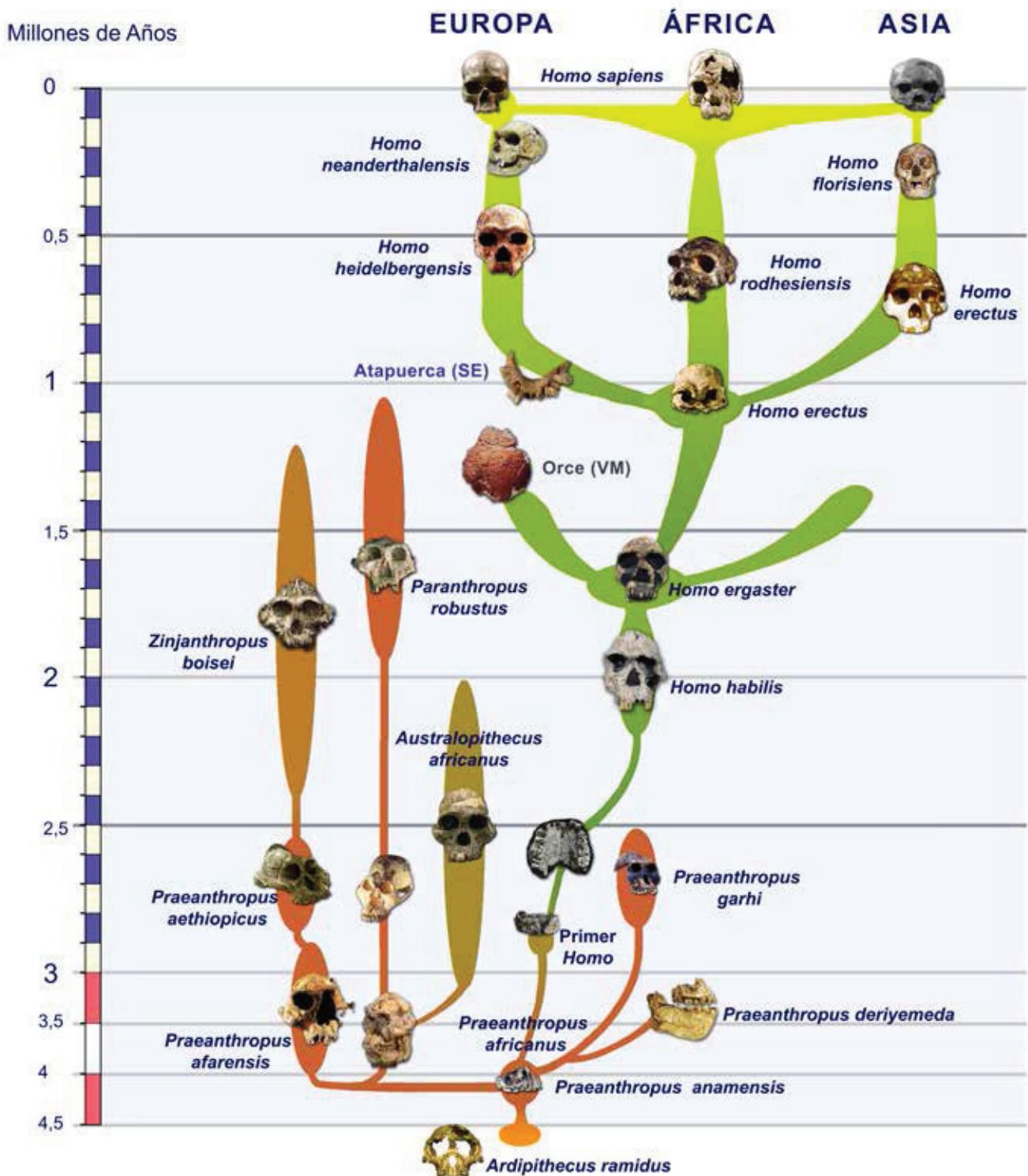


Fig. 5: propuesta de árbol evolutivo de los homínidos.

en la insolación. Esta tendencia dará lugar a hábitats más abiertos alrededor de los 2,7 Ma (deMenocal, 2011), que coincide con la aparición del género *Homo*.

Por tanto vemos como el modelo de especiación alopátrica propuesto por Mayr funcionó,

de manera "impecable", en la formación del linaje humano.

Se puede deducir que los primeros homínidos vivieron en ambientes boscosos y húmedos, posiblemente bosques en galería, que se alternaban con zonas más abiertas. Asimismo

parece que su modo de locomoción no era el bipedalismo, ni facultativo ni habitual, sino más bien el cuadrupedismo, que se combinaría con algunas capacidades trepadoras y, en menor medida, con un bipedalismo esporádico, un modelo de locomoción muy parecido al que realiza el chimpancé actual. Este planteamiento vendría reforzado por los estudios anatómicofuncionales en primates actuales realizados por Gebo (Gebo, 1992, 1996), en los que se concluye que el hombre actual comparte adaptaciones en la muñeca y el pie que indican que antes de la postura bípeda, forzosamente se pasó por una etapa cuadrúpeda.

Entonces, si el bipedalismo no es la característica diferenciadora de estos primeros homínidos, cuál sería el rasgo diferencial. Posiblemente, la diferencia sería genotípica y vendría determinada por las mutaciones en el cromosoma X, que impedirían la hibridación entre estos primeros homínidos y los antepasados del chimpancé, esto en el remoto caso de que posteriormente se hubieran encontrado poblaciones de ambos grupos.

A medida que los ambientes forestados fueron abriéndose y dieron paso a mosaicos de bosques/sabana, el bipedalismo en los homínidos fue haciéndose cada vez más efectivo. Así, cuando los espacios se hicieron abiertos y áridos, tipo sabana/bosques arbustivos, los homínidos adquirieron el bipedalismo de forma habitual.

8. BIBLIOGRAFÍA

ALEMSEGED, Z.; WYNN, J.G.; KIMBEL, W.H.; et al. (2005): *A new hominin from the Basal Member of the Hadar Formation, Dikika, Ethiopia, and its geological context*. Journal of Human Evolution 49: 499-514.

BEDASO, Z.K.; WYNN, J.G.; ALEMSEGED, Z.; et al. (2013): *Dietary and paleoenvironmental reconstruction using stable isotopes of herbivore tooth enamel from middle Pliocene Dikika, Ethiopia: Implication for Australopithecus afarensis habitat and food resources*. Journal of Human Evolution 64: 21-38.

BACON, A.M. (1997): *Presence of an obturator groove in some cercopithecoids and small sized platyrrhines*. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences—Serie III 320: 421-425.

COPPENS, Y. (1987): *I più antichi fossili di ominidi*. En: (Chagas, C. Ed.) *L'Evoluzione dei primati*, Milano: Jaca Book, p. 11-17.

CURRAN, S.C. & HAILE-SELASSIE Y. (2016): *Paleoecological reconstruction of hominin-bearing middle Pliocene localities at Woranso-Mille, Ethiopia*. Journal of Human Evolution 96: 97-112.

DAINTON, M. & MACHO, G.A. (1999): *Did knuckle walking evolve twice?* Journal of Human Evolution 36: 171-194.

DART, R.A. (1925): *Australopithecus africanus: The Man-Ape of South Africa*. Nature 115: 195-199

DAY, M.H. (1969): *Femoral fragment of a robust australopithecine from Olduvai Gorge, Tanzania*. Nature 232: 383-387.

DAY, M.H.; LEAKEY, M.D. & OLSON, T.R. (1980): *On the Status of Australopithecus afarensis*. Nature 207: 1102-1103.

DE HEINZELIN, J.; CLARK, D.; WHITE, T.; et al. (1999): *Environment and Behavior of 2.5-Million-Year-Old Bouri Hominids*. Science 284: 625-629.

DEMENOCAL, P.B. (2011): *Climate and Human Evolution*. Science 331: pp. 540-542.

DUNCAN, A.S.; KAPPELMAN, J. & SHAPIRO, L.J. (1994): *Metatarsophalangeal joint function and positional behavior in Australopithecus afarensis*. American Journal of Physical Anthropology 93: 67-81.

FALK, D. (1988): *Enlarged occipital/marginal sinuses and emissary foramina: their significance in hominid evolution*. En: (Grine, E.F. Ed.) *Evolutionary history of the "robust" australopithecines*, New York: Aldine de Gruyter, pp. 85-96.

FEIBEL, C.; HARRIS, J.M. & BROWN, F.H. (1991): *Paleoenvironmental context for the Late Neogene of the Turkana Basin*. En: (Harris, J.M. Ed.) *Koobi Fora Research Project*, Vol. 3, Oxford: Clarendon Press, pp. 321-370.

FERGUSON, W.W. (1992): *Taxonomic status of the partial calvaria A.L. 333-45 from the late Pliocene of Hadar, Ethiopia*. Paleontologia Africana 29: 25-37.

FERGUSON, W.W. (1999): *Taxonomic status of the skull A.L.444-2 from the Pliocene of Hadar, Ethiopia*. Paleontologia Africana 35: 119-129.

GALIK, K.; SENUT, B.; PICKFORD, M.; et al. (2004): *External and internal morphology of the BAR 1002'00*

- Orrorin tugenensis femur. *Science* 305: 1450-1453.
- GEBO, D.L. (1992): *Plantigrady and foot adaptation in African apes: implications for hominid origins*. *American Journal of Physical Anthropology* 89: 29-58.
- GEBO, D.L. (1996): *Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism*. *American Journal of Physical Anthropology* 101: 55-92.
- GIBERT CLOLS, J. & IGLESIAS DIÉGUEZ, A. (1997): *Reflexionando sobre a nosa familia: a propósito da simpatría do xénero Homo durante a antropoxénese*. *Gallaecia* 16: 49-70.
- GIBERT, L.; SCOTT, G.R.; SCHOLZ, D.; et al. (2016): *Chronology for the Cueva Victoria fossil site (SE Spain): Evidence for Early Pleistocene Afro-Iberian dispersals*. *Journal of Human Evolution* 90: 183-197.
- GOODMAN, M. (1962): *Evolution of the Immunologic Species Specificity of Human Serum Proteins*. *Human Biology*, 34: 104-150.
- GOODMAN, M. (1963): *Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins*. En: (Washburn, S.L. Ed.) *Classification and Human Evolution*, Chicago: Aldine, pp. 204-234.
- HAILE-SELASSIE, Y. (2001): *Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia*. *Nature* 412: 178-181.
- HAILE-SELASSIE, Y.; SAYLOR, B.Z.; DEINO, A.; et al. (2012): *A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations*. *Nature* 483: 565-570.
- HAILE-SELASSIE, Y.; SUWA, G. & WHITE T.D. (2004): *Late Miocene Teeth from Middle Awash, Ethiopia, and Early Hominid Dental Evolution*. *Science* 303: 1503-1505.
- HARCOURT-SMITH, W.E.H. (2007): *The Origins of Bipedal Locomotion*. En: (Henke, W. & Tattersall, I. Eds.) *Handbook of Palaeoanthropology*, Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, pp. 1483-1518.
- HARMAND, S.; LEWIS, J.E.; FEIBEL, C.S.; et al. (2015): *3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya*. *Nature* 521: 310-315.
- HARRIS, J.M. (1991): *Koobi Fora Research Project*, Vol. 3, The Fossil Ungulates: Geology, Fossil Artiodactyls, and Paleoenvironments. Oxford: Clarendon Press.
- IGLESIAS DIÉGUEZ, A.; RIBOT TRAFÍ, F.; GIBERT CLOLS J.; et al. (2004): *Evolución y dispersión del género Homo durante el Plio-Pleistoceno (2,6/0,78 M.a.)*. En: (Baquedano Pérez, E. & Rubio Jara, S. coord). *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*, Vol. III, Paleontología. Madrid: Zona Arqueológica; 2004. p. 200-10.
- INOUYE, S.E. & SHEA, B.T. (2004): *The implications of variation in knuckle-walking features for models of African hominoid locomotor evolution*. *JASs Journal of Anthropological Sciences* 82: 67-88.
- KIMBEL, W.H. & DELEZENE, L.K. (2009): *"Lucy" Redux: A Review of Research on Australopithecus afarensis*. *Yearbook of Physical Anthropology* 52: 2-48.
- KUPERAVAGE, A.J.; SOMMER, H.J. & ECKHARDT, R.B. (2010): *Moment coefficients of skewness in the femoral neck cortical bone distribution of BAR 1002'00. HOMO -Journal of Comparative Human Biology* 61: 244-252.
- LATIMER, B. (1991): *Locomotor adaptations in Australopithecus afarensis: the issue of arboreality*. En: (Coppens, Y. & Senut, B. Eds.) *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*, Paris: Editions du CNRS, pp. 169-176.
- LATIMER, B. & LOVEJOY, C.O. (1990): *Metatarsophalangeal joints of Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 83: 13-23.
- LEWIN, R. (1989): *La interpretación de los fósiles. Una polémica búsqueda del origen del hombre*. Barcelona: Planeta, pp. 97-117.
- LOUCHART, A.; WESSELMAN, H.; BLUMENSCHINE, R.J.; et al. (2009): *Taphonomic, Avian, and Small-Vertebrate Indicators of Ardipithecus ramidus Habitat*. *Science* 326: 46-49.
- LOVEJOY, C.O. (1978): *A biomechanical review of the locomotor diversity of early hominids*. En: (Jolly C.J. Ed.) *Early hominids of Africa*, New York: St Martin's Press, pp. 403-429.
- LOVEJOY, C.O. (1988): *Evolution of human walking*. *Scientific American* 259: 82-89.
- LOVEJOY, C.O.; MEINDL, R.S.; OHMAN J.C.; et al. (2002): *The Maka femur and its bearing on the antiquity of human walking: applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record*. *American Journal of Physical Anthropology* 119: 97-133.
- MALGOSA, A.; RIBOT, F. & GIBERT, J. (1992): *Evolución y diversificación de los homínidos*. En: (Gibert, J. Ed.) *Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia*, Museo de Prehistoria Josep Gibert, Ayuntamiento de Orce (Granada), pp. 479-500.
- MASLIN, M.A.; BRIERLEY, C.M.; MILNER, A.M.; et al. (2014): *East African climate pulses and early human*

- Evolution*. Quaternary Sciences Review 101: 1-17.
- MELDRUM D.J.; LOCKLEY M.G.; LUCAS S.G.; et al. (2011): *Ichnotaxonomy of the Laetoli trackways: The earliest hominin footprints*. *J Afr Earth Sci* 60: 1-12.
- MITCHELL, P.J.; SARMIENTO, E.E. & MELDRUM, D.J. (2012): *The AL333-160 fourth metatarsal from Hadar compared to that of humans, great apes, baboons and proboscis monkeys: Non-conclusive evidence for pedal arches or obligate bipedality in Hadar hominins*. *HOMO-Journal of Comparative Human Biology* 63: 336-367.
- PATTERSON, N.; RICHTER, D.J.; GNERRE, S.; et al. (2006): *Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees*. *Nature* 44: 1103-1108.
- PICKFORD, M. & SENUT, B. (2001): *The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences—Serie Ila* 332: 145-152.
- PICKFORD, M.; SENUT, B.; GOMMERY, D.; et al. (2002): *Bipedalism in Orrorin tugenensis revealed by its femora*. *Comptes Rendus Palevol* 1: 191-203.
- REED, K.E. (1997): *Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene*. *Journal of Human Evolution* 32: 289-322.
- REED, K.E. (2008): *Paleoecological patterns at the Hadar hominin site, Afar Regional State, Ethiopia*. *Journal of Human Evolution*, 54, 743-768.
- RIBOT, F.; GARCÍA BARTUAL, M. & GIBERT, J. (2001): *Los hominoideos del Mioceno y el problema del origen del orangután*. *Revista Española de Paleontología* 16: 243-254.
- RIBOT, F.; GIBERT, J. & GARCÍA BARTUAL, M. (2001): *Relaciones taxonómicas de los homínidos pliocénicos africanos*. Resúmenes del XII Congreso de la Sociedad Española de Antropología Biológica. Bellaterra-Cerdanyola del Vallès: Universitat Autònoma de Barcelona.
- RIBOT, F.; GIBERT, J.; IGLESIAS, A.; et al. (2004): *Tiempo y modo en la evolución homínida 20 años después*. I: sistemática. En: (Baquedano Pérez, E. & Rubio Jara, S. coord). *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Paleoantropología Vol. III*, Madrid: Museo Arqueológico Regional, pp. 326-336.
- RICHMOND, B.G. (2006): *Functional morphology of the midcarpal joint in knucklewalkers and terrestrial quadrupeds*. En: (Ishida, H.; Tuttle, R.; Pickford, M.; et al. Eds.) *Human Origins and Environmental Backgrounds*, Springer, pp. 105-122.
- RICHMOND, B.G. & JUNGERS, W.L. (2008): *Orrorin tugenensis Femoral Morphology and the Evolution of Hominin Bipedalism*. *Science* 319: 1662-1665.
- RICHMOND, B.G. & STRAIT, D.S. (2000): *Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor*. *Nature* 404: 382-385.
- RICHMOND, B.G.; BEGUN, D.R. & STRAIT, D.S. (2001): *Origin of human bipedalism: the knucklewalking hypothesis revisited*. *Yearbook of Physical Anthropology* 44 (Suppl 33): 71-105.
- ROBINSON, J.T. (1963): *Adaptive radiation in the australopithecines and the origin of man*. En: (Howell, F.C. & Bourliere, F. Eds.) *African Ecology and Human Evolution*, Chicago: Aldine, pp. 385-416.
- SARICH, V.M. & WILSON, A.C. (1967): *Rates of Albumin Evolution in Primates*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 58, 142-148.
- SARMIENTO, E.E. (1988): *Anatomy of the Hominoid Wrist Joint: Its Evolutionary and Functional Implications*. *International Journal of Primatology*, 9: 281-345.
- SARMIENTO, E.E. (1994): *Terrestrial traits in the hands and feet of gorillas*. *American Museum Novitates* 3091: 1-56.
- SARMIENTO, E.E. (1998): *Generalized quadrupeds, committed bipeds and the shift to open habitats: an evolutionary model of hominid divergence*. *American Museum Novitates* 3250: 1-78.
- SARMIENTO, E.E. (2010): *Comment on the Paleobiology and Classification of Ardipithecus ramidus*. *Science* 328: 1105.
- SARMIENTO, E.E. & MARCUS, L.F. (2000): *The Os Navicular of Humans, Great Apes, OH 8, Hadar, and Oreopithecus: Function, Phylogeny, and Multivariate Analyses*. *American Museum Novitates* 3288: 1-38.
- SAWADA, Y.; MIURA, T.; PICKFORD, M.; et al. (2002): *The age of Orrorin tugenensis, an early hominid from the Tugen Hills, Kenya*. *Comptes Rendus Palevol* 1: 293-303.
- SCHOENINGER, M.J.; REESER, H. & HALLIN, K. (2003): *Paleoenvironment of Australopithecus anamensis at Allia Bay, East Turkana, Kenya: evidence from mammalian herbivore enamel stable isotopes*. *Journal of Anthropological Archaeology* 22: 200-207.
- SENUT, B.; PICKFORD, M.; GOMMERY D.; et al. (2001): *First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences—Serie Ila* 332: 137-144.

- SIMPSON, G.G. (1945): *The Principles of Classification and a Classification of Mammals*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 85: 1-350.
- STERN, J.T. Jr. (2000): *Climbing to the Top: A Personal Memoir of Australopithecus afarensis*. Evolutionary Anthropology 9: 113-133.
- STERN, J.T. & SUSMAN, R.L. (1983): *The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis*. American Journal of Physical Anthropology 60: 279-317.
- STERN, J.T. & SUSMAN, R.L. (1991): "Total morphological pattern" versus the "magic trait": conflicting approaches to the study of early hominid bipedalism. En: (Coppens, Y. & Senut, B. Eds.) *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. Paris: Editions du CNRS, pp. 99-111.
- STERN, J.T. JR. & LARSON, S.G. (1993): *Electromyographic study of the obturator muscles in nonhuman primates: implications for interpreting the obturator externus groove of the femur*. Journal of Human Evolution 24: 403-427.
- STRAIT, D.S.; GRINE, F.E. & MONIZ, M.A. (1997): *A reappraisal of early hominid phylogeny*. Journal of Human Evolution, 32: 17-82.
- SU, D.F. (2011): *Large Mammal Evidence for the Paleoenvironment of the Upper Laetoli and Upper Ndolanya Beds of Laetoli, Tanzania*. En: (Harrison, T. Ed.) *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 1: Geology, Geochronology, Paleocology and Paleoenvironment*, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, Springer, pp. 381-392.
- SU, D.F. (2016): *The Taphonomy and Paleocology of Korsi Dora Vertebrate Locality 1, Woranso-Mille Study Area, Ethiopia*. En: (Haile-Selassie Y. & Su D.F. Eds.) *The Postcranial Anatomy of Australopithecus afarensis: New Insights from KSD-VP-1/1*, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, Springer, pp. 25-37.
- SU, D.F. & HARRISON, T. (2008): *Ecological implications of the relative rarity of fossil hominins at Laetoli*. Journal of Human Evolution 52: 672-681.
- SUSMAN, R.L.; STERN, J.T. Jr. & JUNGERS, W.L. (1984): *Arboreality and bipedality in the Hadar hominids*. Folia Primatologica 43: 113-156.
- TOBIAS, P.V. (1980): 'Australopithecus afarensis' and *A. africanus*: critique and an alternative hypothesis. *Palaentologia Africana* 23: 1-17.
- TRAUTH, M.H.; MASLIN, M.A.; DEINO, A.L.; et al. (2010): *Human evolution in a variable environment: the amplifier lakes of Eastern Africa*. Quaternary Science Reviews 29: 2981-2988.
- VILLMOARE, B.; KIMBEL, W.H. & SEYOUM, C. (2015): *Early Homo at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia*. Science 347: 1352-1355.
- VRBA, E.S. (1985): *Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events*. South African Journal of Science. 81, 229-236.
- WARD, C.V. (2002): *Interpreting the posture and locomotion of Australopithecus afarensis: where do we stand?* Yearbook of Physical Anthropology Suppl 35: 185-215.
- WARD, C.V.; LEAKEY, M.G. & WALKER A. (2001): *Morphology of Australopithecus anamensis from Kanapoi and Allia Bay, Kenya*. Journal of Human Evolution 41: 255-368.
- WHITE, T.D.; AMBROSE, S.H.; SUWA, G.; et al (2009): *Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of Ardipithecus ramidus*. Science 326: 50-56.
- WHITE, T.D.; SUWA, G.; HART, W.K.; et al. (1993): *New discoveries of Australopithecus at Maka in Ethiopia*. Nature 366: 261-265.
- WHITE, T.D.; SUWA, G. & ASFAW, B. (1994): *Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia*. Nature 371: 306-312.
- WHITE, T.D.; WOLDEGABRIEL, G.; ASFAW, B.; et al. (2006): *Asa Issie, Aramis and the origin of Australopithecus*. Nature 440: 883-889.
- WILLIAMS, S.A. (2010): *Morphological integration and the evolution of knuckle-walking*. Journal of Human Evolution 58: 432-440.
- WOLDEGABRIEL, G.; AMBROSE, S.H.; BARBONI, D.; et al. (2009): *The Geological, Isotopic, Botanical, Invertebrate, and Lower Vertebrate Surroundings of Ardipithecus ramidus*. Science 326: 41-45.
- WOLDEGABRIEL, G.; HAILE-SELASSIE, Y.; RENNE, P.R.; et al. (2001): *Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Ethiopia, Afar Rift, Ethiopia*. Nature 412: 175-181.
- WYNN, J.G. (2000): *Paleosols, stable carbon isotopes, and paleoenvironmental interpretation of Kanapoi, Northern Kenya*. Journal of Human Evolution 39: 411-432.