

# REGISTROS FÓSILES SOBRE LA EVOLUCIÓN HUMANA EN EL PLIOCENO

EMILIANO AGUIRRE ENRÍQUEZ \*

\* Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Valverde, 22. 28004 Madrid. efaguirre@mncn.csic.es

## RESUMEN

En las últimas décadas se han conocido en África numerosos fósiles humanos de edad pliocena, hace entre 5,3 y 1,8 millones de años (Ma), que empiezan a iluminar una etapa inicial de nuestra evolución. Para este tramo de tiempo se han recogido y estudiado fósiles, en medio centenar de sitios de África Oriental y del Sur, clasificados en una docena de especies, en los géneros *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Kenyanthropus*, *Paranthropus* y *Homo*, y los primeros humanos fuera de África.

Dentro de esos tres y medio millones de años, se suceden tres etapas y cambios en la diversidad de especies, novedades y extinciones. En ellos cambian también las condiciones del ambiente con profundas crisis, tanto de las regiones con los fósiles como globales. Veremos qué se conoce de las distintas especies, sus innovaciones en la forma y funcionales, modo de vida, y su extensión en el espacio y en el tiempo.

## ABSTRACT

A good number of new human fossils have been added in the last decades to the Pliocene record, between 5.3-1.8 MaBP, lightening an initial stage of the human evolution. These remains have been collected and examined from tens of sites in East- and South Africa, and the actual collection includes a dozen of species of hominid genera: *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Kenyanthropus*, *Paranthropus* and *Homo*. Three major stages are distinguished with

events relate to diversity, appearances and extinctions. Stages and events of geographical and environmental conditions are also referred, as well as innovations in human development and way of life.

## I

El Plioceno es la última época del periodo Neógeno, segunda mitad de la Era o Eratema Cenozoico, antes llamado "Terciario". Duró entre hace 5,332 Ma (millones de años) y hace 2,588 Ma, en que se ha propuesto que comience el Cuaternario. Hasta ahora el fin del Plioceno se databa en 1,806 Ma. Es la última época cálida y con nivel del mar alto en la Historia de la Tierra, que comenzó con una elevación brusca del calor tras la gélida crisis Messiniense, y terminó con el nuevo enfriamiento que dio comienzo a la Edad de Hielo y en el que se formó el Casquete polar Ártico que aún perdura, o tras la extrema aridez en África que empujó a humanos a dejarla y descubrir Eurasia. El piso Gelasiense, que incluye nuevo empeoramiento, entre hace 2,588 Ma y hace 1,806 Ma, se ha definido recientemente para el que se ha venido considerando tramo final del Plioceno, y ahora se le propone como estadio inicial del Cuaternario (1).

El nivel de los océanos (NMM) se mantuvo muy alto desde el inicio del Plioceno, con máximos entre 4,6 y 4,2 Ma. Un descenso fuerte se registra entre hace 3,8 y 3,5 Ma, y tras un leve intermedio, otra vez fuertes descensos desde hace 2,9 Ma a 2,8 Ma, exagerados aún en 2,7 a 2,5 Ma. Poco alto a continuación, y de nuevo muy bajo de hace 2 a menos de 1,9 Ma.

Con los bajones del nivel del mar, más si acompañan crecimiento o compresiones de la corteza terrestre, algunos estrechos pueden convertirse en puentes o istmos entre continentes. El Gran Intercambio entre las Américas se registra a través de un paso que rompe el que fue Estrecho o Mar de Bolívar y hace 2,5 Ma culmina con el istmo definitivo de Panamá (2). Hace entre 2,8 y 2,7 Ma pasó el caballo (*Equus*) por Behring y se expandió rápidamente por Eurasia. Hace unos 2,6 Ma el elefante meridional (*Mammuthus meridionalis*) lo hizo desde África. También cerca de los 3 Ma se ven prosperar los Arvicólidos, roedores, y hace unos 2,8 Ma los bóvidos, unos y otros aventajados para el consumo de gramíneas, plantas con microcristales de sílice, por tener muelas hipsodontes, esto es con el esmalte de las coronas que no deja de crecer.

## II

Mantengo el nombre de “Homínidos”, de la categoría Familia en Taxonomía zoológica, en vez del que se está difundiendo de “homininos” propio de subfamilia “*Homininae*” o tribu “*Hominini*”. Esta moda responde a la tendencia a sobreponderar la proximidad de nuestra especie humana a las de gorilas y chimpancés en genética, desarrollo mental y comportamiento. Sin menospreciar estas cercanías y estrecho parentesco, sigo pensando que el andar y estar bípedo y erguido es novedad en Zoología sistemática, aunque iniciada también en chimpancés y gorilas, que en los humanos comprende modificaciones en formas y funciones del esqueleto craneal y locomotor y diversos órganos, que son singulares en el Orden Primates y en el Reino Animal. La bipedia totalmente vertical y sus derivaciones en danza, deportes, manualidad, composición artística, tecnológica y orquestal me parecen más que suficientes para justificar la clasificación distintiva a nivel de familia zoológica de los bípedos erguidos, por muy próximo que sea el parentesco genético y el filogenético con los primates semi-bípedos (3).

Estos cambios no tienen por qué ocurrir de repente, el sustituir un modo de locomoción por otro, como sería echarse a correr por el prado por primera vez y desde entonces no volver al árbol. Todos o casi todos nosotros hemos trepado de pequeños o mayores. El

éxito evolutivo del andar bípedo y erguido hubo de estar precedido de una capacidad varia de locomoción. No tiene nada de sorprendente que hace alrededor de seis millones de años el *Sahelanthropus* de la cuenca del Chad (4) y el *Orrorin* de los Montes Tugen (5) tuvieran rasgos que los asemejaran a los humanos y se parecieran por otros a los chimpancés (6), así como la mandíbula de Lothagam, difícil de clasificar (7).

Hace cerca de 4,4 Ma, en el caliente esplendor plioceno, vivía el *Ardipithecus ramidus*, de Aramis, en el valle del río Awash, noreste de Etiopía, conocido por más de 40 fósiles (8). La dentadura es netamente parecida a la del chimpancé, por lo cual se rechazó el clasificarlo con el género de los australopitecos, a pesar de las semejanzas con bípedos observadas en huesos del miembro posterior (9). Más recientemente se han clasificado en esta especie, con diferencia sub-específica, como *Ardipithecus ramidus kadabba*, fósiles de la misma región, en nivel más antiguo, con dato incierto entre hace 5,18 y 5,77 Ma (10), próximo por tanto al evento en que se sitúa la base del Plioceno. Se ha discutido la posición filogenética de los *Ardipithecus*. Parece más probable, por rasgos dentales derivados, que represente un linaje longevo, pero sin descendencia conocida, descendiente a su vez de alguna stirpe muy próxima a la ramificación entre la de los chimpancés y la de los homínidos (11).

El dato radiométrico de 4,96 Ma en la toba volcánica inmediatamente subyacente al estrato fosilífero, y el mínimo de 4,15 Ma inferido por la fauna acompañante, señalan al fragmento mandibular de Tabarin, al pie de las colinas Tugen no lejos al oeste del Lago Baringo (Kenya), como contemporáneo de los ardiritecos. Es incierta la clasificación del fósil de Tabarin, pequeño fragmento de mandíbula con las dos primeras muelas ( $M_1$  y  $M_2$ ) del lado derecho (12).

Los “australopitecos” más antiguos conocidos en Kenya son los llamados *Australopithecus anamensis*, de Kanapoi, con dato de 4,1 Ma al SW, y de Allia-Bay con 3,9 Ma, al E del Lago Turkana, en tiempos del primer descenso térmico tras el prolongado óptimo del Plioceno Inferior, donde se hallaron una mandíbula, estrecha como la de los chimpancés, y con caninos no tan grandes, medio maxilar superior, un extremo distal de húmero con la articulación como la humana y distinta de los cuadrumanos, un radio y los tercios proximal y distal de la tibia con rasgos propios de

adaptación a la bipedia (13). Próximos a los 4,2 Ma son los fósiles de unos ocho individuos del australopiteco de Anam hallados en 2006 en el valle de Awash medio (Etiopía), que incluyen una diáfisis de fémur, falanges y una hemimandíbula (14).

También de hace muy poco menos de 4 millones de años (3,9 Ma) se conoce el australopiteco de Afar en el sitio de Belohdelie (Etiopía) (15). Este *Australopithecus afarensis* se reconoce en numerosos yacimientos de este país, también en Kenya y en Tanzania, y en edades sucesivas. Entre hace 3,9 Ma es el de Belohdelie, BEL-VP-1, y de hace 3,4 Ma en Maka, una mandíbula (16). Su andar bípedo y erguido no se conoce sólo por deducción de rasgos morfológicos, sino por un registro real grabado en vida: este documento consiste en una serie de más de 30 huellas de tres individuos, uno inmaduro, estudiadas a fondo y cotejadas con huesos del pie de sitios penecontemporáneos, que quedaron impresas, al caminar sobre ellas, en una capa de cenizas volcánicas datadas por radiocronología entre 3,6 y 3,7 Ma, en Laetoli, cerca del Lago Eyasi, en Tanzania (17), y son como las que dejamos nosotros cuando andamos por las playas. En este largo intervalo de cerca de un millón de años se conocen un número de yacimientos donde se han colectado varios cientos de fósiles en niveles y datos sucesivos de la Formación Hadar. Destacamos entre ellos el esqueleto femenino llamado "Lucy", del yacimiento de Afar AL 288 con el 40% conservado y dato próximo a 3,1 Ma (18); partes de otros trece esqueletos del sitio próximo AL 333 y hace 3,2 Ma (19). Un poco más antiguo, de hace 3,3 Ma y en la localidad también etíope de Dikika se ha descubierto el esqueleto de una niña, nombrado "Selam" ("Paz"), del que se conserva más de un 70 por ciento (20). De hace unos 3,25 Ma son un maxilar derecho, una mandíbula incompleta de individuo femenino y fragmentos de basicráneo en AL 417-1; y de poco menos de 3,4 Ma un húmero robusto y con cortical gruesa en AL 137-50 (21). En otras localidades se conocen fósiles más fragmentarios o dientes sueltos. Se refiere también al australopiteco de Afar un cráneo de Koobi Fora (Kenya), ER-2602, datado en 3,35 Ma, y con duda una mandíbula de Tabarin (22). Es de notar el asentamiento y la duración de esta especie bípeda en África Oriental, durante cerca de un millón de años, y lo bien documentada que se halla por fósiles en numerosos sitios con fina calibración cronológica.

Casi contemporáneos de estos realmente abundantes restos de australopitecos de Afar, pero más efímeros, son: la mitad anterior de una mandíbula de otro australopiteco, *A. bahrelghazali*, de la localidad tropical Bahr-el-Ghazal, en Chad, con plano alveolar ligeramente inclinado en el área sinfisaria, esmalte dental delgado, y PP<sub>3</sub> trirradiculados, con dato próximo a 3,4 Ma (23). En torno a los 3 y medio millones de años, en Kenya, el clasificado como *Kenyanthropus platyops*, con el cráneo de Lomekwi, W-Turkana 40000 y otros más de 50 fósiles en seis sitios, con rasgos que los distinguen de los australopitecos y de los parántropos (24). También de edades próximas a este fecundo tramo aunque cronométricamente más imprecisas, unos 3,2 Ma o cerca de 3 Ma, se estudian fósiles de Sudáfrica: del karst de Makapansgat (Pretoria), una mandíbula MLD-2 y un techo de bóveda craneana MLD-1 conocidos desde hace decenios, ambos inmaduros, con rasgos que los aproximan al género *Paranthropus* (25), y el esqueleto en gran parte incluso cráneo conservados en una brecha de un nivel inferior de rellenos en el fecundo karst de Sterkfontein (Johannesburg). Es conocido como "Little-Foot" ("Piececito"), por ser huesos del pie y pierna los primeros que se extrajeron y se encontraron de tipo bípedo en proporciones y articulaciones (26); la extracción ha continuado, en los últimos años, del cráneo completo y partes del esqueleto, con la gran dificultad de haberse hallado este gran testigo fósil poco a poco en un gran bloque de conglomerado de cantos con un durísimo cemento (27).

Entre hace tres millones de años y más de dos y medio se conoce menos diversidad y menos sitios con fósiles del clado humano. En este tramo se data aproximadamente el Nivel 4 de los depósitos de Sterkfontein, entre hace 2,8 Ma y 2,5 Ma, con cientos de fósiles del *Australopithecus africanus*, conocido desde 1925 en Sudáfrica (28); 18 piezas de un esqueleto, la mitad vértebras, se han descrito hace poco (29). En el área de Hadar (Etiopía-NE) y en la parte superior del Miembro Kada Hadar, son de una edad ligeramente inferior a 3 Ma el cráneo masculino bastante completo y una mandíbula de AL-444-2, y AL 438-1 que incluye un cúbito izquierdo muy completo y gran parte de un húmero (30). Se les tiene por los últimos *A. afarensis* conocidos, con lo que esta especie polimorfa, sobre todo con notable dimorfismo sexual, conocida por más de 300 fósiles, habría sobrevivido un millón, o casi, de

años, desde el primero de Belohdelie. Se conocen estas dos grandes poblaciones, casi terminales, contemporáneas, de australopitecos gráciles, en los yacimientos de superficie de África nordoriental y de cuevas en el Sur, como para invitar a largos estudios comparativos de diversidad y taxonomía.

En los niveles inferiores de Shungura, curso bajo del río Omo (sur de Etiopía), desde hace poco menos de tres millones de años, se reconocen dientes y fragmentos de cráneos y mandíbulas de la estirpe de australopitecos gráciles, y también de robustos clasificados como *Paranthropus aethiopicus* desde niveles de hace 2,7 Ma (31). Se les añaden el cráneo WT-17000 de Lomekwi (W del L. Turkana), con 2,5 Ma y la mandíbula de Kangatukuseo, 2,45 Ma (32). El clado de parántropos no es reconocido por muchos como género taxonómico, sino como subgénero de *Australopithecus*. El volumen del cerebro, inferido del espacio endocraneal, es en los parántropos, como en todos los australopitecos gráciles de su tiempo y precedentes, del orden del que se conoce en gorilas actuales. No obstante, la musculatura masticadora era notablemente distinta, mucho más voluminosa y potente, y destacadas las estructuras óseas que la soportan. Tanto como este aparato hacen inferir una poderosa función masticadora las muelas grandes y sus relieves, reforzadas con premolares molariformes: al contrario, los incisivos son singularmente pequeños, y más raramente pequeño el tamaño de los caninos, inesperado en un primate. El cráneo facial y bucal resulta así retraído y próximo a la vertical en el perfil, mientras que es muy notablemente ancho visto de frente por el desarrollo de los pómulos. Difieren las opiniones sobre la dieta vegetariana de estos parántropos o “australopitecos robustos”, pero no cabe duda de que sus rasgos distintivos evidencian un cambio en la opción de su sustento con resultado adaptativo a la estepización prolongada en África desde hace más de 3 millones de años.

### III

Alrededor de hace dos y medio millones de años se manifiestan nuevos cambios en los registros de la humanidad fósil: una diversidad efímera, extinciones y una notable novedad. Fueron contemporáneos entre hace unos 2,5 Ma y 2,4 Ma los últimos australopitecos gráciles *A. africanus* en Sudáfrica del Nivel 4 en

Sterkfontein y los *A. garhi* de Bouri en Etiopía; los robustos *P. aethiopicus* que perduraban en Lomekwi, y los primeros del género *Homo*. Éstos son conocidos con cerca o más de 2,4 Ma en una buena extensión con los fósiles del Hadar AL-666 y de Shungura E en Etiopía norte y sur; del Este del Turkana poco sobre la Toba Burgi y de las capas Chemeron junto al Lago Baringo en Kenya, y de Uraha en Malawi. Después de hace 2,4 Ma sólo se conocen estas dos últimas estirpes de Homínidos: los parántropos y los humanos.

El *Australopithecus garhi* es conocido por el holotipo, un cráneo incompleto de la localidad BOU-VP-12, número 130, más catorce piezas de un esqueleto de la misma, BOU-VP-1, otros restos de cráneos, mandíbulas, huesos de los miembros de las localidades 11 y 12 de Bouri y de las próximas Esa Dibo, Matabaietu y Gamedah. El dato de 2,496 Ma con un margen de error de  $\pm 8000$  años es de una toba a menos de 2m bajo los fósiles de la localidad BOU-12. Los caninos del australopiteco de Bouri son grandes, los premolares grandes, no robustos, los molares ni grandes ni robustos, siendo el  $M_2$  el de mayor tamaño; el radio próximo al del chimpancé, el fémur más típico de bípedos y aproximado a humanos (33). El parántropo etiópico se reconoce en fósiles de la serie de Omo-Shungura, en el Miembro F, hasta el cambio morfológico que se registra muy poco más tarde en el miembro G, hace alrededor de 2,3 Ma (34).

Los fósiles más antiguos que se clasifican en el género *Homo* se citan salvo excepciones sin atribución y nombre de especie. El fósil de la Formación Chemeron, en un afloramiento JM85 próximo al Lago Baringo y al ecuador terrestre es un hueso temporal KNM-BC1. Fue colectado fuera de su nivel de yacimiento, pero éste se estableció con fundamento sólido en el corte. Varios datos radiocrométricos obtenidos en éste aseguran una edad del fósil próxima a los 2,4 Ma. El hueso temporal no está íntegramente conservado, pero pudieron examinarse y compararse varios datos significativos. De diez de éstos, el temporal BC1 carece de dos rasgos ausentes también en fósiles conocidos del género *Homo* y presentes en australopitecos o sólo en parántropos; la fosa temporomandibular profunda, la posición medial de la fosa mandibular y la cresta petrosa prominente son conocidos y comunes sólo en *Homo*, cinco rasgos se hallan en *Homo* y en otros homínidos (35).

En la secuencia de Omo-Shungura (sur de Etiopía, al norte del Lago Turkana), en el nivel E, con dato de poco menos de 2,4 Ma, se refieren dos dientes yugales aislados como afines a *Homo* sp., y también sin atribución específica dos premolares y un molar en el nivel F, con más de 2,3 Ma. En el nivel G, alrededor de 2,3 Ma, una mandíbula incompleta con la serie de dientes yugales y otros 7 dientes aislados (36).

Al este del Turkana, en Kenya, poco por encima de la Toba Burgi datada en 2,58 Ma, e inferencialmente cerca o con poco menos de 2,5 Ma, se ha creído reconocer el género *Homo* en algún fósil aislado, cuya cita se omite en trabajos recientes (37).

Del norte de Etiopía, en la región de Afar, el sitio AL 666, con dato de más de 2,33 Ma, es un maxilar con los premolares y primera muela ( $P^3-M^1$ ) del lado derecho y la serie desde el incisivo lateral ( $I^2-M^3$ ) izquierdos con varias piezas rotas. La serie molar es creciente,  $M^1 < M^2 < M^3$ , y los premolares son anchos, un rasgo primitivo. El prognatismo subnasal es moderado, menor que en *Australopithecus*; el arco dental y el paladar anchos: éstos y otros rasgos de morfología dental son derivados, propios del género *Homo* (38).

Y en la colina Uraha (Malawi), distrito de Karunga, al borde NW del Lago Malawi, en la Formación Chiwondo Beds y con dato de correlación próximo a 2,5 Ma, se recuperó un cuerpo mandibular que conserva en ambos lados desde el canino hasta la segunda muela ( $C-M_2$ ). Los caninos son pequeños y los premolares molariformes grandes, parecido a los parántropos; el  $M_2$  mayor que el  $M_1$ ; el arco dentario es ancho, divergente hacia posterior como las ramas del cuerpo mandibular, como es propio y apomórfico en humanos. Se atribuye a *H. rudolfensis*, o bien a *H. "incertae sedis"* (39).

Puede llamar la atención que en cinco sitios distantes de África oriental se hayan encontrado fósiles del género *Homo* en un margen tan corto de tiempo y sin precedentes. Pero precedentes los hay, si bien no amplían mucho el margen cronológico. Con varios fósiles humanos de los primeros recién mencionados se encontraron utensilios artificiales de piedra, también de los más sencillos, Modo 1 u Olduvayense, y también en otros sitios con edad muy próxima o aún más antigua. Los niveles con fósiles del género *Homo*

AL 666 y de Chemeron con KNM-BC1 contienen dichos utensilios líticos del Modo 1, igual que en Omo-Shungura, no sólo el Miembro E sino también el Miembro D, más antiguo, que llega a 2,5 Ma. Se añaden la Formación Chiwondo en Malawi, que los tiene en nivel datado cerca de 2,5 Ma. No se han hallado en el sitio de Hata, con el *A. garhi* y cortes en fósiles de mamíferos, pero sí en el próximo de Kada Gona, sur de Etiopía, con dato de 2,6 Ma (40). No hay lugar a la menor duda de que la capacidad de prever y desear el efecto cortante y perforante de filos y triedros que resultan en piedras duras y de obtenerlos mediante golpes convenientemente dirigidos y secuenciados concuerda y se explica bien con los rasgos observados en los fósiles de *Homo* sp. de sus mismas edades y próximas: el mayor desarrollo y capacidad cerebral, y menor de otros órganos de trabajo fisiológico directo como son dientes y músculos. Tampoco puedo dudar de la capacidad de memoria y distinción entre todas las piedras que aquellos antepasados podían observar, y entre las que escogían, de composición silíceas, como cuarzos y pedernales, o volcánicas: el color ayudaba a aquellos primitivos petrólogos a encontrarlas, pues predominan los verdes en Tanzania y los amarillos en el sur de Etiopía y norte de Turkana. Parece, pues, obvia y se puede considerar bien documentada la aparición del conjunto morfológico-funcional del género *Homo* y su rápido éxito adaptativo desde hace 2,6 Ma, si no más, con notable novedad entre los Primates homínidos, de la procuración de alimento y modo de vida propios del género *Homo*. Y ello en tiempos de extraordinarios y duros cambios ambientales registrados globalmente y en África, del clima, nivel oceánico, geografía continental, vegetación y faunas, entre hace 2,9 Ma y 2,6 Ma (ver más adelante).

Pasada esa revolución de hace más de dos millones y medio de años desaparecen los últimos australopitecos gráciles de hace unos 2,4 Ma y, desde hace 2,3 Ma, sólo quedan en África dos estirpes homínidas: los géneros *Homo*, nuevo, y *Paranthropus*, generado en una crisis anterior. Pero los parántropos también experimentan un cambio: desde el dato de 2,3 Ma no se conocen fósiles de *P. aethiopicus*; sí de *P. boisei* en el Este y *P. robustus* en el Sur. El *P. aethiopicus* es conocido ampliamente en África Oriental, con fósiles datados entre 2,7 Ma y 2,3 Ma. El tipo de la especie fue una mandíbula de Omo-Shungura, Miembro C, y se confirmó con el cráneo de WT 17000, de aspecto

masivo, paladar y dientes yugales muy anchos; el arco zigomático ancho y alto en posición muy delante y arrancando de muy abajo en el rostro, con unas áreas deprimidas entre el saliente nasal y el borde infraorbitario. Su descendiente el parántropo de Boise, *P. boisei*, se estudia en muy numerosos fósiles de Etiopía, Kenya y Tanzania, de edades entre hace 2,4 Ma y 1,4 Ma. En ellos es exagerada la anchura de premolares, que son molariformes, y molares, frente a los muy pequeños y alineados en recta incisivos y caninos, y la expansión de los pómulos, sin fosa canina ni suborbitaria, adelantados al nasal, haciendo un rostro muy plano e inclinado hacia delante. Los *P. robustus* se conocen sólo de Sudáfrica, en los sitios de Swartkrans, Kromdraai y Drimolen, de entre 2,0 y 1,5 Ma. La dentadura y los rasgos del rostro son en general comunes con los precedentes, y tienen depresiones suborbitarias; en algunos rasgos del basicráneo se parecen a *Homo* (41). Se estima que eran algo más corpulentos.

La próxima crisis que afectará no a éstos, sí a los humanos, sobrevendrá hace menos de dos millones de años, poco antes del Límite Plioceno-Pleistoceno que se definió en 1985, en el corte estratigráfico expuesto en Vrica, SE de Italia, con edad de hace aproximadamente 1,8 Ma. Estamos, pues, hablando del periodo Gelasiense, hasta ahora contado como parte final del Plioceno, y pendiente de ser incluido en el Pleistoceno y en el Cuaternario por la Comisión Internacional de Estratigrafía.

#### IV

Los registros fósiles de homínidos entre hace 2,3 Ma y cerca de 2 Ma son muy escasos. Abundan en cambio alrededor de este último dato, y desde ahí hasta el final del Gelasiense, el hoy cuestionado límite basal del Pleistoceno, hace 1,806 Ma.

En niveles altos de la larga serie estratigráfica de Omo-Shungura en el extremo sur de Etiopía, la Toba G13, con más de 1,90 Ma, data una presencia del parántropo de Boise, y la Toba H2, menos de los 1,90 Ma, la de un humano sin determinación de especie, *Homo* sp. En el Hadar más al norte, faltan sedimentos por encima de la Toba BKT3 y del humano de AL 666.

En la Quebrada de Olduvai, Tanzania, el Miembro I de la formación está depositado por encima de un

basalto volcánico con varios datos hasta menos de 2,2 Ma. El fósil OH 5, próximo a los 2 Ma, es de *Paranthropus boisei*. Próximo a 1,9 Ma es un esqueleto parcial OH 62 atribuido a *Homo habilis* (42); el tipo de esta especie es la mandíbula OH 7, alta en este Miembro I con poco más de 1,8 Ma, como también los OH 8, OH 10 y OH 35 por encima de la Toba 1B. Algo más antiguo es el cráneo fragmentario y recompuesto OH 24, también de *H. habilis* y próximo a 1,9 Ma (43).

Las fecundas formaciones de Ileret y Koobi Fora del norte de Kenya, al Este del L. Turkana, proporcionaron un buen número de fósiles, desde el miembro que subyace a la Toba KBS, de hace 1,87 Ma, por encima de una gran discordancia tras la Toba Burgi de hace 2,58 Ma y con discordancias menores, y hasta las Tobas Okote de 1,75 Ma la inferior. Se han estudiado mandíbulas, dientes, huesos de los miembros y especialmente los cráneos ER-1813 y ER-1470, comparándolos también con el OH 24. Diferencias señaladas han llevado a distinguir a los ER-1470, ER-1813 y otros con el nombre de nueva especie *Homo rudolfensis*; pero no está claro para todos cuantos conocen estos fósiles que las diferencias de talla y las distancias vistas en análisis morfométricos multivariantes no puedan ser intraspecíficas (44).

En las cuevas de Swartkrans, Kromdraai y Sterkfontein de Sudáfrica se conocieron parántropos con dos nombres específicos distintos, que ahora se reúnen en el de *P. robustus*. Las edades de estos yacimientos son más imprecisas, y tienen también fósiles del género *Homo* sin determinación segura de especie distinta: Kromdraai KB E con poco más o menos de 2 Ma; en Swartkrans inferior SK 1, el cráneo SK 847 y las mandíbulas SK 15 y SK 45, de cerca de 1,8 Ma o menos; además de otros como SK 27. Se les refiere, no sin duda, a la especie *H. habilis*, o se tiene por seguro considerarlos como tribus de una gran especie, la primera del género *Homo*, difundida en África (45).

En tiempo muy próximo a los 1,9 Ma, hace poco más de 1,8 Ma, se produjo un hecho sin precedente y definitivo en la evolución humana: uno o dos grupos tribales se van de África, pasando por Suez y el Sinaí, descubriendo nuevas tierras. Sus descendientes se mantendrán y ocuparán progresivamente regiones y archipiélagos de Asia y Europa (46). Los fósiles

humanos más antiguos que se conocen fuera de África, los más próximos a ese dato poco anterior a 1,8 Ma, se hallan en Dmanisi, República de Georgia, al sur del Cáucaso y a las puertas de Europa. El sitio está bien datado por una lava volcánica de hace 1,85 Ma infrayacente y se conoce también el signo de la polaridad magnética normal del nivel fértil que lo sitúa antes o muy poco después del fin del Gelasiense. Además de abundantes y variados restos de fauna, y de utensilios líticos primitivos (47), se han podido estudiar un buen número de fósiles humanos entre ellos 4 cráneos y 4 mandíbulas, además de huesos del esqueleto poscraneal. Dos de las mandíbulas se corresponden con sus dos cráneos y los completan (48). Todos yacían en unas arenas compuestas de minerales y vidrios volcánicos con edad media de 1,81 Ma, productos de erupciones subcontemporáneas con los humanos, que rellenaban un hueco de la lava subyacente.

El sitio de Dmanisi es de los más trascendentes y brillantes entre los registros de la evolución humana, pero también sorprende y plantea preguntas bien difíciles a quienes quieran interpretar cómo funcionó o funcionaron los mecanismos evolutivos entre especies en este caso humano. Resulta increíble la diversidad que presentan los cinco o seis individuos que ocuparon un mismo lugar estricto, y a un mismo tiempo o casi el mismo.

El primer humano que se encontró, en 1991, la mandíbula D-211, conservaba todos los dientes en el cuerpo mandibular completo, le faltaban los ramos ascendentes. Su parecido más completo era con los *Homo ergaster* africanos, en particular las mandíbulas de Koobi Fora ER 730 y ER 992: la primera entre la Toba KBS y la Toba Okote, de hace por tanto entre 1,9 y 1,7 Ma, y la segunda sobre Okote con menos de 1,7. Conservaba algún rasgo más primitivo, y alguno avanzado como la serie molar totalmente decreciente  $M_1 > M_2 > M_3$ . Dos cráneos se hallaron pocos años después: sólo el neural de D-2280, con 780 cc. de capacidad, y el segundo D-2282, más pequeño, quizá femenino e inmaduro, parecidos a los ER 3733 y ER 3883, también de *H. ergaster* y por debajo y encima respectivamente de la Toba Okote; ambos con el rasgo primitivo de una anchura máxima muy próxima a la base. La segunda mandíbula, del año 2000, D-2600, está completa y es muy grande; con incisivos pequeños, caninos grandes, premolares birradiculados

y serie molar creciente,  $M_1 < M_2 < M_3$ , ramo muy alto, difiere de las conocidas de *H. ergaster*, más arcaica se parece del todo a *H. habilis* y le iría bien a un cráneo como el “rudolfense” ER 1470 (49).

En los años siguientes se descubrieron otros dos cráneos y sus mandíbulas respectivas que añadieron nueva información e insólitas sorpresas. El cráneo D-2700 y la mandíbula D-2735 yacían a pocos centímetros uno del otro. El primero es un cráneo pequeño muy completo con 600 cc. de capacidad, caninos prominentes, incisivos centrales grandes, algunos rasgos próximos a *H. ergaster* pero la mayoría lo asemejan a ER 1813 y otros tenidos como *H. habilis* en sentido estricto. Lo mismo cabe decir de la mandíbula, y ambos se hallaron acompañados por copiosos utensilios líticos del Modo 1, Olduvayense. Los últimos son un cráneo, D-3444, hallado a 2m del anterior, con capacidad de unos 650 cc., de un individuo senil, desdentado y con el premaxilar y maxilar reabsorbidos, y los alvéolos cerrados. Poco después, en el 2003, se encontró su mandíbula, también sin dientes ni sus alvéolos, y el hueso recrecido y cerrado en su lugar. Llevaría, pues, no pocos años desdentado este individuo. No eran pastores, mal pudo alimentarse con leche: ¿cómo pudo subsistir este humano tan primitivo con esta carencia tan primordial? Los autores reconocen que hubo de ser asistido por los familiares de su grupo: este sentido social de ayuda difícil era inesperado en humanos tan primitivos (50).

Desde luego también es sorpresa la magnitud de las variaciones en los rasgos de los humanos de Dmanisi, que llevaría a clasificar unos en la “especie” *H. ergaster* y a otros en *H. habilis*, o aun *H. rudolfensis*. Ello condujo, con el descubrimiento de la D-2600 a crear una nueva especie, *Homo georgicus*. No creo que esto aclare el problema. Tratemos más bien de recomponer e ilustrar el escenario. Estamos en tiempos de más de 1,8 Ma. La salida desde África de los antepasados de estos georgianos hubo de ser no muy posterior a los 1,9 Ma. Estamos, pues, en un tiempo más o menos próximo a la Toba KBS. Ahora bien, antes de la Toba KBS, en la serie de Koobi Fora, se registra un buen número de fósiles sólo de *H. habilis* en sentido estricto y de los que algunos llaman *H. rudolfensis*. Por encima de las Tobas Okote, menos de 1,6 Ma, salvo alguna rara excepción, sólo quedan ergásteres. Entre la KBS y la Okote inferior, o sea

entre 1,87 Ma y 1,75 Ma, se encuentra el último rudolfense, con un buen número de estrictos *H. habilis* y también unos cuantos *H. ergaster*. Esta situación de diversidad es lo más parecido a la de los contemporáneos en Dmanisi. El cambio o la diversificación ha debido de arrancar en dato próximo o no muy anterior al de la Toba KBS, o sea cerca de los 1,9 Ma; la diversidad duró poco más o menos cien mil años en pobladores ocupantes de los mismos espacios en África y fuera de África, pues fue en este intervalo, más probablemente en su primera parte, cuando se produjo el éxodo de una o pocas tribus: la separación o aislamiento de los portadores de uno y otro patrimonio genético no se había producido ni en Eurasia ni verosímelmente en África antes de 1,8 Ma. Y ya eran inteligentes, enseñados en la infancia prolongada y responsables. Tengamos también en cuenta que las capacidades cerebrales conocidas en Dmanisi están entre las mínimas conocidas para *H. ergaster* (600 cc.) y que se solapan sobre las máximas (700 cc.) de *H. habilis*, por encima, cierto, de las de parántropos, australopitecos y gorilas (51). Veremos también que este proceso evolutivo se solapa en el tiempo con una extrema crisis de aridez, además de enfriamiento global.

## V

En varios trabajos publicados se aborda la cuestión del posible influjo de factores ecológicos en la evolución humana, bien en general, o bien considerando sólo aspectos concretos del entorno, o partes limitadas de la evolución del grupo humano, como los australopitecos, los primeros del género *Homo* o la primera salida de África. Las opiniones que resultan sobre estas influencias difieren considerablemente. Desde luego sí es necesario tener en cuenta que factores geográficos como el volcanismo, la tectónica y los procesos de sedimentación que de ellos derivan influyen poderosamente en la formación de yacimientos y preservación en ellos de los registros fósiles (52): la presencia o ausencia de éstos en unas y otras épocas sí está condicionada por tales eventos geodinámicos, como también por el clima y los altibajos del nivel del mar.

Antes de discutir la cuestión y los posibles efectos de diversos factores ambientales del pasado en la

evolución humana, necesitamos tener un conocimiento fundado y crítico de la historia de tales factores y sus cambios más substanciales con la cronología precisa establecida y también criticada, para ser cotejada con la secuencia de cambios críticos en el grupo humano que puedan verse como respuestas adaptativas, igualmente con valoración de la seguridad de las cifras cronométricas.

Un resumen de los cambios significativos en los aspectos biológicos reconocidos en la diversidad taxonómica de los grupos humanos conocidos de edades pliocenas, puede ser el siguiente:

- Primero: Entre hace 5,3 Ma y 4,4 Ma sólo se conoce *Ardipithecus ramidus* de Etiopía.
- Una segunda fase, con la novedad del fecundo género de australopitecos, que termina con diversificación, transcurre entre hace 4,4 Ma y 3,6 Ma, en que es conocido *Australopithecus anamensis* primero, y luego el que le sustituye hace 3,9 Ma, *A. afarensis*, y se concluye con la crisis de diversidad, entre hace 3,6 y 3,3 Ma, en que se registran, además del afareense, el *A. bahrelghazali*, el *Kenyanthropus platyops*, y probablemente un *Paranthropus*.
- Tercero: En el medio millón de años que sigue, hasta hace 2,8 Ma, el único australopiteco subsistente registrado es el afareense, aunque cabe sospechar la existencia de algún parántropo, hace ya cerca de 3 Ma. Hace 2,8 Ma hasta 2,6 Ma sólo se sabe del *Australopithecus africanus* en el sur y del *Paranthropus aethiopicus* en el norte, como sustitutos del afareense. Al final de esta fase, sucede un nuevo abanico de diversidad con una novedad notable, pues entre hace 2,6 Ma y más de 2,3 Ma coexisten, además de los dos últimos, el *Australopithecus garhi* y, en distintas áreas geográficas, los primeros representantes del género *Homo*.
- Una última crisis en el clado humano se presenta, con distintos sucesos que convergen en datos muy próximos a hace 1,9 Ma: la diversificación biológica con la aparición de la nueva especie *Homo ergaster*, u *H. sapiens* ssp. *ergaster*, con rasgos funcionales y ciclo vital bien distintos; el progreso operativo, con sus implicaciones mentales, sociales y en el modo de vida, en el paso de la producción lítica al “Modo I evolucionaria”

do”, que no tarda en pasar al Modo 2 hace cerca de 1,7 Ma, y la salida de África de los primeros humanos que comienzan a extenderse por Eurasia.

Ahora tratamos de referir y secuenciar los cambios críticos o “eventos” datados en tiempos del Plioceno, que afectaron gravemente el medio geográfico, el clima en temperaturas y pluviosidad, el entorno vegetal y faunístico. La curva térmica alta y los niveles del mar elevados que dieron comienzo al Plioceno duraron cerca del millón de años. En tierras africanas se registran hábitats propicios de hace 4,4 Ma, con arbolado montano o bosques ribereños, y después de ese dato se encuentran más ámbitos abiertos en África Oriental (53). Algunos autores subrayan que no ven relación con señal de cambio climático en la primera aparición de *Australopithecus anamensis* sustituyendo a los *Ardipithecus*, hace entre 4,2 y 4,1 Ma (54).

Se ha definido una nueva especie de suino, *Kolpochoerus deheinzlini* con locotipo en Aramis 1 y dato de 4,39 Ma, que se registra en varios yacimientos con edades entre 5,5 Ma y 3,8 Ma, un recorrido muy semejante al de *Ar. ramidus*, en Chad y en Etiopía (55). Los suidos son buenos indicadores ambientales, bien estudiados en África, como lo son también los roedores (56).

Entre hace 3,7 y 3,5 Ma se registra un fuerte descenso del nivel del mar; cerca de 3,5 Ma reactivación tectónica compresiva, y en 3,6 Ma un comienzo de retroceso del bosque y extensión de la sabana. En esos datos cambió un buen número de faunas regionales. Entre hace más de 3,4 Ma y hace 3,2 Ma, se reconoce en el oeste de Kenya humedad y buena cubierta vegetal, con especies montanas y márgenes forestales en la cuenca del río Lomekwi y orillas lacustres, coincidiendo con el tiempo del *Kenyanthropus platyops* (57) y del australopiteco de Bahr-el-Ghazal. Análisis polínicos revelan descenso de la humedad hace 3,2 Ma; el bosque tropical perdió dominio hace unos 3 Ma (58).

Tras un lapso con nivel del mar recuperado, se registra un descenso desde hace 3 Ma o poco más; fuerte entre hace 2,9 y 2,8 Ma, y nivel muy bajo entre hace 2,7 y 2,5 Ma (59). Coinciden las notables elevaciones

de la corteza continental en altiplanos y cordilleras con contraste de descensos que se constatan entre hace 3 y hace 2,5 Ma: el Tibet subió un kilómetro y medio, desde un nivel próximo a 1500m a cerca de 3000m de altitud; los altiplanos de Bogotá y de Etiopía registraron subidas de entre uno y dos kilómetros, las cordilleras de la Antártida entre 2 y 3 km (60). Se activan las fallas verticales del Rift este-africano y se eleva el altiplano del sur de África unos 1000m o más, hace cerca y menos de 3 Ma (61); otras fuertes subidas ocurrieron en los Andes, las Montañas Rocosas y algunas cordilleras circunmediterráneas. Subsidiencias como contraste se dieron en los fondos oceánicos.

Entre 3,15 Ma y 2,85 Ma se ha registrado temperatura alta en superficies oceánicas en altas latitudes, bosque perennifolio en espacios que luego pasan a tundra, y menor extensión de desiertos (62).

La fuerte glaciación del Hemisferio Norte, que dio origen al Casquete Polar Ártico, que ha durado, con crecidas y recortes, hasta nuestros días, se registra hace 2,6 Ma, y se observa la coincidencia de este dato con el de eventos migratorios en faunas de mamíferos terrestres (63). En bóvidos de África son muchas las extinciones de especies y apariciones de nuevas entre hace menos de 2,85 Ma y más de 2,5 Ma (64). Recordemos la aparición de *Paranthropus aethiopicus* hace 2,7 Ma con exagerada tendencia hipermasticatora en el valle del Rift, y la de fósiles de *Homo* poco posterior y expansiva; la inferida de industria lítica no menos de 2,6 Ma. La tectónica y el cambio climático sin duda influyeron en los hábitats y diversificaron el régimen de lluvias. Su influjo aunque diacrónico en el mosaico vegetal y en la composición de las paleofaunas es obvio. Urge llenar vacíos en los registros, pero no cabe negar que afectaran a la evolución homínida.

Señalan diversos autores una aridez muy crecida en África Oriental hace 2,35 Ma con base en conjuntos polínicos bien datados (65), o alrededor de 2,3 Ma según se infiere de la desaparición de roedores (66). Coincide el dato cronométrico de la primera aparición conocida del parántropo de Boise —*P. boisei*—. Recordemos que entre 2,4-2,3 Ma se conoce el último de los australopitecos gráciles, *A. garhi*, y ocurren fósiles del género *Homo* sin determinación específica. Estos últimos perduraron en más de doscientos mil

años, hasta hace 2 Ma, y después con el nombre de *H. habilis* y otros, aguantando con diversos recursos la que varios autores refieren como la crisis máxima de aridez, por lo menos en África.

Así R. Bonafille con los estudios polínicos en el Rift encuentra la mayor sequía en la vegetación de hace 1,8 Ma y E. Vrba un número exagerado de nuevos taxones de bóvidos entre 1,9 y 1,7 Ma (67). Fuera de África, entre una docena o más de series de divisiones estratigráficas eurasiáticas basadas en la composición cambiante de faunas terrestres, una mitad coincide en situar los cambios significativos entre hace 2,1 y 1,9 Ma; el otro 50% en menos de 1,8 Ma. Del grupo de los parántropos hemos visto que en estos datos y después sobrevivió el *P. boisei* en África Oriental y floreció el *P. robustus* en Sudáfrica: se ha estudiado su parentesco y los posibles movimientos de homínidos entre estas regiones de África (68). En el género *Homo* se produjo el cambio más sobresaliente en dato ya próximo a 1,9 Ma: la aparición de un tipo humano bien distinto de los precedentes: el llamado *H. ergaster*, con rasgos decisivos de nuestra especie actual, *H. sapiens*, como dijimos antes. Son varios los yacimientos con fósiles humanos numerosos en este tramo cronológico y en todo el Rift que añaden significación a la contemporaneidad de este hecho evolutivo y de la primera migración de África a Eurasia con la grave crisis de aridez registrada en torno a este mismo dato de 1,9 Ma.

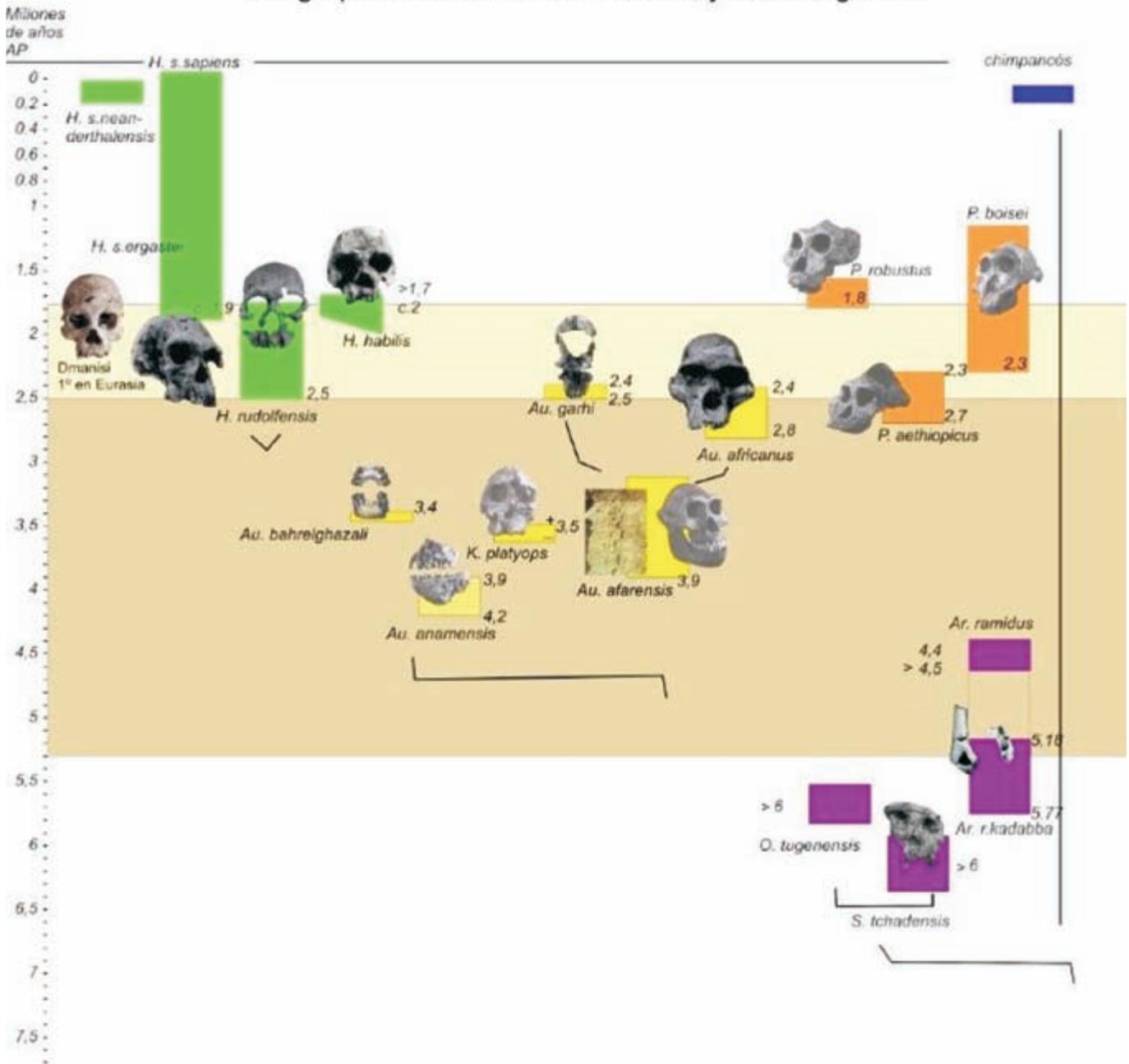
Otra revolución extraordinaria en la prehistoria humana se viene a datar, con estudios de distintas disciplinas, en el mismo tramo cronológico: el nuevo grado de desarrollo en la tecnología lítica, el conocido

como Paleolítico “Olduvayense (o Modo 1) evolucionado” (69), antes también llamado “Chelense”. La capacidad de previsión de múltiples cadenas y efectos, esto es, la función, la materia y forma del instrumento, y las secuencias y direcciones de los golpes para llegar a la forma deseada, manejable y eficaz del utensilio, no se habían conocido sistemáticamente hasta el reciente desarrollo del método experimental y analítico, que explica los “modos” de la litotecnica en la moderna Arqueología (70). El paso al “Modo 1 evolucionado” que se registra en el Rift esteafricano al tiempo del crecimiento telencefálico en los “*Homo ergaster*” u “*Homo erectus*” y del éxodo a Eurasia de unos pocos de entre los nuevos mutantes fue decisivo (71) para el desarrollo histórico de la humanidad actual, y futura. Esta escena vino a sumarse al cuadro de eventos como el origen del Orden Primates en el Cretácico, sustentado con críticos cambios planetarios de los relieves en tierra, alteraciones pelágicas y atmosféricas, climáticas, de la vegetación (72): así el origen de la bipedia vertical en la crisis Messiniense, y ya en el Plioceno el aumento del telencéfalo y de los años de aprender a romper piedras y a ser conscientes y responsables, acontecimientos que vinieron a concurrir con circunstancias explosivas semejantes.

## AGRADECIMIENTOS

El autor agradece la decisiva ayuda de Teresa García Díez, y del Museo Nacional de Ciencias Naturales y su personal, sin los cuales no hubiera podido terminarse este trabajo.

### Distribución en el tiempo del registro fósil de la evolución del grupo homínido en el Plioceno, y sus márgenes.



Nota: El periodo de hace 2.5-1.8 Ma está propuesto que pase a integrarse en el Pleistoceno.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Bardají, T., Zazo, C. & Goy, J.L. (2004) El límite Plioceno-Pleistoceno. *Zona Arqueológica*, 4(1): pp 14-19.
2. Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. & Prado, J.L. (1996) Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Münchener Geowiss. Abhandlungen*, 30: pp 265-319.
3. Cela-Conde, C.J., Aguirre, E., Ayala, F.J., Tobias, P.V., Turbón, D., Aiello, L.C., Collard, M., Goodman, M., Groves, C.P., Howell, F. Clark, Schwartz, J.H., Strait, D.S., Szalay, F., Tattersall, I., Wolpoff, M.H. & Wood, B. (2001) Systematics of Humankind. Statement from Palma 2000: An International Working Group on Systematics in Human Paleontology. *Ludus Vitalis*, 9(15): pp 179-182. También: Aguirre, E. (2001) Criteria to apply taxonomic categories to human fossils. *Ludus Vitalis*, 9(15): pp 171-178.
4. Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H.T., Likius, A., Aounta, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J.R., De Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Durringer, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehman, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Peláez Campomanes, P., Ponce de León, M., Rage, J.-C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A. & Zollikofer, C. (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418: pp 145-151.
5. Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K. & Coppens, Y. (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C. R. Académie des Sciences Paris. Earth and Planetary Sciences*, 332: pp 137-144.
6. Aguirre, E. (1986) Cambios en la corteza y envolturas terrestres al final del Cenozoico. En: *Quaternary Climate in Western Mediterranean*. Ed. F. López-Vera. Universidad Autónoma de Madrid: pp 423-439. Aguirre, E. (1996) Antecedentes y contextos del bipedismo vertical. En: *Significado de la postura y de la marcha humana*. Ed. A. Viladot. Editorial Complutense, Madrid: pp 51-67. Aguirre, E. (1999) Nuestros antepasados más antiguos. En: *La humanidad primitiva*. Ed. J. Altuna. Banco Bilbao Vizcaya. Servicio de Estudios, *El campo de las Ciencias y las Artes*, 136: pp 1-26.
7. White, T.D. (1986) *Australopithecus afarensis* and the Lothagam mandible. *Anthropus* (Brno), 23: pp 79-90.
8. WoldeGabriel, G., White, T.D., Suwa, G., Renne, P., Heinzelin, J. de-, Hart, W.K. & Heiken, G. (1994) Ecological and temporal placement of early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia. *Nature*, 371: pp 330-333.
9. White, T.D., Asfaw, B. & Suwa, G. (1996) *Ardipithecus ramidus*, a root species for *Australopithecus*. En: *The first humans and their cultural manifestations*. Ed. F. Facchini. A.B.A.C.O., Forlì: pp 15-23.
10. WoldeGabriel, G., Haile-Selassie, Y., Renne, P.R., Hart, W.K., Ambrose, S.H., Asfaw, B., Heiken, G. & White, T. (2001) Geology and paleontology of the Late Miocene Middle Awash valley. Afar rift, Ethiopia. *Nature*, 412: pp 175-178.
11. Haile-Selassie, Y. (2001) Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 412: pp 178-181. Ver también: Cela-Conde, C.J. (1996) Bipedal/Savanna/Cladogeny Model. Can it still be held? *History Philosophy Life Sciences*, 18: pp 213-224.
12. Hill, A. (2002) Paleoanthropological research in the Tugen Hills, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 42: pp 1-10.
13. Leakey, M. & Walker, A. (1997) Antiguos fósiles de homínidos en África. *Investigación y Ciencia*, agosto 1997: pp 70-75. Ward, C., Leakey, M.G. & Walker, A. (2001) Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 41: pp 255-368.
14. White, T.D., WoldeGabriel, G., Asfaw, B., Ambrose, S., Beyene, Y., Bernor, R.L., Boisserie, J.R., Currie, B., Gilbert, H., Haile-Selassie, Y., Hart, W.K., Hlusko, L.J., Howell, F.C., Kono, R.T., Lehmann, T., Louchart, A., Lovejoy, C.O., Renne, P.R., Saegusa, H., Vrba, E.S., Wesselman, H. & Suwa, G. (2006) Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. *Nature*, 440: pp 883-889.
15. White, T.D., Suwa, G., Simpson, S. & Asfaw, B. (2000) Jaws and teeth of *Australopithecus afarensis* from Maka, Middle Awash, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 111: pp 45-68.
16. Kimbel, W.H., Johanson, D.C. & Rak, Y. (1994) The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. *Nature*, 368: pp 449-451.
17. White, T.D. & Suwa, G. (1987) Hominid Footprints at Laetoli: Facts and Interpretations. *American Journal of Physical Anthropology*, 72: pp 485-514.
18. Tague, R.G. & Lovejoy, C.O. (1986) The Obstetric Pelvis of A.L. 288-1 (Lucy). *Journal of Human Evolution*, 15: pp 237-255.
19. White, T.D. & Johanson, D.C. (1989) The hominid composition of Afar Locality 333: some preliminary observations. En: *Hominidae*. Ed. G. Giacobini. Jaca

- Book, Milan: pp 97-101.
20. Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbew, W.H., Bobe, R., Geraads, D., Reed, D. & Winn, J.G. (2006). A Juvenile Early Hominin Skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature*, 443: pp 296-301.
  21. Kimbel, W.H. (1988) Identification of a partial cranium of *Australopithecus afarensis* from the Koobi Fora Formation, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 17(7): pp 647-656.
  22. Ward, S. & Hill, A. (1987) Pliocene Hominid Partial Mandible from Tabarin, Baringo, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 72: pp 21-37.
  23. Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E. & Pilbeam, D. (1995) The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature*, 378: pp 273-274.
  24. Leakey, M.G., Spoor, F., Brown, F.H., Gathogo, P.N., Klarie, C., Leakey, L.N. & McDougall, I. (2001) New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature*, 410: pp 433-440.
  25. Aguirre, E. (1970) Identificación de *Paranthropus* en Makapansgat. En: *Crónica del XI Congreso Nacional de Arqueología, Mérida, 1969*. Ed. E. Beltrán. Zaragoza: pp 98-124. Aguirre, E. (2000) *Evolución humana. Debates actuales y vías abiertas. Discurso*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid. (ver en pág. 29, figuras 11 y 12).
  26. Clarke, R.J. & Tobias, P.V. (1995) Sterkfontein Member 2 Foot Bones of the Oldest South African Hominid. *Science*, 269: pp 521-524.
  27. Clarke, R. (1998) First ever discovery of a well-preserved skull and associated skeleton of *Australopithecus*. *South African Journal of Science*, 94: pp 460-463.
  28. Tobias, P.V. (1997) A reconsideration of man's place in nature. En: *Memorias del VI Simposio Nacional de Primatología. Ciudad de México, julio-agosto de 1997*. México. Tobias, P.V. (1998) Ape-like *Australopithecus* after seventy years: was it a hominid? *The Journal of the Royal Anthropological Institute*, 4(2): pp 283-308.
  29. Toussaint, M., Macho, G.A., Tobias, P.V., Partridge, T.C. & Hughes, A.R. (2003). The third partial skeleton of a late Pliocene hominin (Stw 431) from Sterkfontein South Africa. *South African Journal of Science*, 99: pp 215-223.
  30. Kimbel, W.H., Johanson, D.C. & Rak, Y. (1994) *Nature*, citado en nota <sup>16</sup>.
  31. Arambourg, C. & Coppens, Y. (1968) Découverte d'un Australopithécien nouveau dans les gisements de l'Omo (Ethiopie). *South African Journal of Science*, 64: pp 58-59.
  32. Kimbel, W.H., White, T.D. & Johanson, D.C. (1988) Implications of KNM-WT 17000 for the Evolution of "Robust" *Australopithecus*. En *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*. Ed. F.E. Grine. Foundations of Human Behaviour. Aldine de Gruyter, New York: pp 259-268.
  33. Asfaw, B., White, T., Lovejoy, O., Latimer, B., Simpson, S. & Suwa, G. (1999) *Australopithecus garhi*: A New Species of Early Hominid from Ethiopia. *Science*, 284: pp 629-635.
  34. Suwa, G., White, T.D. & Howell, F.C. (1996) Mandibular Postcanine Dentition From the Shungura Formation, Ethiopia: Crown Morphology, Taxonomic Allocations, and Plio-Pleistocene Hominid Evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 101: pp 247-282.
  35. Sherwood, R.J., Ward, S.C. & Hill, A. (2002) The taxonomic status of the Chemeron temporal (KNM-BC1). *Journal of Human Evolution* 42(1/2): pp 153-184. Deino, A.L. & Hill, A. (2002) <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar dating of the Chemeron Formation strata encompassing the site of hominid KNM-BC1, Tugen Hills, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 42 (1/2): 141-152.
  36. Suwa, G., White, T.D. & Howell, F.C. (1996) *American Journal of Physical Anthropology*. Citado en nota <sup>34</sup>.
  37. Insignificante, no se tiene en cuenta por aa. como: Schwartz, J.H. & Tattersall, I. en su *The human fossil record* (4 vols.), vol. 2 *Craniodental morphology of Genus Homo (Africa and Asia)*. (2003).
  38. Kimbel, W.H., Johanson, D.C. & Rak, Y. (1997) Systematic Assessment of a Maxilla of *Homo* from Hadar, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 103: pp 235-262.
  39. Bromage, T.G., Schrenk, F. & Zonneveld, F.W. (1995) Paleoanthropology of the Malawi rift – an early hominid mandible from the Chiwondo Beds, northern Malawi. *Journal of Human Evolution*, 28: pp 71-108.
  40. Kimbel, W.H., Johanson, D.C. & Rak, Y. (1997), citado en nota <sup>38</sup>. Ver también: Asfaw, B. y otros en *Science*, 284 (1999) citado arriba, en nota <sup>33</sup>.
  41. Kimbel, W.H. (2007) The Species and Diversity of Australopithecines. En: *Handbook of Paleanthropology*. Ed. Henke, W. & Tattersall, I. Vol. 3, pp 1539-1573.
  42. Johanson, D.C., Masao, F.T., Eck, G.G., White, T.D., Walter, R.C., Kimbel, W.H., Asfaw, B., Manega, P., Ndessokia, P. & Suwa, G. (1987) New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, 327: pp 205-209.
  43. Tobias, P.V. (1991) *Olduvai Gorge*, vol. 4A y 4B. *The Skulls, Endocasts and Teeth of Homo habilis*. Cambridge University Press, Cambridge. También: Tobias, P.V. (2003) Encore Olduvai. *Science*, 299: pp

- 1193-1194.
44. Wood, B. (1992) Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature*, 355: 783-790. También: Fitch, F.J., Miller, J.A. & Mitchell, J.G. (1996) Dating of the KBS Tuff and *Homo rudolfensis*. *Journal of Human Evolution*, 30: pp 277-286.
  45. Grine, F.E., Jungers, W.L. & Schultz, J. (1996) Phenetic affinities among early *Homo* crania from East and South Africa. *Journal of Human Evolution*, 30: pp 189-225.
  46. Aguirre, E. & Carbonell, E. (2001). Early human expansions into Eurasia: The Atapuerca evidence. *Quaternary International*, 75: pp 11-18.
  47. Justus, A. & Nioradze, M. (2000) Neun Jahre Ausgrabungen in Dmanisi (Georgien, Kaukasus) – Ein Überblick. *Mitteilungen der Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, 21: pp 61-92.
  48. Lumley, H. de, Lordkipanidze, D., Féraud, G., García, T., Perrenoud, C., Falguères, C., Gagnepain, J., Saus, T. & Voinchet, P. (2002). Datation par la méthode  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  de la couche de cendres volcaniques (couche VI) de Dmanisi (Géorgie) qui a livré des restes d'hominidés fósiles de 1,81 Ma. *Académie des Sciences. Paléontologie humaine et préhistoire. C.R. Palevol*, 1: pp 181-189.
  49. Gabounia, L., Lumley, M.-A. de, Vekua, A., Lordkipanidze, D. & Lumley, H. de- (2002). Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). *Académie des Sciences. Paléontologie humaine et préhistoire. C.R. Palevol*, 1: pp 243-253.
  50. Agustí, J. & Lordkipanidze, D. (2005). *Del Turkana al Cáucaso*. National Geographic, RBA Libros, Barcelona.
  51. Aguirre, E. (2003) Primeros desarrollos de la mente humana. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 97(2): pp 251-269.
  52. WoldeGabriel, G., Heiken, G., White, T.D., Asfaw, B., Hart, W.K. & Renne, P. (2000) Volcanism, tectonism, sedimentation, and the paleoanthropological record in the Ethiopian Rift System. *Geological Society of America, Special Paper*, 345: pp 83-99. Ver también: Feibel, C.S. (1997) Debating the Environmental Factors in Hominid Evolution. *GSA Today*, 7(4): pp 1-7.
  53. WoldeGabriel y otros en *Nature*, 2001. Ver en nota <sup>10</sup>.
  54. White, T.D., WoldeGabriel, G., Asfaw, B., Ambrose, S., Beyene, Y., Bernor, R.L., Boissérie, J.-R., Currie, B., Gilbert, H., Haile-Selassie, Y., Hart, W.K., Hlusko, L.J., Howell, F.C., Kono, R.T., Lehmann, T., Louchart, A., Lovejoy, C.O., Renne, P.R., Saegusa, H., Vrba, E.S., Wesselman, H. & Suwa, G. (2006). Asa-Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. *Nature*, 440: pp 883-889.
  55. Brunet, M. & White, T.D. (2001) Deux nouvelles espèces de Suini (Mammalia, Suidae) du continent Africain (Ethiopie; Chad). *C.R. Académie des Sciences, Paris. Sciences de la Terre et des Planètes. Paléontologie*, 332: pp 51-57.
  56. Winkler, A.J. (2002) Neogene paleobiogeography and East African paleoenvironments: contributions from the Tugen Hills rodents and lagomorphs. En: *Paleoantropological research in the Tugen Hills, Kenya*. Ed. A. Hill. Special Issue *Journal of Human Evolution*, 42(1-2): pp 237-256.
  57. Leakey, M. y otros (2001) en *Nature*, 410: 433-440. Citado arriba, en la nota <sup>24</sup>.
  58. Bonefille, R. – Ver el capítulo 21 en el libro de Vrba, E.S., Denton, G.H., Partridge, T.C. & Burckle, L.H. (Eds). *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*. Yale University Press, New Haven. 1996. Wesselman, H. – Ver el capítulo 25 del mismo libro.
  59. Haq, B.U., Hardenbol, J. & Vail, P. (1988). Mesozoic and Cenozoic Chronostratigraphy and Eustatic Cycles. En: *Sea-Level changes – An integrated approach*. Ed. Wilgus, C.K. y otros. Soc. Econ. Paleont. Mineral, Special Publication, 42: pp 71-108. Recordemos que hace cerca de tres millones de años el descenso del nivel del mar y los movimientos continentales permitieron el paso de algunos pequeños mamíferos entre las Américas del Norte y del Sur, y el cierre definitivo de Panamá se produjo cerca de hace 2,5 Ma, según Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. (1996) LandMammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *München Geowissenschaft Abhandlungen*, 30: pp 265-319.
  60. Mörner, N.-A. (1994). Neotectonics in new perspectives. *Bulletin INQUA N.C.*: p. 63.
  61. Partridge, T.C., Bond, G.C., Hartnady, C.J.H., de Menocal, P.B. & Ruddiman, W.F. (1996). Climatic Effects of Late Neogene Tectonism and Volcanism. En: *Paleoclimate and Evolution with emphasis on human origins*. Ed. E.S. Vrba, G.H. Denton, T.G. Partridge & L.H. Burcke. Yale University Press, New Haven: pp 8-23.
  62. Prism Project Members: Barron, J., Cronin, T., Dowsett, H., Fleming, F., Holtz, Jr. T., Ishman, S., Poore, R., Thompson, R. & Willard, D. (1996) Middle Pliocene Paleoenvironments in the Northern Hemisphere: pp 197-212. En E.S. Vrba, G.H. Denton, T.G. Partridge & L.H. Burcke (Eds.), citado en la nota precedente.
  63. Opdyke, N.D. Mammalian Migration and Climate over the Last Seven Million Years. En: Vrba y otros (Eds.), ver nota <sup>62</sup>.

64. Vrba, E.S. (1996) The Fossil Record of African Antelopes (Mammalia, Bovidae) in Relation to Human Evolution and Paleoclimate. En Vrba y otros (Eds.), ver nota <sup>62</sup>: pp 385-424.
65. Bonefille, R. en: ver nota <sup>58</sup>.
66. Wesselman, H. en: ver nota <sup>54</sup>.
67. Ver Bonefille, citada en nota <sup>58</sup>, y Vrba, E., en nota <sup>65</sup>.
68. Turner, A. & Wood, B. (1993) Taxonomic and geographic diversity in robust australopithecines and other African Plio-Pleistocene larger mammals. *Journal of Human Evolution*, 24: pp 147-168.
69. Leakey, M. (1971) *Olduvai Gorge*, vol. 3. *Excavations in Beds I and II, 1960-1963*. Cambridge University Press, Cambridge.
70. Carbonell, E., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Sala, R., Vaquero, M. & Vergés, J.M. (1992) New elements of the logical analytic system. *First International Meeting on Technical Systems to Configure Lithic Objects of scarce elaboration* (Montblanc, 1992). *Cahier Noir*, 6 (Universidad Rovira i Virgili, Tarragona). Y: Vergés, J.M. (2003) *Caracterització dels models d'instrumental lític del Mode 1 a partir de les dades de l'anàlisi funcional dels conjunts litotècnics d'Aïn Hanech el-Kherba (Algèria), Monte Poggiolo e Isernia La Pineta (Italia)*. Tesis doctoral. Universidad Rovira i Virgili, Tarragona.
71. Aguirre, E. (2006) Arqueología y modelo evolutivo de la especie humana. *Zona Arqueológica*, 7, vol. 1: pp 10-17.
72. Aguirre, E. (2005) Cretácico, tiempo de órdenes evolutivos. En: *La vida y los ambientes en el Período Cretácico*. Ed. G. Meléndez & M. Moreno Azanza. SEPAZ, Mem. 7. Universidad de Zaragoza: pp 1-36.