

# ELS PRIMERS HOMÍNIDS: UN DEBAT OBERT

Daniel Turbón  
Josep Anfruns

En els darrers anys, el coneixement sobre el nostre apassionat passat evolutiu ha anat cobrant més i més interès a causa de la rapidesa amb què es van succeïnt les novetats, sorgides de jaciments o de laboratoris. El canvi vertiginós, la complexitat que genera l'aprofundiment en alguns temes, l'especialització que això comporta, així com la major varietat d'estudis i opinions —derivades de l'augment del nombre d'investigadors i dels estudis multidisciplinaris—, sovint porten el no-especialista a una pèrdua de perspectiva. Manquen, al nostre país, articles que des d'un plantejament divulgatiu ofereixin panoràmiques actualitzades. El present treball pretén contribuir a aquest objectiu.

## Què és un homínid?

D'entre les espècies actuals, els Pòngids (ximpanzés, gorilles i orangutans) són els nostres parents més pròxims. Juntament amb aquests i els Hilobàtids, els Homínids formen la superfamília **Hominoidea**, la qual està inclosa en l'ordre zoològic dels primats. Les característiques més significatives que distingeixen els homínids són tres: *Bipedisme*, és a dir, una postura erecta en la marxa, amb tota la gran complexitat de canvis que comporta tant en l'esquelet com en la musculatura. *Gracilització de l'aparell masticatori*, amb reducció del tamany de la boca i de les dents, especialment els ullals, així com la desaparició del diastema i la possibilitat d'un moviment giratori en el pla oclusiu. *Increment de la capacitat craniana* en relació a la massa corporal, així com una diferent reorganització interna del cervell. Pel que fa a aquesta reorganització, es troba un ús preferent d'una de les dues mans, característica, aquesta, sense paral·leles. I, òbviament, el més distintiu de tot: la nostra capacitat de manipular l'entorn, substituint l'adaptació biològica per la cultura. Així, per exemple, podem arribar a desplaçar-nos per l'aire, mar o terra amb tanta o més eficàcia que els éssers adaptats a cadascun d'aquests medis, o podem viure en ambients amb

temperatures que no suportaria la nostra condició d'animals tropicals. Un homínid serà, doncs, aquell que reuneixi algunes o, si més no una, d'aquestes característiques que s'han anat formant paulatinament al llarg de milions d'anys.

## Els ancestres dels nostres ancestres

El nostre passat té una antiguitat considerable i això es pot comprovar mitjançant les datacions del registre fòssil així com amb els rellotges moleculars (vegeu l'article sobre aquest tema en aquest mateix dossier). Els fòssils són la principal evidència, generalment solen ésser ossos i dents, que són els teixits més durs del nostre organisme i resisteixen força bé les destruccions *post mortem*. Tot i que el registre fòssil no sempre és tant complet i continuat en el temps com seria de desitjar, sabem que el membre de la superfamília Hominoidea més antic enregistrat fins ara és l'anomenat *Aegyptopithecus zeuxis*. Va viure fa uns 33 crons, en la regió que avui és Egipte. Posteriorment, els Pòngids es diversifiquen considerablement, entre fa uns 20 i 15 crons, i s'han identificat diversos taxons a l'Est d'Àfrica, entre els quals *Proconsul* (18 crons) seria un probable ancestre, molt generalitzat, dels Hominoidea actuals (WALKER i TEAFORD, 1989). Posteriorment ocuparan àmplies zones d'Euràsia. A Catalunya se'n coneixen dues espècies de *Dryopithecus* d'uns 12.5-10 crons (per a més informació, vegeu AGUSTÍ, 1988). Darrerament, s'ha reconsiderat la condició d'homínid que s'havia atribuït a *Ramapithecus punjabicus*: actualment, com el *Syva-pithecus*, es considera en la línia dels ancestres d'orangutan, entre 14 i 12 crons, a l'àrea del Pròxim Orient i de l'Índia. Tornant a l'Àfrica, les restes de Maboko i Fort Ternan s'han retornat al gènere que originàriament va descriure Louis Leakey el 1962: *Kentzypithecus* (ANDREWS, 1986). Així doncs, segons l'estat actual de la qüestió, l'antiguitat dels primers homínids no es pot remuntar més enrere de 6 crons o, per major seguretat, de 4 crons, que són els atribuïts a *Australopithecus afarensis*.







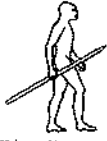





| FASE 1   | FASE 2  | FASE 3   | FASE 4  |
|--|---|--|---|
| <br>Bosc obert          | <br>Zones de mosaic            | <br>Sabana   | Qualsevol zona Tropical   |
| <br>Bipedisme ocasional | <br>Bipedisme inicial          | <br>Bipedisme avançat                               | <br>Bipedisme plé              |
| ?  | Ús elemental d'instruments  | <br>Útils primitius                                 | <br>Talla i fabricació d'útils |
| <ul style="list-style-type: none"> <li>● Hip. del sexe</li> <li>● Hip. avantpassat braquiador</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>● Hip. de la dieta</li> <li>● Hip. del vigilant</li> </ul>               | <ul style="list-style-type: none"> <li>● Hip. recolecció</li> <li>● Hip. economia mixta</li> </ul>                                   | <ul style="list-style-type: none"> <li>● Hip. caçador</li> <li>● Hip. resistència en la caça</li> </ul>           |
| ?  | <br>A. Afarensis<br>(5-3 cr.) | <br>Australopithecus i Homo Habilis<br>(3-1.5 cr.) | <br>H. Erectus<br>(1.5 cr. →) |

Figura 1. Quadre orientatiu d'una possible integració de les diferents hipòtesis en 4 fases.

Eis pot constatar en el registre una notable manca de restes dels primers homínids coneguts i del seu antecessor pòngid fòssil, que ho hauria estat també dels actuals ximpanzés, segons indiquen les hibridacions de l'ADN i els estudis cromosòmics. Aquesta mancança, que afecta també la resta dels Pímats, es deu, en gran mesura, al fet que els boscos tropicals i equatorials són llocs poc favorables per al procés de fossilització dels organismes. Així s'explica l'escassetat de restes de primats arborícoles, en relació amb els que ja des del Miocè mitjà ocuparen hàbitats més oberts.

Sense entrar en discussió amb els qui mantenen que aquest registre no existeix perquè el canvi és degut a macromutacions, cal remarcar que l'adquisició del bipedisme va afectar, notablement, la major part de l'esquelet, cosa que suggereix un procés llarg i complex. Quines causes pogueren provocar que un o alguns grups de pre-homínids, ben adaptats a l'ambient, abandonessin aquesta situació per adoptar un nou tipus de locomoció, únic entre els mamífers? Sembla que, clara-

ment associat a aquest procés, es troba la reducció dels boscos que es produeix des del Miocè mitjà fins al superior en una progressiva desertització associada a canvis climàtics. Això havia de produir un augment de la competència en els boscos, amb la consegüent marginació cap als límits perifèrics per part de nombrosos grups, alguns dels quals podrien haver iniciat un procés d'adaptació a un hàbitat terrestre.

Però aquesta no és una raó suficient, ja que es coneixen primats adaptats a la vida terrestre, com és el cas dels babuïns de sabana que són bípedes. Allò que crida l'atenció és el poc que s'ha avançat en aquest tema en relació al que s'ha aconseguit en altres àmbits de la paleoantropologia. S'han ofert diverses hipòtesis de les quals tot seguit farem un breu resum i en les quals no sols es pot comprovar la gran varietat i grau d'especulació, sinó també el subjectivisme amb què sovint l'investigador reflecteix idees personals o del seu entorn social. Això no vol pas dir que aquí fem un cant a un «objectivisme» tan ideal com impossible.

## «Se hace camino al andar»

En qualsevol cas, al reflexionar sobre els avantatges que varen fer possible el bipedisme, s'han de tenir en compte (DAY, 1986) tres aspectes: 1) El bipedisme forçosament havia d'ésser avantatjós per a l'adquisició de recursos, tant pel que fa al fet d'abastar-los de terra, i al fet de transportar-los, com perquè permet una major resistència física. 2) El bipedisme havia d'afavorir l'evitació dels predadors, perquè ofería una major eficàcia en la vigilància d'espais oberts, una habilitat combinada de córrer i refugiar-se als arbres, la utilització de branques o altres objectes per allunyar predadors o carronyers. 3) El bipedisme havia de tenir avantatges reproductius: el fet que les mans restessin lliures de la marxa podia haver facilitat el transport d'unes cries cada vegada més dependents per una perllongació del període de desenvolupament. Tot això, sense oblidar un factor important: l'energia invertida havia d'ésser inferior a l'aconseguida. En aquest sentit l'adopció del bipedisme seria no sols avantatjosa sinó més econòmica que la marxa quadrúpeda.

## HIPÒTESI DEL CAÇADOR UN CANT A L'AGRESSIVITAT

Aquesta és una de les explicacions més acceptades fins fa pocs anys, desenvolupada per WHASBURN i LANCASTER (1968), sintetitzada i divulgada per R. ARDREY (1976). Entre l'ús d'utensilis i el bipedisme hi ha una relació causa-efecte: la preparació d'aliments i el desús dels ullals com a arma defensiva han contribuït a la reducció de la dentició. El procés d'hominització s'ha anat produint, fonamentalment, per fortes pressions selectives que tendeixen a una activitat caçadora; la necessitat de la caça va contribuir a cohesionar el grup i a establir noves formes de cooperació. Una dieta carnívora és molt més rica en greixos i proteïnes; un elefant passa el 75% del temps menjant, mentre que un lleó només hi passa el 15%. La caça també havia de contribuir a canviar el rol del mascle adult dins del grup. Entre els primats vegetarians, els mascles adults no comparteixen el menjar, fins i tot se'l disputen, mentre que els carnívors sí que el comparteixen, cosa que és un significatiu caràcter més homínid. I, en definitiva, la caça havia de fer que els homínids fossin més respectats per altres animals, mostressin una major cooperació, una interdependència econòmica i tendissin a una unificació del grup. La caça cooperativa podia afavorir un increment de la intel·ligència i l'econínxol podia haver estat una especialització en unes hores de caça diferents de les freqüentades per altres competidors.

Vegem a continuació les principals crítiques que es fan a aquest model. Sens dubte deixa completament de banda el rol de les femelles homínides i menysprea

fonts alternatives de proteïnes, com ara la recollecció de vegetals, de petits animals, insectes o restes d'animals morts. Aquestes pràctiques no poden haver deixat evidències en el registre com en el cas de la dieta animal que en deixa en els ossos. És molt poc probable que els homínids iniciessin aquestes pràctiques conjuntament, és a dir, sortida a la sabana i caça i assaig de bipedisme que, en un principi, havia d'ésser imperfecte. Si abans ja hem fet esment de la màxima antiguitat coneguda per a les primeres indústries, les proves inequívokes d'una activitat caçadora i cooperativa no es poden remuntar, actualment, a abans de 500 mil anys.

També s'ha considerat que emfasitza excessivament l'agressió humana que, si bé existeix, es troba en molta menys mesura que en altres animals com ara els felins. No serà que a través d'aquest model explicatiu es projecta una determinada agressivitat patent en la societat europea de la postguerra mundial?

## HIPÒTESI DE LA RECOLLECCIÓ LA RESPOSTA FEMINISTA

Proposada per Sally SLOCUM, Adrienne ZIHLMAN i Nancy TANNER (1981), es basa en la relació de dependència mares-fills, un llaç que es remunta de molt antic, és conegut en societats de pòngids i que tindrà una gran persistència fins i tot dins de «grups de parents». Implica la compartició dels aliments i està relacionat amb una forta cohesió que facilita la supervivència del grup. El paper del mascle és perifèric, ja que el vincle del grup s'estableix fonamentalment entre mare i fills. L'activitat econòmica bàsica seria la recollecció de plantes, ous, mel, insectes i altres petits animals, i la realitzen principalment les femelles i els individus subadults. Així la funcionalitat dels útils, cal atribuir-la a activitats recol·lectores, pals per cavar, pedres per trencar o tallar arrels i tubercles. No cal, doncs, pensar en la caça d'animals grans i perillosos, que no sols representa una activitat econòmica incerta, sinó que seria un luxe que implica invertir molt de temps i esforç per obtenir ben pocs resultats. Aquestes afirmacions es veuen reforçades pel comportament de les societats caçadores-recol·lectores actuals, que basen la seva dieta fonamentalment en la recollecció més que no pas en la caça, tot i disposar d'una tecnologia molt superior a la que cal suposar en els primers homínids.

Aquesta hipòtesi, com l'anterior, és criticable per la parcialitat, menysprea una important font energètica i la contraposa a una altra, i no resol satisfactoriament el paper dels mascles adults que semblen exilats del grup sense participar en el procés econòmic i social. Tot i així, aquesta hipòtesi mereix com a mínim un major grau de probabilitats que l'anterior.

## HIPÒTESI DEL COMPORTAMENT DEL VIGILANT

Aquesta, més que no pas un model explicatiu global, és una proposta basada en l'observació del comportament dels babuïns de sabana i que pretén oferir una explicació del perquè de la posició erecta en aquest hàbitat. Els *Papio anubis* i *Papio hamadryas* són dues espècies de babuïns que actualment viuen en un hàbitat de sabana, i una de les seves característiques més remarcables és una molt forta cohesió social dins del grup, que s'atribueix a una resposta als perills de la sabana. En les constants parades d'aquests grups per recollir aliments s'observa com en un grup d'uns 60 individus, uns 10 no participen d'aquesta activitat i mantenen una posició erecta als voltants del grup en observació i vigilància, davant la possible presència de depredadors i sovint se'ls pot veure drets damunt d'alguna pedra o puig escrutant l'horitzó. (LEAKEY i LEWIN, 1980)

Pensem que si bé aquesta és una aportació interessant sobre alguns avantatges adaptatius de la posició erecta, per si sola difícilment pot explicar tota la complexitat del procés de bipedisme. També caldria demanar-se com és que els babuïns de sabana no han adoptat el bipedisme com a nova forma de locomoció si aquest és un avantatge adaptatiu.

## HIPÒTESI DE LA DIETA

Proposada per Cliford JOLLY (1970) a partir de l'estudi del *Theropithecus gelada*, babuí adaptat a una dieta molt especialitzada en gramínies, que presenta una dentició amb una forma molt característica, que Jolly anomena: «complex T», és a dir, una forta molarització. Aquest caràcter, Jolly i Pilbeam el detectaren també en *Ramapithecus*, considerat en aquell moment com el més probable ancestre homínid, i avui cal entendre-ho com una convergència evolutiva. El bipedisme s'explicaria, doncs, com una adaptació a la recollida de fruita en arbustos i arbres baixos que obligaria els homínids a alçar-se sobre les extremitats inferiors per recollir aquests fruits de les parts altes dels arbres, i aquest hauria estat un econíxol quasi sense competència. Això explicaria l'habilitat manipuladora i la preponderància de la molarització. Aquest procés s'hauria produït en àrees perifèriques del bosc o en el límit amb la sabana. La hipòtesi de Jolly va tenir un alt nivell d'acceptació i vigència durant els anys 70 i inicis dels 80, sempre en relació a *Ramapithecus* i la seva assignació al llinatge homínid.

S'ha criticat que aquest model seria útil només per explicar el procés de molarització de les espècies robustes, però actualment sabem que *Australopithecus afarensis*, el primer homínid conegut, amb una

antiguitat molt més gran, presenta una dentició molt més generalitzada, és bíped i té encara uns ullals considerables.

## HIPÒTESI DE L'ECONOMIA MIXTA UN INTENT DE SÍNTESI

Proposada per LANCASTER (1975) i GLYN ISAAC (1978 i 1988). Es basa en una integració de les teories del caçador i la recollecció, en base a la idea principal: èxit evolutiu seria, precisament, l'adquisició d'una dieta variada, omnívora. La recollecció és, sens dubte, més assequible, però la carn aporta major riquesa en proteïnes i greixos, i no és necessària la caça per aconseguir-la inicialment: la principal forma d'adquirir proteïnes animals, a més dels insectes i animals petits, seria l'activitat carronyera. I aquesta és una pràctica molt freqüent en la sabana: gràcies als voltors és molt fàcil la localització de la presa i només cal disputar-se-la, cosa que comportaria la necessitat de cooperació del grup, i que sens dubte garantiria majors possibilitats d'èxit. Aquestes activitats impliquen també la compartició d'aliments entre els individus del grup, és a dir, una certa divisió del treball, possiblement d'ordre sexual. Les femelles destinarien gran part de la seva activitat a la procreació i atenció de les cries, combinant-ho amb la recollecció que garantiria una alimentació bàsica, i aquesta combinació implica una certa idea d'àrea d'acció reduïda, menys mobilitat i menys perill sobretot per a les cries. Molts d'aquests comportaments s'observen en pobles caçadors-recollectors actuals. El concepte de campament seria molt important dins del mecanisme de la supervivència: com en el cas dels babuïns, serviria per passar la nit, recuperar-se de ferides que podrien fer que els individus fossin preses fàcils dels depredadors, i contribuiria a la supervivència de les cries i a la socialització de la infància, que hauria sofert un procés de prolongació, amb la qual cosa s'incrementaria la transmissió cultural. Aquesta proposta com a integradora d'algunes de les idees més suggerents de les anteriors, sembla bastant sòlida i ofereix un bon model explicatiu d'alguns comportaments, però continua deixant sense resoldre el marc causal del procés de bipedestació.

## HIPÒTESI DE L'AVANTPASSAT BRAQUIADOR

Ja fou plantejada a principis de segle (Keith 1912-34), (Gregory 1916-49), (Morton 1925-35), i apunta cap a la possibilitat d'un bipedisme arbori, en base al gibó; a finals dels anys 40 fou abandonada, però LEWIS (1971) després d'un minuciós estudi comparat dels canells de ximpanzés, gorilles i humans, suggereix la possibilitat d'un avantpassat comú que com-

partis aquesta adaptació braquiadora. FEAGLE et al. (1981) plantegen que el salt del ximpanzé sobre el terra, en posició erecta, és l'esglaó entre la braquiació i el bipedisme. Aquesta hipòtesi suggereix un ancestre humà derivat d'un avantpassat braquiador, possiblement en una fase inicial, del qual es produiria la separació de la línia homínida, que s'especialitzaria cap al bipedisme de la dels altres pòngids que anirien desenvolupant la braquiació. Aquesta proposta ha tornat a tenir una certa vigència en base a l'estudi de l'esquelet postcranial de Lucy, que té les extremitats superiors proporcionalment més llargues del que caldria esperar d'un bipedisme com el que sens dubte practicava, i als treballs de B. CAMPBELL, (1976) i altres sobre anatomia comparada en la columna vertebral i el tòrax, cosa que els porta a replantejar de nou aquesta hipòtesi.

### HIPÒTESI DEL SEXE LA FAMÍLIA UNIDA

La paternitat d'aquesta proposta correspon a O. LOVEJOY (1981), i d'altres investigadors s'han sumat apassionadament a defensar-la (H. FISHER, 1982), (SARAH B. HRDY, 1984) El bipedisme s'explícara com una estratègia reproductiva peculiar i exclusiva dels humans, la monogàmia com a adaptació. De tots els homínids del Miocè i dels seus descendents, tant sols l'espècie humana ha assolit una expansió per tot el planeta, colonitzant els diferents hàbitats, i no sembla que aquest èxit es pugui atribuir a diferències anatòmiques ni fisiològiques respecte de la resta dels Hominoidea. L'explicació, doncs, cal buscar-la a nivell d'un comportament que facilités l'èxit reproductiu. Lovejoy proposa un model amb una sèrie de factors interrelacionats que expliquen aquest procés, un factor important del qual és l'adaptació al bipedisme. El model, a grans trets, és el següent: El procés de transició d'uns antropoides quadrumans cap a formes de bipedisme estaria relacionat amb un procés de diferenciació epigàmica, és a dir, d'individualització de mascles i femelles, cosa que aniria comportant una major selectivitat en l'aparellament sexual, passant d'una hipotètica situació en la qual els mascles s'aparellarien indiscriminadament amb les femelles, cap a una relació de parelles més restringida i estabilitzada que aniria permetent que els espais entre naixements, inicialment molt distanciat, s'anessin reduint fins a possibilitar l'existència de famílies amb 3 o 4 fills. Tot això comporta alhora uns canvis en l'activitat sexual, que tendeixen a l'allargament dels períodes de receptivitat sexual fins arribar a una receptivitat continuada, ja independitzada del cicle de l'estre. Paral·lelament, les relacions de parentiu anirien canviant: mentre que inicialment es reduirien a

mare-fills, posteriorment s'ampliarien a mascle-femella, fet que comportaria l'assumpció del paper de pare i la formació del grup familiar, i a la llarga una major complexitat en la mesura que aquests grups fossin cada vegada més nombrosos. Tots aquests processos es produeixen en un medi ambient canviant i amb probables interrelacions, el paisatge de selva tropical, on els prehomínids quadrumans s'aparellaven casualment, tendirà a anar transformant-se en bosc obert i posteriorment en sabana. D'altra banda, la problemàtica de la recerca d'aliments i les àrees de mobilitat són fonamentals en aquest model explicatiu: inicialment ens trobaríem que mascles i femelles tindrien unes àrees d'acció amb uns límits similars i d'un diàmetre reduït, i després la tendència seria cap a una progressiva reducció dels límits de mobilitat per part de les femelles que restarien amb les cries cada vegada més nombroses que cal cuidar i alimentar, mentre que els mascles s'haurien d'allunyar més en busca d'aliments ja no sols per a la pròpia subsistència, sinó també per a la de les femelles i les cries, cosa que comportaria una important activitat de transport que es veuria afavorit per l'alliberament de les extremitats superiors en la marxa. La culminació d'aquest procés seria l'establiment de llars-base, on les mares deixarien les cries a la cura dels vells i altres parents per poder incorporar-se a la recerca d'aliments, i així s'ampliarà de nou la seva àrea d'acció.

Resumint, el model de Lovejoy és un intent d'explicació que emfatitza la base conductual i, com diu Johanson, «Com es pot creure en allò que no es pot demostrar? S'ha d'acceptar com a probable, si sembla lògic i no contradueix les dades». White, més escèptic, diu: «Jo no puc creure en res que no pugui mesurar, i el comportament sexual no el trobarem mai fossilitzat; tot i així, és la millor explicació de què disposem i si aquesta teoria resisteix el pas del temps i les crítiques, aleshores l'hauréu de creure». (JOHANSON i EDEY, 1981).

Les crítiques són múltiples i, en general, es refereixen al caràcter fonamentalment especulatiu de la teoria, i a la indemostrabilitat. També es qüestiona el perquè d'aquests comportaments. Es dubta que un comportament monogàmic actuï en benefici d'una superioritat reproductora. Si els australopitècids, com es pot demostrar, també eren bípedes, és a dir, també varen optar per aquesta estratègia reproductiva, per què es varen extingir? I finalment la major part de les crítiques a aquest model arriben des de la projecció d'aquest model a l'actualitat i les crítiques a la família nuclear occidental. No es pot parlar de monogàmia com a adaptació en sentit biològic en la humanitat actual, ja que són els patrons culturals els que afavoreixen aquest comportament.

## HIPÒTESI DE LA RESISTÈNCIA EN LA CAÇA MARTATHON MAN

CARRIER (1984) proposa que els primers homínids foren «resistents caçadors diürns», que aconseguien les preses corrent, gràcies a una major resistència humana a les curses llargues. Aparentment, això contradiu el principi de despeses energètiques ja que un home en una cursa consumeix dues vegades més d'energia que qualsevol altre mamífer quadrúped del mateix tamany corporal, però, per contra, resisteix més temps durant aquesta acció i l'energia obtinguda amb la caça pot ser superior a la consumida. De fet la resistència en la caça en l'home és coneguda en molts grups actuals.

Una de les idees principals de Carrier és que el despreniment de calor durant una cursa de resistència és un factor que limita les preses potencials dels homínids, la majoria de les quals són cobertes de pèl i la desprenen, primordialment, esbufegant. Mentre que en els homínids s'hauria produït en aquest procés una progressiva pèrdua de la pilositat en relació a aquest despreniment de calor. Aquesta estratègia de resistència i persecució obstinada fins a l'esgotament seria més rendible que l'acció ràpida d'atac, en la qual el risc és més gran i l'energia consumida es perd totalment, si no té èxit. La combinació cursa de resistència bípeda i eficaç despreniment de calor comportaria l'oportunitat d'explotar un nou econínxol, el de la caça diürna, en el qual només tindrien com a competidors els gossos salvatges, però aquests amb preses limitades a uns 40 quilos i per damunt d'aquest pes no hi hauria competidors, ja que molts mamífers, principalment herbívors com antílops o altres, estan ben adaptats a la velocitat però no a la resistència, i la major part del temps el passen alimentant-se i digerint els aliments amb la qual cosa tenen una capacitat de fugida continuada molt limitada. M. DAY, (1986) explica com en una dramàtica demostració, L. Leakey va perseguir corrent un antílop i el va matar i esquarterar amb un útil lític.

Sens dubte, aquesta és una proposta raonable i suggerent, però continua sense explicar-nos el procés de bipedalització, incideix en alguns dels possibles avantatges que té, però no resol el com i el perquè es produeix. L'acció de tot aquest model es situa novament en un hàbitat de sabana i, com ja hem vist anteriorment, la colonització d'aquest no es podia produir per part d'antropoides que estaven iniciant una nova forma de locomoció, aquest procés s'havia de produir en un hàbitat menys perillós per assajar el bipedisme al bosc. Sens dubte, però, és una bona explicació per a la pèrdua de pilositat dels homínids.

Fins aquí, hem fet un intent d'exposició i de resum de les diferents hipòtesis explicatives del fenomen hominitzador més antic, el bipedisme; probablement cap d'elles per si sola no pot oferir una explicació global

d'aquest procés, però aquestes són avui les propostes de què disposem per intentar comprendre'l; moltes de les hipòtesis no són excloents i unes altres són tan parcials que podrien integrar-se en models més amplis. Ara exposarem el que podria ésser un quadre integrador de les diferents hipòtesis i les ubicarem en un esquema més o menys factible, sense que això pressuposi un grau d'acceptació igual per a totes.

## ELS HOMÍNIDS DEL PLIOCÈ

Avui podem afirmar que «l'origen de la humanitat és tropical, africà i únic» (COPPENS, 1987). Els fòssils dels homínids més antics coneguts daten del Pliocè inferior (6-3.1 crons) i han estat classificats com a *Australopithecus afarensis*, el fragment de mandíbula de Lothagán (Kenya), data de 5.5 crons, les restes de Chemeron (Kenya) de 5 crons, l'epífisi proximal de fèmur de Middle Awash (Etiòpia) de 4 crons (HILL i WARD, 1988), i aquest darrer és un dels testimonis més antics de bipedisme. (Per a més informació vegeu apèndix).

A Laetoli (Tanzania) s'han trobat restes de mandíbules i dents, així com les ja famoses petjades, conservades en la cendra volcànica, amb una datació mitjana de 3.6 crons. Hadar (Etiòpia) ha subministrat nombroses restes d'un mínim de 35 individus, en no menys de 24 localitats, datades entre els 3.3 i 3 crons. Del sector AL-233 procedeix l'exemplar 105, un crani parcialment reconstruït amb uns considerables ullals i que presenta diastema, cosa que recorda el parentiu amb els pòngids, però que, inequívocament, va pertànyer a un individu bíped. De la localitat AL-288 prové «Lucy», l'esquelet d'un individu femení, conservat en un 40%, clarament bíped també, la mandíbula del qual no presenta grans ullals ni diastema. L'estudi de «Lucy» revela que es tractaria d'un ésser bíped molt avançat, encara que possiblement imperfecte, amb trets que denotarien una considerable activitat arborícola, cosa que sembla constatada en altres restes aïllades de Hadar.

La reconstrucció paleoecològica deixa ben establert que fou un mosaic de bosc, sabana arborada i hàbitats més oberts propers a un llac. L'activitat arborícola podia haver estat intensa i s'especula que el bipedisme podia ser una resposta als desplaçaments per la zona. Posteriorment s'hauria intensificat la selecció de forma que aquest tipus de locomoció s'hauria perfeccionat notablement al voltant de 2 crons. En qualsevol cas, en les restes de Laetoli i Hadar s'observa una gran variabilitat; per exemple les estimacions sobre el pes corporal (DELSON, 1987) donen una mitjana de 50 kg. amb una amplitud de variació de 30 a 81, la qual cosa inclou més del 90% de la variabilitat de totes les espècies posteriors d'homínids primitius junts.



Figura 2. El crani WT-17000, trobat recentment i que ha revolucionat el panorama filogenètic. Es tracta d'un probable ancestre d'*Australopithecus boisei*.

L'espècie *A. afarensis* fou definida el 1978 per Johanson, White i Coppens, en base a la similitud dental de les restes de Lactoli i Hadar. La gran variabilitat observada en alguns trets s'interpreta com a pròpia d'una espècie de gran dimorfisme sexual, major que el de ximpanzé, però menor que el del gorilla actual. Això no és plenament acceptat per tothom i alguns estudis sobre els colzes i genolls revelen, segons alguns autors (SENUT, 1983; TARDIEU, 1983; SENUT i TARDIEU, 1985), la presència de dos taxons amb diferents graus d'adaptació arborícola, fet, aquest, que altres (COPPENS, 1983 i 1987) proposen també per al conjunt dels caràcters.

Del Pliocè mitjà (3.1-2.5 crons) i superior (2.5-2 crons), el registre d'homínids fòssils procedeix, principalment, de dues extenses zones africanes: de l'Est, els jaciments d'Omo (Etiòpia) i del llac Turkana (Kenya), i del Sud dels jaciments d'Sterkfontein i Makapansgat. Es coneix una espècie *Australopithecus africanus* o gràcil, de característiques més evolucionades que l'espècie descrita abans pel que fa al bipedisme, gracilització del crani i expansió del cervell, que presenta també una tendència a l'augment de tamany de les dents i ullals poc reduïts. L'alçada probable d'un individu parcialment conservat és de 1.29 m. i l'estimació del pes corporal es situaria al voltant dels 53 kg. Sembla associada als primers útils lítics coneguts: si no a Middle Awash (2.7-2.4 crons), sí a Omo (Membre E, 2.2 crons) i al nivell IV de Makapansgat (2.5-2 crons) i potser també a alguns ossos treballats del nivell III del mateix jaciment.

De les darreres troballes d'homínids, la més important, sens dubte, ha estat el crani WT-17000 (fig. 2) al llac Turkana, i posteriorment altres fòssils que s'hi relacionen (WALKER et al. 1986; LEAKEY i WALKER, 1988). Datat de 2.5 crons, WT-17000 sembla un mosaic de caràcters i un clar antecessor de les espècies robustes que apareixeran posteriorment al sud i est d'Àfrica. Tot i així, sobre això hi ha una certa divisió d'opinions. Per a uns: Johanson, Kimble, White i Delson (DELSON, 1987) aquest nou fòssil, així com les mandíbules 18-1967-18 procedents d'Omo i datades de 2.6 crons, la mandíbula ER-1482 del Turkana, i possiblement alguns fòssils del reompliment kàrstic de Makapansgat haurien de ser inclosos en l'espècie *Australopithecus aethiopicus*, ja definida el 1978 per Arambourg i Coopens. Mentre que per a d'altres (WALKER et al. 1986), es tractaria dels primers representants d'*Australopithecus boisei*.

## ELS HOMÍNIDS DEL PLIO-PLISTOCÈ

Entre 2.5-2 crons sembla que es produïren a l'Àfrica nous canvis climàtics d'un impacte ample i marcat que comportaren una major reducció dels boscos i un increment de la sabana arborada i les prades. A partir d'aquest moment apareixen tres nous taxons d'homínids, i això s'ha de considerar clarament associat no a l'origen d'aquests tres taxons sinó a la seva expansió (VRBA, 1985). Dos d'ells són formes robustes, amb caràcters que corresponen a una especialització d'una dieta de vegetals coriacis. L'un és originari de l'Est d'Àfrica, *Australopithecus boisei* i l'altre, de Sudàfrica *Australopithecus robustus*. Tots dos presenten uns grans reforços en els maxilars i les parets cranials per poder sostenir una poderosa musculatura masticatòria; la dentició, amb peces de gran tamany i tendència a la molarització, havia de ser molt eficaç per triturar materials durs. El bipedisme, per altra part, tot i que imperfecte, és més avançat que el dels primers australopitecins si bé pel que fa a la musculatura i l'estudi de les articulacions, de la locomoció, no es pot descartar una certa utilització dels arbres. En canvi, el cervell, tot i que no és gaire més gran que el d'un pòngid actual, presenta, com a *A. afarensis* i *A. africanus*, una indubtable estructuració homínida en relació als lòbuls.

Les principals restes de *A. boisei* s'han trobat a Omo, (nivells E a F de la formació Shungura) a partir de 2.2 crons i en el llac Turkana del sector Ileret, del qual provenen els coneguts ER-406 i ER-732, de cronologia 1.7 aprox. I del nivell I d'Olduvai (Tanzania) representat en el paratipus OH-5 datat en 1.75. Aquest taxó, com el seu contemporani també robust d'Àfrica del Sud, es considera que es va extingir entre 1.5 i 1 crons.

L'evidència d'*Australopithecus robustus* procedeix dels jaciments sud-africans de Swartkrans, els cranis més ben conservats són els SK-48, SK-46 i SK-80, a més d'algunes mandíbules i algunes restes post-cranials quasi completes. També de Kromdraai, en els nivells datats entre 1.9 i 1 crons. El pes corporal per a les espècies robustes s'ha calculat en 63 kg per a *A. boisei* i 62 kg per a *A. robustus*.

El tercer taxó del límit plio-pleistocè és *Homo habilis*, datat entre 2 i 1.4 crons amb seguretat, tot i que la seva aparició possiblement es podria endarrerir fins a 2.4; els fòssils inclosos en aquesta espècie són avui ja molt nombrosos i la majoria provenen d'Olduvai, Omo, Turkana i Sterkfontein (sector Extensió). Es diferencia clarament d'*A. africanus*, possible ancestre, tant pel que fa al bipedisme com per la reducció del tamany dentari i per la forma i, sobretot, pel tamany i estructura cerebral. Recents estudis (TOBIAS 1987) indiquen una mitjana de la capacitat craniana de 640.2 cc., és a dir, un 45,1% major que *A. africanus*, (441.2 cc.) a més d'un clar desenvolupament de les àrees de Broca i Wernicke, associades al llenguatge, mentre que en *Australopithecus* només es troben indicis de la primera. Per altra part, semblen relacionats amb aquest augment del tamany cranial els canvis observats en les epífisis proximals d'alguns fèmurs (ER-1472 i ER-1481) del llac Turkana junt amb l'holotipus *H. habilis* ER-1470. Aquests canvis, reducció de la longitud del coll, augment del tamany del cap femoral i del diàmetre mínim del coll, respecte dels australopitecins (WOOD, 1976), es poden interpretar com a produïts per un eixamplament del canal del part, sense una pèrdua d'eficàcia en el bipedisme (fig. 3). *H. habilis* apareix també associat a indústries lítiques en diversos jaciments i molt probablement a l'ús del foc, l'evidència directa més antiga del qual es troba enregistrada en el membre III de Swartkrans, datat entre 1.5-1 crons d'on es coneixen restes d'*Homo sp.* (SK-15), possiblement *Homo erectus*. Tot i així, BRAIN i SILLEN (1988) consideren que el seu ús intencional és més antic per les evidències indi-

rectes enregistrades en jaciments d'Àfrica de l'Est en forma d'alteracions paleomagnètiques en roques associades a homínids.

Puech va estudiar la dieta d'*H. habilis* i, en base a l'examen de les estries de les cares oclusives de les dents, considera que aquestes indiquen una dieta càrnica amb un probable consum ocasional de fruita àcida. A diferència dels seus contemporanis robusts, l'*habilis* presenta menys estries i certes perforacions, produïdes probablement per una reacció àcida que dissol les parts inorgàniques de les dents per sota de Ph 5.5 (PUECH, 1984). Això explicaria la coexistència de diverses espècies d'homínids al explotar econòmics diferents.

## FILOGÈNIA DELS PRIMERS HOMÍNIDS

L'aparició en escena de WT-17000 i altres relacionats amb aquest fòssil han sacsejat de forma considerable els arbres filètics, amb les conseqüents rectificacions de Johanson i White per un costat i Olson, per l'altre, així com el protagonisme que de forma indirecta novament ha recuperat *A. africanus* com a possible antecessor d'*Homo*.

A la figura 4 es representen alguns dels esquemes filogenètics actualment més acceptats. L'arbre (1) inclou WT-17000 i restes assimilables com a *A. boisei*. *A. africanus* seria només antecessor de *A. robustus* i

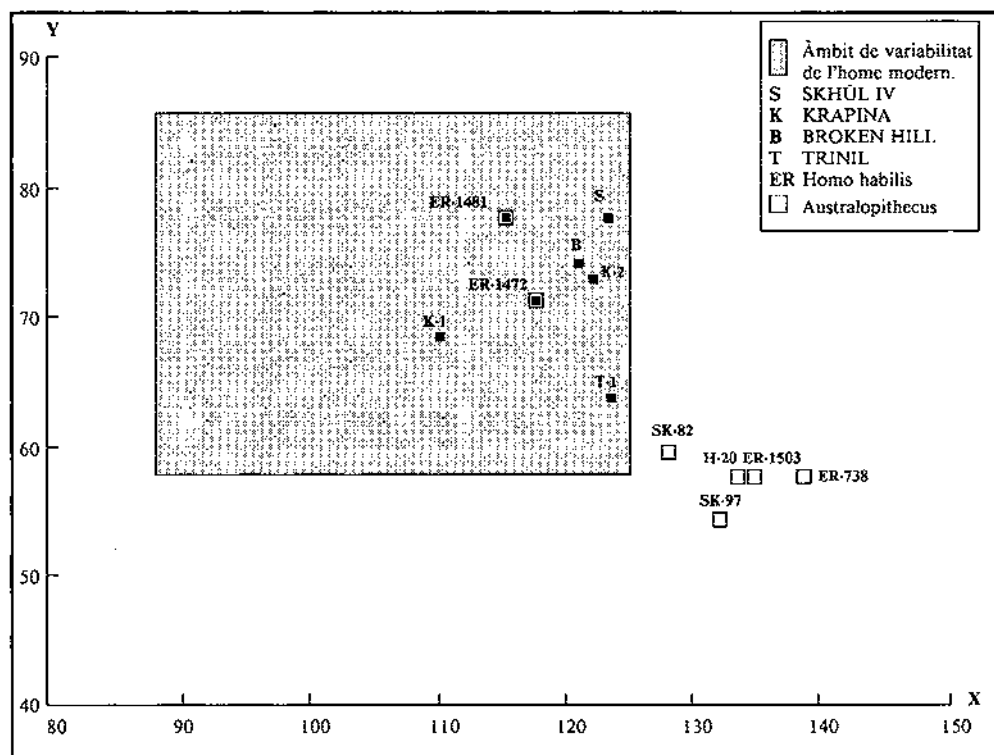


Figura 3. Aquesta gràfica relaciona l'índex de forma de la secció del coll femoral (Y) amb el de la longitud del mateix coll femoral (X). Demostra la similitud de les restes atribuïdes a *Homo habilis*, amb altres del mateix gènere *Homo*, mentre que s'hi constata la separació respecte dels *Australopithecus*.



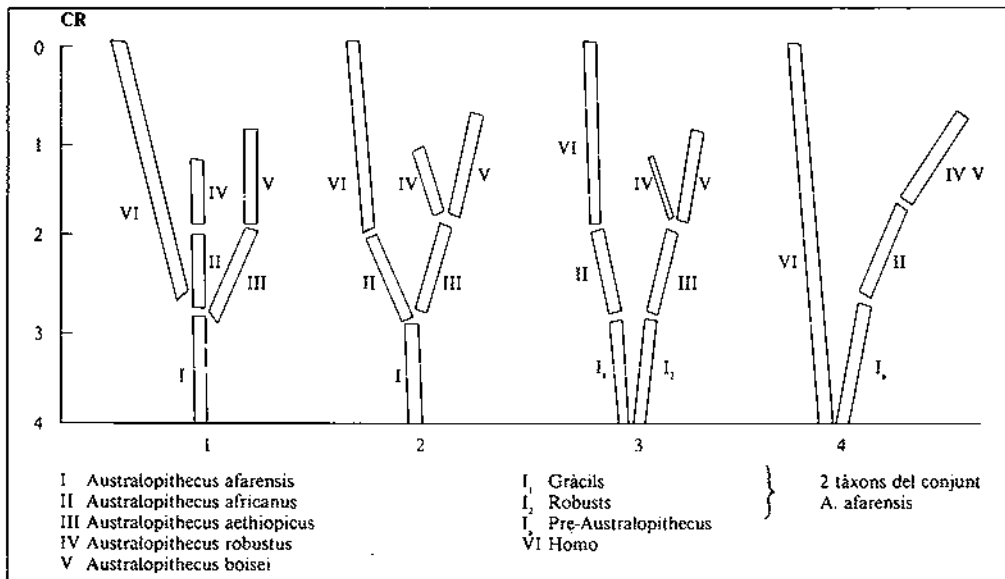


Figura 4. Aquests 4 arbres resumeixen la majoria de les diferents propostes filogenètiques actuals. El primer és defensat per Walker i Johanson. El segon és actualment el que compta amb una acceptació més àmplia: Delson, Grine, F. C. Howell, Kimbel i altres. El tercer fou proposat per Olson i el quart recull els plantejaments clàssics de Leakey i, actualment, de Coppens, Senut i Tardieu.

HOMO derivaria de *A. afarensis*, segons Johanson i Walker. L'esquema (2) contempla la figura d'*A. aethiopicus* com a antecessor de les posteriors espècies robustes i *A. africanus* com a antecessor d'*Homo*. Aquest segon esquema és actualment defensat per Delson, Grine, F.C. Howell, Kimbel, Olson. Es considera necessària la nova espècie *A. aethiopicus* per les pròpies característiques així com perquè comparteix alguns caràcters tant amb *A. boisei* com amb *A. robustus*, cosa que justifica la relació antecessor-descendent, i totes tres comparteixen caràcters generals del taxó robust, la qual cosa ha portat alguns a proposar la reassignació de la categoria genèrica *Paranthropus*. Això no ha estat gaire acceptat i es manté, per ara, a *Australopithecus* com a gènere d'una àmplia variabilitat.

Les objeccions principals a l'esquema (1) vénen del fet de separar l'origen de les espècies robustes, i amb això s'inicia un excessiu polifiletisme tenint en compte la gran quantitat de caràcters compartits per aquestes. Per altra banda, aquest esquema reflecteix la hipòtesi de RAK (1983, 1985), que considera *A. africanus* ja en la via d'especialització dentària que culminaria en els taxons robusts, i diferenciat de la línia *Homo*. WT-17000 no ha confirmat plenament aquesta opinió i ha originat un canvi en la posició de *A. boisei*.

Tanmateix, WT-17000 és també la causa de l'abandó de l'arbre (3) d'Olson. Aquest dividia, en base a la morfologia de la regió mastoidea i de la regió nasal, *A. afarensis* en dos taxons, l'un gràcil que hauria originat finalment *Homo* i l'altre la línia robusta.

Finalment l'esquema (4) representa un punt de vista completament diferent: recull els plantejaments clàssics dels Leakey i actualment és proposat per COPPENS (1983 i 1987) i seguit per SENUT i TARDIEU (1983, 1985 ops. cit.). Considera que dins la variabilitat d'*A. afarensis* es troben dos gèneres, l'un més primitiu *Pre-Australopithecus* i l'altre *Homo*. L'origen d'aquest darrer es remuntaria, doncs, a 3.3 crons com a mínim i probablement de 4 crons (húmer de Kanapoi).

Com indica el mateix títol d'aquest treball,

l'ampli ventall de qüestions plantejades es troba actualment en ple debat: en concret, el tema sobre l'origen del bipedisme és el que presenta més mancances i ni tan sols la integració d'algunes de les hipòtesis exposades no proporciona una explicació satisfactòria, el panorama del registre no és tampoc suficient avui encara, però almenys es poden constatar notables progressos: només cal observar els arbres filètics actuals i comparar-los amb els de cinc anys enrere. És en aquest sentit que cal advertir que la vigència de la filogènia aquí exposada pot tenir encara una vida més curta. No obstant, creiem que tant els conceptes com els plantejaments poden ser útils. Hem renunciat a fer el que seria una inacabable relació de fòssils, així com a la completa llista de cites bibliogràfiques, ja que fóra necessària una extensió similar a la de tota la revista. Tot i així, hem inclòs un breu apèndix relacionant els homínids d'entre 6 a 4 milions d'anys, perquè es tracta d'una reclassificació recent i nova que omple en part un dels forats més obscurs del nostre passat.

## APÈNDIX

FÒSSILS DEL MIOCÈ MITJÀ-FINAL, fins a 6 crons (HILL i WARD, 1988)

MURUYUR, fragment de calcani, anomenat KNM-MY 24, amb una datació aprox. de 14 crons atribuït a un *Proconsul major*.

NGORORA, molar superior KNM-BN 1378, amb una datació aprox. d'entre 12-11 crons atribuït a

*Kenyapithecus*. Premolar inferior KNM-BN 10489, datat en uns 11 crons atribuït a un *Proconsul sp.* Es podria tractar del darrer d'aquest gènere.

SAMBURU, frag. maxilar KNM-SH 8531. Aquesta formació geològica comprèn una banda d'entre 14 i 4 crons. La datació dels fòssils és dubtosa: uns autors la situen entre 13-14 crons mentre que Matsuda proposa 7 crons. És considerat com un ancestre de Gorilla.

RESTES DEL PLIOCÈ INFERIOR, de 6 a 3.1 crons (op. cit.)

LUKEINO, M2 inferior, KNM-LU 335 datat entorn dels 6 o 6.5 crons, s'atribueix, a causa de la morfologia intermèdia entre ximpancé i homo, a un possible ancestre comú indeterminat.

LOTHAGAM, frag. de mandíbula KNM-LT 329 amb una datació de 5.5 crons atribuït inicialment a *Proconsul major* i més tard (JOHANSON WHITE 1982) classificat com a *Australopithecus afarensis*.

SAHABI, Libia, 26P4A, frag. de clavícula, 114P33A, frag. de peronè, 21P21A, frag. de parietal, tots ells amb una datació de 5.3 crons descrits com a *Hominoida* indeterminats.

CHEMERON, frag. de mandíbula KNM-TH 13150, frag. d'húmer KNM-BC 1745 tots dos amb una edat estimada de 5 crons i per les seves similituds morfològiques amb els fòssils d'Hadari, atribuïts a *Australopithecus afarensis*.

KANAPOI, frag. distal d'húmer KNM-KP 271 datat en aprox. uns 4 crons. Per la gran similitud amb *Homo*, s'ha intentat atribuir-l'hi; també ha estat classificat per altres com a *A. afarensis*, però sembla difícil atribuir un caràcter específic a aquest fragment.

MIDDLE AWASH, Etiòpia 7 frag. cranials BEL-VP 1/1, un frag. de fèmur MAK-VP 1/1, atribuïts a *Australopithecus afarensis* datats en 4 crons.

LAETOLI, Tanzània, conjunt ampli de fòssils d'hominíds, principalment mandíbules i dents datats en 3.6 crons. Segons Leakey i altres, estan representades dues espècies, una atribuïble a *Homo* i l'altra a alguna forma de *Australopithecus*. White i Johanson consideren que es tracta de dimorfisme sexual interespecífic d'*A. afarensis*. Aquest jaciment és conegut principalment per les restes de petjades d'hominíds que evidencien la marxa bípeda ja en 3.6 crons.

HADAR, Etiòpia, 323 restes de no menys de 35 individus en uns 24 jaciments de la depressió d'Afar. El més conegut és l'anomenat AL-288-1 «Lucy», l'es-

quelet d'un individu representat en un 40%. La datació d'aquests fòssils es situa entre 3.3 i 3 crons. En el conjunt d'aquests fòssils es repetix la discussió sobre si es troben representades una o dues espècies. De l'estudi d'aquestes restes s'ha caracteritzat com a espècie tipus l'anomenat *Australopithecus afarensis*.

## ABSTRACT

### *The first hominids. An open debate*

This paper is an up-to-date view of the biological aspects of the first hominids, written for non-specialists. After a general review of the Miocene hominoid fossils, the recent information about the appearance and formation of the three most characteristic features of the Hominidae family (bipedalism, cephalization, and changes in the masticatory complex) is discussed. The different hypotheses which have been suggested to explain the origin and other aspects of bipedalism are criticized. Also the different taxa being proposed and its filetic relationships are commented on.

## BIBLIOGRAFIA

AGUSTI, J. (1988); *El Vallesien*. «Investigación y Ciencia» 140, pp. 14-21.

ANDREWS, P. (1986); *Fossil evidence on human origins and dispersal*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, LI: 419-428.

ARDREY, R. (1976); *The hunting hypothesis*. Atheneum.

BLANC, M. (1983); *El origen del bipedismo: ¿por motivo del sexo?* «Mundo Científico» 25, pp. 526-529.

BRAIN, C. K. & SILLEN, A. (1988); *Evidence from the Swartkrans cave for the earliest use of fire*. «Nature» 336, pp. 464-466.

CAMPBELL, B. G. (1974); *Human evolution*. Aldine Publishing Co.

CARRIER, D. R. (1984); *The energetic paradox of human running and hominid evolution*. «Current Anthropology» 25 (4), pp. 483-95.

COPPENS, Y. (1983); *Systematique, phylogenie, environnement et culture des australopithecques, hypotheses et synthese*. «Bull. et Mém. de la Soc d'Anthrop. de Paris», 10, XIII, pp. 273-284.

COPPENS, Y. (1987); *El simio, Africa y el hombre*. Granica ediciones.

DAY, M. H. (1987); *Bipedalism: pressures, origins and modes*. Dins *Major topics in primate and human evolution*. Cambridge University Press, pp. 188-202.

DELSON, E. (1987); *Evolution and palaeobiology of robust Australopithecus*. «Nature» 327, pp. 645-55.

FEAGLE, J. G.; STERN, J. C.; JUNGERS, W. L.; SUSMAN, R. L.; VANGOR, A. K. & WELLS, J. P. (1981); *Climbing: A biochemical link with brachiation and with bipedalism*. Dins DAY, M. H. (ed.); *Vertebrate locomotion*. Symp. Zool. Soc. Lond. 48: 359-75.

FISHER, H. (1982); *El contrato sexual*. Argos Vergara, Barcelona.

HILL, A. & WARD, S. (1988); *Origin of the Hominidae: the record of the african large hominoid evolution between 14 my and 4 my*. «Yearbook of Physical Anthropology» 31, pp. 49-83.

HOLLOWAY, R. L. (1983); *A cerebral brain endocast pattern of Australopithecus afarensis hominid*. «Nature» 303, pp. 420-22.

HARDY, S. B. (1984); *Des guenons et des temmes*. Tierce Editorial.

ISAAC, G. (1976); *The activities of early African hominids*. Dins ISAAC i MC-COWN(éds); *Human origins: Louis Leakey and the East African Evidence*, pp. 483-514.

ISAAC, G. (1988); *Cómo compartían su alimento los homínidos prohomínidos*. Dins *Paleontología Humana*. Libros de Investigación y Ciencia, pp. 78-92.

JOHANSON, D. C. & EDEY, M. A. (1981); *El primer antepasado del hombre*. Planeta, 347 p. Barcelona.

LANCASTER, J. (1975); *Primate behaviour and the emergence of human culture*. New York: Holt, Rinehart & Winston.

LEAKEY, R. E. F. & LEWIN, R. (1980); *Los orígenes del hombre*. Aguilar, 265 pàgs.

LEAKEY, R. E. F. & WALKER, A. (1988); *New Australopithecus boisei specimens from east west Lake Turkana, Kenya*. «America. Journal of Physical Anthropology» 76, pp. 1-24.

LEWIS, O. J. (1971); *Brachiation and the early evolution of the Hominoidea*. «Nature» 230, pp. 577-78.

LOVEJOY, C. O. (1981); *The origin of man*. «Science» 211, pp. 341-50.

PUECH, P. F. (1984); *Acidic-food choice in Homo habilis at Olduvai*. «Current Anthropology» 25, pp. 349-50.

RAK, Y. (1983); *The australopithecine face*. New York: Academic.

RAK, Y. (1985); *Systematic and functional implications of the facial morphology of Australopithecus and early Homo*. «Ancestors», pp. 168-170. Alan R. Liss, Inc.

SENUT, B. (1983); *Les hominidés plio-pléistocènes: essai taxinomique et phylogénétique a partir de certains os longs*. «Bull et Mém. de la Soc. d'anthrop. de Paris», 10, XIII pp. 325-334.

TARDIEU, C. (1983); *L'articulation du genou des Primates catarhiniens et hominidés fossiles. Implications phylogénétique et taxinomique*. «Bull. et Mém. de la Soc d'Anthrop. de Paris» 10, XIII, pp. 355-372.

SENUT, B. & TARDIEU, C. (1985); *Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: implications for taxonomy and phylogeny*. «Ancestors», pp. 193-201. Alan R. Liss, Inc.

TANNER, N. M. (1981); *On becoming human*. Cambridge University Press, 143 pàgs.

TOBIAS, P. V. (1987); *The brain of Homo habilis: a new level of organization in cerebral evolution*. «Journal of Human Evolution» 16, pp. 741-761.

VRBA, E. S. (1985); *Ecological and adaptative changes associated with early hominid evolution*. «Ancestors», pp. 63-71. Alan R. Liss, Inc.

WALKER, A. & TEAFORD, (1989); *La caza de Proconsul*. «Investigación y Ciencia» 150, pp. 66-73.

WALKER, A., LEAKEY, R. E., HARRIS, J. M. & BROWN, F. H. (1986); *2.5 Myr. Australopithecus boisei from west of Lake Turkana, Kenya*. «Nature» 322, pp.517-522.

WHASBURN, S. L., & LANCASTER, C. S. (1968); *The evolution of hunting*. Dins WHASBURN i JAY (eds.); *Perspectives on Human Evolution*, vol. 1, 217 pàgs.

WOOD, B. A. (1976); *Remains attributable to Homo in the East Rudolf succession*. Dins *Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin*, pp. 490-570. University of Chicago Press.

Daniel Turbón i Josep Anfruns. Antropòlegs.