

EVOLUCIÓN DE LOS PARÁNTROPOS

Francesc RIBOT TRAFÍ^{1*}

Luís GIBERT BEOTAS²

María LERÍA MORILLO³

Fernando GONZÁLEZ TAPIA¹

Mario GARCÍA BARTUAL⁴

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

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

³ Geologia, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain

⁴ Departament de Dibuix, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain

⁵ Grupo Cultural Paleontológico de Elche, Museo Paleontológico, Elche, Alicante, Spain

*Autor para correspondencia.

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

RESUM: Segons la majoria d'autors, els parantrops són un grup d'hominins complex compost per diferents espècies del gènere *Paranthropus* (*Paranthropus aethiopicus* y *Paranthropus boisei*, a l'est africà, i *Paranthropus robustus*, al sud), que va viure en el Plistocè inferior, amb una cronologia que aniria des 2,8 a 1,4 Ma. Aquest grup es caracteritzaria per la presència d'una sèrie de trets que conformen una morfologia facial típica: un complex masticatori especialitzat, amb una marcada megadontia postcanina, mandíbules robustes, cara plana i massiva i cresta sagital (en els mascles). La interpretació d'aquest grup com monofilètic vindria determinada per la inclusió de tots aquests hominins en un mateix gènere i la compartició de tots ells d'un avantpassat comú. No obstant això, la inclusió en aquest grup d'altres formes homininas podria donar prevalença a una interpretació polifilètica de la seva evolució.

RESUMEN: Según la mayoría de autores, los parántropos son un grupo de homininos complejo compuesto por diferentes especies del género *Paranthropus* (*Paranthropus aethiopicus* y *Paranthropus boisei*, en el este africano, y *Paranthropus robustus*, en el sur), que vivió en el Pleistoceno inferior, con una cronología que iría desde 2,8 a 1,4 Ma. Este grupo se caracterizaría por la presencia de una serie de rasgos que conforman una morfología facial típica: un complejo masticatorio especializado, con una marcada megadontia poscanina, mandíbulas robustas, cara plana y masiva y cresta sagital (en los machos). La interpretación de este grupo como monofilético vendría determinada por la inclusión de todos estos homininos en un mismo género y la compartición de todos ellos de un antepasado común. Sin embargo, la inclusión en este grupo de otras formas homininas podría dar prevalencia a una interpretación polifilética de su evolución.

SUMMARY: According to most authors, the paranthropes are a complex hominin group composed of different species of the genus *Paranthropus* (*Paranthropus aethiopicus* and *Paranthropus boisei*, in the East African, and *Paranthropus robustus*, in the south), which lived in the lower Pleistocene, with a chronology ranging from 2.8 to 1.4 Ma. This group would be characterized by the presence of a series of features that conform a typical facial morphology: a specialized masticatory complex, with a marked megadontic poscanine teeth, robust jaws, flat and massive face and sagittal crest (in males). The interpretation of this group as monophyletic would be determined by the inclusion of all these hominins in the same genus and the sharing of all of them from a common ancestor. However, inclusion in this group of other hominin forms could give rise to a polyphyletic interpretation of its evolution.

1. INTRODUCCIÓN

El género *Paranthropus* fue definido por Broom en 1938 para los restos de un homínido megadóntico de la cueva de Kromdraai en Sudáfrica. Actualmente, en este género se incluyen tres especies: *P. aethiopicus* y *P. boisei*, en el este de África, y *P. robustus*, en el sur.

P. aethiopicus (fig. 1A) es el más antiguo y está datado entre 2,8 y 2,2 Ma. Su holotipo es Omo 18-1967-18 (Arambourg & Coppens, 1968), una mandíbula edéntula procedente del miembro C de la formación Shungura en Etiopía (> 2,6 Ma), al que dichos autores nombraron *Paraustralopithecus aethiopicus*, y en su hipodigma se incluye el famoso “cráneo negro” KNM-WT 17000. Su distribución comprende Etiopía y Kenia.

P. boisei (fig. 1B) está datado entre 2,3 y 1,4 Ma. Su holotipo es el cráneo OH 5 (Leakey, 1959). Se encuentra distribuido por Etiopía, Kenia, Tanzania y Malawi.

P. robustus (fig. 1C) presenta una cronología

que oscila entre 2 y 1,5 Ma. El holotipo es TM 1517 (fragmentos craneofaciales y dientes), procede de la cueva de Komdraai en Sudáfrica, y fue descrito por Robert Broom en 1938. Su distribución se restringe a Sudáfrica.

La primera cita que se tiene de las formas “robustas” es la de 1938, cuando Robert Broom da a conocer TM 1517 de Kromdraai; para estos restos Broom propuso el nombre de *Paranthropus robustus*. En 1948, Broom y su colaborador John T. Robinson describieron los restos de un cráneo bastante completo (SK 46) procedente de la cueva de Swartkrans (Sudáfrica), con fuertes similitudes con TM 1517, y que bautizaron como *Paranthropus crassidens*.

Por su parte, en el este los descubrimientos se hicieron esperar algo más, y no sería hasta 1959 en que Mary Leakey encontró en Olduvai (Tanzania) varios fragmentos de cráneo (OH 5), una forma hiperrobusta descrita por Louis Leakey, a la que llamó *Zinjanthropus boisei*. El eminente paleoantropólogo sudafricano Phillip V. Tobias se encargó de hacer la fantástica reconstrucción del cráneo.



Fig. 1: cráneos de las tres especies de *Paranthropus* reconocidas mayoritariamente. A) *P. aethiopicus* (KNM-WT 17000 —West Turkana, Kenia—); B) *P. boisei* (OH 5 —Olduvai, Tanzania—); C) *P. robustus* (SK 48 —Swartkrans, Sudáfrica—).

En 1964, el matrimonio Leakey descubrió en el lago Natron (Tanzania) una mandíbula casi completa perteneciente a la misma especie y que encajaba perfectamente en el cráneo OH 5. En 1985, Alan Walker, en el West Trukana (Kenia) encontró el famoso cráneo sin dientes KNM-WT 17000 (“Blak Skull”), cuya anatomía fue descrita por el propio Walker y colaboradores en 1986, conocido posteriormente como *P. aethiopicus*.

Otros hallazgos importantes del grupo “robusto” son: el cráneo DNH 7 (“Eurydice”), posible hembra perteneciente a *P. robustus*, que procede de la cueva Drimolen (Sudáfrica) y que fue descubierto por André Keyser en 2000; el cráneo KNM-ER 406 y el cráneo parcial KNM-ER 732, posibles macho y hembra, respectivamente, de *P. boisei*, procedentes del East Trukana y descubiertos por Richard Leakey en 1969, y el cráneo con mandíbula KGA 10-525 de Konso (Etiopía), posible macho de *P. boisei*, publicado por Gen Suwa y su equipo en 1997.

La inclusión en un mismo género de las tres formas estaría determinada por una serie de características derivadas comunes a este

grupo (tabla 1) y que son el resultado de un proceso de especialización de 1) el complejo masticatorio —mandíbulas masivas; molarización de los premolares; gran tamaño de los molares; fuerte espesor del esmalte dental; zigomáticos robustos, frontalizados y expandidos lateralmente; origen del masetero muy alto, con cresta zigomaticoalveolar recta u oblicua; presencia, al menos en los machos, de cresta sagital, e inclinación acusada del paladar duro respecto al PHF -[plano horizontal de Frankfurt]- (notable “clinorrinquia”)—, y 2) del drenaje venoso cerebral, que se hace a través del sinus (seno) occipital marginal (O/M) agrandado .

Determinar el origen y la evolución de los parántropos es fundamental para clarificar dos cuestiones primordiales en el conocimiento de estos homínidos: por una parte, solucionar la tan debatida monofilia de este grupo, y, por otro, establecer una clara interpretación taxonómica.

Entre las especies de homínidos fósiles, algunas semejanzas se deben a la homoplasia y algunas son heredadas de un antepasado compartido. Las semejanzas homoplásicas

Tabla 1. Características comunes de los taxones robustos del este (*P. aethiopicus* y *P. boisei*) y sur de África (*P. robustus*)

- Región facial media aplanada
- Cara elevada respecto al neurocráneo
- Cara posterior a la rama mandibular alta
- Zigomático muy robusto
- Fuerte proyección anterior del hueso zigomático
- Cresta zigomaticoalveolar recta
- Arco zigomático alto, encima del plano oclusal
- Clivus nasoalveolar acanalado que entra en el piso de la cavidad nasal
- Partes nasal e intranasal del clivus no diferenciadas
- Fuerte espesor del paladar duro
- Inserción anterior del vómer coincidente con la espina nasal anterior
- Débil separación vomeral/inserción septal anterior
- Huesos nasales anchos superiormente
- Región infraorbitaria alta
- Agujero infraorbitario bajo
- Débil juga canina
- Ausencia de fosa canina
- Presencia de costa supraorbitalis
- Escama frontal huidiza con trigono frontal
- Región frontal deprimida detrás de la costa supraorbitalis y entre las líneas temporales anteriores
- Fuerte convergencia frontal de las líneas temporales
- Marcada constricción postorbitaria
- Presencia de cresta sagital, al menos en los machos
- Petroso inclinado coronalmente
- Timpánico profundo verticalmente, con fuerte proceso vaginal
- Mastoides bulboso, hinchado y proyectado lateralmente más allá de la cresta supramastoidea
- Compuesto cresta temporal/nucal
- Canal supraglenoideo ancho
- Presencia de sinus occipital marginal (sinus O/M)
- Mandíbulas robustas
- Rama mandibular absoluta y relativamente alta
- Incisivos en la línea bicarina
- Posición medial de las raíces de I² respecto a los márgenes la apertura nasal
- Megadontia poscanina extrema
- Premolares con raíces molarizadas
- Contorno oval de P³
- Tamaño relativo de C⁴ pequeño
- Molares inferiores con cúspulas accesorias
- Hiperespesor del esmalte dental

ocurren cuando las especies están tan estrechamente relacionadas que las similitudes evolucionan paralelamente a medida que se adaptan a los mismos ambientes. La homoplasia oscurece los intentos de encontrar relaciones filogenéticas (McHenry, 2003).

Si *P. robustus* y *P. boisei* comparten un antepasado común del cual surgen ambos, estaríamos claramente ante un caso de grupo monofilético, así, las grandes semejanzas morfológicas y anatómicas podrían definir perfectamente la pertenencia al mismo género de los dos.

En diversos trabajos de Constantino y Wood acerca de la historia natural de *P. boisei* (Constantino & Wood, 2004, 2007; Wood & Constantino, 2007), se concluye que posiblemente el modelo monofilético sea el más consistente y/o el más parsimonioso, pero no descartan completamente que las grandes similitudes morfonatómicas entre ambos taxones se pudieran deber a un proceso de homoplasia. La evidencia métrica dental indica que *P. boisei sensu stricto* o *P. boisei sensu lato* son distintos de *P. robustus* (Constantino y Wood, 2004). Sin embargo, ¿los “robustos” del este y el sur de África evolucionaron de un ancestro

dente de homoplasia, con ambos linajes que exhiben una tendencia morfológica hacia la hipertrofia masticatoria y megadontia poscanina extrema.

De ser así, en lugar de un clado robusto habrían dos: uno en el este y otro en el sur, con una evolución independiente de cada uno. En este caso, las diferentes especies pertenecerían a dos linajes separados y no podrían agruparse en un solo género, *Paranthropus* (Cela-Conde & Ayala, 2007).

Generalmente, los argumentos en favor de un clado “robusto” se basan en una morfología craneofacial especializada en producir poderosas fuerzas durante la masticación, esta morfología se observa en la dentición (fuerte megadontia poscanina, gran espesor del esmalte dental); la mandíbula (robusta y con rama mandibular alta); el zigomático (proyectado anteriormente, alto, robusto y con cresta zigomáticoalveolar recta), y la presencia, al menos en los machos, de cresta sagital en el cráneo.

2. LOS FÓSILES Y LAS DIFERENTES INTERPRETACIONES

En las décadas de 1960 y 1970, el árbol evolutivo más aceptado era el que en su base situaba a *Australopithecus africanus*, del cual partirían dos ramas: una para el grupo de los parántropos y otra que conduciría a *Homo* (Pilbeam, 1972; Tobias, 1973, 1976) (fig. 2A); aunque no todos los autores pensaban de la misma manera, así, para Robinson (1963, 1972), el hecho de que los parántropos presentaran una morfología, especialmente en los molares, más primitiva que los gráciles hizo que planteara un modelo evolutivo diferente, en el que *A. africanus* (para él *Homo africanus*) era el antepasado de la línea de *Homo*, mientras que los parántropos compartían un antepasado común con *A. africanus* (fig. 2B).

Con la publicación, en 1978, de una nueva especie de *Australopithecus* en Hadar (Etiopía) y Laetoli (Tanzania), *A. afarensis* —en adelante *Praeanthropus afarensis* o *Pr. afarensis*— (Johanson et al., 1978), la interpretación filogenética de los homínidos cambia, y el debate

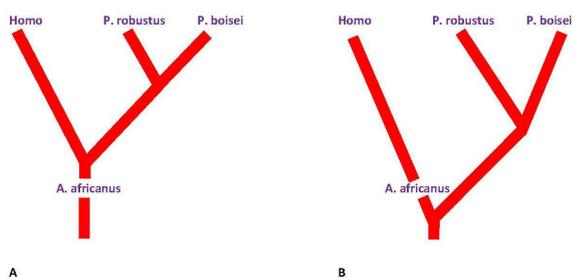


Fig. 2: filogenias que muestran las relaciones evolutivas de los parántropos mayoritariamente aceptados en las décadas de 1960 y 1970. A) Árbol propuesto por Pilbeam (1972) y Tobias (1973, 1976); B) Árbol propuesto por Robinson (1963, 1972).

común reciente exclusivo de ellos mismos y, por lo tanto, formaron un grupo monofilético, o los distintos taxones regionales de *Paranthropus* evolucionaron de manera independiente (Wood & Constantino, 2007)? Alternativamente, si las dos variantes regionales surgieran de forma independiente, sería un caso sorpren-

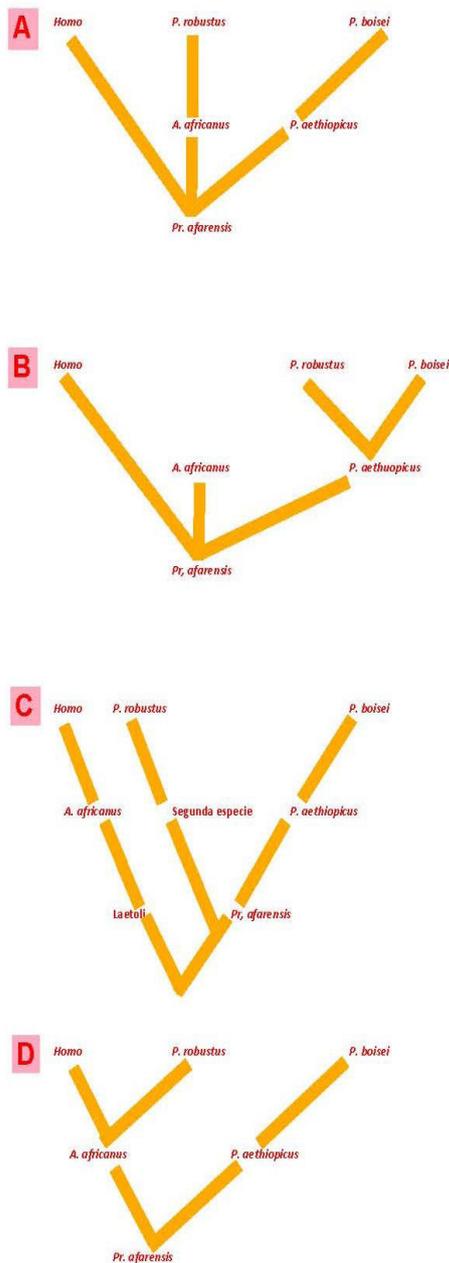


Fig. 3: filogenias que muestran las relaciones evolutivas de los parántropos después del descubrimiento del cráneo de *Paraustralopithecus aethiopicus* (KNM-WT 17000). A) Walker et al. (1986); B) Kimbel et al. (1988), Wood (1992) y Strait et al. (1997); C) Falk (1988); D) Skelton y McHenry (1992).

Tabla 2. Características primitivas de *Paranthropus aethiopicus* —compartidas con *Praeanthropus afarensis*—

- Marcado prognatismo facial
- Énfasis posterior de la cresta sagital
- Divergencia de las líneas temporales por debajo de lambda
- Base craneal poco flexionada
- Relación posterior/anterior del temporalis grande
- Articulación temporomandibular llana y abierta anteriormente
- Proceso posglenoideo anterior al timpánico
- Neumatización extensiva de la escama temporal
- Ángulo parietomastoideo fuertemente expandido (¿muesca asterónica?)
- Presencia de O/M sinus para el drenaje venoso cerebral
- Larga distancia entre M1 y la articulación temporomandibular
- Fila dental anterior absolutamente grande
- Arcada dental maxilar convergente posteriormente
- Forma rectangular de la arcada dental
- Incisivos procumbentes
- Paladar llano y somero
- Nasion coincidente con glabella

se hace más intenso. Johanson y White (1979) proponen un modelo en que de *Pr. afarensis* surgen dos líneas, una que conduce a *Homo* y otra que lleva a *A. africanus*, y de este a *Paranthropus*, aunque en el esquema de Johanson y White no hay diferenciación específica de las formas robustas. Sin embargo este esquema resultó controvertido; así, Tobias (1980) clasifica los homínidos de Hadar y Laetoli como subespecies de *A. africanus*, por lo que su esquema evolutivo no se tienen que modificar; Olson (1981, 1985) asigna los ejemplares más gráciles a *Homo* y los más robustos (Laetoli y localidad 333 de Hadar) a *Paranthropus*.

Con el descubrimiento de KNM-WT 17000 (Walker et al., 1986), el esquema se complica ligeramente. En un principio se pensó que las dos formas del este pertenecían a la misma especie, *P. boisei* (Walker et al., 1986; Walker & Leakey, 1988; Leakey & Walker, 1988; Brown et al., 1993; Wood et al., 1994), con un amplio rango de variabilidad intraespecífica; el argumento para defender esta postura era que las diferencias entre KNM-WT 17000 y las formas hiperrobustas del este, básicamente en el marcado prognatismo de las regiones faciales media e inferior del primero y el notable ortognatismo de los segundos, se deben a que KNM-WT 17000 es un espécimen más primitivo, con lo que defienden una evolución anagenética entre ambos. Walker et al. proponen un modelo polifilético, en el que KNM-WT 17000 sería el antepasado de *P. boisei* en el este, mientras que en el sur, *P. robustus* sería el descendiente de *A. africanus* (fig. 3A). Por su parte, Wood et al. toman como modelo el tamaño dental y los índices mandibulares y concluyen que las dos

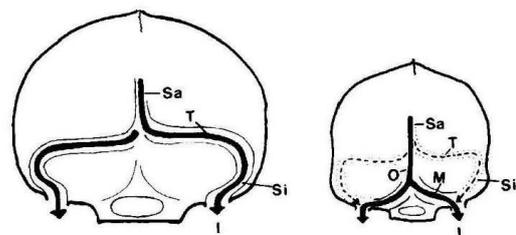


Fig. 4: sistemas de drenaje venoso. A) Sistema transverso-sigmoideo, mayoritario en homínidos y humanos actuales; B) Sistema occipital-marginal, presente en el 100% de *Praeanthropus afarensis* y los parántropos. I: vena sagital interna; M: seno marginal; O: seno occipital; Sa: seno sagital superior; Si: seno sigmoideo; T: seno transversal. Tomada de Falk y Conroy, 1983.

formas robustas del este deben incluirse en la especie *boisei*; así, clasifican las formas más antiguas como *P. aff. P. boisei* y las más modernas como *P. boisei sensu stricto*. Por otro lado, Kimbel et al. (1988) y Kimbel and White (1988) diferencian claramente entre *P. aethiopicus* (KNM-WT 17000) y *P. boisei*. La compartición de muchos caracteres primitivos con los preantropinos podría hacernos pensar que KNM-WT 17000 pertenece a este grupo, pero, por otro lado, la existencia de rasgos derivados exclusivamente con las formas robustas (tablas 1 y 2), así como la presencia de las características comunes y definitorias del grupo “robusto” citadas más arriba, rebaten este argumento, ya que las características derivadas son básicas para poder establecer relaciones sistemáticas. De esta manera, estos autores plantean un esquema diferente, en el que *Pr. afarensis* sigue estando en la base del árbol y de él surgirían tres ramas, los parántropos, *A. africanus* y *Homo*; en la primera rama, *P. aethiopicus* sería el antepasado común de los parántropos, en la segunda, *A. africanus* sería una pequeña rama del árbol surgida directamente de *Pr. afarensis* y sin continuidad evolutiva, y la tercera sería la rama de *Homo* (Kimbel et al., 1988; Wood, 1992; Strait et al., 1997) (fig. 3B). Aunque no todos los paleoantropólogos coinciden con este punto de vista, Falk (1988), sobre la base de las diferencias en el modelo del drenaje venoso cerebral separa los homínidos de Hadar y Laetoli en dos grupos, el primero estaría en la base de los robustos del este africano, donde *P. aethiopicus* sería una forma intermedia entre estos y *P. boisei*, mientras que el segundo estaría en la línea que conduce a *Homo* (fig. 3C), lo que refleja un esquema polifilético, lo mismo que el esquema de Skelton y McHenry (1992), en el que de *Pr. afarensis* salen dos ramas, *P. aethiopicus* y *A. africanus*, y de este último otras dos, los parántropos y *Homo* (fig. 3D).

3. ORIGEN DE LOS ROBUSTOS

Como hemos visto, muchos autores defienden que *Pr. afarensis* está en la base de todos los homínidos, por un lado *Homo* y por otro los

“robustos”. Sin embargo, también hemos visto que otros autores sitúan a *Pr. afarensis* exclusivamente en la base de los “robustos”, entre ellos Todd R. Olson, Dean Falk y Yoel Rak. Olson (1978, 1985) discute la posibilidad que *Pr. afarensis* esté en la base de *Homo*, por presentar una morfología del basicráneo, concretamente la de la región mastoidea, derivada con los parántropos. Para este autor, el basicráneo está mínimamente influenciado por factores extrínsecos, por lo que tiende a ser altamente conservativo en su morfología en comparación con otras partes del cuerpo (y del cráneo) que interactúan más directamente con el medio externo. Por lo que el basicráneo tiene una alta relevancia taxonómica. El modelo primitivo de basicráneo sería el que exhiben los hominoideos africanos. Sin embargo, Kimbel et al. (1985) discuten este modelo, y esgrimen la amplia variabilidad que tiene esta región craneal en los hominoideos y humanos, fósiles y actuales. Asimismo, Ashton y Zukerman (1952) ya habían demostrado que los hominoideos africanos presentan un tamaño y expansión del proceso mastoideo muy variable. Kimbel et al. concluyen que la región mastoidea de *Pr. afarensis* corresponde al modelo primitivo para los homínidos.

Hipótesis de Falk

La paleoneuróloga Dean Falk ha estudiado en profundidad el modelo de drenaje venoso en los cráneos homínidos. En el trabajo de 1983, junto a Conroy (Falk & Conroy, 1983), demuestra que *Pr. afarensis*, *P. boisei* y *P. robustus* comparten una característica diferencial, la presencia de seno O/M agrandado para el drenaje venoso en el 100% de los ejemplares de las tres formas. En el modelo de senos O/M agrandados, una gran proporción de sangre venosa es drenada a la vena yugular interna y al plexo vertebral a través de un sistema O/M agrandado. Esta es una característica poco usual, ya que en los actuales hominoideos africanos se presenta en una baja frecuencia (*Gorilla*, 16%; *Pan*, 17%), igual que en *H. sapiens* (< 10%) (Falk, 1986) (fig. 4). En todos los homínidos, la forma generalizada de drenaje es a través del seno transversal

sigmoide; en este modelo, la sangre fluye desde el seno sagital superior hasta el seno transverso-sigmoide y luego sale del cráneo a través de la vena yugular interna. Debido a la baja frecuencia de seno O/M agrandado en los homínidos y a que durante la ontogenia el seno transverso-sigmoide se desarrolla antes que el seno O/M (la secuencia ontogenética es: transverso → transverso + O/M → transverso – O/M; la última parte de la secuencia indica la reducción del O/M [Kimbel, 1984]), se deduce que la condición primitiva es la alta frecuencia del modelo transverso-sigmoide (Kimbel, 1984; Falk, 1986).

Los parántropos y *Pr. afarensis*, que se caracterizan por la presencia de senos O/M agrandados, también pueden tener senos transversos-sigmoides reducidos o incluso estar ausentes.

En todos los humanos existen pequeños senos O/M que llevan la sangre a uno o a ambos márgenes del foramen magnum donde fluye al plexo vertebral; desde el foramen magnum, el seno O/M continúa lateralmente a la región donde transporta la sangre a la vena yugular interna. Por tanto, el flujo sanguíneo en este sistema puede ser derivado al plexo vertebral o a la vena yugular interna, lo que dependerá de las restricciones posturales y respiratorias momentáneas. Eso es así porque existe una

relación directa entre la presión venosa vertebral y la presión cerebrospinal a lo largo del esqueleto axial. En una postura vertical, cuando la presión torácica es elevada (durante la espiración), la sangre venosa vertebral drena a las regiones de más baja presión, por lo que se evita el retorno al tórax de la sangre venosa vía las venas yugulares internas, que se sustituye por el plexo vertebral venoso hasta que la presión torácica vuelve a descender (Aiello & Dean, 1997). Por otro lado, cuando la presión intratorácica es baja en la postura vertical (durante la inspiración), la sangre tiende a drenar a través del sistema yugular interno. La conclusión de Falk (Falk & Conroy, 1983; Falk, 1986, 1988) es que debido a las bajas frecuencias de presencia de O/M agrandado en los homínidos africanos actuales (*Gorilla* y *Pan*), la condición primitiva sería la presencia del modelo de drenaje venoso a través del seno transverso-sigmoide, mientras que en *Pr. afarensis* y los parántropos se fijaría el modelo de drenaje a través del seno O/M agrandado. Para esta autora, esta fijación sería el resultado de una adaptación epigenética del sistema circulatorio relacionado con el bipedalismo.

Si tenemos en cuenta que los primeros homínidos eran mayoritariamente cuadrúpedos nudilleadores, con un bipedalismo esporádico

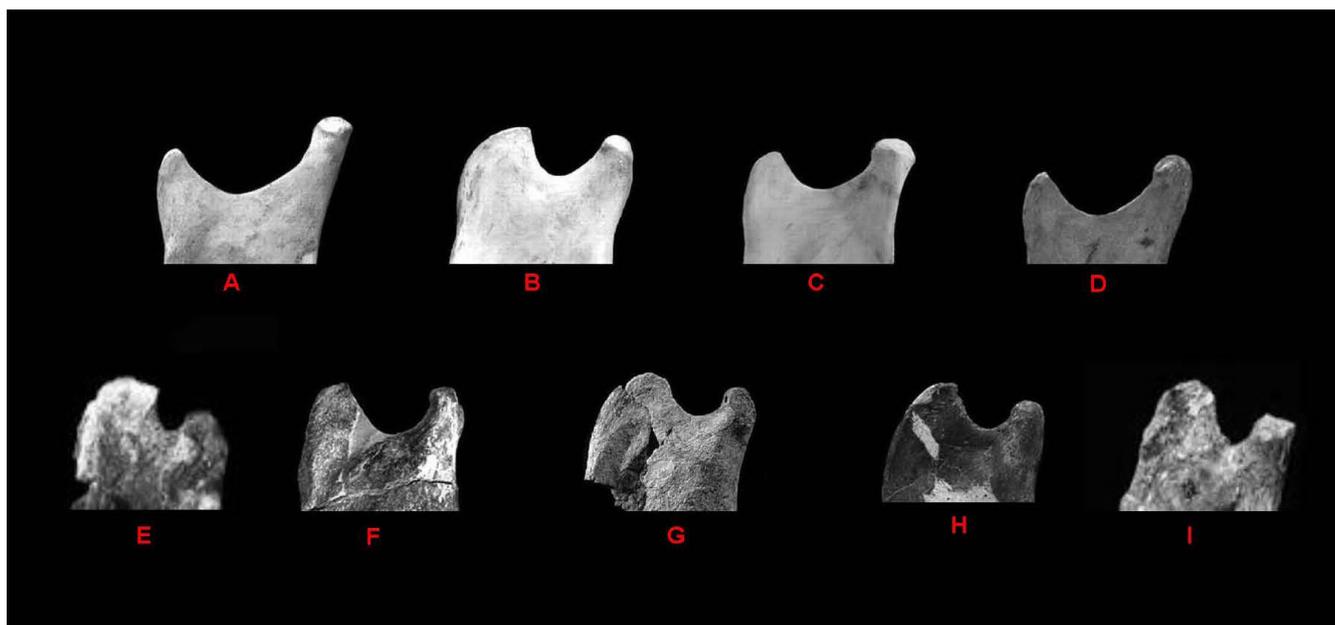


Fig. 5: modelos de morfología de la parte superior de la rama mandibular. Modelo primitivo: A) *Pongo*; C) *Pan*; D) *Homo*. B) Modelo derivado en *Gorilla*; Modelo derivado en *Praeanthropus afarensis* y los parántropos: E) A.L. 333-43b (*Pr. afarensis*); F) A.L. 822-1 (*Pr. afarensis*); G) MAK-VP 1-83 (*Pr. afarensis*); H) SK 23 (*P. robustus*); I) SK 34 (*P. robustus*). Modificada en parte de Rak et al. (2007).

(no obligatorio) y con capacidades arborícolas —como los gorilas y chimpancés actuales— (Sarmiento, 1998 —in part—; Richmond et al., 2001; Ribot et al., 2016), podemos plantear que la consecución del bipedalismo obligatorio en la rama robusta fue el resultado de la selección del seno O/M agrandado frente al seno transverso-sigmoide heredado del antepasado común, en pequeños grupos aislados de homínidos a medida que los hábitats se hicieron más abiertos y áridos. Lo cual nos indicaría que el bipedalismo se podría haber originado independientemente en dos ramas homínidas (la de *Pr. afaensis/Paranthropus* y la de los pre-*Homo/Homo*).

Kimbel (1984) replica a Falk, y argumenta que las frecuencias del seno O/M agrandado en *Pr. afarensis* serían del 86%, en *P. robustus* del 100% y en *P. boisei* del 80%. Y concluye que la validez de usar el sistema del seno O/M agrandado para reconstruir la filogenia de los homínidos es cuestionable, debido a las fluctuaciones en las frecuencias de los diferentes tipos de drenaje venoso en el linaje de *Homo*, y que el sistema de drenaje por el seno O/M agrandado y por el transverso-sigmoide son estadios adaptativos equivalentes.

En la contrarreplica, Falk responde que las frecuencias para *Pr. afarensis* y *P. boisei* que expone Kimbel son erróneas, ya que en realidad, en *Pr. afarensis* la frecuencia es del 100%, porque Kimbel en su muestra incluye el fragmento craneal de Laetoli (L.H. 21) y además argumenta que, aunque la porción del occipucio que reproduce el seno O/M está roto, se observa un amplio seno transverso-sigmoide. Sin embargo, Falk replica que la presencia de un seno transverso-sigmoide no implica la ausencia de un seno O/M agrandado (Falk, 1986), además, como otros autores, sitúa los homínidos de Laetoli en otro grupo taxonómico diferente a *Pr. afarensis*, *Pr. africanus* (p. ej., Olson, 1985; Falk, 1988; Ribot et al., 2004). Asimismo, la frecuencia del 80% en *P. boisei* se debería a la inclusión en estudio de Kimbel de los fragmentos craneales Omo 323-76-898 y Omo L338y-6: en el primer caso, la porción izquierda del occipital se ha perdido, por lo que no se puede saber si el

seno O/M agrandado estaba presente, ya que normalmente esta característica es unilateral; en el segundo caso, el occipital es muy fragmentario, y la presencia de seno transverso-sigmoide en los dos lados no implica que no hubiera un seno O/M agrandado en las partes del occipital que faltan. Por tanto, para Falk la presencia de seno O/M agrandado está presente en el 100% de los ejemplares de las tres especies en los que la parte relevante del occipital se conserva.

Además, la aseveración de Kimbel de que la validez de establecer filogenias usando la presencia de seno O/M agrandado es cuestionable debido a las fluctuaciones de las frecuencias de los diferentes tipos de drenaje en los homínidos actuales y fósiles, es contestada por Falk argumentando que las fluctuaciones de las frecuencias de un rasgo previamente fijado indica la relajación de las presiones que una vez mantuvieron esa característica constante en una población. En *Homo* se puede deber a la relajación en la evolución posterior de las presiones de selección sobre el bipedalismo, que se correlacionaron con adaptaciones epigenéticas en el drenaje venoso cerebral en los bípedos más antiguos, lo que pudo haber ocurrido concomitantemente con la selección de otras vías para suministrar sangre desde el cráneo al sistema de venas cerebral. Finalmente, respecto a la afirmación de Kimbel que el sistema O/M agrandado y el sistema transverso-sigmoide son estadios adaptativos equivalentes, Falk comenta que esta suposición está claramente refutada por los estudios fisiológicos sobre el flujo sanguíneo craneal bajo diferentes restricciones posturales.

Hipótesis de Rak

Más recientemente, Rak et al. (2007) —Rak, anteriormente fue un autor implicado en la defensa de *Pr. afarensis* como antepasado de los linajes “robusto” y de *Homo*— exponen la hipótesis que *Pr. afarensis* está en la base exclusivamente de los “robustos”. Dicha hipótesis la sustentan en la morfología de la parte superior de la rama mandibular.

En *Pr. afarensis* y en *P. robustus* (en *P. aethiopicus* y *P. boisei* no se puede observar debi-



Fig. 6: cráneos representativos de la “segunda especie”. De izquierda a derecha: Sts 71 (hembra); StW 252 (macho); StW 505 (macho).

do a lo fragmentario o a la pérdida de esta zona en las mandíbulas de estos taxones que se han encontrado hasta ahora), el proceso condilar (posterior, que se articula con la base del cráneo) es más bajo que el proceso coronoides (anterior, donde se inserta el músculo temporal), cuya punta se dirige hacia atrás y presenta un amplia base, y entre ambos procesos está la escotadura sigmoidea, que en estos homínidos es estrecha, profunda y confinada, lo que hace que la escotadura represente una pequeña porción de la amplitud total de la rama, y cuya parte más profunda se sitúa más cercana al proceso condilar (fig. 5). Esta misma morfología se encuentra en *Gorilla*.

Sin embargo, la morfología más generalizada es la que se encuentra en *Homo sapiens*, *Pan* y *Pongo*, donde el proceso coronoides es más bajo que el condilar, con una escotadura sigmoidea muy ancha y su parte más profun-

Tabla 3. Morfología de las formas atribuidas a la “segunda especie” de Sterkfontein miembro 4 y Makapansgat

Características primitivas compartidas con *Praeanthropus afarensis*

- Caninos e incisivos muy grandes
- Incisivos procumbentes
- Marcado prognatismo alveolar
- Amplio diastema entre I² y C*
- Anchura máxima de los huesos nasales inmediatamente encima de la apertura piriforme; con el ápex afilado en nasion; poca distancia entre nasion y glabella y sutura frontomaxilar por debajo de nasion

Características derivadas con *Paranthropus robustus*

- Zigomáticos situados anteriormente, lo que da una región nasal aplanada o ligeramente ahuecada
- Leve concavidad en el frontal, por encima de glabella
- Glabela no prominente
- Nasio situado encima de la sutura frontomaxilar cerca de glabella
- Margen supraorbital delgado y aplanado
- Marcado acercamiento de las líneas temporales, justo posterior al margen supraorbital
- El proceso zigomático de la maxila se curva lateralmente en el punto anterior de la raíz mesiobucal de P⁴
- Premolares y molares muy grandes, con proporciones similares a las de *Paranthropus*

Datos tomados de Clarke (1988).

da está más cercana al proceso coronoides, cuya base representa un porcentaje grande de la amplitud de la rama (fig. 5).

Para estos autores, la morfología presente en *H. sapiens* y *Pan* es la primitiva, ya que también es la que se encuentra en *Pongo* —*outgroup* en este estudio—. El hecho que la morfología que se observa en *Gorilla* sea la misma que la de *Pr. afarensis* y *P. robustus* se debería a una homoplasia, ya que si aceptamos una filogenia en que chimpancés y humanos son grupos hermanos (como lo demuestran los estudios genéticos, inmunológicos, cromosómicos, etc., así como los de anatomía), y que el orangután representa la forma primitiva de los hominoideos, esta deducción es la más parsimoniosa. Esta morfología une a *Pr. afarensis* y *P. robustus* en un mismo clado. Así, en este clado habría que incluir *A. africanus*, ya que la única mandíbula de esta especie que conserva esta parte de la

Tabla 4. Características morfológicas de los molares superiores de la “segunda especie” comparadas con *Australopithecus africanus* y *Homo* temprano

- Morfología de la corona molar muy similar entre la “segunda especie” y *Paranthropus*
- La morfología de la corona molar es muy similar entre *A. africanus* y *Homo* temprano
- Pequeña cuenca oclusal relativa al perfil de la corona en *Paranthropus* y la “segunda especie” (evidente especialmente para el M²)
- M¹ y M² anchos en *Paranthropus* y la “segunda especie”
- M¹ y M² en *A. africanus* y *Homo* temprano más estrechos que en *Paranthropus* y la “segunda especie”
- Mayor contribución del paracono a la superficie total de la corona de M¹ en *Paranthropus* y la “segunda especie”
- En *A. africanus* hay una mayor contribución del protocono a la superficie total de la corona de M¹
- Mayor contribución de las cúspides bucales a la superficie total de la corona en *Paranthropus* y “segunda especie” con respecto a *A. africanus* y *Homo* temprano
- Aumento relativo del tamaño de las cúspides mesiales para M² y M³ en *Paranthropus* y la “segunda especie”
- Notable variabilidad de M³, especialmente en *Paranthropus*

Datos tomados de Fornai (2009).

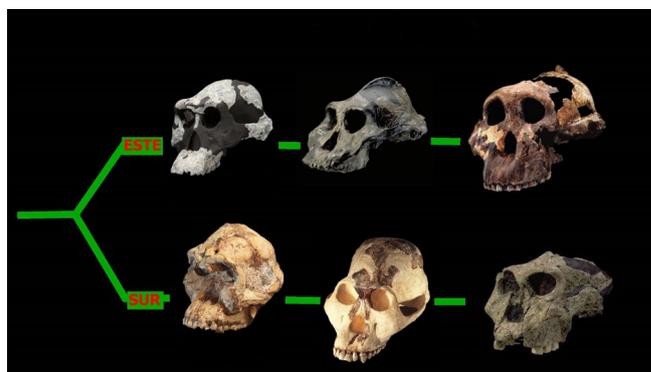


Fig. 7: propuesta de filogenia y taxonomía de los parántropos.

rama mandibular (Sts 7), presenta la misma morfología que *Pr. afarensis* y *P. robustus*. Asimismo, Rak et al. plantean dos escenarios alternativos, pero poco probables: a) que la idéntica morfología en *Pr. afarensis* y *P. robustus* se deba a una homoplasia, lo que seguiría excluyendo a *Pr. afarensis* de la línea de *Homo*, y b) que la morfología primitiva para todo el grupo hominino sea la presente en *Pr. afarensis*, pero en este caso tendría que haber existido una evolución reversa; además, *Ardipithecus ramidus* exhibe una morfología idéntica a la de los chimpancés y *H. sapiens*.

Así, el origen de todo el grupo robusto podría buscarse perfectamente en *Pr. afarensis*, básicamente por la presencia en todos ellos de 2 rasgos derivados: 1) dominio del sinus O/M agrandado para el drenaje venoso cerebral (Falk & Conroy, 1983; Falk, 1986, 1988), y 2) la morfología derivada de la parte superior de la rama mandibular (Rak et al., 2007). La presencia de estas dos características en *Pr. afarensis* y los parántropos, y su ausencia — una muy baja frecuencia— en los chimpancés y en *Homo*, plantea seriamente que *Pr. afarensis* sea miembro del grupo “robusto” y se excluya de la línea que conducirá a *Homo*.

4. LOS ROBUSTOS: ¿MONOFILÉTICOS O POLIFILÉTICOS?

Según la hipótesis vigente, *P. boisei* y *P. robustus* tendrían un antecesor común en *P. aethiopicus*. La presencia en los tres taxones de los rasgos comunes al grupo (tabla 1), así como una morfología muy primitiva en *P. aethiopicus* confirmarían este supuesto (tabla 2). De ser así, los parántropos formarían un grupo monofilético.

El esquema representado en la figura 3B (Kimbel et al., 1988; Wood, 1992; Strait et al., 1997) es claramente monofilético, mientras que los representados en la figura 3A (Walker et al., 1986), 3C (Falk, 1988) y 3D (Skelton & McHenry, 1992) muestran un modelo polifilético para la evolución de los robustos.

P. aethiopicus exhibe, por un lado, una morfología muy primitiva presente en *Pr. afarensis* (tabla 2), especialmente en el prognatismo de las regiones faciales media e inferior y en las inserciones y morfología nucales, mientras que por otro presenta una serie de características derivadas exclusivamente con las formas robustas (tabla 1); ello lleva a pensar a muchos autores que *P. aethiopicus* es

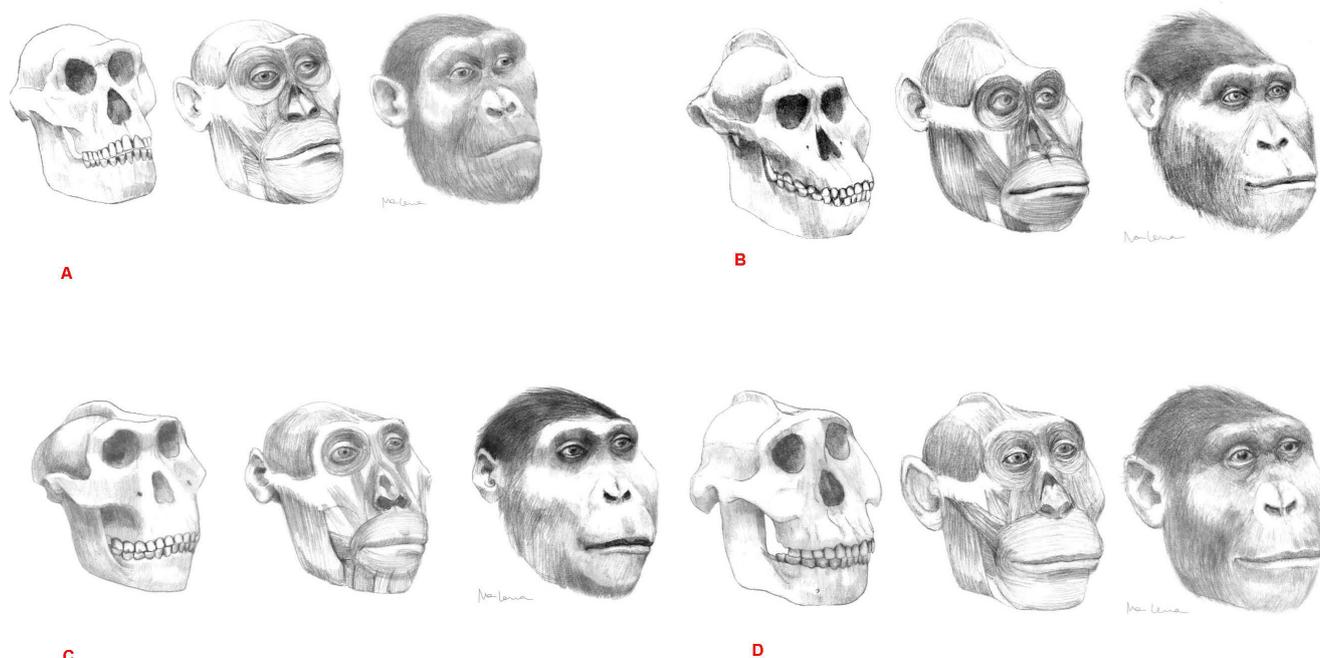


Fig. 8: reconstrucción artística de algunas de las especies que constituyen el grupo de los parántropos. A) *Praeanthropus afarensis*; B) *Paraustralopithecus aethiopicus*; C) *Paranthropus robustus*; D) *Zinjanthropus boisei*. Dibujos realizados por María Lería.

una forma intermedia entre *Pr. afarensis* y los robustos. Kimbel et al. (1988) concluyen que KNM-WT 17000 no presenta algunos de los rasgos derivados de *P. boisei*, mientras que exhibe muchas características primitivas compartidas con otros homínidos con la excepción de *P. boisei* (ver figura 16.1 en Kimbel et al., 1988). Estos autores señalan el hecho de que la presencia de caracteres primitivos y derivados en *P. aethiopicus* indicaría que filogenéticamente sería una forma intermedia entre *Pr. afarensis* y el clado robusto; asimismo, esta morfología derivada junto con el rango temporal (2,8-2,2 Ma) hacen de esta especie un probable candidato a antepasado común de *P. robustus* y de *P. boisei*. Así, el modelo monofilético establece que el origen de todo el grupo robusto se encontraría en el este africano con *Pr. afarensis*, mientras que *P. aethiopicus* podría ser el candidato ideal a antepasado común de la forma hiperrobusta del este y de la robusta del sur.

El estudio comparativo de 60 características morfoanatómicas entre diferentes taxones realizado por Strait et al. (1997) da un fuerte respaldo a la hipótesis del clado monofilético, que se refleja en un árbol muy parecido al de Kimbel et al. (1988) (fig. 3B). Sin embargo, Skelton y McHenry, en su artículo de 1992, ya habían comentado que las características masticatorias contribuyen desproporcionadamente en la construcción de filogenias en los homínidos, y concluyen que los rasgos pertenecientes a la poderosa masticación de los robustos no son fiables para reconstruir la filogenia de estos homínidos. Frente a este argumento, Strait y colaboradores incluyen en su estudio un árbol en el que eliminan 30 características posiblemente relacionadas funcionalmente con la masticación, y el resultado sigue siendo el mismo, los parántropos forman un clado monofilético. Sin embargo, hemos observado que de las 30 características que quedan, teóricamente no relacionadas con la masticación: 6 no se pueden observar en *P. aethiopicus* por lo limitado de la colección de fósiles de este taxón; 12 no las comparten los tres taxones, y 12 son compartidas por los tres, con lo que queda un margen de solo 12

características compartidas.

Hay una serie de autores que abogan por la polifilia en el grupo robusto. Aunque en muchos casos, los argumentos favorables a este planteamiento no tienen una fuerza especial. Así, por ejemplo, McCollum (1999) cita que en *P. boisei* hay una serie de características no relacionadas con el tamaño de su dentición poscanina, por ejemplo, la morfología distintiva de P⁴ —en *P. boisei* es el hipocónido el que contribuye a la expansión del talónido, mientras que en *P. robustus* es el entocónido— y las proporciones distintas de las cúspides de los molares inferiores, más pequeños en *P. robustus* que en los dos taxones geológicamente más antiguos de África Oriental. Para esta autora esto puede significar que las formas oriental y sudafricana tuvieran orígenes filogenéticos separados. Por su lado, Ungar & Sponheimer (2011), sin entrar en este debate, hace notar que, a pesar de que ambas formas se atribuyen al mismo género, *Paranthropus*, no hay ninguna superposición en sus composiciones de isótopos de carbono en el esmalte de los molares, lo cual es una rareza para congéneres entre mamíferos existentes.

En 1988, Falk expone un árbol claramente polifilético para los robustos (fig. 3C, según la fig. 4.3 de Falk, 1988), donde la línea del este sería *Pr. afarensis* → KNM-WT 17000 (*aethiopicus*) → raza robusta esteafricana (*boisei*), mientras que la del sur sería Stw 252 y otros restos (“segunda especie” australopitecina no definida) → raza robusta sudafricana (*robustus*).

En este planteamiento, la clave se encuentra en la denominada “segunda especie” de Sterkfontein miembro 4 y Makapansgat. Se trata de una serie de restos procedentes de los dos yacimientos y de niveles asociados con *A. africanus*, cuya datación podría estar alrededor de los 2,5 Ma. Se han encontrado varios restos craneales, de los cuales los más significativos serían Sts 71, StW 505 y StW 252 (fig. 6), el primero sería una hembra, mientras que los otros dos serían machos. Su morfología es intermedia entre *Pr. afarensis* y *P. robustus* (tabla 3), y su datación es similar a la de *P. aethiopicus*. A pesar de que muchos autores

los clasifican como *A. africanus* (Brian, 1981; Lockwood, 1999; Lockwood & Tobias, 1999) y atribuyen las diferencias entre la “segunda especie” y *A. africanus* a la variabilidad y/o al dimorfismo sexual, Clarke (2008) rechaza esta afirmación con los siguientes argumentos, que se encuentran tanto en machos (StW 52, Sts 71) como en hembras (StW 505) de la “segunda especie”. Lo que invalida la hipótesis del dimorfismo sexual y la variabilidad:

- Cúspides más hinchadas y bulbosas.
- Caninos e incisivos grandes respecto a la dentición poscanina.
- Borde superciliar delgado (StW 252, macho).
- Cigomáticos situados anteriormente, lo que da una región nasal aplanada o ligeramente ahuecada.
- El proceso frontal del maxilar se extiende lateralmente en lugar de curvarse hacia atrás, como ocurre en *A. africanus*.
- La región interorbitaria es ancha.
- Nasion situado encima de la sutura frontomaxilar, cerca de glabella.
- Glabela no prominente.
- Margen superciliar delgado o mínimamente desarrollado.
- Incipiente ahuecamiento supraglabelar.
- Occipucio más vertical y redondeado.
- Cara más larga que en *A. africanus*.
- En los machos, las líneas temporales se unen posteriormente, formando una pequeña cresta sagital posterior.

A los argumentos de Clarke, hay que añadir los resultados de 2 estudios de las denticiones de la “segunda especie”: Fornai (2009), mediante un estudio geométrico morfométrico de los molares maxilares, confirma las diferencias de la “segunda especie” con *A. africanus* y *Homo*, y su similitud con *Paranthropus* (resumen en tabla 4), por lo que sugiere la posibilidad de la existencia de otra especie en Sudáfrica similar a *P. robustus*; Mayer (2016) compara el tamaño de los molares superiores de StW 252 con *P. robustus*, *A. africanus* y *Homo*, y concluye que para M¹ y M² StW 252 es diferente a la muestra de comparación, asimismo, los ejes canónicos de las puntuacio-

nes indican un tamaño distinto a *P. robustus* y *A. africanus*, lo que para este autor indicaría la presencia de un nuevo taxón en Sterkfontein. A estos restos atribuidos a la “segunda especie” se podría añadir, según Clarke (Clarke, 2008, 2015), el esqueleto casi completo, StW 573, de Silberberg Grotto (Sterkfontein miembro 2), donde el cráneo muestra una morfología similar al resto de cráneos de la “segunda especie”: presencia de un arco zigomático anterior profundo, cresta nucal e inion prominentes, cresta sagital posterior, margen supraorbital delgado y cara larga, y esta morfología le separa de *A. africanus*, también el homínido de Jacovec Carvern, cuya calota (StW 578) presenta fuertes semejanzas con StW 252 y el temporal se asemeja al de *Pr. afarensis*; hay que resaltar la clavícula (StW 606), que es muy parecida a la de *Pan* (Clarke, 2015). Tanto Silberberg Grotto como Jacovec Carvern tendrían más de 3 Ma, e incluso podrían llegar a 3,5 Ma.

Todas estas evidencias nos llevan a la conclusión de la existencia de la “segunda especie”, a la que Clarke (2008, 2015) denomina *Australopithecus prometheus* (Dart, 1948). Dart clasificó los primeros restos de Makapansgat (MLD 1 —occipital— y MLD 2 —mandíbula—, así como un cráneo incompleto —MLD 37/38—) como *A. prometheus* por sus diferencias morfológicas con *Plesianthropus transvaalensis* (Sts 5 —*A. africanus*—): occipucio más verticalizado, cúspides de los dientes poscaninos grandes y bulbosas, cara aplanada, escama frontal baja y cresta sagital (en los machos). Del estudio de la dentición de MLD 2, Aguirre (1970) propuso su inclusión en el género *Paranthropus*. Sin embargo, el gran tamaño de la dentición anterior le asemeja a *A. africanus*, por lo que Clarke prefiere clasificarlo como otra especie (“segunda especie”), *A. prometheus*.

Pensamos que esta mezcla de características en la “segunda especie”, primitivas (con *Pr. afarensis*) y derivadas (unas con *A. africanus* y otras con *P. robustus*), le confieren a este grupo la categoría de un género aparte; lo mismo sucedería con *P. aethiopicus*, cuya morfología primitiva (compartida con *Pr. afa-*

rensis) y derivada (compartida con los robustos del sur y el este africanos) permite clasificarlo como un género distinto a los otros (*Paraustralopithecus*).

Todos estos argumentos nos indican que *P. boisei* y *P. robustus* no compartieron un antepasado común y, por tanto, forman un clado polifilético. De ser así, *P. robustus* y *P. boisei* no se pueden clasificar en el mismo género, ya que un mismo género no puede tener dos orígenes distintos. Según nuestra hipótesis, en el este africano *Pr. afarensis* evolucionó a *Pa. aethiopicus* y de este a *Z. boisei*, y en el sur homínidos semejantes a *Pr. afarensis*, como StW 573 y StW 578, evolucionaron hacia la denominada “segunda especie” y esta originó a *P. robustus*. Las relaciones evolutivas de los parántropos se muestran en la figura 7.

En la figura 8 mostramos las reconstrucciones de los diferentes géneros que componen el grupo de los parántropos.

5. BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, E. (1970): *Identificación de “Paranthropus” en Makapansgat*. Crónica del XI Congreso Nacional de Arqueología, Mérida, 1969, pp. 98–124.
- AIELLO, L. & DEAN, C. (1997): *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. London: Academic Press Limited.
- ARAMBOURG, C. & COPPENS, Y. (1968): *Découverte d'un Australopithécien nouveau dans les gisements de l'Omo (Ethiopie)*. South African Journal of Science 64: 58-59.
- ASHTON, E.H. & ZUKERMAN, S. (1952): *The mastoid process in the chimpanzee and gorilla*. American Journal of Physical Anthropology 10: 145-154.
- BRIAN, C.K. (1981): *The Hunters or the Hunted?* Chicago: University of Chicago Press.
- BROWN, B.; WALKER, A.; WARD, C.V. & LEAKEY, R.E. (1993): *New Australopithecus boisei calvaria from East Lake Turkana, Kenya*. American Journal of Physical Anthropology 91: 137-159.
- CELA-CONDE, C.J. & AYALA, F.J. (2007): *Human Evolution. Trails of the Past*. Oxford: Oxford University Press.
- CLARKE, R.J. (1988): *A new Australopithecus cranium from Sterkfontein and its bearing on the ancestry of Paranthropus*. En: (Grine, F. Ed.) *Evolutionary History of the “Robust” Australopithecines*, New York: Aldine de Gruyter, pp. 285-292.
- CLARKE, R.J. (2008): *Latest information on Sterkfontein's Australopithecus skeleton and a new look at Australopithecus*. South African Journal of Science 104: 443-449.
- CLARKE, R.J. (2015): *Australopithecus from Sterkfontein Caves, South Africa*. En: (Reed, K.E.; Fleagle, J.G. & Leakey, R.E. Eds.) *The Paleobiology of Australopithecus*, Heidelberg, New York, London: Springer, pp. 105-124.
- CONSTANTINO, P. & WOOD, B. (2004): *Paranthropus paleobiology*. En: Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Madrid: Museo Arqueológico Regional, pp. 136-151.
- CONSTANTINO, P.J. & WOOD, B.A. (2007): *The Evolution of Zinjanthropus boisei*. Evolutionary Anthropology 16: 49-62.
- DART, R.A. (1948): *The Makapansgat proto-human Australopithecus prometheus*. American Journal of Physical Anthropology 6: 259-283.
- FALK, D. (1986): *Evolution of cranial blood drainage in hominids: enlarged occipital/marginal sinuses and emissary foramina*. American Journal of Physical Anthropology 70: 311-324.
- FALK, D. (1988): *Enlarged Occipital/Marginal Sinuses and Emissary Foramina: Their Significance in Hominid Evolution*. En: (Grine, F.E. Ed.) *Evolutionary History of the “Robust” Australopithecines*, New York: Aldine de Gruyter, pp. 85-96.
- FALK, D. & CONROY, G.C. (1983): *The cranial venous sinus system in Australopithecus afarensis*. Nature 306: 779-781.
- FORNAI, C. (2009): *Testing the second australopithecine species hypothesis for the South African site of Sterkfontein: Geometric morphometric analysis of maxillary molar teeth*. M.S. Thesis, University of the Witwatersrand.
- JOHANSON, D.C. & WHITE, T.D. (1979): *A systematic assessment of early African hominids*. Science 203: 321-330.
- JOHANSON, D.C.; WHITE, T.D. & COPPENS, Y. (1978): *A new species of the genus Australopithecus (Primates: Hominidae) from the Pliocene of eastern Africa*. Kirtlandia 28: 1-14.
- KEYSER, A.W. (2000): *The Drimolen skull: the most complete australopithecine cranium and mandible to date*. South African Journal of Science 96: 189-193.

- KIMBEL, W.H. & WHITE, T.D. (1988): *Variation, sexual dimorphism and the taxonomy of Australopithecus*. En: (Grine, F.E. Ed.) *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*, New York: Aldine de Gruyter, pp. 175-192.
- KIMBEL, W.H. (1984): *Variation in the pattern of cranial venous sinuses and hominid phylogeny*. *American Journal of Physical Anthropology* 63: 243-263.
- KIMBEL, W.H.; WHITE, T.D. & JOHANSON D.C. (1985): *Craniodental morphology of the hominids from Hadar and Laetoli: evidence of "Paranthropus" and Homo in the Mid-Pliocene of eastern Africa*. En: (Delson, E. Ed.) *Ancestors: the hard evidence*, New York: Liss, p 120-137.
- KIMBEL, W.H.; WHITE, T.D. & JOHANSON, D.C. (1988): *Implications of KNM-WT 17000 for the evolution of the "Robust" Australopithecus*. En: (Grine, F.E. Ed.) *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*, New York: Aldine de Gruyter, pp. 259-268.
- LEAKEY, L.S.B. (1959): *A new fossil skull from Olduvai*. *Nature* 184: 491-493.
- LEAKEY, R.E.F. & WALKER, A. (1988): *New Australopithecus boisei specimens from East and West Lake Turkana, Kenya*. *American Journal of Physical Anthropology* 76: 1-24.
- LOCKWOOD, C. & TOBIAS, P.V. (1999): *A large male hominin cranium from Sterkfontein, South Africa, and the status of Australopithecus africanus*. *Journal of Human Evolution*. 36: 637-685.
- LOCKWOOD, C. (1999): *Sexual dimorphism in the face of Australopithecus africanus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 106: 97-127.
- MAYER, C. (2016): *Does tooth size matter?: A dental measurement analysis on StW 252 from Sterkfontein, South Africa*. Thesis, Georgia State University.
- MCCOLLUM, M.A. (1999): *The Robust Australopithecine Face: A Morphogenetic Perspective*. *Science* 284: 301-305.
- McHENRY, H.M. (2003): *"Robust" Australopithecines, our family tree, and homoplasy*. En: (Ember, C.R.; Ember, M. & Peregrine, P.N. Eds.) *New directions in Anthropology*, Saddle River, NJ: Prentice Hall.
- OLSON, T.R. (1978): *Hominid phylogenetics and the existence of Homo in Member 1 of the Swartkrans Formation, South Africa*. *Journal of Human Evolution* 7: 159-178.
- OLSON, T.R. (1981): *Basicranial morphology of the extant hominoids and Pliocene hominids: The new material from the Hadar Formation, Ethiopia, and its significance in early human evolution and taxonomy*. En: (Stringer, C.B. Ed.) *Aspects of Human Evolution*, London: Taylor and Francis, pp. 99-128.
- OLSON, T.R. (1985): *Cranial morphology and systematics of the Hadar Formation hominids and "Australopithecus" africanus*. En: (Delson, E. Ed.) *Ancestors: the hard evidence*, New York: Liss, pp. 102-119.
- PILBEAM, D. (1972): *The ascent of man*, New York: Macmillan.
- RAK, Y.; GINZBURG, A. & GEFFEN, E. (2007): *Gorilla-like anatomy on Australopithecus afarensis mandibles suggests Au. afarensis link to robust australopiths*. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 6568-6572.
- RIBOT, F.; GIBERT, J.; IGLESIAS, A. & GARCÍA BARTUAL M. (2004): *Tiempo y modo en la evolución homínida 20 años después. I: sistemática*. En: *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Madrid: Museo Arqueológico Regional, pp. 326-335.
- RIBOT TRAFÍ, F.; GIBERT BEOTAS, L.; LERÍA MORILLO, M.; GONZÁLEZ TAPIA, F. & GARCÍA BARTUAL M. (2016): *Paleohabitats: la clave de la evolución humana*. *ISURUS* 9: 24-39.
- RICHMOND, B.G.; BEGUN, D.R. & STRAIT, D.S. (2001): *Origin of human bipedalism: thew knucklewalking hypotheses revisited*. *Yearbook of Physical Anthropology* 44 (Suppl 33): 71-105.
- ROBINSON, J.T. (1963): *Adaptive radiation in the australopithecines and the origin of man*. En: (Howell, F.C. & Bourlier, F. Eds.) *African ecology and human evolution*. Chicago: Aldine, pp. 397-428.
- ROBINSON, J.T. (1972): *Early Hominid Posture and Locomotion*. Chicago: University of Chicago Press.
- SARMIENTO, E.E. (1998): *Generalized quadrupeds, committed bipeds and the shift to open habitats: an evolutionary model of hominid divergence*. *American Museum Novitates* 3250: 1-78.
- SKELTON, R.R. & McHENRY, H.M. (1992): *Evolutionary relationships among early hominids*. *Journal of Human Evolution* 23: 309-349.
- STRAIT, D.S.; GRINE, F.E. & MONIZ, M.A. (1997): *A reappraisal of early hominid phylogeny*. *Journal of Human Evolution* 32: 17-82.
- SUWA, G.; ASFAW, B.; BEYENE, Y.; WHITE, T.; KATOH, S.; NAGAOKA, S.; NAKAYA, H.; UZAWA, K.; RENNE, P. & WOLDEGABRIEL, G. (1997): *The first skull of Australopithecus boisei*. *Nature* 389: 489-492.

TOBIAS, P.V. (1973): *New developments in hominid paleontology in South and East Africa*. Annual Review of Anthropology 2: 311-334.

TOBIAS, P.V. (1976): *African hominids: dating and phylogeny*. En: (Isaac, G. & McCown, E.R. Ed.) *Human origins: Louis Leakey and the East African evidence*, Menlo Park, CA: W.A. Benjamin, pp. 377-422.

TOBIAS, P.V. (1980): "Australopithecus afarensis" and *A. africanus*: critique and an alternative hypothesis. *Palaeontologia Africana* 23: 1-17.

UNGAR, P.S. & SPONHEIMER, M. (2011): *The Diets of Early Hominins*. *Science* 334: 190-193.

WALKER, A. & LEAKEY, R.E. (1988): *The evolution of Australopithecus boisei*. En: (Grine F.E. Ed.) *Evolutionary history of the "Robust" Australopithecines*, New York: Aldine de Gruyter, pp. 247-258.

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

WOOD, B.A. & CONSTANTINO, P.J. (2007): *Paranthropus boisei: Fifty Years of Evidence and Analysis*. Yearbook of Physical Anthropology 50: 106-132.

WOOD, B.A. (1992): *Origin and evolution of the genus Homo*. *Nature* 355: 783-790.

WOOD, B.A.; WOOD, C.W. & KONIGSBERG, L.W. (1994): *Paranthropus boisei—an example of evolutionary stasis?* *American Journal of Physical Anthropology* 95: 117-136.

Tablas correspondientes al artículo "PALEOHÁBITATS: LA CLAVE PARA LA EVOLUCIÓN HUMANA" de la revista nº 9 que por error no se incluyeron en el artículo.

Tabla 1. Clasificación y distribución de los preantropinos

Faxón y yacimiento	Hábitat	Cronología (Ma)
<i>Præanthropus anamensis</i> Kanapoi (Kenia) ^a Asa Issie (Etiopía) ^b Allia Bay (Kenia) ^c	Mosaico de praderas herbáceas edáficas y bosques en galería Arbolado cubierto de hierba Mosaico bosque en galería/sabana	4,2 4,2-4,1 3,9
<i>Præanthropus</i> sp. Belohdelie (Etiopía) Noranso Mille (Etiopía) ^d	Densos bosques en galería en los márgenes del río, y a lo lejos de los márgenes, regiones abiertas (pastizales, bosques)	3,8 3,8-3,6
<i>Præanthropus africanus</i> Aetoli (Tanzania) ^e	Mosaico de hábitats de bosque abierto-matorral-pastizales con zonas de bosque cerrado y bosque de ribera en las márgenes de los ríos efímeros	3,7-3,5
<i>Præanthropus afarensis</i> Noranso Mille (Etiopía) ^{f,g} Hadar (Etiopía) ^h Waka (Etiopía) ⁱ Dikika (Etiopía) ^j Tulu Bor (Kenia) ^k	Hábitat predominante de matorrales y pastizales en Woranso Mille, en KSD-VP-1 hábitat boscoso densamente arbolado <i>Sidi Hakoma</i> : ecotono bosque/praderas, matorrales → humedales de margen de lago → <i>Denen Dora</i> : bosque en mosaico → humedales → <i>Kada Hadar</i> : hábitat árido de arbolado Matorrales o bosques abiertos con praderas de llanuras de inundación Hábitat deltaico con algunos pastizales, praderas y arbolados Bosques en galería en medio de llanuras de inundación, pastizales húmedos y bosques abiertos.	3,6 3,42-2,94 3,4 3,4-3,3 3,4-3,3
<i>Præanthropus deyiremeda</i> Noranso Mille (Etiopía) ^{l,m,n}	Praderas y bosques secos, con indicaciones de ambientes localmente bien regados, lo cual es consistente con las indicaciones sedimentológicas de un sistema deltaico	3,5-3,3
<i>Præanthropus garhi</i> Souri (Etiopía) ^o	Gran margen de un lago: este margen consta de amplias llanuras cubiertas de hierba	2,5

^aAm-Ado (AMA), Aralee-Issie (ARI), Makah Mera (MKM) y Mesig Dora (MSD). ^oKorsi Dora (KSD). ^lBurtele (BRT) y Wayataleyta (WYT).

^bWynn, 2000.

^cWhite et al., 2006.

^dSchoeninger et al., 2003.

^eCurran & Haile-Selassie, 2016.

^fSu & Harrison, 2008; Kimbel & Delezen, 2009; Su, 2011.

^gSu, 2015.

^hReed, 2008.

ⁱWitth et al., 1993.

^jAlemseged et al., 2005; Bedaso et al., 2013.

^kFeibel et al., 1991; Harris, 1991.

^lHaile-Selassie et al., 2012.

^mHeinzl et al., 1999.

Tabla 2. Adaptaciones para el bipedalismo en *Praeanthropus afarensis*, según Lovejoy (1988), Latimer (1991), Lovejoy et al. (2002) y Ward (2002)

- La articulación de la rodilla presenta un alto ángulo bicondilar → la pierna caería cerca de la línea media del cuerpo
- Palas ilíacas cortas y anchas → los glúteos menores se situarían lateralmente y actuarían como abductores de la pelvis
- Sacro amplio situado detrás de la articulación de la cadera → mantendría el centro de la masa del tronco cerca de la cadera → transferencia eficiente de peso de la extremidad inferior durante la marcha
- Espina ilíaca inferior prominente → importancia del extensor de la rodilla (rectus femoris) y fuerte fijación del ligamento iliofemoral, que ayuda a mantener el equilibrio mediante la prevención de la hiperextensión del muslo
- Cuello femoral largo → especialmente adaptado al bipedalismo, ya que facilita la abducción de la cadera
- Cuello femoral con hueso cortical más espeso en la parte inferior que en la superior
- La orientación mediolateral de la superficie talar de la tibia distal es horizontal respecto a la caña tibial → facilita una eficiente transferencia de peso de la pierna hasta el pie.
- Astrágalo muy parecido al de los humanos actuales, particularmente en la superficie troclear
- Tuberosidad del calcáneo con proceso lateral plantar → en gran medida, ayuda a difundir la tensión que se produce con el golpe de talón en el suelo
- Pie con presencia de arcos longitudinal y transverso —sugerido por las huellas de Laetoli y por 3 características del cuarto metatarso (AL 333-160): cabeza torcida lateralmente respecto a su base (arco transversal), diáfisis angulada plantarmente (arco longitudinal), cabeza aplanada a lo largo de la porción plantar de su superficie articular—
- Hálux no oponible
- Falanges proximales del pie con facetas articulares proximales orientadas dorsalmente → aumento de la flexión dorsal de esta articulación durante la marcha bípeda

Tabla 3. Adaptaciones arborícolas en *Praeanthropus afarensis*, según Stern & Susman (1983), Susman et al. (1984), Stern (2000) y Harcourt-Smith (2007)

- Falanges proximales (manuales y pedales) largas y curvadas, con prominentes crestas para el flexor
- Cierta grado de oponibilidad del hálux
- Fémur relativamente corto
- Húmero distal con cresta lateral troclear muy desarrollada → previene la dislocación del codo durante la trepa y la suspensión
- Fosa glenoidea de la escápula cranealmente orientada
- Pisiforme alargado
- Hueso grande entallado
- Orientación de la fosa glenoidea
- Contorno y orientación de las superficies articulares de las articulaciones de la rodilla y el tobillo
- Curvatura cerrada de la primera articulación carpometacarpal
- Única unión tibial para el menisco lateral
- Prominente origen del braquiorradial

Tabla 4. Adaptaciones al cuadrupedismo terrícola en *Praeanthropus afarensis*, según Sarmiento (1998), Sarmiento & Marcus (2000); Richmond & Strait (2000), Richmond et al. (2001)

- Ausencia de arcos longitudinal y transversal del pie.
- La longitud y la anchura relativas, así como el grado de curvatura de las falanges pedales y manuales de Hadar, son prácticamente idénticas a las del gorila de montaña.
- La orientación de la fosa glenoidea tiene unos valores parecidos a los del gorila de montaña.
- Extensión del margen distal del cóndilo en la cara posterior del húmero.
- Proyección distal del radio dorsal.
- Superficies del escafolunar coplanares.
- Muesca escafoidea intermedia-grande y orientada dorsalmente.
- Cabeza ulnar grande.
- Os centrale fusionado → refuerza el carpo en un área de tensión importante cuando el peso se transmite durante el nudilleo.
- Superficie articular distal del ganchoso en forma de quilla, como en Gorilla y Pan (en Pongo y otros antropoides la superficie articular es más cóncava).

Tabla 5. Caracteres esqueléticos de los humanos actuales asociados al bipedalismo y que están ausentes en los preantropinos, según Sarmiento (1998)

- Índice intermembral bajo [< 80]
- Extremidad posterior larga
- Sacro cóncavo ventralmente
- Marcada lordosis lumbar
- Marcado acortamiento y palas con marcado acortamiento y lateralmente orientadas
- Sección de la primera vértebra sacra con una gran área del cuerpo-x
- Eminencia iliopúbica ranurada
- Gran articulación sacroilíaca
- Diámetros de los ejes femoral y tibial relativamente grandes
- Cabeza femoral y correspondientemente acetábulo grandes
- Pilar ilíaco y tuberosidad semejantes a los humanos
- Espina ilíaca inferior fuerte y anteriormente prominente para la fijación de un ligamento iliofemoral fuerte
- Tuberosidad isquiática proyectada posteriormente y expandida proximalmente
- Torsiones tibial y femoral altamente positivas
- Ejes longitudinal y transversal del pie

Tabla 6. Adaptaciones al bipedalismo de los parantropinos compartidas con los humanos actuales

- Os coxae parecido al humano
- Los contornos de la cresta ilíaca y del borde anterior del íleon sugieren una aproximación de la espina ilíaca anterosuperior (desaparecida) con la anteroinferior
- Fuerte desarrollo de la espina anteroinferior
- Escotadura ciática profundamente angulada y cerrada*
- Acetábulo orientado más lateralmente*
- Área postarticular ampliamente extendida*
- Falanges manuales y pedales, metacarpos y metatarsos con índices de longitud, robustez y curvatura parecidos a los humanos
- Astrágalo con superficie articular llana
- Hállux aducido
- La estructura de los primeros metatarsos indica un fuerte despegue de los dedos al caminar

*Acortamiento del íleon.

Tabla 7. Adaptaciones al bipedalismo en *Homo habilis*

<p><i>Pie (OH 8)</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • Hállux en línea con los otros dedos • Presencia de arco longitudinal • Bloqueo de la articulación calcáneoecuboidea • Astrágalo con superficie articular para el ligamento de resorte grande y diferenciada • Alargamiento del cuboides y de los cuneiformes • Navicular parecido al de los humanos, con superficie talar superficial casi paralela al plano articular ectocuneiforme • Superficie subcutánea del ectocuneiforme recta <p><i>Mano (OH 7)</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • Las facetas del ganchoso para los metacarpianos 4.º y 5.º están poco divididas y no se extienden al gancho • La primera articulación carpometacarpal es ancha, pero con una curvatura suave • La longitud, robustez y curvatura de las falanges se corresponden con las de los humanos <p><i>Tibia distal (OH 35)</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • Faceta talar perpendicular al eje largo • Inserciones musculares muy parecidas a las humanas

 <p>BOLETÍN DE SUSCRIPCIÓN Asociación Paleontológica Alcoyana ISURUS C/ Pintor Cabrera 61, bajo - 03803 Alcoy E-mail: asociacion@paleoisurus.com CIF: G53938791</p>	<p>FOTO</p>																																			
<p>Deseo afiliarme a la Asociación Paleontológica Alcoyana ISURUS por importe de 22 € anuales, para lo cual adjunto dos fotografías tipo carnet y relleno los datos que se solicitan</p>																																				
<p>Nombre y apellidos</p> <p>D.N.I. Dirección</p> <p>C.P. Ciudad</p> <p>Provincia País</p> <p>Teléfono E-mail</p>																																				
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <th colspan="12" style="text-align: center;">Código IBAN</th> </tr> <tr> <td style="width: 20px; height: 20px;"></td> </tr> </table>	Código IBAN																								<p>Firma</p>											
Código IBAN																																				
<p>En a de de 20</p>																																				
<p>Nombre y apellidos</p> <p>D.N.I. Dirección</p> <p>C.P. Ciudad</p> <p>Provincia País</p> <p>Teléfono E-mail</p>																																				
<p>Estimados Sres. deseo hagan efectiva la transferencia por importe de 22 € anuales y hasta nueva orden a la cuenta abajo indicada a nombre de la Asociación Paleontológica Alcoyana ISURUS</p>																																				
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <th colspan="12" style="text-align: center;">Código IBAN</th> </tr> <tr> <td style="width: 20px; height: 20px;">E</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">S</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">4</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">8</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">2</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">0</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">4</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">5</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">6</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">0</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">2</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">9</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">6</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">6</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">0</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">0</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">0</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">1</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">9</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">1</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">3</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">9</td> <td style="width: 20px; height: 20px;">3</td> </tr> </table>	Código IBAN												E	S	4	8	2	0	4	5	6	0	2	9	6	6	0	0	0	1	9	1	3	9	3	<p>Firma</p>
Código IBAN																																				
E	S	4	8	2	0	4	5	6	0	2	9	6	6	0	0	0	1	9	1	3	9	3														
<p>En a de de 20</p>																																				

