

Universidad Autónoma de Madrid



Departamento de Biología

Unidad de de Antropología

ANÁLISIS MULTIFACTORIAL DE CARACTERÍSTICAS CRANEOMÉTRICAS EN PÓNGIDOS Y HOMÍNIDOS



PROYECTO FIN DE CARRERA

BIOLOGIA EVOLUTIVA Y BIODIVERSIDAD

FRANCISCO CASTELLANOS NIEDERHAUSER

SEPTIEMBRE 2010

ÍNDICE

1. – Resumen.....	1
2. – Introducción.....	1
3. – Material y Métodos.....	11
3.1 Colección y conservación de los moldes de cráneos.....	11
3.2 Estudio craneométrico.....	11
3.3 Recopilación de datos y elaboración de la matriz.....	13
3.4 Análisis estadístico. Análisis multivariante.....	13
4. – Resultados.....	15
4.1 Diagrama de dispersión.....	15
4.1.1 Relaciones morfométricas entre los individuos estudiados.....	15
4.1.2 Relaciones entre las características morfométricas de la muestra. Variables explicativas.....	16
4.2 Análisis de conglomerados jerárquicos.....	17
5. – Discusión.....	18
7. – Bibliografía.....	24
8. – Anexos.....	28

1. RESUMEN

En el desarrollo de este proyecto se ha analizado la variación y similitud morfológica del cráneo en especies perteneciente a las familias *Pongidae* y *Hominidae*.

Para ello se ha realizado un estudio craneométrico utilizando la metodología de, Martin y Saller (1957), y de Buikstra y Ubelaker (1994) en 25 especímenes. De toda la muestra 24 especímenes pertenecían a especies de los géneros *Pongo* (orangutanes), *Gorilla* (gorilas), *Pan* (chimpancés) que conformarían la familia *Pongidae*, mientras que los géneros *Australopithecus* y *Homo* (hombre) formarían la familia *Hominidae*. Además se ha incluido un ejemplar perteneciente a la especie *Aegyptopithecus indicus*, posible antepasado común de las dos familias.

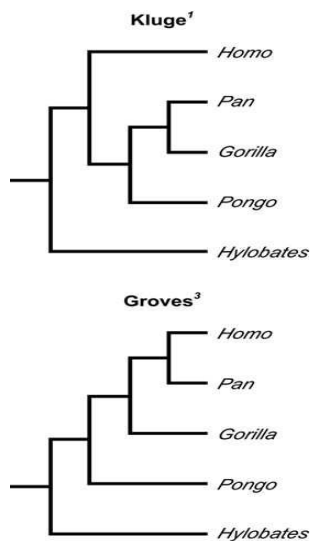
Con los datos obtenidos se ha realizado un análisis multivariante para observar diferencias, semejanzas y relaciones entre las especies estudiadas. Lo que se pretende en este estudio, es la validación de una metodología que pueda aportar un carácter de objetividad en el estudio de las relaciones filogenéticas de la familias *Pongidae* y *Hominidae*.

Los resultados obtenidos son discutidos y comparados con otros estudios para dilucidar si existen pruebas suficientes para aceptar la hipótesis de que los australopitecinos no se pueden considerar antepasados directos de los hombres por su morfología esquelética.

1.-INTRODUCCIÓN

La historia evolutiva de las familias *Pongidae* y *Hominidae* sigue siendo un debate de actualidad entre los paleoantropólogos. La ausencia total de fósiles de la familia *Pongidae* (Gibbons, 2007; Verhaegen,1990), a la que pertenecen los gorilas (género *Gorilla*) y los chimpancés (género *Pan*), contrasta con el gran número de fósiles descubiertos de la familia *Hominidae* de los últimos cuatro millones de años (Gribbin & Chervas, 1983; Verhaegen, 1990).

1A)



1B)

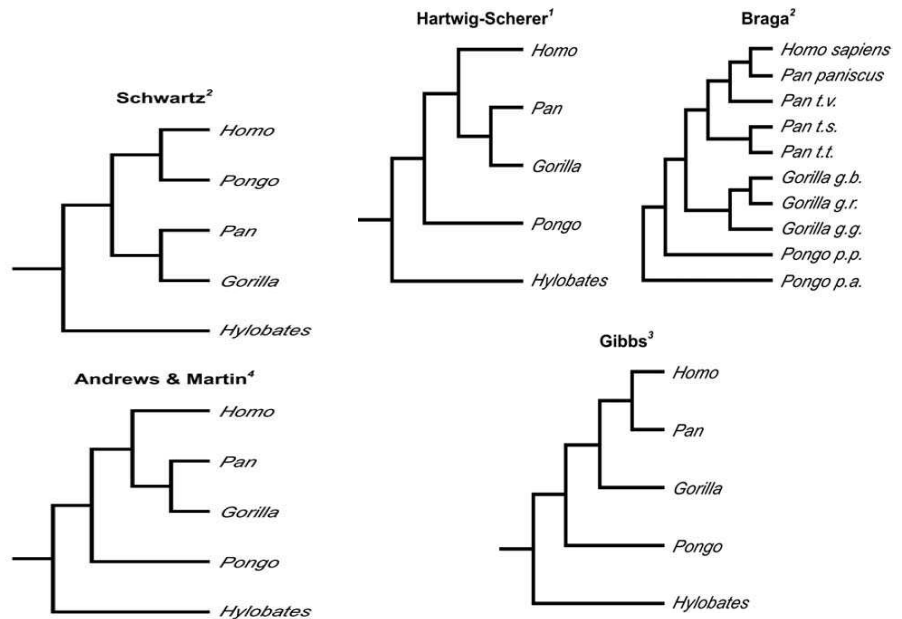


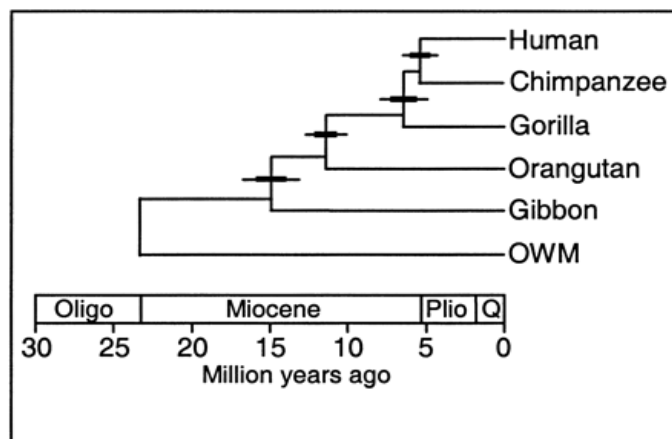
Figura.1: Posibles relaciones filogenéticas de la superfamilia *Hominoidea*. (Pilbeam et al., 2004)

1A). Propuestas durante los años 80. 1) Kluge, 2) Schwartz, 3) Groves y 4) Andrews y Martin.

1B). Propuestas durante los años 90. 1) Hartwig-Scherer, 2) Braga y 3) Gibbs.

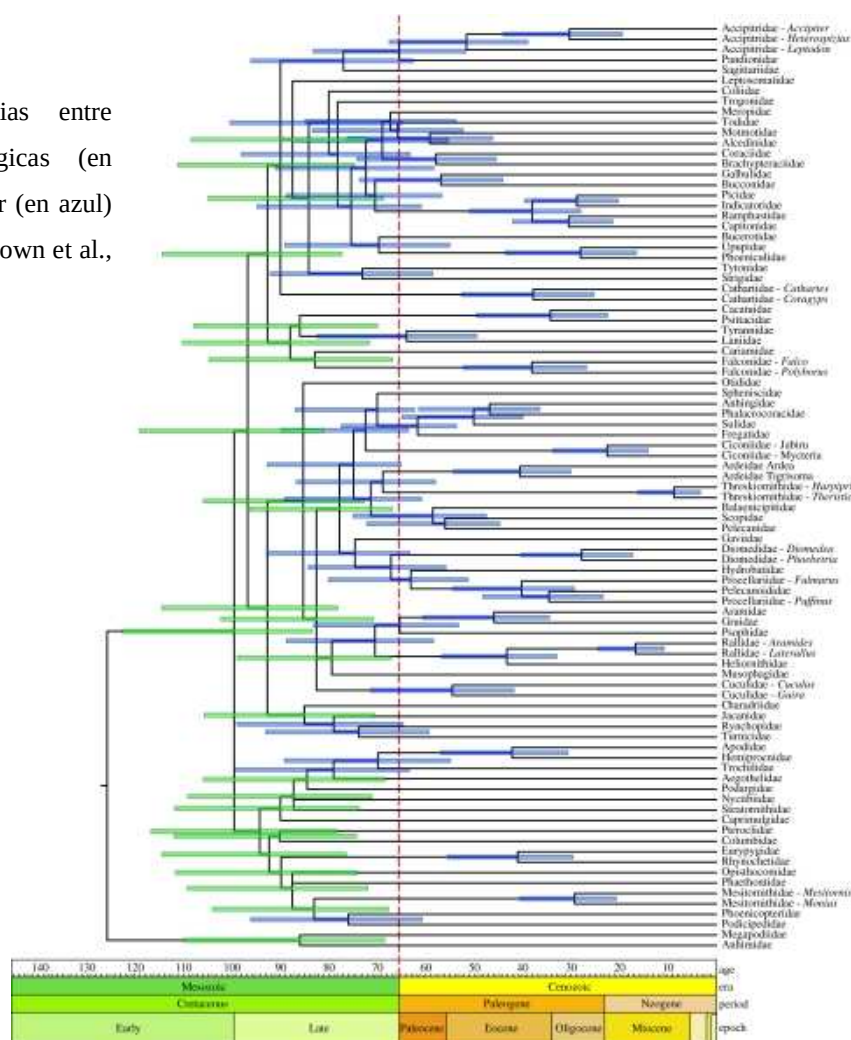
Resultados biomoleculares aproximan la divergencia entre homínidos y gorilas aproximadamente a entre 8-10 millones de años y la divergencia entre la línea evolutiva de los humanos y la de los chimpancés a entre 4-8 millones de años (Sarich, 1977; Hasegawa *et al.*, 1987). Es decir, los chimpancés serían el grupo hermano de los homínidos y los gorilas el grupo hermano de homínidos y chimpancés, pero no está claro, en absoluto, el tiempo y el modo de divergencia.

Figura 2.- Tiempo de divergencia estimado mediante genes nucleares. (Caccone y Powell, 1989). OWM= Monos del nuevo mundo. Oligo= oligoceno; Plio= plioceno; Q= cuaternario



Los estudios genéticos realizados en las dos especies de chimpancés y gorilas, sitúan la especiación de los chimpancés en un millón de años, mientras que la de los gorilas se situaría entre los 164-230 mil años (Gibbons, 2007). Sin embargo, numerosos estudios han puesto de manifiesto que los supuestos relojes moleculares muestran distintas velocidades incluso “entre miembros altamente relacionados de una familia de genes” (Gibbs et al, 1998), que siguen una dispersión errática (Ayala, 1997; Rodríguez-Trelles et al., 2001; Pulquério y Nichols, 2006) y especialmente en primates (Kim et al., 2006; Stauffer et al, 2001), que los basados en el ADN mitocondrial no son, en absoluto, fiables (Shaw, 2002; Raina et al., 2005), y que producen una sobreestimación de los tiempos de divergencia (Rodríguez-Trelles et al., 2002; van Tuinen et al., 2004), lo que ha llevado a poner en duda la existencia de los relojes moleculares (Rodríguez-Trelles et al., 2001; Heads, 2005; Brown et al., 2007). (Fig. 3).

Figura 3.- Diferencias entre dataciones paleontológicas (en verde) y reloj molecular (en azul) en familias de aves. (Brown et al.,



Para aumentar la confusión, el vacío del registro fósil, en el caso de los chimpancés, iría desde el plioceno inicial-medio (cuatro millones de años aprox.) hasta el momento de su divergencia en las dos especies actuales (*Pan troglodytes*/*Pan paniscus*) y el de los gorilas desde el mioceno tardío (siete millones de años aprox.) hasta el pleistoceno tardío, momento de su especiación.

Algunas de las explicaciones dadas por ciertos antropólogos para justificar esta ausencia de restos fósiles de la familia *Pongidae* son que los paleontólogos no han buscado en los lugares adecuados o que debido a la relativa acidez e humedad del suelo en los bosques subtropicales, la fosilización no se ha producido (Krantz in Kleindienst, 1975). Esta última explicación contrasta con los numerosos fósiles descubiertos en estos ambientes de bóvidos, monos, driopitecinos y especímenes similares a orangutanes arcaicos (Kleindienst, 1975; Pilbeam, 1982). En cambio el registro fósil homínido está formado por una colección de especies que va desde el plioceno inferior (cuatro millones de años) hasta la actualidad. La mayoría de las especies descubiertas pertenecen a dos géneros, el género *Australopithecus* y el género *Homo*.

Los restos del primer espécimen perteneciente al género *Australopithecus*, fueron hallados por el paleoantropólogo Raymond Dart en 1924. El niño de Taung, como así denominó su descubridor a este ejemplar, fue hallado en el sur de África en unas zonas abiertas de sabana. Dart lo incluyó en un nuevo género llamado *Australopithecus* y la especie *A.africanus*, por su situación geográfica. Con una datación de entre 3,2-2,9 millones de años, se convertía en la especie ancestral con características intermedias entre los humanos y los póngidos. Dart propuso entonces la teoría de la sabana por la que nuestros antepasados habrían bajado de las ramas, debido a cambios en el clima que producirían un enfriamiento de estas regiones y una consecuente regresión de la masa forestal. Esta reducción de los bosques subtropicales se tradujo en una mayor superficie de sabana, hábitat en el cuál, en principio, se desarrollaron los primeros homínidos (Dart, 1925).

La hipótesis de la sabana no fue ampliamente aceptada por todos los paleoantropólogos, que no estaban de acuerdo con la idea de Dart de que el clima y el ambiente no había variado desde entonces hasta la actualidad (Tobias, 1995), aunque es incuestionada en varios libros y está establecida actualmente como la más aceptada.

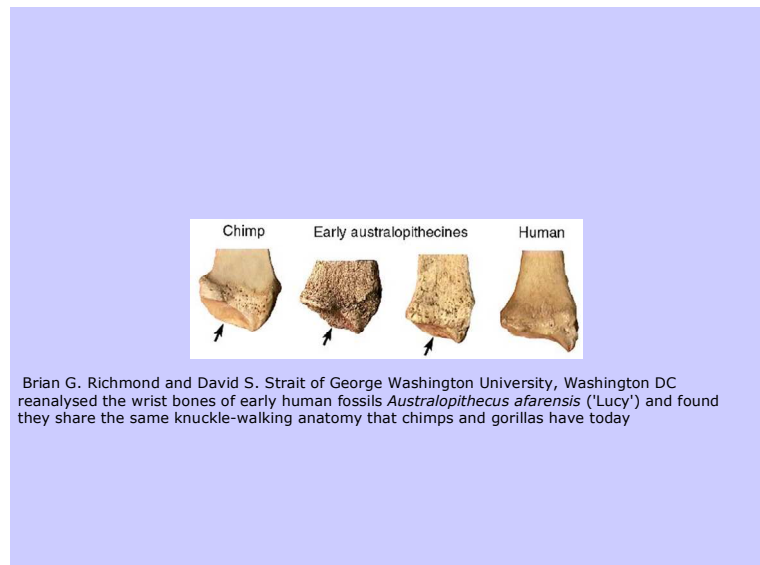
Los paleoantropólogos en contra de la teoría de la sabana, se han basado en estudios paleoecológicos para afirmar que los humanos difieren tanto morfológica como fisiológicamente de las especies de mamíferos adaptadas a la sabana africana (Morgan, 1982 ;

Verhaegen, 1991, 1997). Al comparar especies de mamíferos de distintos hábitats con los humanos, ninguna de las características distinguibles en los mamíferos adaptados a la sabana, como la alta tolerancia a la desecación y a la alta radiación han sido descritas en los humanos (Verhaegen, 1993). Existen pruebas paleoecológicas basadas en el registro fósil acompañante de los restos humanos, como gran cantidad de fósiles de moluscos, que encajan con ambientes acuáticos como lagos y ríos, como el hábitat original de nuestros ancestros. En cambio restos australopitecinos han sido encontrados en ambientes más cerrados como galerías de bosques, en el caso de las formas gráciles y en las cercanías de los lagos en el caso de las formas robustos (Carney *et al.*, 1971). De los póngidos actuales, se sabe que su hábitat original siempre han sido los bosques subtropicales (Gibbons, 2007).

Existen otro tipo de estudios, como los de anatomía comparada, en los que se han comparado morfológicamente las extremidades y la mandíbula entre especímenes australopitecinos, póngidos y humanos. Los estudios que han relacionado la locomoción bípeda, con un origen en la locomoción terrestre cuadrúpeda sobre los nudillos o la locomoción arbórea, nos pueden dar pistas acerca del origen de los homínidos y su relación con un estilo de vida común a las especies de póngidos africanos. Si el bipedalismo, principal característica de la familia *Hominidae*, proviene de un origen arbóreo (*Pan troglodytes/paniscus*), el caminar sobre los nudillos (*Gorilla gorilla/berengii*) habría evolucionado de forma independiente en los dos grupos de póngidos africanos, porque la divergencia entre los homínidos y los chimpancés se supone posterior a la de los gorilas.

La hipótesis alternativa al origen arbóreo es un origen común de locomoción terrestre sobre los nudillos entre humanos, gorilas y chimpancés. Los estudios realizados acerca de la evolución de la muñeca y de los huesos de las manos, como el escafoide y los carpales, no dan evidencias de un origen común entre los grandes simios africanos (*Gorilla* y *Pan*) respecto a la locomoción, sino más bien lo contrario. Las diferencias en el desarrollo de estos huesos nos revelan que la locomoción terrestre sobre los nudillos no apareció más que en la línea de los gorilas y los chimpancés independientemente. Esto sugeriría que el bipedalismo humano evolucionó a partir de un ancestro más arbóreo que terrestre, ocupando un nicho locomotor y ecológico común a los póngidos africanos vivientes (Kiwel, 2009).

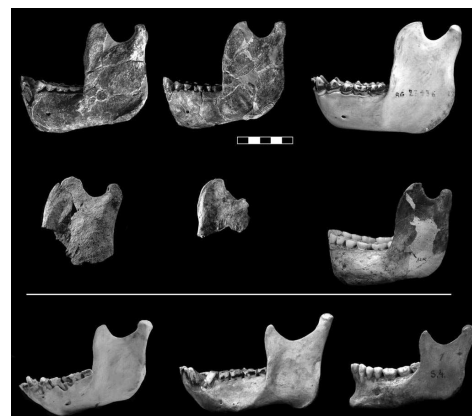
Figura 4.- Vista palmar de la zona distal del radio de chimpancés, australopitecinos tempranos y humanos. (Richmond y Strait, 2000).



Sin embargo, otros estudios científicos en los que se ha querido estudiar también los huesos funcionales de la locomoción, en *Australopithecus anamensis* y *Australopithecus afarensis* presentan una morfología claramente asociada con una locomoción terrestre sobre los nudillos (Fig 4). La conclusión es que “los ancestros de los humanos pudieron ser tanto braquiadores como tener una locomoción terrestre sobre los nudillos” (Richmond y Strait, 2000).

Los estudios de morfología comparada de las extremidades realizados sobre algunos especímenes del género *Australopithecus*, revelan una morfología más simiesca que humana al ser comparados con las extremidades de los póngidos africanos (*Gorilla* y *Pan*). Por la forma de los huesos del pie del espécimen STW573 perteneciente a la especie *Australopithecus africanus*, su forma de desplazamiento se corresponde claramente con la de los grandes simios africanos actuales (Harcourt-Smith y Aiello, 2004). Esto puede sugerir que algunas especies de homínidos pertenecientes al género *Australopithecus*, podrían ser los ancestros de los actuales póngidos (Verhaegen, 1994, 1996).

Figura 5.- Morfología de la rama mandibular en *A. afarensis* y primates actuales. (Arriba): rama izquierda y derecha de *A. afarensis* y gorila (derecha). (Medio): fragmentos de *A. afarensis* y *A. boisei*. (Abajo): chimpancé, orangután y humano.



También se han realizado estudios morfológicos de la mandíbula, comparando las de especies australopitecinas con las de chimpancés (*Pan*), gorilas (*Gorilla*) y humanos (*Homo*). Los estudios realizados revelan la similitud en la morfología de la rama mandibular entre el espécimen A.L.288-1, perteneciente a la especie *Australopithecus afarensis*, los gorilas comunes (*Gorilla gorilla*) y los australopitecinos robustos (*A.boisei*), y la de *Australopithecus ramidus* es casi idéntica a la de chimpancé (Rak et al., 2007). Según los investigadores esto excluye a los *Australopithecus afarensis* de nuestros ancestros. (Fig. 5).

No hay duda que el árbol evolutivo de las familias Hominidae y Pongidae, y sus ancestros comunes, ha dado lugar a mucha especulación a lo largo de los años. Hay investigadores que han puesto en duda la fiabilidad de las reconstrucciones de algunos cráneos, como la del cráneo TM 266 perteneciente a la especie *Sahelanthropus tchadiensis* descubierto por Brunet *et al.* (Wolpoff, 2002, 2006). Este cráneo reconstruido a partir de mil fragmentos (Fig. 6), se ha querido incluir como la primera especie homínido después de la divergencia entre el linaje homínido y el linaje de los chimpancés, por sus caracteres todavía bastante simiescos, pero atribuyéndole la posibilidad de caminar erguido sobre dos piernas continuamente.

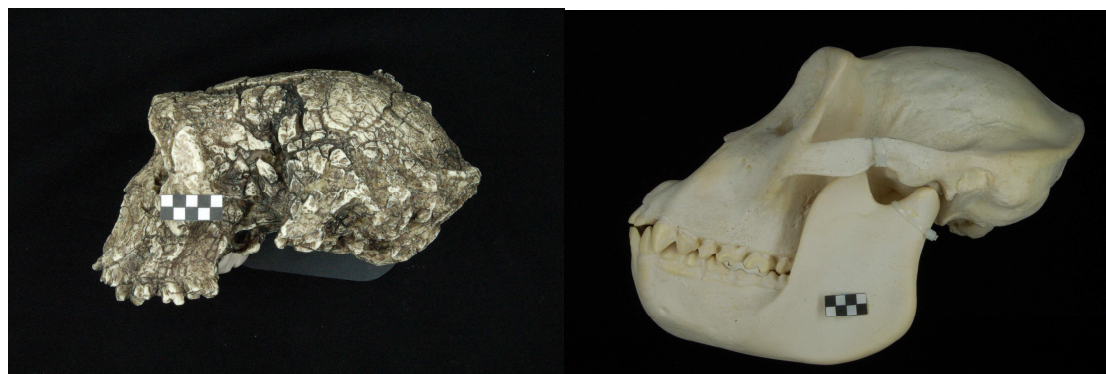


Figura 6.- *Sahelanthropus tchadiensis* y gorila hembra en vista lateral.

Otro cráneo que ha ofrecido dudas acerca de su posición evolutiva es el espécimen Sangiran 5, considerado como un *Homo erectus*. Su reconstrucción, realizada a partir de menos de la mitad del cráneo original, es muy dudosa (Fig. 7). La forma del cráneo parece característica de humanos, pero la mandíbula, de la que se tiene un fragmento original, parece más bien de orangután (Tyler, 2003). Hay autores que han sugerido que existen

reconstrucciones que han podido ser forzadas de una forma más o menos consciente para acentuar sus semejanzas a las características humanas y esto puede haber influido en otras reconstrucciones (Verhaegen,1994).



Figura 7.- Reconstrucción de Sangiran 5 (*Homo erectus*). (Izquierda): vista lateral. (Derecha): vista frontal. En color carne se observa la parte reconstruida, mientras que en color marrón se observan los restos encontrados.

Esta intención voluntaria o involuntaria de humanizar algunas reconstrucciones a partir de pequeños fragmentos fósiles no hace más que confundir a los científicos sobre la morfología de algunas especies de homínidos y con ello se dificulta la posibilidad de llegar a un consenso respecto a la filogenia de las familias *Hominidae* y *Pongidae*.

Generalmente se ha considerado a los australopitecinos como homínidos, porque en algunas características parecen aproximarse a los humanos. Por ejemplo una posición ventral o anterior del *foramen magnum*, cavidad que se encuentra en la base craneal y que conecta con la parte superior de la columna vertebral, produce una posición erguida del individuo, que caminará de forma bípeda. En cambio una posición más posterior de esta cavidad, implica que el individuo no es bípedo. El *foramen magnum* en posición ventral o el ortognatismo (cara plana), además de encontrarse en algunos especímenes de homínidos, son también propias de los chimpancés bonobos (*Pan paniscus*) en etapas prematuras. Si ejemplares de *Australopithecus afarensis* como Lucy, de tan sólo siete años, o de *Australopithecus africanus*, como el niño de Taung, de tan sólo tres años (Fig. 8), presentan una posición casi

ventral del *foramen magnum*, dadas sus edades dentales, podrían encontrarse en una fase prematura de sus vida. Así, al igual que los chimpancés bonobos (*Pan paniscus*), estos australopiteinos presentarían una posición ventral del *foramen magnum*.

Figura 8.- Vista frontal.
Izquierda: chimpancé juvenil y
derecha “Niño de Taung”
(*Australopithecus africanus*).



Aunque todos los estudios anteriores parecen arrojar un rayo de luz, sigue sin haber una objetividad clara en los resultados y en las determinaciones.

Una aproximación bastante esclarecedora es la ofrecida por los análisis craneométricos realizados por el antropólogo belga Marc Verhaegen (1996) en el género *Australopithecus*. Tomó 37 medidas craneodentales en distintos especímenes de australopitecinos, de gorilas, chimpancés y del género *Homo*. Para llevar a cabo el estudio tuvo que estandarizar las medidas con el objeto de eliminar las diferencias debidas al tamaño de los ejemplares. A partir de los resultados del análisis estadístico, Verhaegen concluyó que los valores de las medidas del cráneo de las formas gráciles de los australopitecinos, es decir tanto de la especie *A.afarensis* como de la especie *A.africanus*, se acercaban más a los rangos de variación de los chimpancés que al de los humanos. Lo mismo ocurría con las formas robustas como la especie *Australopithecus boisei*, cuyo rango de variación se acercaba más al de los cráneos de los gorilas que al de los humanos. Verhaegen concluye que la comparación de los 37 caracteres “no indica que alguna de las especies de australopitecinos haya evolucionado en la dirección humana. Los cráneos de los australopitecinos sudafricanos son los más próximos a los chimpancés entre los hominoideos vivos y *A.boisei* es el más próximo al gorila. La evolución craneodental humana parece haber sido muy rápida en los últimos uno o dos millones de años.

Efectivamente, la observación de las características de la morfología general y las estructuras craneales de los ejemplares de australopitecinos y su comparación con las de póngidos (Figs. 9 y 10), hace tomar muy en cuenta la posibilidad de que sus semejanzas nos estén indicando una continuidad filogenética, lo que resolvería la aparente ausencia de póngidos en el registro fósil.

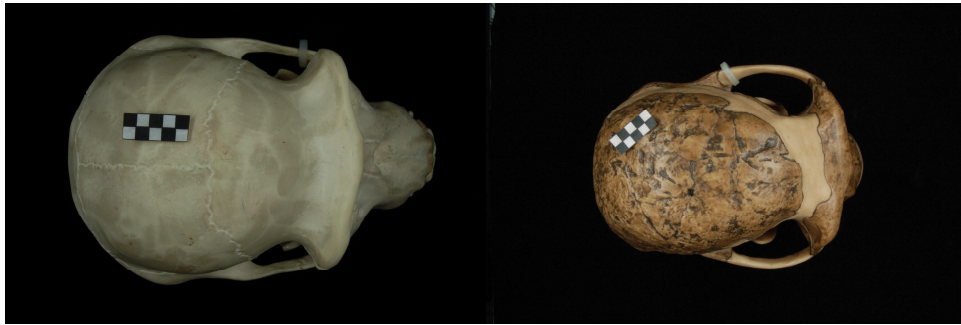


Fig. 9.- Vista superior.: Chimpancé hembra (Izq.) y *Australopithecus africanus* (STS5) (Der.)



Figura 10.- Vista frontal. (Izquierda): *Australopithecus aethiopicus* (WT 17.000) y (derecha): gorila macho.

Lo que se presenta aquí es un estudio semejante al de Verhaegen, a partir de 34 medidas craneofaciales y veinte índices craneales que nos permitirán disponer de criterios objetivos sin ningún tratamiento matemático previo para estudiar la variabilidad morfológica mediante un análisis multifactorial. En este estudio se ha trabajado con moldes, no con cráneos originales. Estos moldes son réplicas bastante fiables de los cráneos originales.

Sin embargo, se ha tenido que tener en cuenta dos factores que afectan a la representatividad de la muestra. Los moldes que presentan ciertos problemas derivados de las reconstrucciones a partir de fragmentos, en algunos casos muy pequeños, puede que no den medidas muy reales. También debido al intento de disponer del mayor número posible de medidas, se ha tenido que prescindir de los ejemplares incompletos, o deformados, lo que ha

reducido significativamente la muestra.

Lo que se pretende en este estudio, es valorar la verosimilitud de la hipótesis de Verhaegen, es decir, que los australopitecinos gráciles serían los antecesores de los chimpancés, los robustos lo serían de los gorilas y que el tiempo y modo de separación de estos del género *Homo* está aún por determinar. Al mismo tiempo se pretende la validación de una metodología que pueda aportar un carácter de objetividad en el estudio de las relaciones filogenéticas de la familias *Pongidae* y *Hominidae*.

2.MATERIAL Y MÉTODOS

2.1.Colección y conservación de los moldes de cráneos

Para este estudio se ha trabajado con la colección de moldes perteneciente a la unidad docente de antropología de la UAM. La colección está formada por cincuenta cráneos de especímenes pertenecientes a la mayoría de especies del orden *Hominoidea*(entre paréntesis el número de especímenes de la especie en cuestión):

Aegyptopithecus indicus(1), *Procónsul africanus*(1), *Sivapithecus indicus*(1), *Kenyapithecus platyops*(1), *Sahelanthropus tchadiensis*(1), *Eoanthropus dawsoni*(1), *Australopithecus afarensis*(2), *A. africanus*(2), *A. boisei*(1), *A. aethiopicus*(1), *A. robustus*(1), *Hylobatidae* lar(1), *Gorilla gorilla*(2), *Pongo pygmaeus*(2), *Pan troglodytes*(2), *Homo habilis*(2), *H. erectus*(5), *H. ergaster*(2), *H. rudolfensis*(1), *H. florisiensis*(1), *H. rhodesiensis*(1), *H. antecessor*(1), *H. heidelbergensis*(4), *H. neanderthalensis*(4), *H. sapiens*(9). De toda esta muestra sólo se pudo trabajar con veinticinco de los cincuenta moldes, dado que algunos se encontraban desfigurados, mal conservados o difícilmente reconstruidos.(Anexo1).

2.2.Estudio craneométrico

El método utilizado para este estudio craneométrico fue el de morfometría lineal. Se analizó el cráneo tomando medidas lineales a partir de puntos craneométricos, también llamados landmarks, que se encuentran en la superficie del cráneo y que orientan sobre la posición de éste(Moore-Jansen et al.,1994).También se trabajó con índices, que medían la proporción entre los valores de dos medidas craneométricas para poder analizar también la forma del cráneo de cada una de los especímenes. (Anexo 2).

La metodología utilizada es similar a la utilizada por Verhaegen para su estudio de morfometría (Verhaegen,1996), aunque el escogió una lista de caracteres craneodentales

propuestos por Wood y Chamberlain (1986), corregidos (estandarizados) para el tamaño. Lo que se quiere aclarar es que en nuestro caso no se trabajará con medidas lineales, sino con las relaciones entre ellas sin ninguna otra elaboración matemática.

Se escogieron 31 medidas recogidas en el Recording Standards de Buikstra y Ubelaker (1994), que es un tipo de metodología utilizada en antropología física para el análisis métrico de cualquier cráneo. Todas las medidas están incluidas en alguna de las tres regiones del cráneo:

-neurocráneo o bóveda craneal

-esplacneocráneo o cara

-mandíbula

Se añadieron dos medidas para ampliar el número de variables explicativas: altura nasomental, que fue utilizada para calcular el índice frontal (Martin y Saller,1957). La otra medida incluida es el prognatismo que mide el ángulo de la cara respecto a un plano perpendicular al plano de Frankfurt. Este plano esta formado por la unión entre el oído y el margen inferior del orbital del ojo, situando el cráneo en posición recta.

Primero se orientaron los puntos craneométricos, pegando puntos amarillos sobre ellos. De esta manera no se necesitó tomar cada medida más que una vez. Una vez orientados todos los puntos sobre los moldes, se tomaron las medidas. Tres instrumentos fueron utilizados para tomar estas medidas (Buikstra y Ubelaker,1994):

- El calibre de brazos: medición de las longitudes máximas (ej: longitud craneal máxima).

- El calibre deslizador: medición de las cavidades craneales (ej: anchura orbital)

-El manibulómetro: medición de las medidas mandibulares, incluida el ángulo mandibular (ej: anchura bigonial).

El calibre de brazos tenía un error de 3mm de más, por lo que simplemente se le fue restando a cada medida que se tomaba con este calibre esos 3mm para corregir este error.

Según la medida craneométrica que fuese tomada, la vista, también llamada norma, en la que se colocaba el cráneo era distinta. Por ejemplo, la longitud craneal máxima fue

tomada con el cráneo en vista o norma lateral. Cada una de las medidas fueron tomadas desde una de las 5 vistas posibles. Se consideran las dos vistas laterales como una:

- Vista o norma frontal; medidas de la cara y la mandíbula.
- Vista o norma lateral; medidas de la bóveda craneal y la mandíbula.
- Vista o norma occipital; medidas occipitales.
- Vista o norma superior; medidas de la bóveda craneal.
- Vista inferior o norma basilar; medidas de la base craneal y la mandíbula.

2.3.Recopilación de datos y elaboración de la matriz.

Con todos los moldes ordenados, se fueron tomando una a una todas las medidas e incluyéndolas en la matriz de Excel para Windows XP versión 1.0, Microsoft inc. 97-2003. Se incluyeron veinte índices, calculándolos a partir de las medidas. (Anexo 3). Estos índices nos miden proporciones, siendo cada uno de éstos la relación entre dos medidas distintas. Así se pudieron relacionar longitud, anchura y altura de las distintas estructuras anatómicas de cada cráneo. Estos 20 índices fueron recogidos del Tratado de Antropología de Martin y Saller (1958). De esta manera quedó conformada una matriz de filas (observaciones = especímenes) $\times$ columnas (variables = índices), $n \times p = 25 \times 20$.

2.4.Análisis Estadístico.Análisis Multivariante

Con la matriz ya elaborada se realizó un análisis estadístico. Cabe resaltar que el número de observaciones es $n=25$, siendo $n<30$. No ha habido posibilidades de aumentar la muestra por ausencia de un número mayor de moldes y sobre todo, por las deficiencias del resto de los cráneos de la colección. Tampoco se ha podido obtener información de alguna base de datos, pues con el tipo de medidas que se ha trabajado no existe actualmente.

El programa estadístico utilizado para el análisis de datos fue el SPSS Statistics 17.0 para Windows Vista, 2009.

El motivo de no considerar las dimensiones en este estudio es que las dimensiones en sí mismas no proporcionan una información fiable, ya que en los ejemplares asignados al género *Homo* existen unas diferencias considerables de tamaño (por ejemplo *Homo floresiensis*, Cráneo de Dmanisi de *Homo erectus* y *Homo sapiens*) que pueden introducir una variabilidad añadida que puede distorsionar los resultados, por lo que los índices, que nos

informan de las proporciones craneales y faciales, nos dan una idea más real de las características morfológicas y, por tanto, ontogenéticas, de la muestra estudiada.

En primer lugar se realizó un análisis multivariante de reducción de las dimensiones mediante un análisis de componentes principales (ACP), para que la muestra quedase representada en función de las mínimas variables posibles, llamadas componentes principales. Los componentes son factores que reúnen la variabilidad de toda la información dada por todas las variables, en este caso todos los índices independientemente. El número de componentes principales escogidos como más informativos depende del porcentaje de variabilidad que expliquen cada uno. (Anexo 4).

El programa utilizado representa una gráfica en la que estos componentes se disponen en forma de ejes. A lo largo de estos ejes se disponen la nube de puntos de las distintas observaciones, en función de la variabilidad que expliquen. También se sitúan los puntos referidos a las distintas variables que están siendo explicadas por las componentes principales. Para cada observación hay un dato explicado en cada componente principal. Valores altos significan una variabilidad alta explicada por el componente en cuestión.

Una vez obtenidos los componentes principales de mayor variabilidad explicada, este programa realiza un análisis clasificadorio basado en conglomerados jerárquicos. Utilizamos este análisis para observar de qué manera nos clasifica el programa la muestra en función de todas las variables analizadas según las relaciones entre todos los individuos obtenidas mediante la agrupación en clusters, de dos en dos, entre individuos con valores similares. La representación gráfica de estos clusters se realiza mediante un dendrograma, que facilita la observación de los resultados obtenidos por este análisis.

Para visualizar como se disponen los especímenes en función de los índices, y viceversa, los resultados se representan en una gráfica de dispersión de puntos, en el que los ejes de coordenadas representan los componentes principales. El programa estadístico no permite que se muestren tanto observaciones como variables en la misma gráfica, por lo que se ha tenido que realizar otro análisis en el que se representan las variables correspondientes a los índices de cada individuo para observar cómo se relacionan entre ellos, es decir, cuáles son las características morfológicas con más peso en la variabilidad de la muestra.

3.RESULTADOS

3.1.Diagramas de dispersión de puntos (Fig.1)

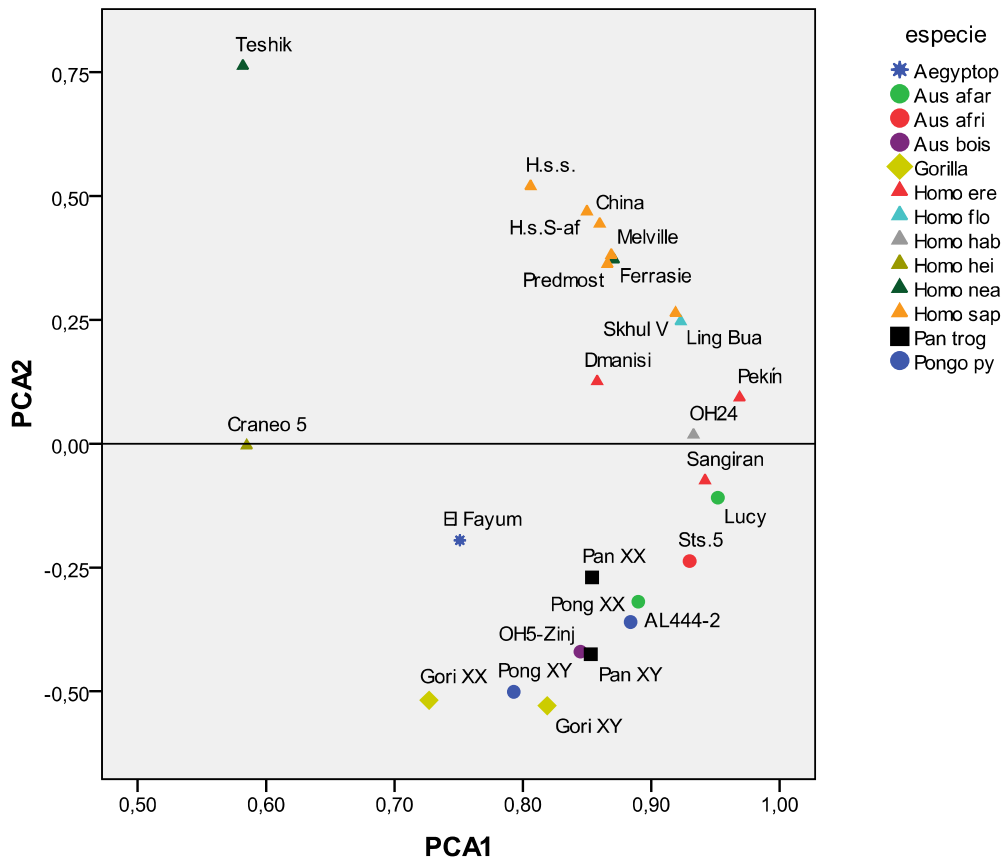


Figura 1. Gráfica de dispersión tomando los especímenes como observaciones. Distribución de los especímenes en función de los dos componentes principales. Los colores de los especímenes coinciden con el de sus especies correspondientes (derecha).

3.1.1.- Relaciones morfométricas entre los individuos estudiados.

El diagrama de dispersión mostró una distribución significativa, respecto a la posición de los especímenes en la gráfica, en función, de los dos componentes principales. En la gráfica (Figura1) representada en función de los dos componentes principales a partir de las

características morfométricas de los 25 individuos, se observa como los especímenes toman valores altos con respecto al primer componente principal, lo que indica una gran variabilidad. Además existe una clara distribución gradual en la posición de los especímenes respecto al eje y, representado por el segundo componente principal. Este eje nos divide los especímenes en dos grupos más o menos homogéneos en relación a sus valores del segundo componente principal. Los casos que representan a las especies con características que se pueden considerar humanas toman valores positivos en el eje y, en cambio los individuos con morfología más simiesca toman valores negativos. La situación del ejemplar de Sangiran se puede justificar por los problemas de reconstrucción mencionados anteriormente.

3.1.2.- Relaciones entre las características morfométricas de la muestra. Variables explicativas

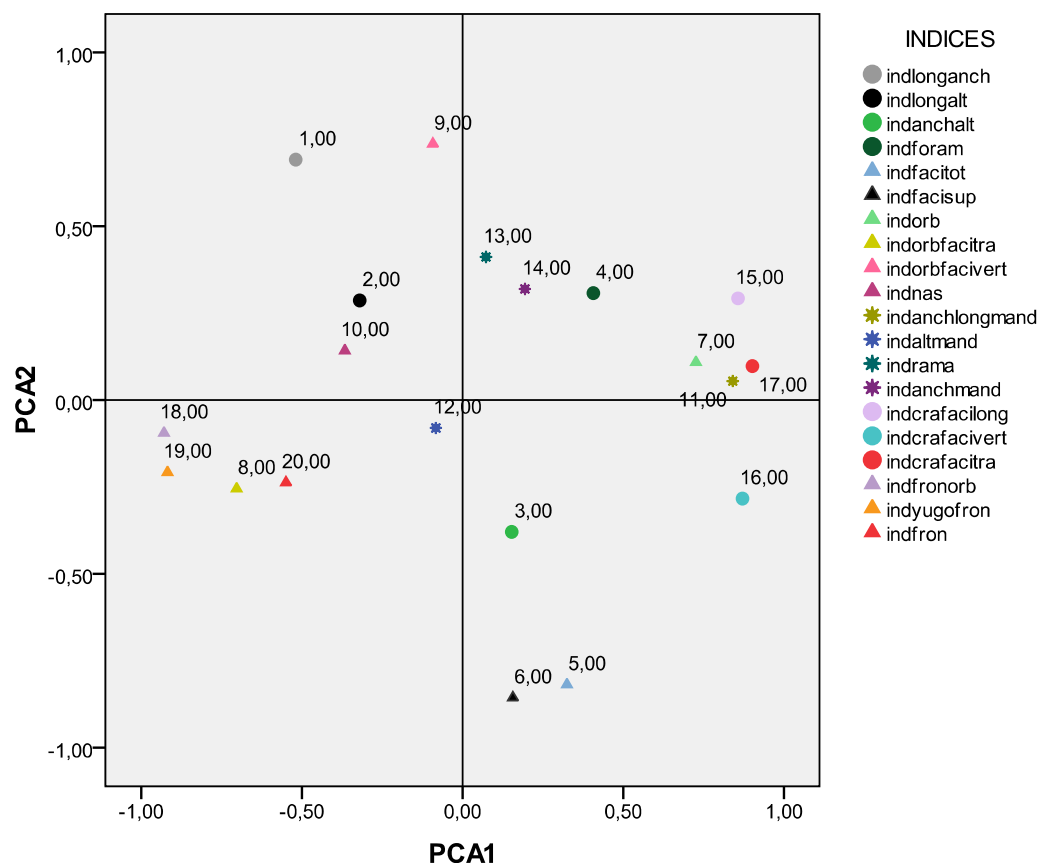


Figura 2. Gráfica de dispersión de los índices.

Distribución de los índices en función de los dos componentes principales. Círculos = índices neurocráneo; triángulos = índices faciales; estrellas = índices mandíbula

Para valorar qué características morfométricas son las responsables de esta distribución se realizó un ACP utilizando los índices como observaciones y sus valores como

variables. Las veinte variables correspondientes a los índices introducidos se redujeron a dos componentes principales que conjuntamente explicaban $x > 86 < 90$ por ciento de la varianza. Como proporcionalmente en el conjunto de todas explicaban bastante variabilidad de la muestra y además, son los únicos componentes principales cuyos autovalores $\lambda > 1$, elegimos solamente los dos primeros. En la matriz de componentes de los índices tomados como observaciones, se puede observar que el primer componente principal (86%) opone claramente los índices que relacionan la constricción postorbitaria con las dimensiones transversales del cráneo y cara (es decir, características póngidas) a las que valoran las proporciones faciales alargadas, típicamente humanas. El segundo componente principal opone la variabilidad en longitud relativa del cráneo y situación elevada de las órbitas en la cara típicas de póngidos a índices de altura facial relativa más elevados en humanos. (Anexo 4B)

3.2. Análisis de conglomerados jerárquicos (Fig. 13)

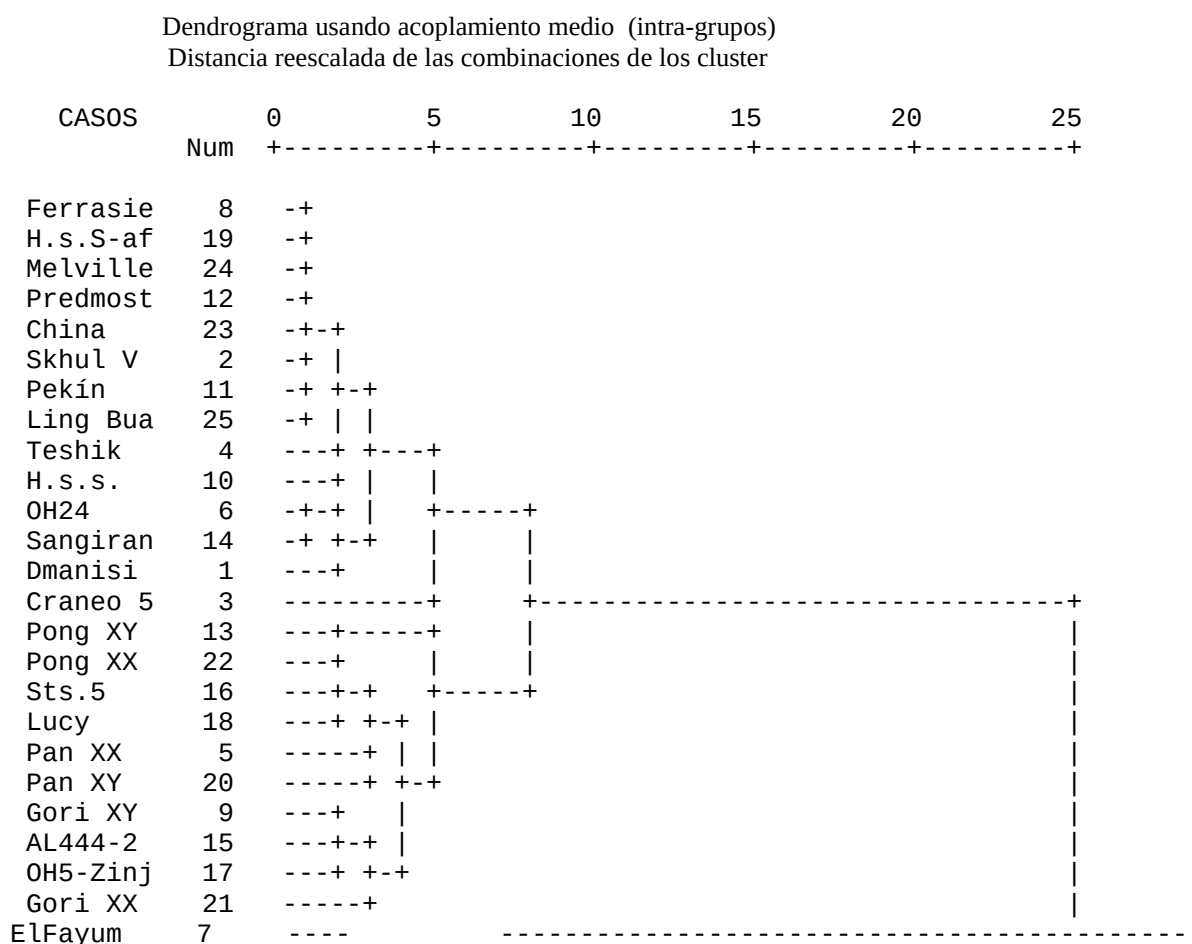


Figura 3. Dendrograma. Los especímenes se encuentran agrupados en función similitud en los valores de los índices.

La información que resume la distribución de los ejemplares en función de las relaciones que hemos observado es la agrupación en clusters en función del conjunto de características y sus relaciones. En el dendrograma que el análisis elabora a partir del estudio de los índices tomados como variables explicativas, las agrupaciones están claramente definidas y muestran una agrupación muy significativa. Podemos observar dos clusters bien diferenciados; el de la parte superior formado por individuos representantes de todos los individuos del género *Homo* que se encontraban en la muestra (distancia de combinación 5) y otro cluster en la parte inferior formado por las dos especies de póngidos de la muestra (*Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*), los especímenes pertenecientes al género *Australopithecus* (gráciles y robustos) y los orangutanes comunes (*Pongo pygmaeus*). Estos dos clusters se unen en la penúltima etapa de aglomeración a una distancia de combinación de aproximadamente 8,00 para una escala sobre 25. Esto significa que estos dos clusters se han combinado una vez se han combinado los especímenes del género *Homo* entre sí por un lado y los especímenes más simiescos por el otro, a excepción del *Aegyptopithecus indicus* que queda aislado en un cluster que se combina con el cluster 1 en la última etapa, quedando éste a la mayor distancia posible, 25. Se manifiesta con claridad la proximidad de los Australopitecinos gráciles con chimpancés y orangutanes y los robustos con los gorilas.

DISCUSIÓN

A pesar de las limitaciones de estar elaborados sobre moldes craneales y de haberse trabajado con un número limitado de individuos de póngidos y australopitecinos, los resultados parecen proporcionar algunas pistas fiables sobre la aparente ausencia de póngidos en el registro fósil. Los caracteres morfológicos que caracterizan a las diferentes especies dejan clara una separación de morfologías de póngidos y homínidos, y una semejanza observable entre australopitecinos y póngidos, claramente superior a la que se observa entre australopitecinos y homínidos. Los resultados del dendrograma son muy significativos. Las formas gráciles del género *Australopithecus* como Lucy (*A.afarensis*) y el espécimen STS.5 (*A.africanus*), son las que más se asemejan a los chimpancés (*Pan troglodytes*), mientras que las formas robustas representadas por los especímenes AL-288 (*A.afarensis*) y OH5-Zinj (*A.boisei*) muestran sus mayores semejanzas con los gorilas (*Gorilla gorilla*).

Todos los individuos del género *Homo* están agrupados dentro del mismo cluster y pertenecen a la misma línea evolutiva, la de los homínidos. En cambio, la posición evolutiva de los australopitecinos debería de ser revisada, dadas las semejanzas globales de éstos con los grandes simios africanos (*Gorilla* y *Pan*).

Respecto a la gráfica de dispersión cabe resaltar un espécimen que distorsiona los resultados y es el proveniente de Sangiran (*H. erectus*). A diferencia del dendrograma, este espécimen se encuentra en la gráfica cerca de los australopitecinos. La respuesta puede encontrarse en la reconstrucción realizada a partir del hallazgo de solamente una pequeña parte de su cráneo (Fig. 7). Como puede comprobarse en la foto la reconstrucción artificial del cráneo es mayoritaria y eso le da un carácter poco objetivo e informativo a la hora de considerarse perteneciente al género *Homo*. De 17 caracteres analizados a partir de fragmentos de la mandíbula asignados a este supuesto homínido, once se asemejan en su morfología a los de un orangután y solamente uno tiene semejanzas con los homínidos (Tyler, 2003). Posiblemente, según estos estudios realizados, el *Homo erectus* de Sangiran no pertenezca a una especie homínida, sino a una especie póngida. Esta última conclusión sería concordante con su posición en la gráfica, aunque la falta de más fragmentos de la cara y el neurocráneo no pueden evidenciar una semejanza clara ni con los australopitecinos, ni con los póngidos.

Esta asignación de los australopitecinos al linaje póngido concuerda con distintos estudios de caracteres anatómicos muy informativos.

Además de los mencionados anteriormente sobre las características de gorila de los huesos de la rodilla, el escafoides y los carpales (Kiwel, 2009) así como de la mandíbula de *Australopithecus afarensis* (Rak, 2006), el estudio de la escápula del *A. africanus* (ST7) de Sterkfontein (Vrba, 1979) indica una morfología típica de chimpancé.

El estudio del esqueleto postcraneal parcial de *A. afarensis* (AL 438) datado en 3 millones de años, muestra una curvatura de la ulna propia de póngidos (Drapeau et al., 2005) (Fig. 14).

Figura 14. Ulna izquierda de *Australopithecus Afarensis* (A.L. 438-1a) en vistas medial, anterior y lateral



El ejemplar juvenil de *A. afarensis* de Dikika ha conservado un hueso hioides de típica morfología póngida, así como una escápula propia de gorila (Fig. 15) y las falanges de la mano largas y curvas (Alemgesed, et al., 2006).

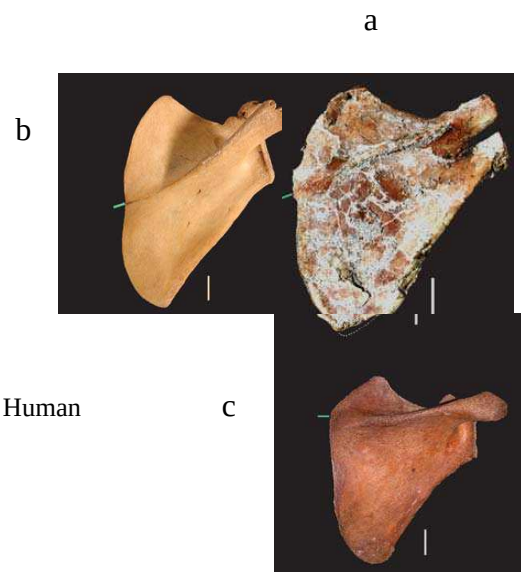
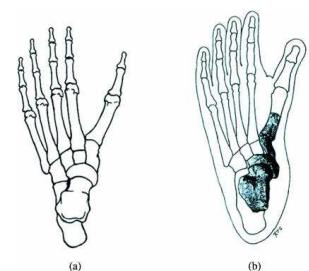


Figura 15.-Escápula. a. *A. afarensis* b. Gorilla c. Human

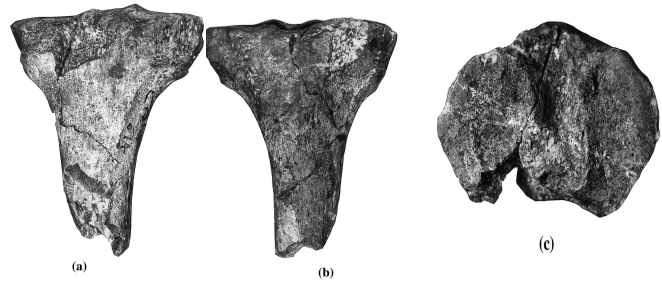
Los huesos del pie de *A. africanus* STW 573 son de morfología y disposición claramente póngidas (Tobias, 1995). (Fig. 16).

Figura 16.-Reconstrucciones del pie. a)Hipotético pie prehumano(izquierda).(Morton, 1935 b) Especimen STW 573 llamado"pie pequeño"(derecha).(Clarke y Tobias, 1995)



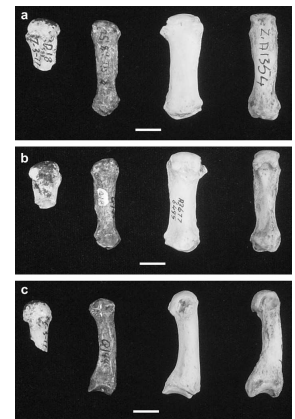
La tibia de STW 514 (*A. africanus*, 2,6-2,8 m.a.) presenta las características de los chimpancés (Berger y Tobias 1995). (Fig 17).

Figura 17.- STW 514a, tibia derecha proximal.
a) vista posterior; (b) vista anterior;
(c) vista superior;



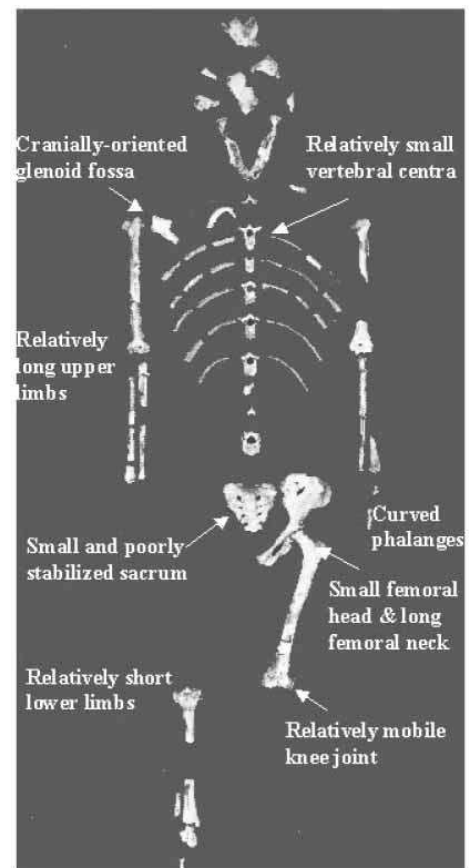
Las proporciones y morfología de los huesos del metacarpo de *A. africanus* en general (Green y Gordon, 2007) son propias de chimpancé. (Fig. 18).

Figura 18.- Vistas a) dorsal, b) palmar y c) ulnar del metacarpo MC1 del pie. De izquierda a derecha: *Australopithecus africanus* (especímenes 583y 418), Humano y chimpancé. Se puede observar que el MC1 de *A. africanus* y el chimpancé son más estrechos que en el hombre.



El fémur de Lucy (*A. afarensis* AL 288.1) y sus proporciones respecto a las extremidades superiores son típicamente de póngidos (Jungers y Stern, 1983). Finalmente, una revisión global del esqueleto postcraneal de Lucy (Schmitt, 2003) muestra una clara reunión de características propias de póngidos (fig.19): Fosa glenoidea orientada cranealmente, cuerpo vertebral relativamente pequeño, largas extremidades superiores, pequeño sacro, falanges curvas, pequeña cabeza femoral y largo cuello, articulación de la rodilla relativamente móvil y cortas

Figura 19. –Esqueleto de un individuo de *Australopithecus afarensis*. Los miembros de esta especie eran relativamente pequeños, las hembras pesaban aproximadamente 30 kg y medían 1,05m. Eran gráciles, con miembros pequeños, y distinguibles falanges curvas, características encontradas en muchos monos extintos. Al igual que los monos actuales y que australopitecinos posteriores a ellos, sus miembros superiores eran más largos que los inferiores (Schmitt, 2003).



Hay que considerar la posibilidad de que las características morfológicas de los póngidos iniciales no estuvieran tan acentuadas como en los actuales de la misma manera que ocurre con los pertenecientes al género *Homo* y esto ha llevado, durante años, a considerar estas características como “intermedias” entre unos y otros, pero la coexistencia, cada día más evidente, de ambos géneros rebatiría esta interpretación.

La atribución de la postura bípeda a los *Australopithecus afarensis* se debió al descubrimiento de las huellas de Laetoli (3,6 m. a.) (Fig. 20) y a su asociación con los restos de supuestos homínidos de que se disponía para ese período.

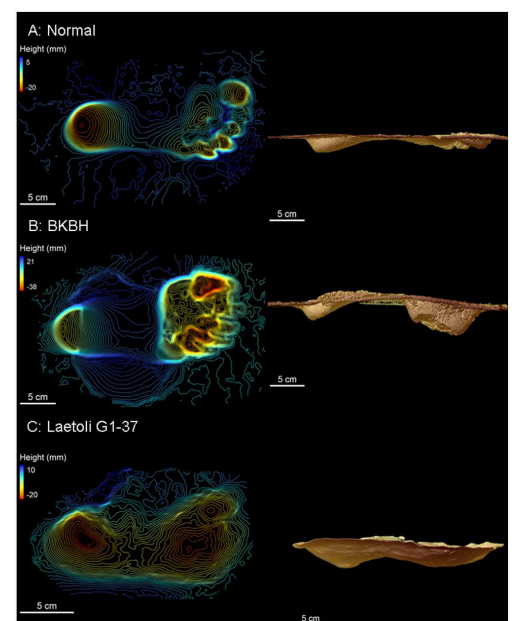
Pero el estudio de las huellas mediante técnicas de scanner en tres dimensiones y su comparación con huellas humanas (Raichlen et al., 2010) (Fig. 21) han mostrado una clara anatomía y biomecánica humanas.



Figura 20.-
Huellas de Laetoli

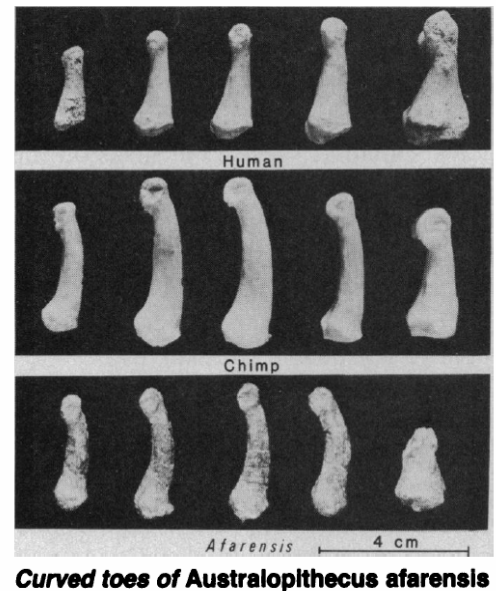
Figura 21.- Tres escáner de dimensiones de huellas experimentales y de una huella de Laetoli .Contorno 1mm.

A) Contorno del mapa de la huella de hombre Moderno (sujeto 6) caminando con paso normal con el miembro extendido y vista de huella normal con miembro extendido. B) Contorno del mapa de la huella de hombre moderno (sujeto 6) caminando con un paso BKBH y vista de lado de la pisada BKBH. Contorno del mapa de la huella de Laetoli (G1-37) y vista lateral de la huella de Letoli(G1-37). Nótese la diferencia en la profundidad del talon y el dedo del pie entre el paso extendido y el de BKBH en el caminar del hombre moderno. Laetoli posee similar dedo del pie a la huella del hombre moderno con el miembro extendido.



Sin embargo, añadida a las características anatómicas postcraneales que hemos mencionado anteriormente, el estudio de los dedos del pie de Lucy muestra claramente unas proporciones y unas curvaturas propias de póngido (Lewin, 1983) (Fig. 22), por lo que es evidente que no se pueden asociar con estas huellas.

Figura 22.- Vista lateral de los huesos de los dedos del pie de *Australopithecus afarensis*. Se puede observar que se parecen más a los de un chimpancé que a los de un hombre. (Lewin, 1983)



Curved toes of *Australopithecus afarensis*

Por otra parte, el reciente descubrimiento en Dikika, Etiopía (3,39 m.a.) de huesos con marcas estudiadas mediante microscopio de escaneo electrónico, y producidas indudablemente por herramientas de piedra parece dirigirnos hacia los autores de la huellas.



ura. 23-Evidencia de instrumentos de piedra para ayudarse en el consumo de tejidos animales fechadas en hace más de 3,39 m. de a. en Dikika, Etiopía.

(McPherron *et al*, 2010)

La más que posible coexistencia del género *Homo* con los *Australopithecus afarensis* más antiguos parece apoyar las tesis de Richard Leakey y Roger Lewin (1992) según la cual los australopitecinos habrían coexistido con *Homo habilis* más de tres millones de años. Una tesis mantenida desde hace tiempo por el prestigioso antropólogo británico Charles Oxnard (1975) quien afirmaba que las características postcraneales de los australopitecinos evidenciaban que “el género *Homo* puede ser, de hecho, tan antiguo como para cubrir en paralelo el período del género *Australopithecus*, denegando por tanto a éste un lugar directo en el linaje humano”.

Como conclusión, y a la vista de la coherencia de los resultados de nuestro trabajo con los de los distintos autores mencionados, no existen pruebas claras que indiquen una probable evolución de las especies australopitecinas en la dirección humana, sino más bien todo lo contrario. Nuestro estudio de comparación de 20 índices craneométricos en especies fósiles y vivas de la superfamilia *Hominoidea* (*Pongo*, *Gorilla*, *Pan*, *Australopithecus*, *Homo*) ha revelado que los cráneos de los especímenes gráciles, Lucy (*Australopithecus afarensis*, AL-288) y el STS.5 (*Australopithecus africanus*), morfológicamente, son los más cercanos a los chimpancés (*Pan troglodytes*) entre todos los hominoideos estudiados, mientras que los especímenes robustos AL444-2 (*Australopithecus afarensis*) y OH5-Zinj (*Australopithecus boisei*) serían los más cercanos a los gorilas (*Gorilla gorilla*).

La evolución humana (*Homo*) respecto a la morfología del cráneo debe de haber sido muy rápida en los últimos dos millones de años, dadas sus diferencias con el resto de hominoideos fósiles y vivos.

Todas las conclusiones aquí descritas deberán ser verificadas y ampliadas en próximos estudios (incluyendo el esqueleto postcraneal) con más datos disponibles, acerca de los hominoideos fósiles y vivos. Parece claro, por tanto, que la filogenia humana necesita una profunda revisión y una reinterpretación del origen del género *Homo*, así como el tiempo y modo de su evolución.

BIBLIOGRAFÍA

- Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W. H., Bobe, R., Geraads, D., Reed D. y Wynn J.C.
2006. *A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia*. Nature, 443: 296-301.
- Ashton, E. H. 1981. *Primate Locomotion: Some Problems in Analysis and Interpretation*.
Phil. Trans. of the Royal Society of London. Biological Series, 292: 77- 87.
- Ayala, F. J. 1997. *Vagaries of the molecular clock*. Proceedings of the Natural Academy of
Science. Estados Unidos, 94: 7776–7783.
- Berger, L. R. y Tobias P. V. 1996. *A chimpanzee-like tibia from Sterkfontein, South Africa
and its implications for the interpretation of bipedalism in Australopithecus africanus*.
Journal of Human Evolution, 30: 343–348.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H. T., Likius, A. et al. 2002. *A new hominid
from the Upper Miocene of Chad, Central Africa*. Nature, 418:145-151.
- Buikstra, J. E. y Ubelaker, D. H. 1994. *Standards for data collection from human skeletal
remains*. Cap. 7 Measurement of adult remains, pp:71-78. Fayetteville, Arkansas
Archeological Survey, USA.
- Caccone, A. y Powell, J. R. 1989. *DNA divergence among hominoids*. Evolution, 43: 25-
942.
- Carney J., Hill A., Miller , J. A. y Walker, A. 1971. *Late australopithecine from Baringo
District, Kenya*. Nature 230: 509-514.
- Clarke, R. J. y Tobias, P. V. 1995. *Sterkfontein member 2 foot bones of the oldest South
African hominid*. Science, 269: 521–524.
- Clarke, R.J. 2008. *Latest information on Sterkfontein's Australopithecus skeleton and a new
look at Australopithecus*. S. African Journal of Sciences, 104: 443–449.
- Dart, R. A. 1925. *Australopithecus africanus: the man-ape of South America*. Nature, 115:
195- 199.

- De Ruiter, D. J., Sponheimer, M. y Lee-Thorpe, J. L. 2008. *Indications of habitat association of Australopithecus robustus in the Bloubaan Valley, South Africa*. Journal of Human Evolution, 55: 1015–1030.
- Drapeau, M. S. M., Ward, C.V., Kimbel, W.H., Johanson, D. C. y Rak, Y. 2005. *Associated cranial and forelimb remains attributed to Australopithecus afarensis from Hadar, Ethiopia*. Journal of Human Evolution, 48: 593-642.
- Gibbons, A. 2007. *Gorillas' Hidden History revealed*. Science, 316: 364-365
- Gibbs, P. E. M., Witke, W. F., Dugaiczyk, A. 1998. *The Molecular Clock Runs at Different Rates Among Closely Related Members of a Gene Family*. Journal of Molecular Evolution, 46: 552–561.
- Green, D. J. y Gordon, A. D. 2008. *Metacarpal proportions in Australopithecus africanus*. Journal of Human Evolution, 54: 705-719.
- Gribbin, J. y Chervin, J. 1983. *The Monkey Puzzle*. Triad, London.
- Harcourt-Smith, W.E.H y Aiello, L.C. 2004. *Fossils, feet and the evolution of bipedal locomotion*. Journal of Anatomy, 204: 403–416
- Hasegawa M., Kishino, H. y Yano, T. 1987. *Man's Place in Hominoidea as inferred from molecular clocks*. Journal of Molecular Evolution, 26: 13-147.
- Heads, M. 2005. *Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography*. Cladistics, 21: 62-78.
- Ho, S. Y. W., Phillips, M. J., Cooper, A. y Drummond, A. J. 2005. *Time Dependency of Molecular Rate Estimates and Systematic Overestimation of Recent Divergence Times*. Molecular Biology and Evolution, 22: 1561–1568.
- Jungers, W. L. y Stern, Jr., J. T. 1983. *Body proportions, skeletal allometry and locomotion in the hadar hominids: a reply to Wolpoff*. Journal of Human Evolution, 12: 673-684.
- Kim, S., Elango, N., Warden, C., Vigota, E. y Yi, S. V. 2006. *Heterogeneous Genomic Molecular Clocks in Primates*. Plos Genetics, 2: 1527-1534.
- Kivell, T. L. y Schmitt, D. 2009. *Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor*. Proceedings of the National Academy of Science, 106: 14241-14246.
- Kleindienst, M. R. 1975. *On new perspectives on ape and human evolution*. Current Anthropology, 16: 644-646.
- Leakey, R. y Lewin, R. 1992. *Origins Reconsidered: In Search of What Makes Us Human*. Anchor, New York. USA.

- Lewin, R. 1983. *Were Lucy's Feet Made for Walking?* Science, 220: 700-702.
- Martin, R. y Saller, K., 1957. *Lehrbuch der Anthropologie*. Fischer, Stuttgart, Germany.
- Moore-Jansen, P. M., Ousley, S. D. y Jantz, R. L. 1994. *Data Collection Procedures for Forensic Skeletal Material*. Forensic Anthropology Center, Report of Investigations No.48. The University of Tennessee, USA.
- Morgan, E. 1982. *The Aquatic Ape*. Souvenir, London, UK.

- Oxnard, C. E. 1975. The place of the australopithecines in human evolution: grounds for doubt? Nature, 258: 389-395.
- Pilbeam D. 1982. *New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan*. Nature, 295: 232-234.
- Pilbeam, D. y Young, N. 2004. *Hominoid evolution: synthesizing disparate data*. Comptes Rendus Palevol, 3: 305–321.
- Poirier, F. E. 1987. *Understanding Human Evolution*. Englewood Cliffs, USA.
- Pulquério, M. J. F. y Nichols, R. A. 2006. *Dates from the molecular clock: how wrong can we be?* Trends in Ecology and Evolution, 30: 1-5.
- Raichlen, D. A., Gordon, D. A., Harcourt-Smith, W. E. H., Foster, A. D. y Haas Jr., W. R. 2010. *Laetoli Footprints Preserve Earliest Direct Evidence of Human-Like Bipedal Biomechanics*. Plos One, 5: 9769.
- Rak, Y., Ginzburg, A. y Geffen, E. 2007. *Gorilla-like anatomy on Australopithecus afarensis mandibles suggests Au. afarensis link to robust australopiths*. Proceedings of Natural Academy of Science, 104: 6568-6572
- Richmond, B. G. y Strait, D. S. 2000. *Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor*. Nature, 404: 382-385.
- Rodríguez-Trelles, F., Tarrío, R. y Ayala, F. J. 2001. *Erratic overdispersion of three molecular clocks: GPDH, SOD, and XDH*. Proceedings of Natural Academy of Science, 98: 11405–11410.
- Rodríguez-Trelles, F., Tarrío, R. y Ayala, F. J. 2002. *A methodological bias toward overestimation of molecular evolutionary time scales*. Proceedings of Natural Academy of Science, 99: 8112-8115.
- Sarich, V. M. 1977. *Rates, sample sizes, and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies*. Nature, 265: 24-28.
- Tobias, P. V. 1995. *Lecture*. November 14, University College London, UK.

- Tyler, D.E. 2003. *Sangiran 5*, ("Pithecanthropus dubius"), *Homo erectus*, "Meganthropus," or *Pongo* ? *Human Evolution*, 18: 229-242.
- Verhaegen, M. 1990. *African ape ancestry*. *Human Evolution*, 5: 295-297.
- Verhaegen, M. 1992. *Did Robust Australopithecines Partly Feed on Hard Parts of Gramineae?* *Human Evolution*, 7: 63-64.
- Verhaegen, M. 1993. *Aquatic versus savanna, comparative and paleo-environmental evidence*. *Nutrition and Health*, 9: 165-191.
- Verhaegen, M. 1994. *Australopithecines: ancestors of the African apes?* *Human Evolution*, 9: 121-139.
- Verhaegen, M. 1996. *Morphological Distance between Australopithecine, Human and Ape Skulls*. *Human Evolution* 11: 35-41.
- Verhaegen, M. y Puech, P. 2000. *Hominid Lifestyle and Diet Reconsidered: Paleo-Environmental and Comparative Data*. *Human Evolution*, 15: 151-152.
- Vrba, E. S. 1979. *A new study of the scapula of Australopithecus africanus from Sterkfontein*. *American Journal of Physical Anthropology*, 51: 117-129.
- Wolpoff, M. H., Senut, B., Pickford, M. y Hawks J. 2002. *Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'?* *Nature*, 419: 581-582.
- Wolpoff, M. H., Senut, B., Pickford, M., Hawks, J. y Ahern, J. 2006. *An Ape or the Ape: Is the Toumaï Cranium TM 266 a Hominid?* *PaleoAnthropology*, 2006: 36-50.
- Wood, B. A. y Chamberlain, A.T. 1986. *Australopithecus: grade or clade?* In (B. A. Wood, L. Martin y P. Andrews, eds.). *Major Topics in Primate and Human Evolution*, pp: 220-248, Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

ANEXO 1

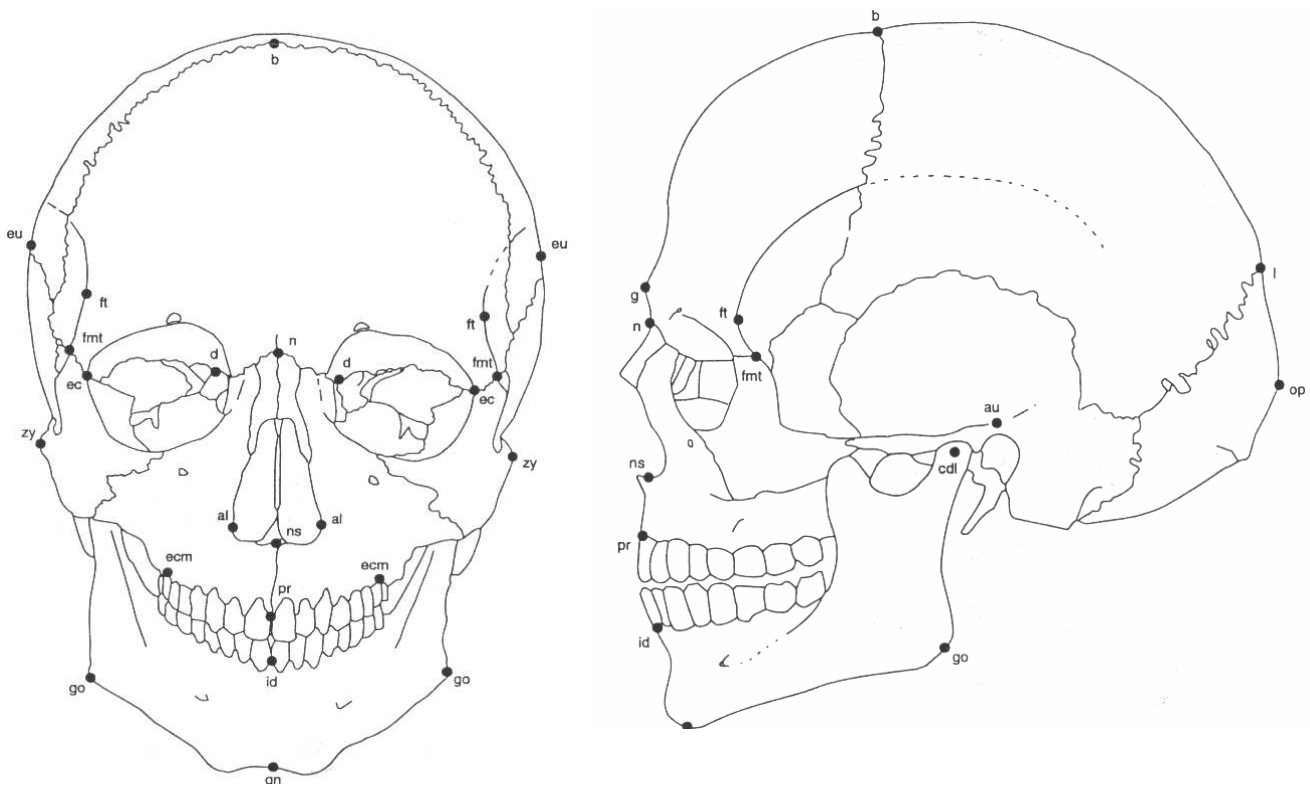
Taxonomía, origen y datación de las especies estudiadas.

(Entre paréntesis el número de especímenes de cada especie)

TAXONOMÍA (familia, género y especie)	ORIGEN (continente)	DATACIÓN (millones de años)
Gén. <i>Aegyptopithecus</i>		
<i>A. zeuxi</i>	África	33.000.000
Fam. <i>Pongidae</i>		
<i>Pongo pygmaeus</i> (2)	Asia	0
<i>Gorilla gorilla</i> (2)	África	0
<i>Pan troglodytes</i> (2)	África	0
Fam. <i>Hominidae</i>		
Gén. <i>Australopithecus</i>		
<i>A. afarensis</i> (2)	África	3.300.000-3.200.000
<i>A. africanus</i> (1)	África	2.500.000
<i>A. boisei</i> (1)	África	1.750.000
Gén. <i>Homo</i>		
<i>H. habilis</i> (1)	África	1.850.000
<i>H. erectus</i> (3)	Asia	1.800.000 – 400.000
<i>H. heidelbergensis</i> (1)	Europa	350.000
<i>H. neanderthalensis</i> (2)	Asia/Europa	70.000 – 30.000
<i>H. floresiensis</i> (1)	Oceanía	18.000
<i>H. sapiens</i> (6)	África/Asia/Europa/Oceanía	120.000 - 0

ANEXO 2

Vista frontal y lateral derecha con puntos craneométricos. (Moore-Jansen *et al.*, 1994)



- Alar (al): punto más lateral de la apertura nasal.
- Basion(ba) : punto medio anterior del *foramen magnum*.
- Bregma(b) : punto superior, situado generalmente en la intersección de la sutura coronal y la medial.
- Condilar(cdl) : punto más lateral del cóndilo mandibular.
- Dacrion(d) : punto de unión de los huesos frontal, lacrimal y maxilar superior.
- Ectoconquion(ec) : punto más alejado del dacrion sobre el reborde lateral de la órbita.
- Eurion(eu) : punto lateral más saliente de la bóveda craneal.
- Frontotemporal(ft) : punto donde el frontal es más estrecho.

- Frontomalar temporal(fmt) : punto más lateral situado sobre la sutura frontozigomática.
- Infradental(id) : punto medio entre los dos incisivos centrales.
- Glabela(g) : punto más saliente del hueso frontal.
- Gnation(gn) : punto medio situado más bajo en el cuerpo mandibular.
- Gonion(go) : punto medio situado en la intersección de la parte posterior e inferior de la rama mandibular.
- Nasion(n) : punto medio de la sutura naso frontal.
- Nasoespinal(ns) : punto virtual medio, situado sobre la escotadura nasal.
- Opistocráneo(op) : punto medio del cráneo más alejado de la glabella.
- Orbital inferior(inf) : punto más bajo del margen inferior del orbital.
- Orbital superior(sup): punto más alto del margen superior del orbital.
- Prostion(pr) : punto medio anterior e inferior del hueso maxilar, situado entre los incisivos centrales superiores.
- Zigion(zy) : punto lateral más saliente de la arcada zigomática.

ANEXO 3

Abreviaturas, nomenclatura y cálculo de los índices craneales utilizados.

ABREVIATURA	ÍNDICES CRANEALES	CÁLCULO
indlonganch	Longitud - anchura max. (g-op) – (eu-eu)	$(eu-eu) \times 100 / (g-op)$
indlongalt	Longitud - altura max. (g-op) – (ba-b)	$(ba-br) \times 100 / (g-op)$
indanchalt	Anchura - altura max. (eu-eu) – (ba-b)	$(ba-pr) \times 100 / (eu-eu)$
indforam	Foramen; anchura – longitud. (lat-lat) - (ba-o)	$(lat-lat) \times 100 / (ba-o)$
infacitot	Facial total; altura – anchura. (na-gn)- (zy-zy)	$(na-gn) \times 100 / (zy-zy)$
indfacisup	Facial superior. (n-pr) – (zy-zy)	$(n-pr) \times 100 / (zy-zy)$
indorb	Orbital; altura – anchura. (sup-inf) – (zy-zy)	$(sup-inf) \times 100 / (zy-zy)$
indorbfacitra	Orbitofacial transversal. (d-ec) - (zy-zy)	$(d-ec) \times 100 / (zy-zy)$
indorbfacivert	Orbitofacial vertical. (sup-inf) - (n-pr)	$(sup-inf) \times 100 / (n-pr)$
indnas	Nasal; anchura – altura. (al-al) – (n-ns)	$(al-al) \times 100 / (n-ns)$
indanchlongmand	Anchura - longitud mandibular.(cdl-cdl) – (1)	$(1) \times 100 / (cdl-cdl)$
indaltmand	Altura mandibular. (2) - (id-gn)	$(2) \times 100 / (id-gn)$
indrama	Rama mandibular; anchura – altura. (3) – (4)	$(3) \times 100 / (4)$
indanchmand	Anchura mandibular. (go-go) – (cdl-cdl)	$(go-go) \times 100 / (cdl-cdl)$
indcrafacilong	Craneofacial longitudinal. (ba-pr) – (g-op)	$(ba-pr) \times 100 / (g-op)$
indcrafacivert	Craneofacial vertical. (n-pr) – (ba-b)	$(n-pr) \times 100 / (ba-b)$
indcrafacitra	Craneofacial transversal. (d-ec) – (zy-zy)	$(d-ec) \times 100 / (zy-zy)$
indfronorb	Frontorbital. (ft-ft) – (fmt-fmt)	$(ft-ft) \times 100 / (fmt-fmt)$
indyugofron	Yugofrontal. (ft-ft) – (zy-zy)	$(ft-ft) \times 100 / (zy-zy)$
indfron	Frontal. (ft-ft) – (eu-eu)	$(ft-ft) \times 100 / (eu-eu)$

(1): se tira una recta desde el gnation que cruza perpendicularmente a la recta bigonial.

(2): se toma una recta perpendicular desde el alveolo del II molar inferior izquierdo de la mandíbula hasta el borde del cuerpo mandibular.

(3): anchura mínima de la rama mandibular perpendicular a la altura.

(4): recta que une el gonion con el punto más alto del *capitulum mandibulae*.

ANEXO 4

Valores de los componentes principales.

A) ACP con especímenes como observaciones

B) ACP con índices como observaciones.

A)

B)

Ling Bua	,923	,247
Método de extracción: Análisis de componentes principales.		
a. 2 componentes extraídos		
Dmanisi	,858	,120
Skhul V	,919	,264
Cráneo 5	,585	-,004
Teshik	,582	,763
Pan XX	,854	-,270
OH 24	,933	,018
El Fayum	,751	-,195
Ferrasie	,871	,372
Gorilla XY	,819	-,529
H. s. actual	,806	,520
Pekín	,969	,093
Predmosti	,866	,363
Pongo XY	,793	-,501
Sangiran	,942	-,074
AL444- 2	,890	-,319
Sts. 5	,930	-,237
OH- 5 Zinj	,845	-,420
Lucy	,952	-,109
H. s. S- África	,850	,469
Pan XX	,853	-,425
Gorilla XX	,727	-,518
Pongo XX	,884	-,360
China	,860	,444
Melville	,869	,381

Matriz de componentes^a

	Componente	
	1	2
indlonganch	-,519	,692
indlongalt	-,320	,287
indanchalt	,153	-,379
indforam	,407	,308
indfacitot	,325	-,818
indfacisup	,157	-,856
indorb	,726	,109
indorbfacitra	-,703	-,254
indorbfacivert	-,092	,737
indnas	-,366	,143
indanchlongmand	,841	,055
indaltmand	-,083	-,080
indrama	,073	,412
indanchmand	,194	,320
indcrafacilong	,857	,293
indcrafacivert	,871	-,283
indcrafacitra	,902	,098
indfronorb	-,929	-,094
indyugofron	-,918	-,207
indfron	-,549	-,237

Método de extracción: Análisis de componentes principales.

a. 2 componentes extraídos

