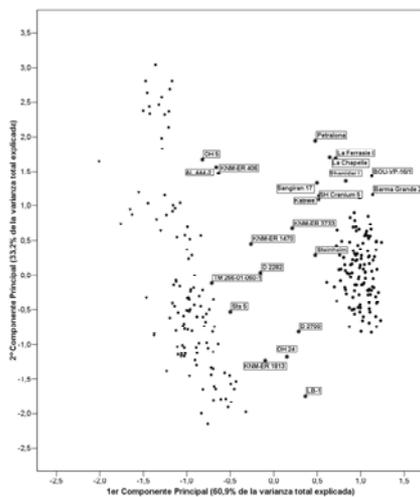


TESIS DOCTORAL

Granada, junio de 2006

ESTUDIO DE LA VARIACIÓN CRANEOMÉTRICA EN HOMÍNIDOS Y SUS INFERENCIAS PALEOBIOLOGICAS Y FILOGENÉTICAS



Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Historia

Juan Manuel Jiménez Arenas

Codirigida por:

Dr. Gabriel Martínez Fernández
Profesor Titular de Universidad
Universidad de Granada

Dr. D. Juan Antonio Pérez Claros
Investigador
Universidad de Málaga



*Dr. Gabriel Martínez Fernández
Profesor Titular de Universidad
Departamento de Prehistoria y Arqueología
Facultad de Filosofía y Letras
Campus Universitario de Cartuja
18071 Granada (España)*

Teléfono: (+34) 958 24 36 16

E-mail: gabmar@ugr.es

GABRIEL MARTÍNEZ FERNÁNDEZ, Profesor Titular de Universidad del Departamento de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Granada,

INFORMA: que la presente memoria, titulada *Estudio de la variación craneométrica en homínidos y sus implicaciones paleobiológicas y filogenéticas*, presentada por D. Juan Manuel Jiménez Arenas, ha sido realizada bajo mi dirección y considero que dicho trabajo de Tesis resulta plenamente adecuado para su presentación y defensa ante el tribunal que ha de juzgarlo con vistas a la obtención, por parte del interesado, del título de Doctor en Historia.

Granada, a 28 de abril de 2006

Fdo: Dr. Gabriel Martínez Fernández

Dr. Juan Antonio Pérez Claros
Investigador
Departamento de Ecología y Geología
Facultad de Ciencias (Sección Biológicas)
Campus Universitario de Teatinos
29071 Málaga (España)

Teléfono: (+34) 952 13 75 69
E-mail: johnny@uma.es

JUAN ANTONIO PÉREZ CLAROS, Investigador del Departamento de Ecología y Geología de la Universidad de Málaga,

INFORMA: que la presente memoria, titulada *Estudio de la variación craneométrica en homínidos y sus implicaciones paleobiológicas y filogenéticas*, presentada por D. Juan Manuel Jiménez Arenas, ha sido realizada bajo mi dirección y considero que dicho trabajo de Tesis resulta plenamente adecuado para su presentación y defensa ante el tribunal que ha de juzgarlo con vistas a la obtención, por parte del interesado, del título de Doctor en Historia.

Málaga, a 28 de abril de 2006

Fdo: Dr. Juan Antonio Pérez Claros

ÍNDICE

| | |
|-----------------------------------|----------|
| 1.- Introducción | pág. 1 |
| 2.- Materiales y Métodos | pág. 19 |
| 2.1 Materiales | pág. 20 |
| 2.2. Métodos | pág. 27 |
| 3.- Resultados | pág. 31 |
| 3.1.- Regresiones simples. | |
| Variable independiente log SkGeoM | pág. 32 |
| Log SkGeoM-Log SkL | pág. 40 |
| Log SkGeoM-Log NSkL | pág. 55 |
| Log SkGeoM-Log NSkH | pág. 58 |
| Log SkGeoM- Log NSkB | pág. 62 |
| Log SkGeoM-Log bana | pág. 66 |
| Log SkGeoM-Log BiAst | pág. 68 |
| Log SkGeoM-Log SupraMB | pág. 71 |
| Log SkGeoM-Log glbr | pág. 73 |
| Log SkGeoM-Log brl | pág. 76 |
| Log SkGeoM-Log BiPo | pág. 80 |
| Log SkGeoM-Log SupFH | pág. 82 |
| Log SkGeoM-Log SupFL | pág. 85 |
| Log SkGeoM-Log SupFB | pág. 89 |
| Log SkGeoM-Log BiOrB | pág. 92 |
| Log SkGeoM-Log BiZyg | pág. 95 |
| Log SkGeoM-Log BiZmB | pág. 98 |
| Log SkGeoM-Log OrB | pág. 101 |
| Log SkGeoM-Log OrH | pág. 104 |
| Log SkGeoM-Log OrA | pág. 107 |
| Log SkGeoM-Log NasH | pág. 112 |
| Log SkGeoM-Log NasW | pág. 114 |
| Log SkGeoM-Log MaxAlvB | pág. 117 |
| Log SkGeoM-Log PalB | pág. 119 |
| Log SkGeoM-Log PalL | pág. 123 |
| Log SkGeoM-Log PalA | pág. 126 |
| Log SkGeoM-Log TempFMinB | pág. 129 |
| Log SkGeoM-Log SnL | pág. 133 |
| Log SkGeoM-Log C'BL | pág. 136 |
| Log SkGeoM-Log C'MD | pág. 138 |
| Log SkGeoM-Log C'A | pág. 140 |
| Log SkGeoM-Log M1'BL | pág. 142 |
| Log SkGeoM-Log M1'MD | pág. 144 |
| Log SkGeoM-log M1'A | pág. 146 |
| 3.2.- Regresiones simples | |
| Log SkL-Log NSkL | |
| Log BiZygB-LogNSkB | pág. 148 |
| LogSkL-LogNSkL | pág. 150 |
| Log BiZygB-Log NSkB | pág. 154 |

| | |
|--|----------|
| 3.3.- Análisis de Componentes Principales (ACP) | |
| Variables brutas | pág. 159 |
| Análisis de Componentes Principales (variables básicas) | pág. 160 |
| Análisis de Componentes Principales (ocho variables) | pág. 166 |
| Análisis de Componentes Principales (seis variables) | pág. 170 |
| 3.4.- Regresiones simples | |
| Variable independiente 1er PC variables básicas | pág. 175 |
| 1 ^{er} PC VB-log TempFMinB | pág. 177 |
| 3.5.- Foramen Temporal | |
| Regresiones simples | |
| Análisis de Componentes Principales | pág. 181 |
| 3.6.- Análisis de Componentes Principales (ACP) | |
| Variables Relativizadas (SkL y BiZygB) | pág. 200 |
| Análisis de Componentes Principales (variables relativizadas SkL) | pág. 201 |
| Análisis de Componentes Principales (variables relativizadas BiZygB) | pág. 205 |
| 3.7.- Análisis de Componentes Principales (ACP) | |
| Residuos usando como variables independientes | |
| log SkL y log BiZygB | pág. 211 |
| Análisis de Componentes Principales (Residuos variable independiente log SkL) | pág. 212 |
| Análisis de Componentes Principales (Residuos variable independiente log BiZygB) | pág. 216 |
| 4.- Discusión | pág. 220 |
| 4.1.- Discusión de <i>Sahelanthropus tchadensis</i> a la luz de los análisis morfométricos | pág. 221 |
| 4.2.- Afinidades fenéticas de <i>Australopithecus afarensis</i> | pág. 236 |
| 4.3.- Variabilidad y afinidades fenéticas del género <i>Homo</i> en el tránsito Plio-Pleistoceno africano y euroasiático | pág. 248 |
| 5.- Conclusiones | pág. 263 |
| 6.- Bibliografía | pág. 266 |

**Apéndice 1.- Medidas Craneométricas. Homínidos (Individuos)
Especies Actuales (Medias)**

**Apéndice 2.- Medidas Volumen Endocraneal, Dientes, Anchura
Mínima Frontal. Homínidos (Medias)**

Agradecimientos

1.- INTRODUCCIÓN

La controversia no es extraña en paleoantropología. De hecho, parece ser una situación normal causada por la naturaleza fragmentaria de las evidencias fósiles, la habitual ausencia de un adecuado control geocronológico, y la posibilidad de que los fósiles no se reflejen el verdadero rango de variación de las paleoespecies (Johanson, 1985). Pero al margen de estas cuestiones ligadas a la naturaleza de las evidencias empíricas, la evolución humana participa también en un debate mucho más amplio que tiene ver más bien con las ideas. Más concretamente con la forma que cada investigador tiene de interpretar el mundo.

En un estudio alométrico clásico Pilbeam y Gould (1974) comienzan su exposición de la siguiente forma: “La paleontología humana comparte una característica peculiar con disciplinas tan dispares como la teología y la biología extraterrestre (*sic.*): contiene más practicantes que objeto de estudio” (Pilbeam & Gould, 1974:892). En cierta forma esto implica que las propuestas sobre evolución humana son múltiples a pesar del carácter único de las evidencias. Consecuencia: éstas se ven sobrepasadas por las ideas.

En una sociedad como la nuestra las religiones, mayoritariamente enraizadas en la tradición judeocristiana, dejaron paso a otras esferas de conocimiento en lo que se refiere a la explicación del mundo, fundamentalmente a la ciencia. De manera que las ciencias de la evolución se han convertido en el marco de referencia para explicar nuestros orígenes desde un punto de vista biológico. Pero no sólo para explicar nuestros orígenes sino también con el uso indebido, aunque quizás inevitable, de intentar explicar aquellas características con las que una parte de la sociedad occidental actual se identifica. Basta recordar, como ejemplo, la hipótesis sobre el origen del bipedismo que articuló Lovejoy (1981) en la que la familia mononuclear, la monogamia y la división sexual del trabajo formarían parte del bagaje de cambios presentes ya en los estadios incipientes de la evolución del linaje de los homínidos. En cierta forma, cuanto más antiguo sea un comportamiento más innato se considera, y como biológico que es, forma parte de lo inevitable. De ser así, la evolución humana comparte con los mitos fundacionales no sólo su compromiso con la antropogénesis, sino la narración de cómo deben de ser las cosas (Eliade, 1998).

Otra cuestión que resulta importante es que los planteamientos sobre los orígenes de la humanidad actual no sólo cambian porque se produzcan nuevos hallazgos, porque se incorporen nuevas metodologías, o porque los planteamientos teóricos se amplíen. Como propone Haraway (1995), todo lo que importa cambia. Y si se conviene, como ya se ha apuntado, que la evolución humana es importante en la forma en que tenemos de representarnos a nosotros mismos, los cambiantes planteamientos resultarán preñados también por los prejuicios. De entre ellos se destacaran cuatro: el antropocentrismo, el etnocentrismo, el androcentrismo, y la actitud que aún perdura en determinados círculos, de que la disciplina que uno practica se considere la “Piedra Roseta” para interpretar el jeroglífico que supone la evolución humana. “Los primates son inevitablemente los mamíferos más

interesantes para una especie egocéntrica que pertenece a este orden” (Simpson, 1945:180). Más, cuanto filogenéticamente más cercana.

Si bien existen numerosas interpretaciones sobre la filogenia de los homínidos, existen cierto consenso respecto a qué especies fósiles los representan y dónde situarlas bioestratigráficamente (Fig. 0).

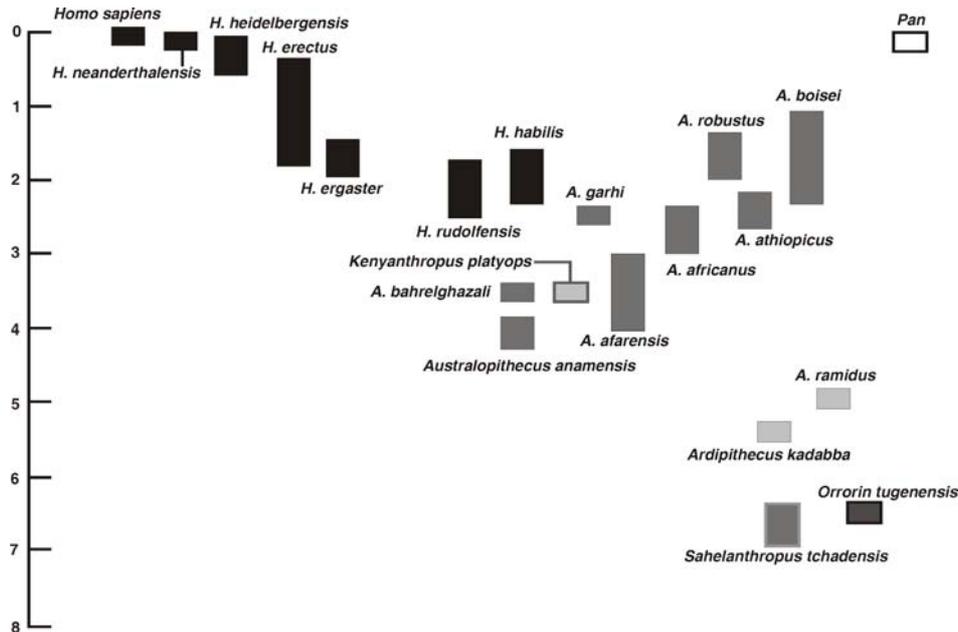


Fig. 0.- Esquema representativo de las distintas especies de homínidos fósiles comúnmente aceptadas por los investigadores y sus posiciones bioestratigráficas aproximadas en millones de años (BP)

La presente tesis está pensada como un estudio morfométrico comparativo de grandes rasgos en el cual se trataran de vislumbrar patrones generales que faciliten una discusión sobre aspectos de la filogenia y la paleobiología de algunos de los representantes de Hominidae. En este acercamiento, que pretende ser un complemento a la comparación de caracteres aislados, apenas si se ha atendido a la anatomía comparativa, salvo en determinados momentos de la discusión, puesto que se trata fundamentalmente de una caracterización craneométrica.

Para que las tendencias generales que se pretende poner de manifiesto puedan ser vislumbradas, se ha tratado de incluir el máximo número de individuos abarcando el mayor conjunto de especies posibles. Éste será el objetivo primero del presente trabajo. De esta forma, se intenta adoptar una visión cronológica lo más amplia posible y con las mínimas fisuras. De ahí que se hayan incluido individuos de especies sobre los cuales no se discute en

profundidad en la presente tesis, aunque su presencia y relaciones con el resto de individuos han sido muy útiles a nivel general.

Para tener en cuenta la variabilidad intrínseca a las agrupaciones taxonómicas se han incluido los individuos en vez de las medias de las especies (separados, o no, por sexos). De esta forma el morfoespacio se amplía dando cuenta de la heterogeneidad implícita en cualquier grupo taxonómico. De esta forma se tratará de estudiar la variabilidad craneométrica y dental (aunque esta última muy someramente) de los representantes de la familia Hominidae. No obstante, por razones que se detallaran en el capítulo de Materiales y Métodos, en algunos análisis no ha sido viable el uso de individuos y se ha optado por el uso de medias de las especies.

En este trabajo se ha prestado mucha importancia a cómo varían las partes en función del tamaño. Habitualmente estos estudios son denominados alométricos. Originalmente el término alometría se empleó para designar los cambios de la forma a lo largo del desarrollo ontogénico. Esto es, el crecimiento diferencial de unas partes respecto a otras. En numerosos casos, también se emplea para describir el crecimiento diferencial de una parte del cuerpo, órgano o estructura respecto al aumento de las dimensiones globales del organismo (a menudo representada por la masa corporal). No obstante, también se utiliza en un sentido más amplio, para describir fenómenos análogos empleando individuos adultos de distintas especies. En este caso se habla de alometrías interespecíficas (o intertaxónicas en general) que suelen ser útiles para poner de manifiesto procesos de heterocronía (el adelanto o retraso del desarrollo ontogénico de unas especies respecto a otras). El concepto de estudio alométrico también es entendido de una forma más laxa como sinónimo de estudio de escalamiento, entendido como la acción de llevar a escala distintas variables métricas, es decir, compararlas respecto al tamaño del organismo o de alguna de sus partes. En general se puede decir que cualquier regresión entre dos variables métricas cualesquiera supone un ejercicio alométrico.

En la práctica biológica y en la paleoantropología en particular, lo habitual es utilizar una medida que dé cuenta de las dimensiones globales de los organismos, representada por la masa corporal (p. ej. Jerison, 1955; Radinski, 1967; Jerison, 1973; Pilbeam & Gould, 1974; McHenry, 1976; Wood & Stack, 1980; Martin, 1981; Gingerich *et al.*, 1982; McHenry, 1982; McHenry, 1984; Righthire, 1986; McHenry, 1988; Aiello, 1992; Aiello & Wood, 1994; Ruff *et al.*, 1997; Aiello & Wood, 1998; Aiello, 2000), algunos de los cuales han proporcionado importantes coeficientes (coeficiente de encefalización EQ: Radinski, 1967; Jerison, 1973; Martin, 1981; coeficiente de molarización MQ; McHenry, 1988). Ahora bien, la elección de la variable independiente debe ser consecuente con el objetivo del análisis, no siendo estrictamente imprescindible que esta sea la masa corporal.

La principal objeción al uso de la masa corporal en paleontología deriva de que se trata de una estimación que lleva implícito un error (p. ej. Damuth & McFadden, 1990; Jungers, 1990; Martin, 1990; Hartwig-Scherer & Martin, 1992; Smith, 1993; Porter, 1999; Smith, 2002). Máxime en el caso de algunos de los primeros representantes de Homínidae cuyo sistema de locomoción presenta características en mosaico (Johanson *et al.*, 1986; Richmond & Strait, 2000), lo que ha llevado a McHenry (1991) a utilizar dos ecuaciones, una derivada de Hominoidea y otra de *H. sapiens* para estimar las masas corporales de *A. afarensis* y *H. habilis* (McHenry, 1991).

Por ello, y porque uno de los objetivos de esta tesis es vislumbrar las relaciones entre diferentes variables craneales y el cráneo en su conjunto, se ha optado por usar como variable independiente una medida que dé cuenta de la dimensión global del cráneo. Esto permite evitar, al menos en parte, los problemas del uso de las comparaciones de variables brutas entre sí. Puesto que las medidas por sí mismas pueden proporcionar una visión engañosa. Como dijeron Robinson y Broom allá por la década de los cincuenta: “Si (...) las afinidades de un animal están siendo determinadas por el tamaño y los índices de sus dientes, y no por su estructura, un caballo puede ser puesto en el mismo grupo que una vaca” (Robinson & Broom, 1952). De cualquier forma, en este trabajo no se ha atendido a la estructura, sino a las tendencias.

Los últimos años han supuesto un notable incremento en las evidencias paleoantropológicas, lo cual ha contribuido a un enriquecimiento de la documentación. Tal enriquecimiento ha supuesto también una dinamización de las discusiones en torno a los mismos y una reevaluación de las distintas hipótesis sobre la evolución humana.

En esta tesis se han incluido fundamentalmente cráneos completos. Si uno de los objetivos de esta tesis es una evaluación de cómo varían las diferentes partes del cráneo respecto a la dimensión global del mismo, es necesario que los cráneos presenten un buen estado de completitud y/o conservación. Además, si trata de vislumbrar tendencias, el uso de las mismas variables procedentes de los mismos individuos incrementa la robustez de los resultados. El uso de medias está muy extendido en paleoantropología, y de hecho en este trabajo se presentan algunos resultados derivados de uso, pero presentan el problema de la procedencia, pudiéndose producir el caso de situaciones engañosas al generarse ruido provocado por la variabilidad propia de una especie, lo que conduciría a generar un ente mosaico que no tuvo una existencia real. Esto puede ser especialmente importante si el número de individuos es pequeño y se mezclan variables de individuos de distintas localidades, estados ontogenéticos y sexos.

Esta tesis está estructurada de la siguiente forma: un conjunto de resultados derivados de las regresiones simples y de análisis de componentes principales y una discusión centrada

en tres especies de la familia Hominidae: *Sahelanthropus tchadensis*, *Australopithecus afarensis* y *Homo georgicus*. Las conclusiones de este estudio deben ser consideradas como proposiciones reflexivas cuyo objetivo sería, en el mejor de los casos, ayudarnos a pensar.

El primero de los temas tratados en la discusión versa sobre la filogenia y algunos aspectos de la paleobiología de *S. tchadensis*. Esta especie, es considerada por sus investigadores (Brunet *et al.*, 2002; Brunet *et al.* 2005; Guy *et al.*, 2005; Zollikofer *et al.*, 2005) como el representante de Hominidae más antiguo que se ha encontrado hasta el momento. Sin embargo, otros autores (Wolpoff *et al.*, 2002; Aherns, 2005) dudan de su inclusión en dicha familia.

La sorpresa fue mayúscula cuando de repente la noticia se hizo pública. No tanto por su cronología (6-7Ma.; Brunet *et al.*, 2002), perfectamente compatible con algunas de las propuestas moleculares (Ruvolo, 1997; Chen & Li, 2001), sino por la situación geográfica del lugar donde se produjo el hallazgo, Chad. A dos mil quinientos kilómetros y más al oeste de donde hasta ese momento se había pensado que había comenzado el proceso de hominización (p. ej. Coppens, 1994). Aunque previamente el hallazgo de *Australopithecus barhelghazali* (Brunet *et al.*, 1995) comenzó a poner en crisis el célebre aforismo de Y. Coppens, “*East side story*” (Coppens, 1994). Regresando a *S. tchadensis*, y como ya se ha comentado, hubo discrepancia sobre su “hominidad” desde el primer momento. Así, la presentación de la nueva especie, basada en un cráneo muy completo aunque en esos momentos muy deteriorado (Brunet *et al.*, 2002), fue inmediatamente seguida de la crítica de Wolpoff y colaboradores (2002).

Para los primeros, las evidencias de pertenencia a la familia Hominidae se basaron fundamentalmente en los siguientes aspectos: la posición anterior del foramen mágnum, lo cual se relaciona con la postura bípeda, el pequeño tamaño de los caninos y el patrón de desgaste –apical– de los mismos, el grosor del esmalte dental, intermedio entre Pongidae y Hominidae, y la morfología facial conspicuamente poco prognata (Brunet *et al.*, 2002).

Para Wolpoff y colaboradores (2002) esta especie debía ser considerada dentro de Hominoidea, y más concretamente se decantaron por que se tratara de una hembra de protogorila basándose en, que no lo consideraran un bípedo obligado, que tampoco ven claro el patrón de desgaste apical, que el área de los caninos puede ser compatible con una hembra de Pongidae, que el grosor del esmalte dental, intermedio entre Pongidae y Hominidae, pudiera ser una plesiomorfía, y que el ángulo que forma el plano nucal respecto al plano de Frankfurt es de 55°, dentro del patrón de Pongidae (Wolpoff *et al.*, 2002).

Otro trabajo que incidió en la potencial condición simiesca de *S. tchadensis* es el trabajo de Aherns (2005) sobre la posición del foramen mágnum. Se trata de un estudio

morfométrico comparativo, univariante y bivariante, usando como variables las distancias entre basio y la cuerda biporiónica, y entre basio y la cuerda bicarótida, llegando a la conclusión de que no es claro que TM-266-01-060-1 pueda considerarse un homínido (Arehns, 2005).

Todas estas observaciones se habían producido a partir de un cráneo muy completo pero mal conservado. Sin embargo, la reconstrucción virtual que llevaron a cabo Zollikofer y colaboradores (2005) ha reforzado aún más el estatuto homínido de TM-266-01-060-1 al poder reconocer una serie de características como son el ángulo que forma el ángulo que forman el foramen mágnum y el plano orbital, dentro del rango de los humanos anatómicamente modernos, al igual que ocurre con el ángulo que forman el plano nuczal respecto al plano de Frankfurt, relacionándose ambas características con la postura bípeda (Zollikofer *et al.*, 2005).

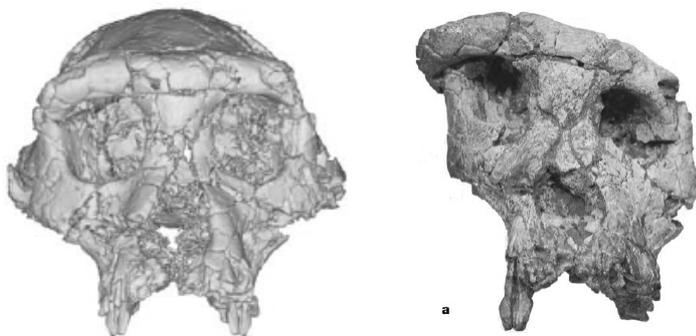


Fig. 1.- TM-266-01-060-1 vista frontal; derecha sin reconstruir (Brunet *et al.*, 2002) izquierda reconstruido (Zollikofer *et al.*, 2005)

Guy y colaboradores (2005) han presentado un estudio morfológico multivariante usando un total de veintinueve variables craneales en el cual se muestra que TM-266-01-060-1 se proyecta en el espacio multivariante en un punto cercano a los australopitecinos, separándose bien de los representantes de Pongidae tanto el primer componente principal (que da cuenta de la longitud y proyección de la cara, la posición –anterior– del foramen mágnum y de la fosa mandibular, y de la longitud y altura del neurocráneo, como en el segundo, vector que representa el contorno sagital del neurocráneo y la altura relativa y proyección de la parte superior de la cara (Guy *et al.*, 2005). De esta forma, y desde el campo de la morfometría, se continúa apuntalado la consideración homínida de TM-266-01-060-1.

Otro de los potenciales atractivos de *S. tchadensis* es que permite situarnos en un escenario privilegiado, muy cercano al momento probable en el que se produce la divergencia de los linajes que conducen a los chimpancés y humanos anatómicamente modernos (Chen & Li, 2001). Por tanto, parece lógico pensar que si se encuentran restos de un individuo muy cercano a tal evento, y lo comparamos con las dos especies del género *Pan* actualmente

reconocidas se podrá proponer una hipótesis sobre la morfología del último ancestro común. No con la intención de dar una información detallada al respecto, sino de dibujar a grandes rasgos las relaciones fenéticas de *S. tchadensis* con *P. paniscus* y *P. troglodytes*. Este tema ha generado un interesante caudal de investigación previa a los importantes hallazgos que han tenido lugar en las dos últimas décadas partidarios de *P. paniscus* (Zihlman *et al.*, 1978; Susman, 1987; Savage-Rumbaugh, 1994; Zilhman, 1996), los que se decantan por *P. troglodytes* (Goodall & Hamburg, 1974; Stanford, 1996) y los que piensan que las diferencias entre *P. troglodytes* y *P. paniscus* se deben al efecto de la alometría y que por tanto no hay evidencias morfométricas para decantarse por una u otra especie (Corrucini & McHenry, 1979; McHenry & Corrucini, 1981).

Hubiese sido de sumo interés poder comparar este cráneo con los de las especies contemporáneas (*Orrorin tugenensis*: Senut *et al.*, 2001; *Ardipithecus ramidus kadabba*: Haile-Selassie, 2001; *Ardipithecus ramidus*: Haile-Selassie *et al.*, 2004), entre otras razones porque de esta forma se hubiese podido evaluar la variabilidad en los albores de la hominización. Pero lamentablemente ninguna de estas dos especies cuenta con evidencias craneales lo suficientemente completas como para poder ser incluidos en este análisis.

Algunas de las cuestiones interesantes que pueden derivarse de los estudios morfométricos son las inferencias paleobiológicas. Los análisis morfométricos comparativos, en combinación con otras evidencias procedentes de los contextos geológicos y paleontológicos producen una importante fuente de información que permite establecer inferencias sobre el modo de vida, y más concretamente, sobre aspectos de la alimentación de los organismos extintos. Para el caso de *S. tchadensis* contamos, a parte de las evidencias paleoantropológicas (Brunet *et al.* 2002; Brunet *et al.*, 2005; Zollikofer *et al.*, 2005), con evidencias sedimentológicas y paleontológicas (Vignaud *et al.*, 2002) que nos han permitido, de manera muy somera, realizar una aproximación hipotética al régimen alimentario de Töumai. Además, hay que añadir el hecho de que una de las morfologías que en primates más se vinculan con el comportamiento, los caninos (p.ej. Leutenegger & Kelley, 1977; Leutenegger & Shell, 1987; Plavcan & van Schaik, 2001), sean tan peculiares, merecen un reparo.

Si para *S. tchadensis* las dudas han emanado de su consideración como homínido, *A. afarensis* nada en otras aguas no menos procelosas. *A. afarensis* es quizás una de las especies más conocidas de todo el registro fósil paleoantropológico. Y no sólo por motivos que, dentro de la ortodoxia academicista, se considerarían estrictamente científicos (Lewin, 1997). Pero la causa por la que en esta tesis la tratamos con cierta consideración es otra. En concreto, porque ha sido la especie candidata perfecta para ser uno de los antepasados comunes de todas las especies de homínidos posteriores (p.ej. Johanson & White, 1979; Johanson & White, 1980; McHenry & Corruccini, 1980; White *et al.*, 1981; Johanson *et al.*, 1982; Kimbel *et al.*, 1982; Rak, 1983; Johanson, 1985; Kimbel *et al.*, 1985; Hunt & Vitzthum,

1986; Conde & Ayala, 2003; Kimbel *et al.*, 2004). Tanto la cronología, en torno a 3,5Ma., como la morfología, intermedia entre los actuales chimpancés y los humanos anatómicamente modernos, contribuyeron, y contribuyen, a su consideración como el ancestro común de todas las especies Hominidae posteriores. Pero como cualquier tema relacionado con la evolución humana, la controversia está presente, a veces espoleando la investigación, a veces enrocando las posiciones.

Las dudas han acompañado a este grupo desde el inicio. Así, en uno de los primeros trabajos que se publicaron sobre los homínidos de Hadar, Johanson y Coppens (1976) expresaron su sensación de que dentro de esta colección osteológica podrían estar incluidas dos especies (Johanson & Coppens, 1976). No mucho más tarde, Johanson y White (1979) consideraron que las diferencias morfológicas y morfométricas eran debidas al dimorfismo sexual en el tamaño corporal (Johanson & White, 1979). Aunque esta última ha sido la opinión mayoritaria (p.ej. McHenry, 1988; McHenry, 1991; Lockwood *et al.*, 1996) tampoco ha sido la única. Así, Richmond y Jungers (1995) a través del procedimiento de la “aleatorización exacta” (*exact randomization*) llegaron a la conclusión de que si dentro de *A. afarensis* hubiese sólo una especie, ésta presentaría un índice de dimorfismo sexual poco probable incluso para especies actuales tan dimórficas como *Gorilla gorilla* y *Pongo pygmaeus* (Richmond & Jungers, 1995). Con anterioridad, Zihlman (1985) dudaba, como Johanson y Coppens (1976), de la homogeneidad específica de la muestra de Hadar. Esta investigadora apostaba porque el ancestro común entre los actuales representantes del género *Pan* y los humanos anatómicamente modernos fuese parecido a *P. paniscus* (Zihlman *et al.*, 1978; Zihlman, 1996). Y si la parsimonia tiene algún valor heurístico, es complicado pensar en una secuencia en la que primero incrementa el dimorfismo sexual de forma dramática para con posterioridad, reducirlo.

En los últimos años la polémica sobre el estatus de *A. afarensis* se ha avivado a raíz de la publicación de un artículo en el cual se proponía que el grado de dimorfismo sexual de esta especie sería parecido al de los humanos anatómicamente modernos y de ahí deducían que el sistema social de esta especie debía estar dominado por la monogamia (Reno *et al.*, 2003). Justo lo que ya proponía Lovejoy (1981), el cual también participó en el equipo encabezado por Reno. La contestación no se hizo esperar. Plavcan y colaboradores (2005) publicaron un artículo en el cual se criticaban algunos de los planteamientos de Reno y colaboradores (Plavcan *et al.*, 2005).

A pesar de la ingente cantidad de material osteológico¹ recuperado en el yacimiento de Hadar (1974-1977), incluidos restos craneales de diecisiete individuos, once de ellos correspondientes a adultos (Kimbel *et al.*, 1982), ninguno de ellos presentaba un grado de completitud como para poder realizar un estudio morfométrico que dé cuenta de las

¹ Reunidos en *American Journal of Physical Anthropology* 57 (2), 1982.

dimensiones globales del cráneo. Habría que esperar hasta la década de los noventa para que apareciera un cráneo prácticamente completo, el AL 444-2 (Kimbel *et al.*, 1994). Hasta ese momento los estudios craneométricos sobre *A. afarensis* descansaban sobre el denominado “AL 333 (composite)” (Kimbel *et al.*, 1984; Kimbel & White, 1988), una reconstrucción a partir de los diferentes fragmentos que habían aparecido en Hadar en los setenta y ochenta, y de la escama frontal BEL-VP-1/1 (Asfaw, 1988). Entre la reconstrucción de 1988 y el cráneo presentado en 1994 hay algunas diferencias morfométricas. Así, en sentido anteroposterior AL 444-2 presenta mayores dimensiones. Tanto la longitud total del cráneo, la longitud del neurocráneo, y la longitud de la cara son menores en AL 333 (composite) que en AL 444-2. La anchura bicigomática también es más elevada en AL 444-2. Además, el contorno de la región posterior del cráneo de AL 333 (composite) es más redondeada y corta (sobre todo desde lambda hasta inion). También se aprecia una mayor verticalidad de la región cigomaxilar en AL 444-2, así como un mayor prognatismo subnasal. Además se observa un desarrollo algo mayor de la apófisis mastoidea en este último.

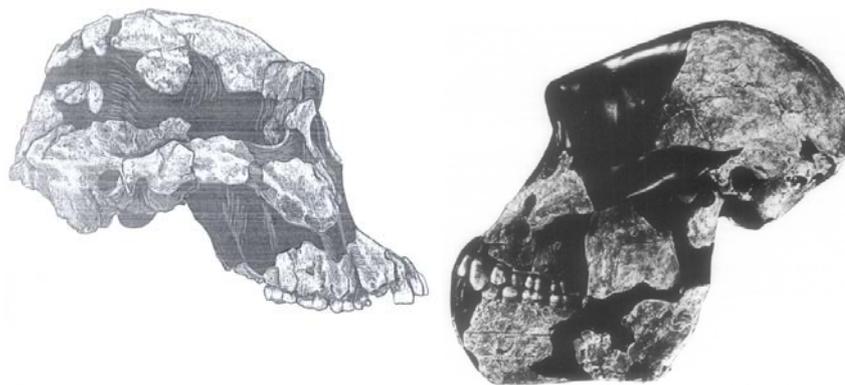


Fig. 2.- Izquierda: AL 444-2, vista lateral derecha (Kimbel *et al.*, 2004). Derecha: AL 333 (composite), vista lateral izquierda (Kimbel & White, 1988)

Pero no sólo Hadar ha proporcionado evidencias craneales. Al margen de sus conocidas huellas (Leakey & Day, 1979), Laetoli comenzó a proporcionar material osteológico de gran valor (Leakey *et al.*, 1976; White, 1977; White, 1980). También destaca el fragmento de parietal y occipital de Koobi Fora (Kimbel, 1988).

Un momento clave para la investigación en estos dos yacimientos (Laetoli y Hadar) fue la presentación de la nueva especie. Ésta tuvo lugar en una reunión científica en Estocolmo. La sorpresa se la llevó el clan Leakey, sobre todo cuando constataron que el holotipo correspondía a un paladar de Laetoli (LH 4). La materialización de la puesta en escena de *A. afarensis* tuvo lugar en 1978, y en una revista, *Kirtlandia*, que podría considerarse no acorde con la importancia del acontecimiento (Johanson *et al.*, 1978).

Otro yacimiento que también ha proporcionado importantes restos de *A. afarensis* es Maka (White *et al.*, 1993; White *et al.* 2000). La mandíbula MAK-VP-1/2 (White *et al.*, 2000) es una de las más completas de cuantas se han recuperado para esta especie, y también ha tenido que ser reconstruida debido a estado en el que fue recuperada (Fig. 2).

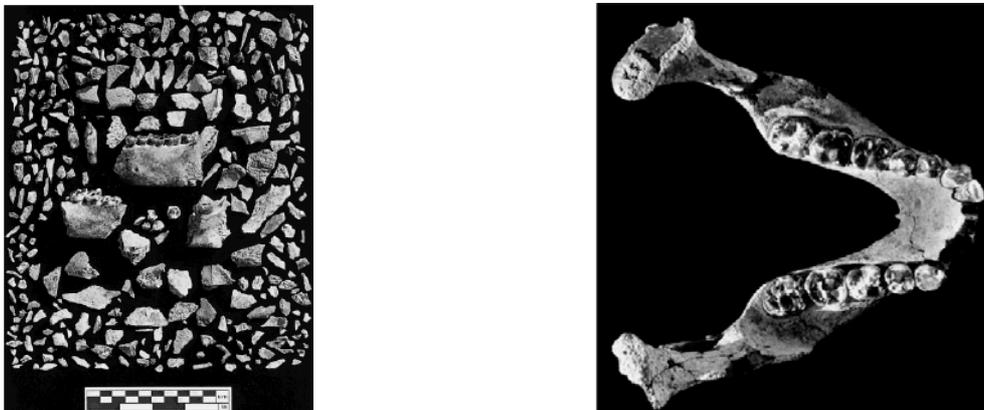


Fig. 3.- MAK-VP-1/2. Izquierda: conjunto óseo sin reconstruir. Derecha: mandíbula reconstruida, vista superior (White *et al.*, 2002)

Como ya se ha comentado, uno de los principales debates en los que está inmerso *A. afarensis* es su posición dentro del proceso evolutivo de Hominidae. La cronología de esta especie (Johanson & Taieb, 1976; Leakey *et al.*, 1976; Johanson *et al.*, 1982) y la presencia de rasgos ancestrales y derivados (Johanson & Taieb, 1976; Johanson *et al.*, 1978; Johanson & White, 1979) convirtieron a este taxón como el candidato perfecto para ser el ancestro común a todos los homínidos posteriores.

Quizás uno de los trabajos que más influencia a ejercido sobre el estatus filogenético de *A. afarensis* sea el que llevaron a cabo Johanson y White en 1979. Basándose en caracteres morfológicos de los dientes, cráneo y neurocráneo de la colección de Hadar, estos autores argumentaron para situar a *A. afarensis* como el ancestro común de todos los homínidos posteriores, mientras que los representantes gráciles de Sudáfrica divergían hacia las formas más robustas (*Australopithecus robustus* y *Australopithecus boisei*). De esta manera, el único australopitecino que está directamente emparentado con el linaje *Homo* es *A. afarensis* (Johanson & White, 1979).

Al margen de este trabajo que podría considerarse seminal, y a juzgar por la cantidad de investigadores que han argumentado a favor de la consideración de *A. afarensis* como ancestro común a todos los representantes de Hominidae posteriores, parece que es el estatus más plausible dentro de la filogenia de Hominidae (p. ej. Johanson & White, 1979; Johanson & White, 1980; McHenry & Corruccini, 1980; White *et al.*, 1981; Johanson *et al.*, 1982; Kimbel *et*

al., 1982; Rak, 1983; Johanson, 1985; Kimbel *et al.*, 1985; Hunt & Vitzthum, 1986; Conde & Ayala, 2003; Kimbel *et al.*, 2004).

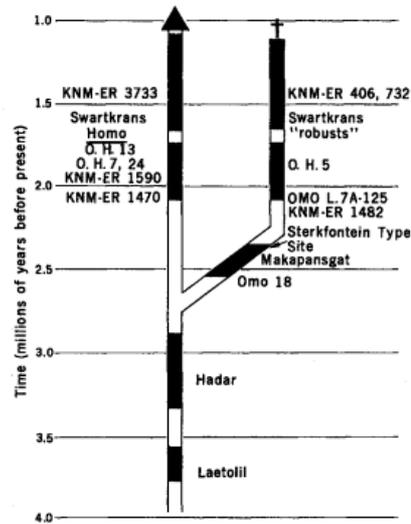


Fig. 3.- Filogenia de los homínidos en el Plioceno y el Pleistoceno Inferior basado en el registro fósil disponible (1979). Las partes rellenas indican periodos para los cuales los homínidos son bien conocidos (Johanson & White, 1979)

Sin embargo, no todos los investigadores han compartido tal esquema filogenético. Desde diferentes frentes se ha propuesto la presencia de mayores afinidades entre *A. africanus* y el género *Homo* que entre *A. afarensis* y dicho género (p. ej. Tobias, 1980; Olson, 1981; Falk & Conroy, 1983; McHenry, 1984; Olson, 1985; Conroy *et al.*, 1990; Falk *et al.*, 1995; Falk & Gage, 1998; McHenry & Berger, 1998; Falk *et al.*, 2000). Además, otros resultados (obtenidos en investigaciones no relacionadas directamente con esta problemática) también apuntan a que *A. afarensis* presenta mayores afinidades fenéticas con *A. boisei* que con cualquier otra especie de Hominidae (Guy *et al.*, 2005).

No obstante, la presencia de un nuevo cráneo, prácticamente completo, permite establecer una aproximación diferente a las que habitualmente se utilizan. La mayoría de los estudios morfométricos en los que se ha incluido a *A. afarensis* se han centrado en los dientes por ser los elementos que más representados están en el registro fósil (p. ej. Blumenberg & Lloyd, 1983; Blumenberg, 1985; Hunt & Vitzthum, 1986; Cole & Smith, 1987), siendo pocos los trabajos craneométricos en los que, hasta ahora, se ha incluido *A. afarensis* (Guy *et al.*, 2005). Como ya se ha comentado con anterioridad, la presentación de AL 444-2 se produjo en 1994 (Kimbel *et al.*, 1994) y la monografía sobre este individuo, la cual incluye una ingente cantidad de datos métricos, se publicó en 2004 (Kimbel *et al.*, 2004).

Esta monografía podría considerarse un ejemplo de un estudio detallado. Abundan las comparaciones morfológicas y morfométricas con todo el registro de australopitecinos y representantes tempranos de *Homo*. Dentro de las comparaciones morfométricas destaca el

uso de la estadística univariante, y dentro de esta el uso de diferentes índices. Entre ellos destacan los derivados de la usar como denominador la anchura biorbital. Sin embargo, los estudios multivariantes no abundan (aunque hay algunos ejemplos), prescindiéndose de este importante recurso. El cráneo es estudiado en tanto en su conjunto como atendiendo a las diferentes partes del mismo hasta llegar a los mínimos detalles anatómicos. También incluye un estudio llevado a cabo por Holloway y Yuan (2004) del endocráneo de este individuo, así como estimaciones de su volumen. Además, la dentición se presenta casi completa y se han podido medir casi todas sus variables. Este cráneo también presenta una mandíbula asociada, aunque menos completa que aquél, aunque en esta tesis no se ha estudiado dado la mandíbula no ha sido objeto de estudio.

Como ya se ha comentado, la citada monografía presenta, fundamentalmente, una aproximación univariante. Por ello en esta memoria se pretende complementar las investigaciones usando regresiones simples con el uso de la estadística multivariante, básicamente mediante el análisis de componentes principales. Para ello no se utilizará la comparación entre medidas brutas sino las posiciones relativas dentro de los respectivos morfoespacios. De esta forma se intenta valorar las tendencias de las especies extintas a partir de las tendencias propias de la familia Hominidae y la de Hominoidea. Esto permitirá realizar una aproximación distinta al estudio de las relaciones filogenéticas de AL 444-2, dado que los estudios alométricos previos en los que está inmerso *A. afarensis* son pocos y en casi todos los casos comprometen como variable independiente a la masa corporal (y ya se ha comentado los problemas derivados del empleo de variable en especies como *A. afarensis*).

Desgraciadamente, y al igual que ha ocurrido con especies contemporáneas a *S. tchadensis*, hubiese sido deseable poder comparar a AL 444-2 con *Kenyanthropus platyops* (Leakey *et al.*, 2001), pero el mal estado de conservación en que se encuentra este cráneo hace prácticamente imposible tomar las medidas necesarias para poder caracterizarlo morfométricamente. De esta forma, podríamos tener una imagen más completa de los senderos evolutivos que debieron haber acontecido hace en torno a 3,5Ma. Máxime teniendo en cuenta las aparentes similitudes morfológicas entre KNM-ER 40000 y KNM-ER 1470 (Leakey *et al.*, 2001; Lieberman, 2001; Cela & Ayala, 2003).

Para los llamados “australopitecinos robustos” se ha optado por la denominación genérica de *Australopithecus* junto a *A. afarensis* y *A. africanus* siguiendo, entre otros, a Chamberlain (1987), Chamberlain y Wood (1987), Wood (1991), Wood (1992) y Lieberman y colaboradores (1996). Existen otras posibilidades, como incluirlos en un género propio (*Paranthropus*). En la presente tesis, no se atiende a la problemática derivada de estos aspectos taxonómicos, siendo la opción elegida una más entre las diversas propuestas.

El siguiente punto en el que se va a centrar la atención es hace en torno a 1,8Ma., momento en el que se cuenta con los registros de las evidencias más antiguas de homínidos fuera de África (Swisher III *et al.*, 1994; Gabunia *et al.*, 1995; Gabunia *et al.*, 2000; Sahouni *et al.*, 2002²). Es lo que se ha dado en llamar la primera dispersión (*out of Africa*). De ellos nos centraremos en dos de los cráneos (los que presentan un mejor estado de conservación) recuperados del yacimiento georgiano de Dmanisi: D 2282 (Fig. 4; Gabunia *et al.*, 2000) y D 2700 (Fig. 4; Vekua *et al.*, 2002), aunque se estudiaran junto a otros importantes fósiles africanos y asiáticos, lo que permitirá una mejor contextualización espacio-temporal de los mismos.

Los inicios para el equipo de investigación de Dmanisi, en la década de los ochenta, no fueron fáciles. A las consecuencias del desmoronamiento de la antigua URSS hay que añadir que el paradigma existente suponía que la ocupación de Europa no debió acontecer previa a hace 500ka (Roebroeks & van Kolfschoten, 1994). Previamente una serie de hallazgos paleoantropológicos dudosos habían situado los inicios de la presencia humana en el extremo más occidental de Europa más allá de un millón de años (Gibert, 1986). Aunque la historia del denominado “hombre de Orce” parece dar la razón a los que en uno u otro momento comenzaron a dudar de la “humanidad” de dicho fósil, las investigaciones en la cuenca de Guadix-Baza contribuyeron a que tanto en dicha comarca, como en otros enclaves paleontológicos y arqueológicos, los investigadores comenzaran a considerar la posibilidad de una presencia antigua en Europa.



Fig. 4.- D 2700, vista lateral derecha (izquierda) D 2282, vista lateral izquierda (derecha)

La prevalencia del paradigma de la “cronología corta” (*short chronology*) implicó que cualquier evidencia de presencia humana en Eurasia durante el Pleistoceno Inferior fuese inmediatamente cuestionada. Las propias cronologías que Swisher III y colaboradores (1994) establecieron para Mojokerto fuesen cuestionadas bajo el sarcástico título de “Extraterrestrial evidence on the age of the hominids from Java” (Langbroek & Roebroeks, 2000). La cronología propuesta para Dmanisi tampoco fue ajena a las críticas y de hecho hubo de establecerse una

² Aunque este yacimiento se encuentra en el norte de África, tradicionalmente se considera como ejemplo de la primera dispersión.

datación de consenso para contentar a todas las partes. Sea como fuere, tanto la geocronología como las evidencias paleontológicas parecen indicar que los niveles donde se encuentran las evidencias humanas se pueden datar en torno a 1,8Ma. con una diferencia entre el nivel donde se encontró la mandíbula D 211 (Gabunia & Vekua, 1995) y el nivel donde se recuperó D 2600 (Gabunia *et al.*, 2002) de entre 10 y 100ka. (Gabunia *et al.*, 2001).

Hoy por hoy, parece poco cuestionable la presencia humana en torno al tránsito entre el Plioceno y el Pleistoceno en las puertas de Eurasia. El acopio de evidencias paleoantropológicas sigue creciendo en el yacimiento georgiano. No sólo destacan los dos cráneos que han sido incluidos en este trabajo, también se han recuperado tres cráneos más: D 2280, D 2282 y un cráneo inédito.

D 2280 consiste en una calvaria casi completa que incluye una parte de la base del cráneo, partes del hueso esfenoides, y la mayor parte de la fosa mandibular (Gabunia *et al.*, 2002). D 3444, un cráneo completo con mandíbula asociada que presentan una anomalía hasta el momento nunca descrita, la pérdida de toda la dentición y posterior reabsorción de las apófisis alveolares (sólo presenta los alvéolos de los caninos inferiores) (Lordkipanidze *et al.*, 2005). El grado de reabsorción es tal, que se interpreta que la pérdida de la mayoría de los dientes debió acontecer años antes de su muerte. Y ante la imposibilidad de comer alimentos duros, bien comería sólo los recursos más blandos, bien sería ayudado por otros congéneres (Lordkipanidze *et al.*, 2005). El último de los cráneos aún no se ha publicado y parece estar asociado a la gran mandíbula D 2600. Más variabilidad a la muestra de Dmanisi.

La muestra de Dmanisi presenta una gran heterogeneidad, lo que ha llevado a algunos autores a considerar la posibilidad de que estén presentes dos especies (en Righthire *et al.*, 2006; Skinner *et al.*, en prensa). El mismo debate existe para KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813, polarizado entre los defensores de la presencia de dos especies (Walker & Leakey, 1978; Wood, 1978; Wood, 1985; Stringer, 1986; Chamberlain, 1987; Lieberman *et al.*, 1988; Groves, 1989; Wood, 1991; Wood, 1992a; Wood, 1992b; Wood, 1993; Grine *et al.*, 1996; Donnelly, 1996; Lieberman *et al.*, 1996) y los partidarios de que las diferencias que ambos individuos presentan son debidas a la variabilidad intraespecífica, en buena parte debida a un alto grado de dimorfismo sexual (Howell, 1978; White *et al.*, 1983; Johanson *et al.*, 1987; Tobias, 1987; Tobias, 1991; Miller, 1991; Miller, 2000; Wolpoff, 2005). Sin embargo, para el caso de Dmanisi sólo contamos con tres sobre la variabilidad de la muestra. Uno basado en el volumen endocraneal cuyos resultados indican que la variabilidad es compatible con la observada en humanos anatómicamente modernos, chimpancés y gorilas (Lee, 2005); otro donde también se apunta que la variabilidad de los individuos de Dmanisi es compatible con la vista en las especies de primates más próximas (Macaluso Jr. *et al.*, 2004); y el trabajo de Skinner y colaboradores (en prensa) quienes encuentran diferencias tanto en tamaño y forma, que serían fruto bien de un dimorfismo sexual extremo bien de la presencia de dos especies (Skinner *et*

al., en prensa). En esta tesis se evaluarán las diferencias entre D 2282 y D 2700 para tratar de vislumbrar el significado de las evidentes diferencias.

Existen precedentes en la asignación de sexo a ambos individuos. En un artículo recientemente publicado, Rightmire y colaboradores (2006) consideran a D 2700 un macho putativo en función de las morfologías del torus supraorbital y de la región mastoidea, y por el desarrollo del torus nugal (Rightmire *et al.*, 2006). Sin embargo Vekua *et al.* (2002) proponen que podría ser una hembra a pesar de la presencia de unos caninos muy desarrollados. D 2282 se ha adscrito a una hembra en función del moderado desarrollo de los *tori* supraorbital y nugal (Gabunia *et al.*, 2000; Rightmire *et al.*, 2006). La propuesta de asignación sexual de Rightmire y colaboradores (2006) llevaría a incrementar las posibilidades de que en Dmanisi existe dos especies, idea que ya se ha puesto de manifiesto (en Rightmire *et al.*, 2005; Skinner *et al.*, en prensa).

Pero, ¿qué lugar ocupan estos individuos dentro del esquema filogenético de los primeros representantes del género *Homo*? Las afinidades filogenéticas de los homínidos de Dmanisi han sido cambiantes. En un principio se propuso *H. erectus* basándose en las afinidades fenéticas de la mandíbula D 2600 (Gabunia & Vekua, 1995). Posteriormente, y a partir de un análisis morfométrico y morfológico de la misma mandíbula y su dentición, fue asignada a *Homo sp. ind. (cf. ergaster)* (Rosas & Bermúdez de Castro, 1998) poniendo de manifiesto su origen africano. La incorporación de los cráneos D 2280 y D 2282 no hizo sino abundar en el origen africano de la muestra de Dmanisi, proponiéndose en base a las mayores afinidades fenéticas de los mismos con *H. ergaster*, y que a partir de entonces se denominaran *H. ex gr. ergaster* (Gabunia *et al.*, 2000). Cuando se describió el cráneo D 2700, la muestra de Dmanisi pasó a considerarse *H. erectus = ergaster* aunque destacando las afinidades con *H. habilis (sensu stricto)* (Vekua *et al.*, 2002: 88). A partir de la descripción de la muy robusta mandíbula D 2600, los homínidos de Dmanisi pasaron a ser denominados *H. georgicus* (Gabunia *et al.*, 2002) correspondiendo a D 2600 ser el holotipo. Tras un intensivo estudio morfométrico y morfológico, lo que antes era una especie pasó al grado de subespecie *H. erectus georgicus* (Rightmire *et al.*, 2006). Por último, a partir de un estudio morfométrico tomando cuatro variables neurocraneales, nuevamente se retoma la denominación de *H. georgicus*, si bien se destacan las afinidades con *H. habilis* (de Lumley & Lordkipanidze, en prensa).

Ahora bien, sorprenden algunas cuestiones. Así, para la evaluación de las afinidades anatómicas de D 2280 y D 2282 se establezcan los parecidos con *H. ergaster* y las diferencias con *H. rudolfensis*, *H. habilis* y *H. erectus*, lo que lleva a la inevitable conclusión de que se trata de *H. ex gr. ergaster* (Gabunia *et al.*, 2000). Pero esta conclusión puede estar sesgada pues no se examinan las diferencias con *H. ergaster* y las afinidades con las restantes especies. Por otra parte, como ya se ha comentado anteriormente, en la presentación y descripción de D

2700 se dice textualmente: “(...) nosotros aquí asignamos el nuevo cráneo provisionalmente a *Homo erectus* (=ergaster)”, aunque concluyen su trabajo afirmando que: “Ahora parece más que probable que los primeros humanos en dispersarse desde la tierra natal en África fuesen similares en grado a *H. habilis* (*sensu stricto*)” (Vekua *et al.*, 2002: 88). Algo similar ocurre con las interpretaciones ecológicas que realizan Gabunia y colaboradores (2001), y Antón y colaboradores (2002) para quienes las afinidades entre los fósiles de Koobi Fora y los de Dmanisi representan una salida temprana de África, en un momento cercano al origen de *H. erectus* (*s.l.*) (Gabunia *et al.*, 2001; Antón *et al.*, 2002).

Parece haber habido ciertas reticencias por parte de los investigadores a la posibilidad de una dispersión temprana de los primeros representantes del género *Homo*, si bien, en un artículo que aún está en prensa se ha tratado de argumentar a favor de la inclusión de la muestra de Dmanisi dentro de *H. habilis* (*s.l.*). No obstante, sólo se han usado cuatro variables neurocraneales y la representación gráfica de los análisis bivariantes no demuestra claros cambios en las tendencias que afecten a los fósiles georgianos (de Lumley & Lordkipanidze, en prensa).

Teniendo en cuenta el amplio rango en el que se distribuyen los géneros de homínidos, no hay duda que las dispersiones de éstos han tenido lugar a lo largo del este, centro y sur de África (Strait & Wood, 1999). No obstante se han argumentado diversos impedimentos para que esta dispersión abarque zonas de Eurasia.

La primera dispersión de los homínidos hacia Eurasia es uno de los temas que más debate han generado en las dos últimas décadas. El paradigma de la “cronología corta” fue derribado dando paso a todo un caudal de evidencias sobre lugares con presencia humana previa a la fecha clave de 500ka propuesta, entre otros por Roebroeks y van Kolfschoten (1994): p.ej. MontePoggiolo: Peretto (1992); ‘Ubeidiya: Bar Yosef & Goren-Inbar, 1993; Bar Yosef (1994); Sangiran: Swisher III *et al.* (1994); Atapuerca: Carbonell *et al.* (1995); Parés *et al.* (2006); Ceprano: Ascenzi *et al.* (1996); Orce: Martínez-Navarro *et al.* (1997); Oms *et al.* (2000); Dmanisi: Gabunia & Vekua (1995); Gabunia *et al.* (2000); Erq el-Ahmar: Ron & Levi (2000); Ain Hanech: Sahnouni *et al.* (2002); Majuangou: Zhu *et al.* (2004).

De nuevo, los resultados morfométricos obtenidos en la presente tesis permiten evaluar los cráneos D 2700 y D 2282 en función de las tendencias que exhiben los diferentes grupos analizados. De esta forma podrán integrarse en la discusión sobre la primera dispersión documentada de los homínidos fuera de África, intentando dar explicación al curioso hecho de por qué pervive el Modo 1 (Clark, 1970) en Eurasia hasta el Pleistoceno Medio (con la excepción de la cuenca de Bose, China; Yamei *et al.*, 2000).

Una vez aceptada la existencia de ocupaciones tempranas, los investigadores han puesto el énfasis en las causas de esta primera dispersión y han tratado de dar respuesta a la diferencia cronológica en la aparición del estadio tecnopológico denominado Modo 2 en África y Eurasia.

Las respuestas al porqué se produce esta primera dispersión fuera de África han provenido de diferentes áreas de conocimiento comprometidas con la evolución humana. Los enfoques genéticos (Templeton, 2002; Curnoe & Thorne; 2003), los ecológicos (Arribas & Palmqvist, 1999), los arqueológicos (Carbonell *et al.*, 1999), los informáticos-virtuales (Mithen & Reed, 2002; Nikitas & Nikita, 2005) y los anatómicos (Gabunia *et al.*, 2001; Antón *et al.*, 2002) quizás hayan sido los que más dinamismo han producido en este interesante tema. Por último, resta el tema de por qué el Modo 1 pervive en Eurasia. Y como no podía ser de otra forma, la multiplicidad de enfoques también está presente. Así para Carbonell y colaboradores (1999) se trataría de un fenómeno de exclusión en el que los portadores del Modo 1 acabarían abandonando la zona nuclear del este de África presionados por la mejor explotación del medio que llevan a cabo los innovadores grupos del Modo 2 (Carbonell *et al.*, 1999), mientras que para Arribas y Palmqvist (1999) la salida de África de los primeros homínidos estaría relacionada con un evento de dispersión faunística mayor, y el retraso en la aparición del Modo 2 se debería al reemplazamiento de los macairodontinos por los panterinos (Arribas & Palmqvist, 1999), tal y como será discutido más detenidamente en la sección correspondiente.

La morfometría, y la craneometría en particular, no han gozado de “buena prensa”. Y con razón. Basta con recordar el magnífico ensayo que escribió S. J. Gould sobre la participación de la ciencia en la legitimación, a mediados del siglo XIX, del discurso racista a través de la medición del volumen endocraneal de diferentes “razas humanas” (Gould, 2003). Afortunadamente, la craneometría también puede tener otros objetivos.

2.- MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales

Las variables craneodentales (Tabla 1) de los homínidos que se han utilizado para los análisis efectuados en la presente tesis han sido recopiladas principalmente de la bibliografía a partir de las medidas publicadas por los distintos autores (Tabla 2; Apéndice 1). No obstante,

| Abreviatura | Significado | Descripción | Fig./Var |
|-------------|------------------------------------|--|----------|
| SKL | Longitud total del cráneo | Cuerda desde el punto más anterior del proceso alveolar del maxilar (prostio, pr) hasta el punto más posterior del cráneo según el Plano de Frankfurt (FH) | 2/1 |
| NSKL | Longitud del neurocráneo | Cuerda desde glabella hasta el punto más posterior del cráneo según FH | 2/2 |
| NSkH | Altura del neurocráneo | Cuerda desde basio hasta bregma. En especímenes con cresta sagital, bregma ha sido tomado en el plano que rodea la superficie de la bóveda craneal | 2/3 |
| NSkB | Anchura del neurocráneo | Cuerda entre los eurios | 3/2; 4/3 |
| MinFrB | Anchura mínima frontal | Cuerda entre los frontotemporales | 3/6 |
| ba-na | Basio-Nasio | Cuerda desde basio a nasio | 2/4 |
| BiPoB | Anchura biporiónica | Cuerda entre los porios | 5/1 |
| BiAstB | Anchura biastérica | Cuerda desde asterio a asterio | 5/2 |
| gl-br | Glabela-Bregma | Cuerda desde glabella a bregma | 2/7 |
| br-l | Cuerda parietal | Cuerda desde bregma a lambda | 2/8 |
| SupraMastB | Anchura supramastoidea | Cuerda desde las máximas proyecciones de las crestas supramastoideas. En especímenes sin cresta supramastoidea esta medida ha sido tomada en la raíz del arco cigomático | 3/3; 4/1 |
| SupFacL | Longitud Superior de la Cara | Cuerda desde prostio a basio | 2/6 |
| SupFacH | Altura superior de la cara | Cuerda desde nasio a prostio | 2/4 |
| SupFacB | Anchura superior de la cara | Cuerda entre los frontomalar temporales | 1/1 |
| BiOrbB | Anchura biorbital | Cuerda entre los ectoconquios | 1/2 |
| OB | Anchura de la órbita ocular | Cuerda desde maxilofrontal y ectoconquio | 1/4 |
| OH | Altura de la órbita ocular | Máxima distancia perpendicular a la anchura de la órbita ocular | 1/3 |
| OA | Área de la órbita ocular | OB * OH | 1/4,3 |
| BiZmB | Anchura bimaxilar | Cuerda entre los cigomaxilares | 1/5 |
| BiZygB | Anchura bicigomática | Cuerda entre los cigios | 3/1 |
| TempFMinB | Anchura mínima de la fosa temporal | Sustracción de la anchura del neurocráneo a la anchura bicigomática | 3/4 |
| TempFW | Anchura del foramen temporal | Sustracción de la anchura mínima temporal a la anchura bicigomática | 3/5 |
| SnL | Longitud del hocico | Sustracción de la longitud del neurocráneo a la longitud total del cráneo | 2/10 |
| NasW | Anchura nasal | Máxima anchura de la apertura nasal | 1/7 |
| NasH | Altura nasal | Cuerda entre nasio y nasoespinal | 1/6 |
| MaxAlvB | Anchura maxiloalveolar | Cuerda entre los ectomaxilares | 5/3 |
| PalB | Anchura del paladar | Cuerda entre los endomaxilares | 5/4 |
| PalL | Longitud del paladar | Cuerda entre oral y estafilio | 5/2 |
| PalA | Área del paladar | PalB * PalL | 5/4,3 |
| C'BL | Anchura del canino superior | Máxima anchura de la corona del canino en el eje labiolingual | 1/8 |
| C'MD | Longitud del canino superior | Máxima anchura perpendicular a C'BL | 2/9 |
| C'A | Área del canino superior | C'BL * C'MD | 1/8, 2/9 |
| M1'BL | Anchura del primer molar superior | Máxima anchura de la corona del primer molar superior en el eje labiolingual | 5/8 |
| M1'MD | Longitud del primer molar superior | Máxima anchura perpendicular a M1'BL | 5/7 |
| M1'A | Área del primer molar superior | M1'BL * M1'MD | 5/8,7 |

Tabla 1.- Abreviaturas, significados, descripciones, figura donde se representan las variables craneodentales utilizadas en la presente tesis. Leyenda, Fig.: Figura; Var: variable.

algunas de estas medidas han sido tomadas a partir de fotografías para completar dicha base de datos, dado que para ciertos ejemplares los valores no han sido publicados (corresponden a los registros en cursiva del Apéndice 1).

El banco de datos comparativo de especies actuales se ha conformado a partir de mediciones en individuos completamente adultos y sexo conocido, de cinco especies de antropoides: *Pan paniscus*, *P. troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus* y *Homo sapiens*.

Los *H. sapiens* recientes corresponden a dos colecciones:

1. La Torrecilla (Arenas del Rey, Granada), una población medieval musulmana con un posible origen almohade (s. XV). Muchas de las medidas incluidas fueron efectuadas por el doctor de Souich (Laboratorio de Antropología Física de la Universidad de Granada) quien amablemente los cedió para el presente estudio. Las medidas dentales, así como la longitud total del cráneo, la anchura supramastoidea, la anchura superior de la cara, y la anchura bicigomaxilar fueron medidas expresamente para este trabajo en dos fases, mayo/junio de 2004, y octubre de 2005. Las determinaciones de sexo fueron realizadas por el equipo de antropólogos de la Universidad de Granada basándose en un amplio conjunto de variables craneales y postcraneales que permitieron discriminar entre sexos.
2. Tohoku (Japón), una colección formada entre 1900 y 1942 y alojada en la Universidad de Tohoku. Los datos individuales correspondientes a esta colección se encuentran en la web personal del doctor Brown (Universidad de Nueva Inglaterra, Australia) (<http://www.personal.une.edu.au/~pbrown3/resource.html>) y están a libre disposición de quien desee utilizarla.

Las mediciones de *P. troglodytes schweinfurthii* y *P. paniscus* fueron llevadas a cabo, en octubre de 2004, en el Museo Real del África Central (Tervuren, Bélgica). De *P. t. schweinfurthii* se midieron un total de veinticinco individuos con sexo conocido, diecisiete machos y ocho hembras. Respecto a *P. paniscus*, se obtuvieron las medidas para un total de veintitrés individuos, igualmente de sexo conocido, correspondiendo trece a machos y doce a hembras.

Las restantes especies y subespecies se midieron en el mes de abril de 2005 en el Instituto y Museo de Antropología de la Universidad de Zurich. Se han incluido un total de veintiocho individuos de *P. t. troglodytes*, quince machos y trece hembras. Por su parte, la subespecie *P. t. verus* está representada por un total de dieciocho individuos, siete machos y once hembras. La subespecie de gorila incorporada en esta tesis es *G. g. gorilla* cuyo total de treinta individuos se divide equitativamente entre machos y hembras. *P. pygmaeus* está representado por catorce individuos, siete machos y siete hembras.

| Especie | Fuente |
|---|--|
| <i>Sahelanthropus tchadensis</i> | Brunet <i>et al.</i> (2002); Zollikofer <i>et al.</i> (2005); este estudio |
| <i>Australopithecus afarensis</i> | Kimbel <i>et al.</i> (2004) |
| <i>Australopithecus africanus</i> | Rak (1983); Wood (1991); Kimbel <i>et al.</i> (2004); este estudio |
| <i>Australopithecus aethiopicus</i> | Rak (1983); Wood (1991); Kimbel <i>et al.</i> (2004); este estudio |
| <i>Australopithecus boisei</i> | Rak (1983); Wood (1991); Kimbel <i>et al.</i> (2004) |
| <i>Homo habilis</i> | Wood (1991); Kimbel <i>et al.</i> (2004); este estudio |
| <i>Homo rudolfensis</i> | Wood (1991); este estudio |
| <i>Homo georgicus</i> | Gabunia <i>et al.</i> (2000); Vekua <i>et al.</i> (2002); Lordkipanidze <i>et al.</i> (2005); Rightmire <i>et al.</i> (2006); este estudio |
| <i>Homo ergaster</i> | Wood (1991) |
| <i>Homo erectus</i> | Wood (1991) |
| <i>Homo rhodesiensis</i> | Howell (1960); Rightmire (1996); este estudio |
| <i>Homo heidelbergensis</i> | Rightmire (1996); Arsuaga <i>et al.</i> , 1997; este estudio |
| <i>Homo neanderthalensis</i> | Howell (1960); Vandermeersch (1981); Suzuki & Takai (1970); este estudio |
| <i>Homo sapiens idaltu</i> | White <i>et al.</i> (2004); este estudio |
| <i>Homo floresiensis</i> | Brown <i>et al.</i> (2004); este estudio |
| <i>Homo sapiens</i> (Paleolítico europeo) | Riquet (1970); Vandermeersch (1981) |
| <i>Homo sapiens</i> (Paleolítico australiano) | Brown (on line) |
| <i>Homo sapiens</i> (Paleolítico Próximo Oriente) | Vandermeersch (1981); Genet-Varcin (1979) |
| <i>Homo sapiens</i> (Recientes, Tohoku) | Brown (on line) |
| <i>Homo sapiens</i> (Recientes, La Torrecilla) | de Souich (1974); este estudio |
| <i>Pongo pygmaeus</i> | Este estudio |
| <i>Gorilla gorilla gorilla</i> | Este estudio |
| <i>Pan troglodytes verus</i> | Este estudio |
| <i>Pan troglodytes troglodytes</i> | Este estudio |
| <i>Pan troglodytes schweinfurthii</i> | Este estudio |
| <i>Pan paniscus</i> | Este estudio |

Tabla 2.- Procedencia de las medidas craneodentales utilizadas en la presente tesis

Las medidas originales utilizadas en esta tesis pueden considerarse como medidas estándar a partir de puntos craneométricos definidos fundamentalmente en Martin y Saller (1957), y Wood (1991) (Tabla 3). No obstante, se han incorporado dos medidas relacionadas con la fosa temporal que no están definidas en las dos referencias bibliográficas previamente aludidas:

1. La anchura máxima del foramen temporal (TempFW). Rak (1983) define la máxima anchura del foramen temporal como “el espacio entre el arco cigomático y la pared medial de la fosa temporal” (Rak, 1983:27, nota 2). No obstante, se puede considerar una buena dimensión de la misma, la diferencia de la distancia entre la anchura bicigomática y la anchura mínima frontal.
2. La anchura mínima de la fosa temporal (TempFMinW). No es una medida que se haya definido previamente. Consiste en el valor obtenido de sustraer la anchura máxima del neurocráneo a la anchura bicigomática.

| Abreviatura | Significado | Definición |
|-------------|----------------------|---|
| ast | asterio | Punto donde se encuentran las suturas lamboidea, paritomastoidea y occipitomastoidea |
| ba | basio | En la línea media, punto en el margen anterior del foramen magnum |
| br | bregma | Punto donde se encuentran las suturas coronal y sagital |
| ek | ectoconquio | Punto más lateral del margen orbital |
| ekm | ectomolar | Punto más lateral de la superficie externa del margen alveolar de la maxila |
| enm | endomolar | Punto más distal en la superficie externa del margen alveolar en el centro de la corona del segundo molar superior |
| eu | eurio | Punto donde el (neuro)cráneo alcanza la máxima anchura |
| fmt | frontomalar temporal | Punto donde la sutura frontomalar se encuentra con la línea temporal (o el margen orbital externo) |
| ft | frontotemporal | Punto donde las líneas temporales alcanzan la posición más anteromedial en el frontal |
| g | glabela | En la línea media, el punto más anterior del frontal |
| i | inio | En la línea media, punto en la base de la protuberancia occipital externa |
| l | lambda | Punto donde las suturas sagital y lamboidea se encuentran |
| mf | maxilofrontal | Punto donde se encuentran la cresta lacrimal anterior de la maxila y la sutura frontomaxilar |
| n | nasio | En la línea media, punto donde los huesos nasales y el frontal se encuentran |
| ns | nasoespinal | En la línea media, punto donde una línea tangente al punto más inferior de las dos curvas del margen inferior de la apertura nasal se encuentran |
| ol | oral | En la línea media, y sobre el paladar duro, punto donde se delinea una tangente en los márgenes posteriores de los límites de los alveolos de los incisivos |
| op | opisticiáneo | En la línea media, punto más distal del cráneo |
| or | orbital | Punto más inferior del margen orbital |
| po | porio | Punto más superior en el margen del meatus auditivo externo |
| pr | prostio | En la línea media, punto más anterior en el proceso alveolar de la maxila |
| sta | estafilio | Sobre la sutura interpalatina, punto tangente entre las partes más profundas de las crestas palatinas |
| zm | cigomaxilar | Punto más inferior de la sutura cigomaxilar |
| zyg | cigio | Punto más lateral de la superficie externa del arco cigomático |

Tabla 3.- Abreviaturas, significados y definiciones de los puntos craneométricos que definen las variables utilizadas en la presente tesis

Para las variables que se han sido estimadas a partir de fotografías se ha seguido el siguiente procedimiento. Todas las variables han sido medidas independientemente por el Dr. Pérez Claros, y por mí. Para ello se han utilizado las herramientas que presenta el programa Corel Draw 11.0. Allí donde la discrepancia era mayor del tres por ciento entre los resultados obtenidos por ambos medidores, se volvieron a medir hasta conseguir bajar la diferencia de las estimaciones (<3%). De cualquier forma, se ha experimentado aumentando y reduciendo el valor de las variables, y por debajo del diez por ciento en una variable, las posiciones en el espacio multivariante no se ven apenas afectadas. Por otra parte, se han medido, a partir de reconstrucciones sobre las fotografías, anchuras bicigomáticas de individuos cuyos arcos cigomáticos estaban parcialmente ausentes, siempre y cuando lo preservado fuese lo suficientemente significativo como para poder trazar el recorrido de los mismos. Una vez los arcos fueron reconstruidos el procedimiento seguido fue el mismo al anteriormente descrito. La única medida que se puede considerar problemática ha sido la altura del neurocráneo de KNM-ER 1470, y es por ello que los análisis bivariantes donde se ha incluido dicha variable, se le ha dado un rango de 95-98mm.

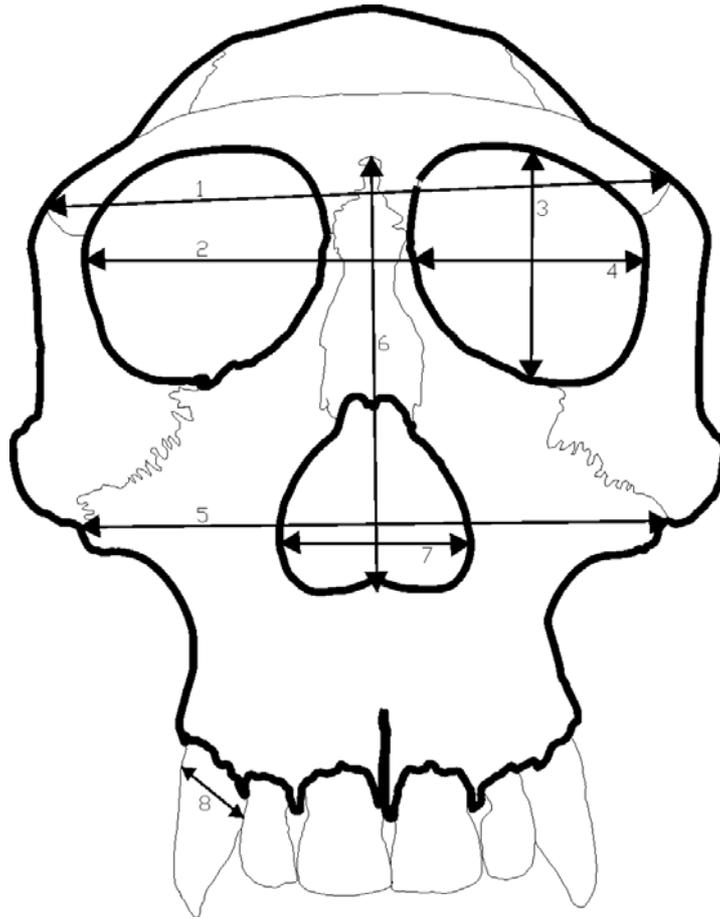


Fig. 1.- Cráneo de *P. t. schweinfurthii*. Vista frontal. Diagrama con las medidas.

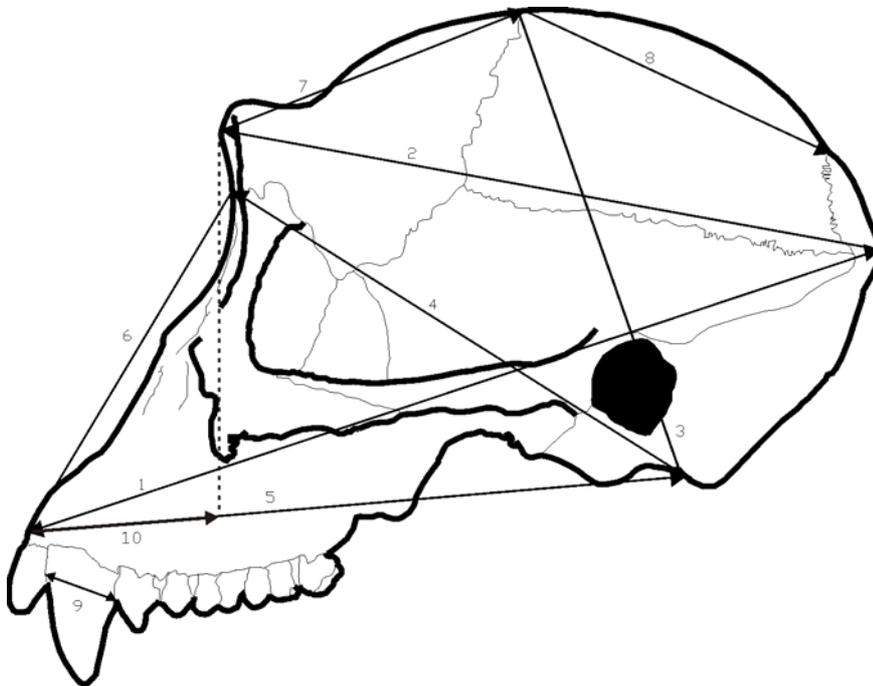


Fig. 2.- Cráneo de *P. t. schweinfurthii*. Vista lateral izquierda. Diagrama con las medidas.

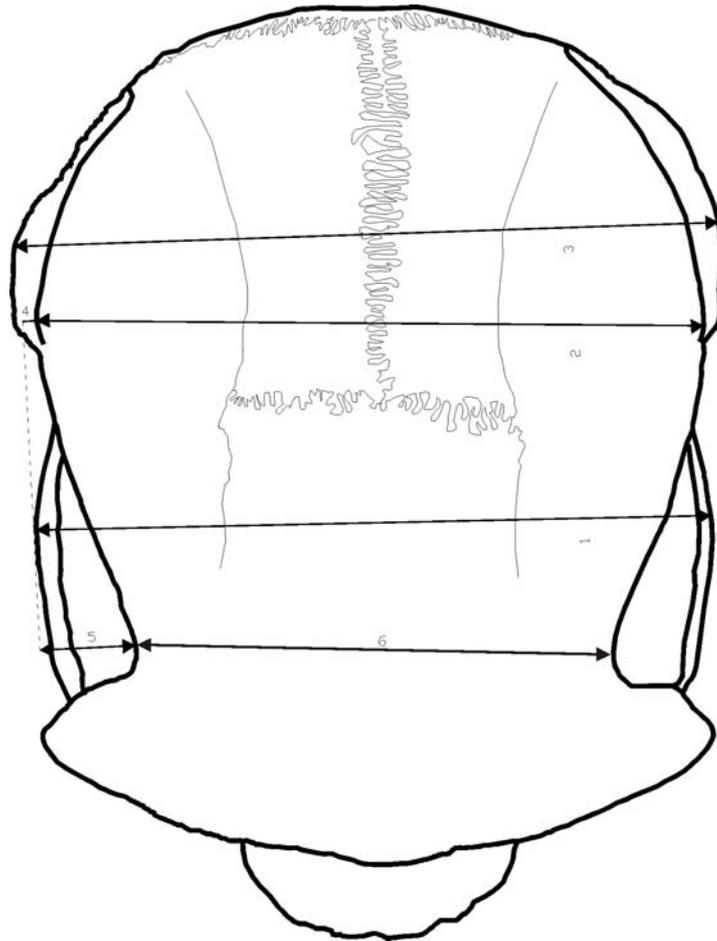


Fig. 3.- Cráneo de *P. t. schweinfurthii*. Vista superior. Diagrama con las medidas.

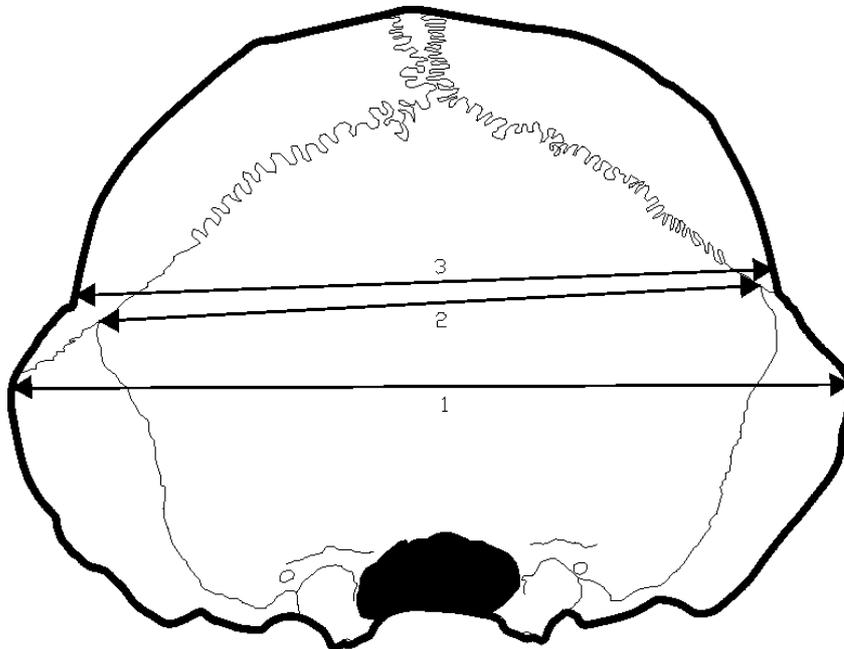


Fig. 4.- Cráneo de *P. t. schweinfurthii*. Vista posterior. Diagrama con las medidas.

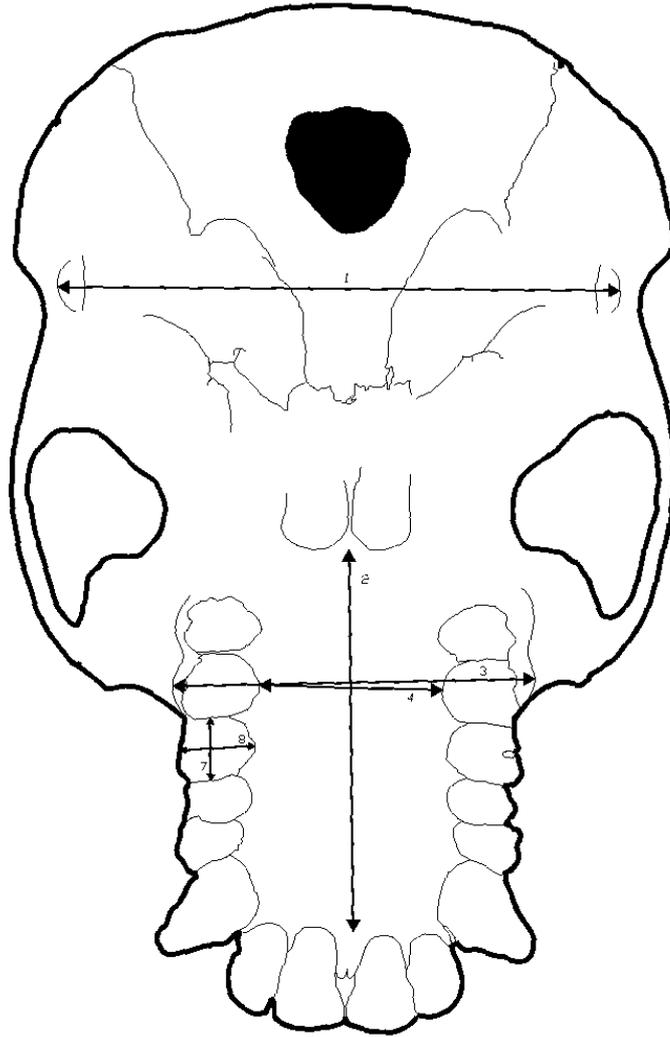


Fig. 5.- Cráneo de *P. t. schweinfurthii*. Vista inferior. Diagrama con las medidas.

Las variables relacionadas con la fosa temporal en primates han sido recopiladas por el Dr. Plavcan (Universidad de Arkansas) quien amablemente ha puesto a nuestra disposición su banco de datos.

Para los análisis entre el volumen endocraneal y el área de la dentición se han empleado las respectivas medias por dos motivos fundamentales. Primero, porque el registro de volúmenes endocraneales asociados a dentición es exiguo, y segundo, porque el número de observaciones para cada especie resulta, en general, superior a tres. Las medias por especie del volumen endocraneal y área de la dentición han sido también extraídos de la bibliografía (Apéndice 2). El área de la dentición se ha obtenido sumando las áreas del P3', P4', M1' y M2'.

| Abreviatura | Significado | Descripción |
|-------------|---------------------------------|---|
| EV | Volumen endocraneal | |
| PostCanA | Área de la dentición postcanina | Suma de las áreas del P'3, P'4, M'1 y M'2 |

Tabla 4.- Volumen endocraneal y Área de la dentición postcanina: Abreviatura, significado y descripción

Métodos

Para evaluar la naturaleza de las relaciones entre las variables independientes (x) y las variables dependientes (y) para cada uno de los grupos establecidos, se han utilizado regresiones lineales simples, ajustadas mediante la técnica de mínimos cuadrados. Para ello se ha utilizado el paquete informático SPSS 12.0. A través de dichas regresiones se han estimado los términos a y b correspondientes a las ecuaciones del tipo:

$$y = a x^b$$

Aunque como las variables se han transformado logaritmicamente, fundamentalmente con la intención de normalizar las distribuciones de las variables (Sokal & Rohlf, 1969), las ecuaciones a las que realmente han sido ajustados los datos transformados son del tipo:

$$\log y = a + b \log x$$

donde \log es el logaritmo decimal, a es el valor de la ordenada en el origen y b es el valor de la pendiente. Esta expresión aunque matemáticamente idéntica a la anterior, no lo es desde un punto de vista estadístico.

El significado de a corresponde al valor de y cuando x es igual a 1. El parámetro b nos indica como aumenta o decrece y respecto a x , esto es, isometría (b estadísticamente indistinguible de 1), alometría positiva (b significativamente mayor de 1), alometría negativa (b estadísticamente menor de 1 y mayor de 0) o una relación inversa general (b estadísticamente menor de 0). En el caso de obtenerse un valor de b estadísticamente indistinguible de 0, esto nos informa de la ausencia de relación entre x e y .

El nivel de significación fijado para todos los análisis estadísticos efectuados en la presente tesis es del 5%. Los valores observados de t de Student para evaluar si las pendientes son significativamente distintas de cero a dicho nivel de significación se obtuvieron automáticamente al ejecutar los diversos ajustes mínimo cuadráticos mediante SPSS 12.0. Para evaluar si los valores de las pendientes fueron significativamente distintos de aquellos acordes con un crecimiento isométrico, se ha empleado la siguiente fórmula:

$$t_{\text{obs}} = (b - \beta) / s_b$$

donde b es la pendiente de la pendiente de la muestra; β es el valor teórico con el cual comparar (1 ó 2, dependiendo si se tratan de medidas lineales o superficies) y s_b es el error estándar del coeficiente de regresión. Siendo n el número de observaciones, se acepta la isometría si el valor de t_{obs} está comprendido entre los valores de la distribución t con $n - 2$

grados de libertad que dejan a su derecha e izquierda un 2,5% de la probabilidad total, respectivamente.

Para evaluar si las pendientes difieren significativamente entre sí se ha utilizado esta otra fórmula:

$$t_{\text{obs}} = (b_1 - b_2) / (S_{b_1 - b_2})$$

donde b_1 y b_2 son los valores de las pendientes de las dos muestras que queremos comparar y $S_{b_1 - b_2}$ el error estándar de la diferencia entre las dos pendientes. Este valor se ha testado de manera análoga al anterior con una prueba t con $n_1 + n_2 - 4$ grados de libertad.

La medida que más se ha utilizado como variable independiente ha sido una que intenta reflejar la dimensión global del cráneo, calculada como la media geométrica de las denominadas seis variables básicas. De esta forma se ha tratado de combinar las medidas individuales en una medida global del tamaño (Mosimann, 1970; Jungers *et al.*, 1995; Skinner *et al.*, en prensa). Y para tratar de evitar que la información contenida en las variables sea redundante, se ha optado por variables que no se solapen entre sí, evitando que las variables estén correlacionadas de manera lógica. Las variables denominadas básicas a partir de las cuales se ha elaborado la medida que da cuenta de la dimensión global del cráneo son por un lado la anchura, la altura y la longitud del neurocráneo, y por otro, la altura y la longitud de la cara, así como la anchura bicigomática.

Para poder comparar la forma dos objetos con independencia de su tamaño es imprescindible relativizar las variables. Esto se consigue usando medidas relativizadas a partir de otra variable (Mosimann, 1970). O lo que es lo mismo ratios

$$x_1 / x_a (\dots) x_n / x_a$$

donde $x_1 (\dots) x_n$ son las variables relativizadas y x_a es la variable de referencia a partir de la cual se relativizan las demás. Como x_a se han elegido dos variables que proporcionan una buena idea de la dimensión global del cráneo, optándose por la longitud total del cráneo en sentido anteroposterior y por la anchura bicigomática en sentido mediolateral. De esta forma se estará, en cierta medida, evitando la influencia del tamaño al comparar las distintas variables de cada uno de los individuos.

De cualquier manera, el uso de variables relativizadas de esta forma ha sido criticada por Albrecht *et al.* (1993), recomendado, que si se quiere controlar el efecto del tamaño, el uso de los residuos derivados de las regresiones efectuadas usando como variable independiente la variable x_a (Albrecht *et al.*, 1993). El uso de los residuos proporciona una medida de cuánto

se desvían cada una de las observaciones respecto a la tendencia general de toda la muestra representada por la recta de regresión

$$e_i = y_i - y_i'$$

donde e_i es el residuo obtenido para la observación i y siendo y_i e y_i' los valores observados y predichos por la ecuación de regresión de y sobre x_a , respectivamente.

Puesto que cada una de las medidas relativas tiene un significado diferente, en la presente tesis se han analizado tanto los ratios como los residuos (para la tendencia general).

El análisis de componentes principales (ACP) es una técnica estadística de síntesis de la información, o de reducción de la dimensión, que intenta identificar variables subyacentes, o factores, que expliquen la configuración de las correlaciones dentro de un conjunto de variables observadas. El ACP se suele utilizar en la reducción de los datos para identificar un pequeño número de factores que explique la mayoría de la varianza observada, perdiendo el mínimo de información posible.

El ACP permite sintetizar la información contenida en un conjunto de n variables originales en otro conjunto menor de m de variables no correlacionadas entre sí, y que se denominan componentes principales. Las nuevas variables son obtenidas como combinaciones lineales de las variables originales. Los componentes se ordenan en función del porcentaje de la varianza que explican. Esta técnica contribuye a realizar análisis exploratorios que permiten descubrir interrelaciones entre los datos y entre las variables. También produce una reducción de la dimensionalidad de la matriz de los datos con el fin de evitar redundancias y destacar relaciones. Por último, construye variables no observables.

Por todas estas cuestiones el ACP se ha convertido en una herramienta metodológica fundamental en biología. El uso de esta técnica ha contribuido, desde sus primeras aplicaciones en antropología, a caracterizar la morfometría, la morfología y la funcionalidad en poblaciones actuales y del pasado. En esta tesis ha contribuido a vislumbrar las relaciones generales entre diferentes partes del cráneo y analizar cuestiones paleobiológicas.

Para calcular las puntuaciones factoriales se han transformado logarítmicamente las variables originales para conseguir una distribución normal multivariante. Para obtener las puntuaciones factoriales se ha escogido la matriz de correlaciones, en lugar de la de varianza-covarianza, con el fin de no ponderar diferencialmente las variables dependiendo de cuanto de mayor o menor sean sus valores medios.

Una de las cuestiones metodológicas que ha surgido durante la elaboración del presente trabajo consiste en la interpretación de los vectores en término de variables. En el caso de que las variables analizadas sean todas de naturaleza métrica, resulta relativamente habitual obtener un componente compuesto exclusivamente por factores de carga con valores cercanos a la unidad, que se interpreta como un vector de tamaño. Normalmente corresponde al vector asociado al valor propio mayor (Reyment, 1991), aunque esto no es necesario. En términos generales, por vector “tamaño” se entiende aquel vector que se relaciona con el promedio ponderado de todas las variables (Peña 2002). De una manera más específica, cuando las variables que se agrupan en los vectores son de naturaleza métrica (básicamente distancias) este componente viene a representar las dimensiones globales de los objetos analizados. Algunos autores indican que en un análisis de componentes principales no se puede distinguir limpiamente entre componentes de forma y componentes de tamaño (Creel 1986: 83). Esta puntualización puede venir del hecho que aunque un conjunto de variables métricas covaríen positivamente con un componente, no tienen que hacerlo todas en la misma proporción, lo que implica que existan fenómenos de alometría. En este caso al aumentar el tamaño también se altera la forma. Esto no invalida la denominación “vector tamaño” adoptada en la presente tesis dado que el componente en cuestión se relaciona inequívocamente con las dimensiones globales del objeto, en este caso el cráneo. Los restantes componentes se interpretan como factores de “forma” y usualmente tienen coordenadas positivas y negativas que implica la contraposición de unas variables frente a otras. Estos factores pueden frecuentemente escribirse como medias ponderadas de dos grupos de variables con distintos signos y contraponen las variables de un signo a las del otro (Reyment, 1991; Peña 2002).

La clasificación individual de los homínidos fósiles (excepto *H. sapiens*) se ha efectuado mediante un análisis de conglomerados jerárquicos usando como método la vinculación intergrupos (promedio de similitudes) y como medida de similitud el coseno del ángulo.

Con el objetivo de analizar las tendencias que muestran los diversos conjuntos de individuos dentro de Hominoidea y poder evaluar sus diferencias se han establecido las siguientes categorías:

1. Total: todas las especies incluidas.
2. Póngidos: *P. t. schweinfurtii*, *P. t. verus*, *P. t. troglodytes*, *P. pansicus*, y *G. g. gorilla*.
3. Orangutanes = *P. pygmaeus*.
4. AMH: *H. sapiens* (recientes, Pleistoceno del Próximo Oriente, Pleistoceno Europa, Pleistoceno Australia y *H. sapiens idaltu*)

5. Homínidos: *S. tchadensis*, *A. afarensis*, *A. africanus*, *A. boisei*, *A. robustus*, *A. garhi*, *H. rudolfensis*, *H. habilis*, *H. georgicus*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. rhodesiensis*, *H. heidelbergensis*, y *H. neanderthalensis*.
6. Homo: *H. rudolfensis*, *H. habilis*, *H. georgicus*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. rhodesiensis*, *H. heidelbergensis*, y *H. neanderthalensis*.
7. Especies: para los representantes del grupo Homínidos, media de las distintas especies para la variable en cuestión.
8. Individuos: para los representantes del grupo Homínidos, observaciones individuales para la variable en cuestión.

3.- RESULTADOS

3.1.- Regresiones simples

Variable independiente log SkGeoM

Para esta sección se han realizado un total de ciento dieciséis regresiones lineales utilizando como variable independiente el logaritmo de la media geométrica de las siguientes variables: NSkL, NSkH, NSkB, SupFH, SupFL y BiZygB (log SkGeoM). Como se ha indicado en el capítulo anterior, con la elección de dicha variable derivada se intenta obtener una variable que refleje el tamaño total del cráneo.

Existe cierto consenso entre los investigadores de diversas disciplinas que aplican el análisis de componentes principales en sus estudios sobre que, (principalmente tras transformar logarítmicamente las variables brutas, aunque también se observa sin dicha transformación), uno de los componentes obtenidos refleja el “tamaño”. En dicho componente, el cual generalmente está asociado al mayor autovalor, todos los factores de carga de las variables son positivos (y normalmente altos). Esta denominación “factor tamaño” está justificada, especialmente en el caso de que las variables originales sean de naturaleza métrica, dado que esto indica que todas las variables crecen en el sentido del factor o componente; o lo que es lo mismo, los individuos con valores mayores de todas las variables (es decir, más grandes) también tienen puntuaciones más altas en el factor. Llegados a este punto conviene comentar un resultado puntual que será tratado en profundidad más adelante. En el presente estudio el ACP realizado sobre las variables básicas el factor tamaño corresponde al segundo componente principal. Para comprobar la bondad de la media geométrica como medida global del cráneo se ha realizado una regresión mínimo cuadrática utilizando como variable dependiente el segundo componente principal de las variables básicas (ver más adelante, Análisis Multivariante) y como variable independiente log SkGeoM (Fig.1), obteniéndose un valor para el coeficiente de determinación de 0,97 ($p < 1.57E-203$). Como puede observarse existe una buena correspondencia entre ambas, lo cual no es sorprendente dado que las variables básicas empleadas para ambos análisis atienden a aspectos globales de los cráneos, no obstante es importante hacer notar que la relación forma funcional entre ambas puede ajustarse aceptablemente a una recta, lo que indica una proporcionalidad entre ambas variables.

Como variables dependientes se han usado treinta y tres variables craneodentales – veintisiete craneales y seis dentales– igualmente transformadas logarítmicamente. Las ciento dieciséis regresiones han sido divididas en cinco grupos: Total, AMH, Pánidos, Hominidos y Homo. Con ello se pretende vislumbrar qué patrón alométrico sigue cada uno de los grupos y si existen diferencias significativas entre las pendientes obtenidas para estos grupos. Aunque se han incluido en las regresiones correspondientes al grupo Total, no se han realizado regresiones parciales para el grupo Pongo por el escaso número de observaciones (<15). Igualmente, no se han incluido en las regresiones de Homínidos y Homo sus variables dentales por ser reducido el número de homínidos fósiles cuyos cráneos con su respectiva dentición están bien conservados. En las siguientes tablas (Tabla 1-5) se resumen los resultados obtenidos en cada una de las regresiones correspondientes a los grupos establecidos.

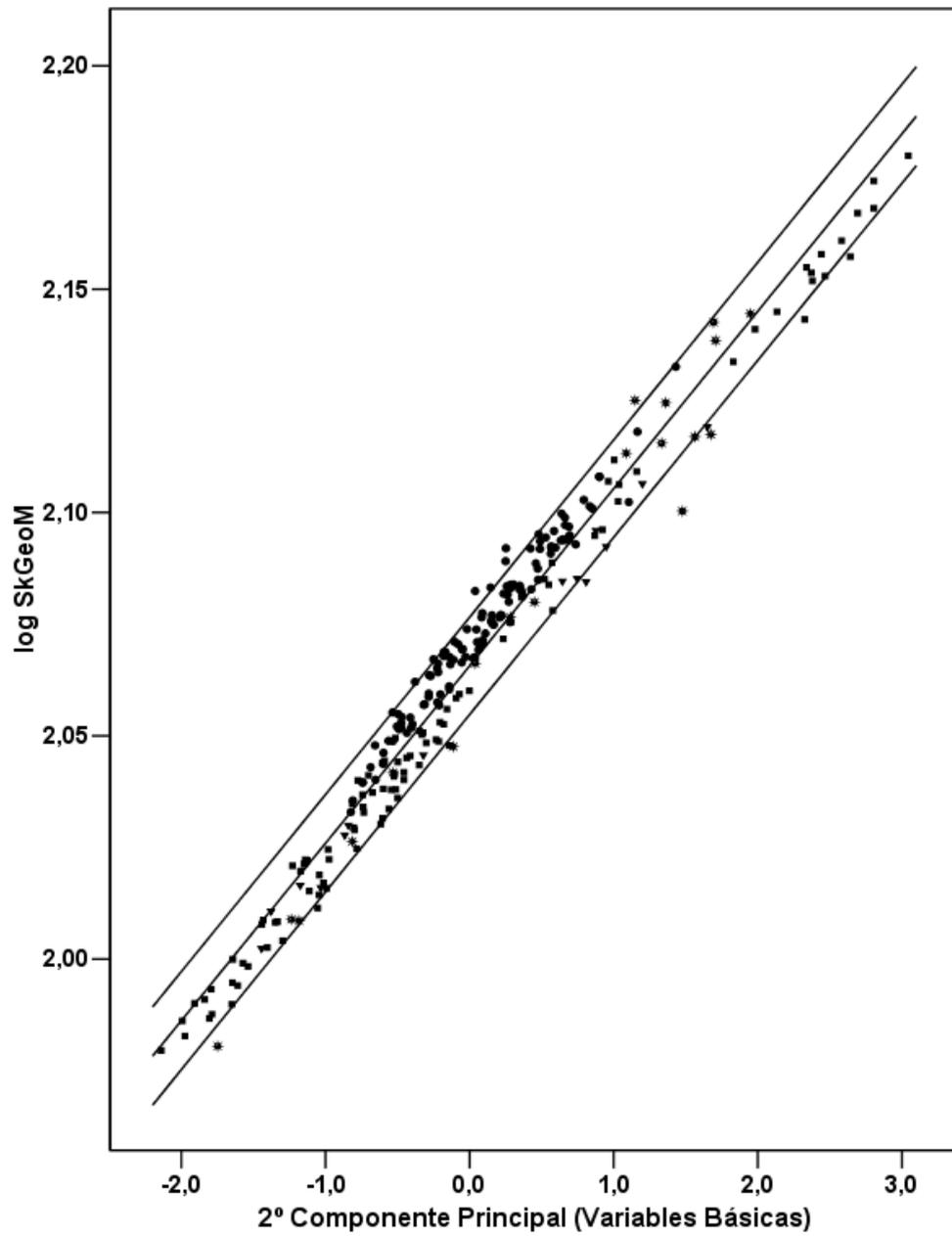


Fig. 1.- Diagrama de dispersión: log SkGeoM-2º PC variables básicas

| | n | R ² | p | F | b | e.t. (b) | a | e.t. (a) |
|--------------------------|-----|----------------|-----------------|--------|--------|----------|---------|----------|
| log SkGeoM-log SkL | 188 | 0,84 | 7,66E-76 | 97,7 | 1,3008 | 0,0417 | -0,3805 | 0,0859 |
| log SkGeoM-log NSkL | 258 | 0,551 | 1,90E-46 | 314,5 | 1,3925 | 0,0785 | -0,6717 | 0,1622 |
| log SkGeoM-log SkH | 258 | 0,234 | 1,63E-16 | 78,1 | 1,0340 | 0,1170 | -0,0932 | 0,1170 |
| log SkGeoM-log NSkB | 258 | 0,185 | 5,10E-13 | 58 | 0,7827 | 0,1028 | 0,4485 | 0,2124 |
| log SkGeoM-log bana | 251 | 0,709 | 1,28E-68 | 605,5 | 0,9396 | 0,0382 | 0,0661 | 0,0789 |
| log SkGeoM-log BiAst | 196 | 0,608 | 2,53E-41 | 301 | 1,5514 | 0,0894 | -1,2137 | 0,1840 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 187 | 0,833 | 1,06E-73 | 919,6 | 1,0512 | 0,0347 | -0,0621 | 0,0714 |
| log SkGeoM-log glbr | 246 | 0,278 | 5,45E-19 | 93,9 | 1,2363 | 0,1276 | -0,6053 | 0,2635 |
| log SkGeoM-log brl | 171 | 0,517 | 1,72E-28 | 180,7 | 2,8015 | 0,2084 | -3,7981 | 0,4293 |
| log SkGeoM-log popo | 234 | 0,84 | 2,25E-94 | 1220,3 | 0,9844 | 0,0282 | 0,0312 | 0,0581 |
| log SkGeoM-log SupFH | 258 | 0,206 | 1,59E-14 | 66,5 | 0,9421 | 0,1155 | -0,0493 | 0,2387 |
| log SkGeoM-log SupFL | 258 | 0,109 | 5,65E-08 | 31,3 | 0,8084 | 0,1445 | 0,3976 | 0,2985 |
| log SkGeoM-log SupFB | 187 | 0,699 | 4,32E-50 | 429,2 | 0,9792 | 0,0473 | -0,0004 | 0,0975 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 231 | 0,723 | 1,00E-65 | 596,9 | 0,9834 | 0,0403 | -0,0650 | 0,0831 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 258 | 0,707 | 2,99E-70 | 618,6 | 1,0404 | 0,0418 | -0,0319 | 0,0864 |
| log SkGeoM-log BiZMaxB | 194 | 0,769 | 4,36E-63 | 640,8 | 1,3151 | 0,0519 | -0,7455 | 0,1073 |
| log SkGeoM-log OrB | 256 | 0,645 | 5,16E-59 | 461 | 0,9142 | 0,0426 | -0,2904 | 0,0880 |
| log SkGeoM-log OrH | 256 | 0,29 | 1,12E-20 | 103,9 | 0,6997 | 0,0686 | 0,0878 | 0,1418 |
| log SkGeoM-log OrA | 256 | 0,61 | 7,64E-54 | 397,1 | 1,6139 | 0,0810 | -0,2026 | 0,1673 |
| log SkGeoM-log NasW | 207 | 0,474 | 1,84E-30 | 185,1 | 1,1726 | 0,0862 | -1,0014 | 0,1780 |
| log SkGeoM-log NasH | 237 | 0,24 | 1,08E-15 | 74,1 | 1,1806 | 0,1371 | -0,6761 | 0,2835 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 173 | 0,595 | 2,32E-35 | 250,9 | 0,8394 | 0,0530 | 0,0651 | 0,1094 |
| log SkGeoM-log PalB | 185 | 0,453 | 9,75E-26 | 151,4 | 0,7361 | 0,0598 | 0,0465 | 0,1235 |
| log SkGeoM-log PalL | 180 | 0,141 | 2,09E-07 | 29,2 | 1,0489 | 0,1942 | -0,3712 | 0,4003 |
| log SkGeoM-log PalA | 167 | 0,294 | 3,68E-14 | 68,8 | 1,8558 | 0,2237 | -0,4618 | 0,4612 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 258 | 0,015 | 0,0470 | 4 | 0,2885 | 0,1448 | 1,4506 | 0,2992 |
| log SkGeoM-log SnL | 187 | 0,09 | 3,12E-05 | 18,2 | 0,6715 | 0,1572 | 0,7859 | 0,3242 |
| log SkGeoM-log C'BL | 197 | 0,295 | 1,55E-16 | 81,7 | 1,3626 | 0,1507 | -1,8248 | 0,3109 |
| log SkGeoM-log C'MD | 163 | 0,155 | 2,02E-07 | 29,5 | 1,3255 | 0,2440 | -1,6781 | 0,5025 |
| log SkGeoM-log M1'BL | 143 | 0,352 | 5,50E-15 | 76,8 | 0,9649 | 0,1101 | -0,9202 | 0,2282 |
| log SkGeoM-log M1'MD | 114 | 0,504 | 8,90E-19 | 114 | 1,1768 | 0,1102 | -1,3792 | 0,2286 |
| log SkGeoM-log C'A | 159 | 0,246 | 3,10E-11 | 51,1 | 2,8224 | 0,3948 | -3,7650 | 0,8132 |
| log SkGeoM-log M1'A | 111 | 0,493 | 9,02E-18 | 106 | 2,1839 | 0,2121 | -2,3767 | 0,4398 |

Tabla 1.- Estadísticos de las regresiones simples usando como variable independiente log SkGeoM (Total) Leyenda: n: número de observaciones; R²: coeficiente de determinación; p: nivel de significación; F: valor del estadístico F de Snedecor; b: pendiente; e.t. (b): error típico de la pendiente; a: constante; e.t. (a): error típico de la constante. En negrita, pendientes que son significativamente diferentes de 0 ($p < 0,05$)

| | n | R ² | p | F | b | e.t. (b) | a | e.t. (a) |
|--------------------------|-----|----------------|-----------------|-------|--------|----------|---------|----------|
| log SkGeoM-log SkL | 49 | 0,732 | 4,76E-15 | 128,6 | 0,9102 | 0,0803 | 0,4051 | 0,1660 |
| log SkGeoM-log NSkL | 119 | 0,609 | 1,35E-25 | 182,1 | 0,8736 | 0,0647 | 0,4480 | 0,1343 |
| log SkGeoM-log SkH | 119 | 0,573 | 1,33E-25 | 173,1 | 0,8400 | 0,0638 | 0,3850 | 0,1325 |
| log SkGeoM-log NSkB | 119 | 0,539 | 2,17E-21 | 136,7 | 0,7551 | 0,0646 | 0,5660 | 0,1339 |
| log SkGeoM-log bana | 117 | 0,633 | 8,03E-27 | 198,7 | 0,9948 | 0,0706 | -0,0627 | 0,1463 |
| log SkGeoM-log BiAst | 101 | 0,286 | 8,50E-09 | 39,6 | 0,6441 | 0,1023 | 0,6902 | 0,2119 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 53 | 0,504 | 2,63E-09 | 51,8 | 0,8471 | 0,1177 | 0,3547 | 0,2432 |
| log SkGeoM-log glbr | 115 | 0,214 | 1,98E-07 | 30,7 | 0,6924 | 0,1249 | 0,5960 | 0,2590 |
| log SkGeoM-log brl | 109 | 0,362 | 4,56E-12 | 60,7 | 0,9207 | 0,1182 | 0,1483 | 0,2449 |
| log SkGeoM-log popo | 101 | 0,545 | 1,22E-18 | 118,7 | 0,9309 | 0,0854 | 0,1469 | 0,1769 |
| log SkGeoM-log SupFH | 119 | 0,422 | 1,34E-15 | 85,4 | 1,2661 | 0,1370 | -0,7905 | 0,2842 |
| log SkGeoM-log SupFL | 119 | 0,549 | 5,58E-22 | 142,6 | 1,0525 | 0,0881 | -0,1981 | 0,1828 |
| log SkGeoM-log SupFB | 57 | 0,664 | 1,24E-14 | 108,6 | 0,9724 | 0,0933 | -0,0069 | 0,1932 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 97 | 0,544 | 7,20E-18 | 113,2 | 0,9854 | 0,0926 | -0,0650 | 0,1919 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 119 | 0,707 | 6,04E-33 | 281,9 | 1,1625 | 0,0692 | -0,3060 | 0,1436 |
| log SkGeoM-log BiMaxB | 82 | 0,353 | 3,94E-09 | 43,7 | 1,0760 | 0,1628 | -0,2653 | 0,3374 |
| log SkGeoM-log OrB | 118 | 0,138 | 3,51E-05 | 18,5 | 0,5257 | 0,1221 | 0,5244 | 0,2533 |
| log SkGeoM-log OrH | 118 | 0,017 | 0,1640 | 2 | 0,2074 | 0,1482 | 1,0840 | 0,3074 |
| log SkGeoM-log OrA | 118 | 0,093 | 1,03E-03 | 11,8 | 0,7331 | 0,2130 | 1,6084 | 0,4417 |
| log SkGeoM-log NasW | 82 | 0,212 | 1,36E-05 | 21,5 | 0,7877 | 0,1699 | -0,2451 | 0,3522 |
| log SkGeoM-log NasH | 117 | 0,354 | 1,44E-12 | 63,1 | 0,9480 | 0,1193 | -0,2625 | 0,2474 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 50 | 0,530 | 2,12E-09 | 54,1 | 1,1490 | 0,1563 | -0,6011 | 0,3230 |
| log SkGeoM-log PalB | 54 | 0,269 | 5,97E-05 | 19,1 | 0,8388 | 0,1920 | -0,1841 | 0,3970 |
| log SkGeoM-log PalL | 55 | 0,415 | 1,11E-07 | 37,6 | 1,1424 | 0,1863 | -0,7150 | 0,3854 |
| log SkGeoM-log PalA | 45 | 0,508 | 4,00E-08 | 44,4 | 1,8780 | 0,2820 | -0,6870 | 0,5830 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 119 | 0,101 | 4,32E-04 | 13,1 | 0,4865 | 0,1343 | 0,9535 | 0,2785 |
| log SkGeoM-log SnL | 49 | 0,014 | 0,4170 | 0,7 | 0,1186 | 0,1447 | 1,8060 | 0,2994 |
| log SkGeoM-log C'BL | 76 | 0,177 | 1,55E-04 | 15,9 | 0,6792 | 0,1704 | -0,4980 | 0,3526 |
| log SkGeoM-log C'MD | 45 | 0,271 | 2,43E-04 | 16 | 0,6150 | 0,1536 | -0,4002 | 0,3175 |
| log SkGeoM-log M1'BL | 66 | 0,083 | 0,0190 | 5,8 | 0,5009 | 0,2081 | 0,0048 | 0,4303 |
| log SkGeoM-log M1'MD | 37 | 0,094 | 0,0650 | 3,6 | 0,3560 | 0,1872 | 0,2768 | 0,3870 |
| log SkGeoM-log C'A | 44 | 0,312 | 8,23E-05 | 19 | 1,3777 | 0,3159 | -1,0737 | 0,6530 |
| log SkGeoM-log M1'A | 36 | 0,132 | 0,0296 | 5,2 | 0,7765 | 0,3420 | 0,4488 | 0,7062 |

Tabla 2.- Estadísticos de las regresiones simples usando como variable independiente log SkGeoM (AMH) Leyenda, ver Tabla 1

| | n | R ² | p | F | b | e.t. (b) | a | e.t. (a) |
|--------------------------|-----|----------------|-----------------|--------|--------|----------|---------|----------|
| log SkGeoM-log SkL | 105 | 0,977 | 1,01E-85 | 4280,8 | 1,5196 | 0,0232 | -0,8170 | 0,0477 |
| log SkGeoM-log NSkL | 105 | 0,921 | 1,27E-58 | 1202,8 | 1,2045 | 0,0347 | -0,3233 | 0,0714 |
| log SkGeoM-log SkH | 105 | 0,775 | 3,86E-35 | 354,8 | 0,5396 | 0,0287 | 0,8502 | 0,0589 |
| log SkGeoM-log NSkB | 105 | 0,323 | 2,64E-10 | 49 | 0,2221 | 0,0317 | 1,5400 | 0,0651 |
| log SkGeoM-log bana | 104 | 0,918 | 3,88E-57 | 1138 | 1,0605 | 0,0314 | -0,1615 | 0,0646 |
| log SkGeoM-log BiAst | 78 | 0,729 | 4,67E-23 | 201,2 | 1,1240 | 0,0792 | -0,3797 | 0,1614 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 104 | 0,872 | 2,65E-47 | 693,8 | 1,0857 | 0,0412 | -0,1323 | 0,0847 |
| log SkGeoM-log glbr | 105 | 0,743 | 3,60E-32 | 298 | 0,8580 | 0,0497 | 0,1078 | 0,1021 |
| log SkGeoM-log brl | 48 | 0,011 | 0,4740 | 0,5 | 0,1807 | 0,2503 | 1,4262 | 0,5070 |
| log SkGeoM-log popo | 105 | 0,907 | 5,45E-55 | 1007,3 | 0,9677 | 0,0305 | 0,0606 | 0,0626 |
| log SkGeoM-log SupFH | 105 | 0,902 | 8,71E-54 | 949,2 | 1,3762 | 0,0447 | -0,8735 | 0,0918 |
| log SkGeoM-log SupFL | 105 | 0,928 | 1,27E-60 | 1325,1 | 1,4941 | 0,0410 | -0,9243 | 0,0843 |
| log SkGeoM-log SupFB | 104 | 0,891 | 5,79E-51 | 836,6 | 1,0604 | 0,0367 | -0,1513 | 0,0753 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 104 | 0,879 | 1,14E-48 | 744,4 | 0,9631 | 0,0353 | -0,0225 | 0,0725 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 104 | 0,936 | 3,03E-63 | 1502,4 | 1,1635 | 0,0300 | -0,2692 | 0,0617 |
| log SkGeoM-log BiMaxB | 99 | 0,911 | 1,20E-52 | 987,4 | 1,3871 | 0,0441 | -0,8865 | 0,0617 |
| log SkGeoM-log OrB | 105 | 0,819 | 5,25E-40 | 465,7 | 0,9578 | 0,0444 | -0,3820 | 0,0912 |
| log SkGeoM-log OrH | 105 | 0,715 | 7,17E-30 | 259 | 1,0083 | 0,0627 | -0,5260 | 0,1287 |
| log SkGeoM-log OrA | 105 | 0,829 | 2,66E-41 | 499,6 | 1,9661 | 0,0880 | -0,9080 | 0,1807 |
| log SkGeoM-log NasW | 105 | 0,721 | 2,65E-30 | 266 | 1,4144 | 0,0867 | -1,4694 | 0,1782 |
| log SkGeoM-log NasH | 104 | 0,860 | 1,67E-41 | 625,2 | 1,8590 | 0,0743 | -1,9857 | 0,1528 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 93 | 0,821 | 8,94E-36 | 417,8 | 0,8364 | 0,0409 | 0,0745 | 0,0843 |
| log SkGeoM-log PalB | 100 | 0,493 | 3,97E-16 | 95,3 | 0,7022 | 0,0656 | 0,1213 | 0,1351 |
| log SkGeoM-log PalL | 98 | 0,908 | 1,34E-51 | 950,7 | 1,6659 | 0,0540 | -1,5633 | 0,1110 |
| log SkGeoM-log PalA | 95 | 0,860 | 1,99E-39 | 572 | 2,3625 | 0,0988 | -1,4289 | 0,2032 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 105 | 0,866 | 9,84E-47 | 664,9 | 0,9987 | 0,0387 | 0,0729 | 0,0796 |
| log SkGeoM-log SnL | 105 | 0,93 | 2,20E-61 | 1374,4 | 1,3022 | 0,0351 | -0,4514 | 0,0722 |
| log SkGeoM-log C'BL | 100 | 0,752 | 1,43E-30 | 281,5 | 1,8283 | 0,1090 | -2,7284 | 0,2241 |
| log SkGeoM-log C'MD | 98 | 0,753 | 6,66E-31 | 292,6 | 1,9429 | 0,1136 | -2,8673 | 0,2334 |
| log SkGeoM-log M1'BL | 58 | 0,737 | 7,14E-18 | 156,8 | 1,1123 | 0,0888 | -1,1996 | 0,1848 |
| log SkGeoM-log M1'MD | 58 | 0,76 | 5,59E-19 | 177 | 1,3836 | 0,1040 | -1,7994 | 0,2164 |
| log SkGeoM-log C'A | 96 | 0,758 | 9,52E-31 | 295,1 | 3,7942 | 0,2209 | -5,6449 | 0,4541 |

Tabla 3.- Estadísticos de las regresiones simples usando como variable independiente log SkGeoM (Pánidos) Leyenda, ver Tabla 1

| | n | R ² | p | F | b | e.t. (b) | a | e.t. (a) |
|------------------------------|----|----------------|-----------------|-------|---------|----------|---------|----------|
| log SkGeoM-log SkL | 20 | 0,854 | 5,96E-09 | 105,4 | 0,9426 | 0,0918 | 0,3348 | 0,1914 |
| log SkGeoM-log NSkL | 20 | 0,77 | 3,73E-07 | 60,3 | 1,0217 | 0,1316 | 0,1156 | 0,2742 |
| log SkGeoM-log SkH | 20 | 0,66 | 1,36E-05 | 34,9 | 1,0378 | 0,1756 | -0,1334 | 0,3660 |
| log SkGeoM-log NSkB | 20 | 0,576 | 1,05E-04 | 24,4 | 1,0760 | 0,2178 | -0,1407 | 0,4538 |
| log SkGeoM-log bana | 16 | 0,795 | 3,55E-06 | 54,2 | 1,0879 | 0,1478 | -0,2598 | 0,3083 |
| log SkGeoM-log BiAst | 14 | 0,394 | 7,03E-03 | 9,8 | 0,7570 | 0,2422 | 0,4566 | 0,5038 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 16 | 0,793 | 3,76E-06 | 53,7 | 0,9455 | 0,1291 | 0,1632 | 0,2682 |
| log SkGeoM-log glbr | 12 | 0,628 | 1,97E-03 | 16,9 | 0,8682 | 0,2112 | 0,1686 | 0,4393 |
| log SkGeoM-log brl | 14 | 0,445 | 9,01E-03 | 9,6 | 1,0429 | 0,3364 | -0,2255 | 0,7001 |
| log SkGeoM-log popo | 14 | 0,648 | 1,04E-03 | 22,1 | 0,8547 | 0,1817 | 0,3028 | 0,3783 |
| log SkGeoM-log SupFH | 20 | 0,703 | 3,88E-06 | 42,6 | 1,2372 | 0,1895 | -0,6697 | 0,3949 |
| log SkGeoM-log SupFL | 20 | 0,437 | 1,97E-03 | 14 | 0,7602 | 0,2034 | 0,4883 | 0,4238 |
| log SkGeoM-log SupFB | 13 | 0,759 | 1,04E-04 | 34,7 | 0,8412 | 0,1428 | 0,3003 | 0,2975 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 16 | 0,635 | 2,18E-04 | 24,4 | 1,0037 | 0,2033 | -0,0859 | 0,4229 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 20 | 0,652 | 1,67E-05 | 33,8 | 0,8671 | 0,1492 | 0,3399 | 0,3110 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 13 | 0,474 | 8,98E-03 | 9,9 | 0,8489 | 0,2694 | 0,2698 | 0,5619 |
| log SkGeoM-log OrB | 19 | 0,838 | 4,03E-08 | 87,6 | 0,9586 | 0,1024 | -0,4011 | 0,2135 |
| log SkGeoM-log OrH | 19 | 0,529 | 4,18E-04 | 19,1 | 0,5260 | 0,1204 | 0,4337 | 0,2510 |
| log SkGeoM-log OrA (*) | 19 | 0,816 | 1,17E-07 | 75,5 | 1,4846 | 0,1709 | 0,0326 | 0,3563 |
| log SkGeoM-log NasW | 20 | 0,656 | 1,51E-05 | 34,3 | 1,2523 | 0,1900 | -1,1373 | 0,3958 |
| log SkGeoM-log NasH | 16 | 0,813 | 1,81E-06 | 61 | 1,3082 | 0,1675 | -0,9881 | 0,3508 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 16 | 0,521 | 1,60E-03 | 15,2 | 0,7908 | 0,2028 | 0,1993 | 0,4215 |
| log SkGeoM-log PalB | 17 | 0,555 | 1,02E-03 | 18,7 | 1,1535 | 0,2667 | -0,8146 | 0,5568 |
| log SkGeoM-log PalL | 14 | 0,003 | 0,864 | 0,03 | 0,0737 | 0,4198 | 1,6329 | 0,8739 |
| log SkGeoM-log PalA (*) | 14 | 0,352 | 0,025 | 6,5 | 0,5501 | 0,2155 | 0,5391 | 0,4485 |
| log SkGeoM-log TempFMinW (+) | 20 | 0,02 | 0,557 | 0,4 | -0,2182 | 0,3646 | 2,5021 | 0,7599 |
| log SkGeoM-log SnL | 19 | 0,028 | 0,49 | 0,5 | -0,1308 | 0,1854 | 2,3657 | 0,3873 |

Tabla 4.- Estadísticos de de las regresiones simples usando como variable independiente log SkGeoM (Homínidos) Leyenda, ver Tabla 1

| | n | R ² | p | F | b | e.t. (b) | b | e.t. (b) |
|--------------------------|----|----------------|-----------------|-------|---------|----------|---------|----------|
| log SkGeoM-log SkL | 15 | 0,953 | 4,85E-10 | 266,4 | 1,0220 | 0,0626 | 0,1677 | 0,1305 |
| log SkGeoM-log NSkL | 15 | 0,942 | 2,11E-09 | 210,1 | 1,1118 | 0,0767 | -0,0621 | 0,1598 |
| log SkGeoM-log SkH | 15 | 0,841 | 1,48E-06 | 69 | 1,1283 | 0,1359 | -0,3085 | 0,2831 |
| log SkGeoM-log NSkB | 15 | 0,896 | 9,49E-08 | 111,6 | 1,0620 | 0,1005 | -0,0879 | 0,2095 |
| log SkGeoM-log bana | 11 | 0,882 | 1,79E-05 | 67,5 | 1,1941 | 0,1454 | -0,4893 | 0,3034 |
| log SkGeoM-log BiAst | 13 | 0,797 | 4,06E-05 | 43,1 | 0,9863 | 0,1503 | -0,0005 | 0,3119 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 11 | 0,916 | 3,93E-06 | 97,8 | 0,9900 | 0,1001 | 0,0812 | 0,2077 |
| log SkGeoM-log glbr | 9 | 0,681 | 5,97E-03 | 14,9 | 0,9406 | 0,2434 | 0,0247 | 0,5056 |
| log SkGeoM-log brl | 11 | 0,695 | 1,04E-03 | 20,5 | 1,2413 | 0,2741 | -0,6205 | 0,5700 |
| log SkGeoM-log popo | 9 | 0,771 | 2,01E-03 | 23,6 | 0,7468 | 0,1538 | 0,5276 | 0,3197 |
| log SkGeoM-log SupFH | 15 | 0,827 | 2,58E-06 | 62,3 | 1,1661 | 0,1477 | -0,5369 | 0,3078 |
| log SkGeoM-log SupFL | 15 | 0,691 | 1,23E-04 | 29,1 | 0,7872 | 0,1460 | 0,4129 | 0,3042 |
| log SkGeoM-log SupFB | 9 | 0,861 | 3,10E-04 | 43,3 | 0,7496 | 0,1139 | 0,5009 | 0,2378 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 11 | 0,919 | 3,23E-06 | 102,5 | 1,1497 | 0,1136 | -0,3717 | 0,2361 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 15 | 0,9 | 7,34E-08 | 116,6 | 0,7447 | 0,0690 | 0,5824 | 0,1437 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 10 | 0,57 | 0,0120 | 10,6 | 0,8011 | 0,2462 | 0,3579 | 0,5134 |
| log SkGeoM-log OrB | 14 | 0,925 | 4,29E-08 | 147,1 | 1,0087 | 0,0832 | -0,4977 | 0,1734 |
| log SkGeoM-log OrH | 14 | 0,584 | 1,02E-03 | 16,8 | 0,4980 | 0,1214 | 0,4912 | 0,2530 |
| log SkGeoM-log OrA (*) | 14 | 0,883 | 5,95E-07 | 91 | 1,5067 | 0,1580 | -0,0064 | 0,3293 |
| log SkGeoM-log NasW | 15 | 0,77 | 1,74E-05 | 43,5 | 1,2523 | 0,1900 | -0,9524 | 0,3958 |
| log SkGeoM-log NasH | 12 | 0,882 | 5,88E-06 | 74,9 | 1,1992 | 0,1386 | -1,1373 | 0,2902 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 11 | 0,470 | 0,0199 | 8 | 0,6141 | 0,2175 | 0,5582 | 0,4515 |
| log SkGeoM-log PalB | 12 | 0,733 | 3,80E-04 | 27,4 | 1,1977 | 0,2286 | -0,8902 | 0,4777 |
| log SkGeoM-log PalL | 9 | 0,018 | 0,7310 | 0,1 | -0,0753 | 0,2105 | 1,8977 | 0,4379 |
| log SkGeoM-log PalA (*) | 9 | 0,464 | 0,0430 | 6,1 | 0,5249 | 0,2131 | 0,5789 | 0,4432 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 15 | 0,368 | 0,0160 | 7,6 | -0,3839 | 0,1394 | 2,8083 | 0,2906 |
| log SkGeoM-log SnL | 14 | 0,093 | 0,2890 | 1,2 | -0,1185 | 0,1068 | 2,3234 | 0,2234 |

Tabla 5.- Estadísticos de las regresiones simples usando como variable independiente log SkGeoM (Homo) Leyenda, ver Tabla 1

Log SkGeoM-Log SkL

Los resultados de la regresión entre log SkGeoM-log SkL indican que todas las pendientes son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$), siendo el coeficiente de determinación alto para los cinco grupos (Tablas 1-5), destacando el de Pánidos cercano a 0,98 (Tabla 3). Tampoco es desdeñable el R^2 obtenido por AMH de 0,732 (Tabla 2) sobre todo teniendo en cuenta, y esto será una constante a lo largo de este capítulo, que se trata sólo de una especie con un rango reducido de tamaño. El R^2 de Total (Tabla 1) también es alto (0,84) lo cual responde a que la longitud total del cráneo tiene una buena correlación con el tamaño global del mismo.

Las pendientes significativamente diferentes de la isometría son las correspondientes a los grupos Total (Tabla 6) ($b = 1,3$; $p < 0,001$) y Pánidos (Tabla 8) ($b = 1,52$; $p < 0,001$),

mientras que para los grupos AMH, Homínidos y Homo las pendientes no son significativamente diferentes de la isometría (Tablas 7, 9 y 10 respectivamente).

Entre sí, son significativamente diferentes las pendientes obtenidas por AMH y Pánidos (Tabla 11) ($p < 0,001$) y, entre Pánidos y Homínidos (Tabla 15) ($p < 0,001$) y entre Pánidos y Homo (Tabla 16) ($p < 0,001$).

| | n | d.t. (x) | d.t. (y) | b | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|--------------------------|-----|----------|----------|--------|---------------|-----------------|---------------------|--------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 188 | 0,0452 | 0,0642 | 1,3008 | 7,2159 | 1,32E-11 | -1,9728 | 1,9728 |
| log SkGeoM-log NSkL | 258 | 0,0402 | 0,0755 | 1,3925 | 4,9983 | 1,07E-06 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log NSkH | 258 | 0,0402 | 0,0861 | 1,0340 | 0,2904 | 0,7718 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log NSkB | 258 | 0,0402 | 0,0733 | 0,7827 | 2,1143 | 0,03546 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log bana | 251 | 0,0403 | 0,0449 | 0,9396 | 1,5809 | 0,1152 | -1,9695 | 1,9695 |
| log SkGeoM-log BiAst | 196 | 0,0341 | 0,0678 | 1,5514 | 6,1663 | 3,98E-09 | -1,9723 | 1,9723 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 187 | 0,0438 | 0,0505 | 1,0512 | 1,4779 | 0,1411 | -1,9729 | 1,9729 |
| log SkGeoM-log glbr | 246 | 0,0398 | 0,0934 | 1,2363 | 1,8518 | 0,0653 | -1,9697 | 1,9697 |
| log SkGeoM-log brl | 171 | 0,0315 | 0,1228 | 2,8015 | 8,6456 | 3,97E-15 | -1,9741 | 1,9741 |
| log SkGeoM-log popo | 234 | 0,0402 | 0,0432 | 0,9844 | 0,5542 | 0,5800 | -1,9702 | 1,9702 |
| log SkGeoM-log SupFH | 258 | 0,0402 | 0,0835 | 0,9421 | 0,5011 | 0,6168 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log SupFL | 258 | 0,0402 | 0,0986 | 0,8084 | 1,3264 | 0,1859 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log SupFB | 187 | 0,0440 | 0,0515 | 0,9792 | 0,4392 | 0,6610 | -1,9729 | 1,9729 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 231 | 0,0404 | 0,0467 | 0,9834 | 0,4117 | 0,6810 | -1,9704 | 1,9704 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 258 | 0,0402 | 0,0498 | 1,0404 | 0,9659 | 0,3350 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 194 | 0,0410 | 0,0614 | 1,3151 | 6,0653 | 6,87E-09 | -1,9724 | 1,9724 |
| log SkGeoM-log OrB | 256 | 0,0404 | 0,0460 | 0,9142 | 2,0153 | 0,0449 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log OrH | 256 | 0,0404 | 0,0524 | 0,6997 | 4,3749 | 1,78E-05 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log OrA (*) | 256 | 0,0404 | 0,0834 | 1,6139 | 4,7679 | 3,14E-06 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log NasW | 207 | 0,0432 | 0,0736 | 1,1726 | 2,0027 | 0,0465 | -1,9716 | 1,9716 |
| log SkGeoM-log NasH | 237 | 0,0401 | 0,0967 | 1,1806 | 1,3168 | 0,1892 | -1,9701 | 1,9701 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 173 | 0,0434 | 0,0472 | 0,8394 | 3,0306 | 2,82E-03 | -1,9739 | 1,9739 |
| log SkGeoM-log PalB | 185 | 0,0437 | 0,0481 | 0,7208 | 4,5451 | 9,96E-06 | -1,9730 | 1,9730 |
| log SkGeoM-log PalL | 180 | 0,0430 | 0,1201 | 1,0489 | 0,2518 | 0,8015 | -1,9734 | 1,9734 |
| log SkGeoM-log PalA (*) | 167 | 0,0433 | 0,1475 | 1,8376 | 0,7263 | 0,4687 | -1,9744 | 1,9744 |
| log SkGeoM-log TempFMinB | 258 | 0,0402 | 0,0940 | 0,2885 | 4,9137 | 1,60E-06 | -1,9693 | 1,9693 |
| log SkGeoM-log SnL | 187 | 0,0450 | 0,1008 | 0,6715 | 2,0894 | 0,0380 | -1,9729 | 1,9729 |
| log SkGeoM-log C'BL | 197 | 0,0418 | 0,1047 | 1,3626 | 2,4059 | 0,0171 | -1,9722 | 1,9722 |
| log SkGeoM-log C'MD | 163 | 0,0448 | 0,1508 | 1,3255 | 1,3342 | 0,1840 | -1,9748 | 1,9748 |
| log SkGeoM-log M1'BL | 143 | 0,0387 | 0,0629 | 0,9649 | 0,3186 | 0,7505 | -1,9769 | 1,9769 |
| log SkGeoM-log M1'MD | 114 | 0,0431 | 0,0714 | 1,1768 | 1,6039 | 0,1115 | -1,9814 | 1,9814 |
| log SkGeoM-log C'A (*) | 159 | 0,0449 | 0,2557 | 2,8224 | 2,0832 | 0,0389 | -1,9752 | 1,9752 |
| log SkGeoM-log M1'A (*) | 111 | 0,0432 | 0,1352 | 2,1839 | 0,9034 | 0,3683 | -1,9820 | 1,9820 |

Tabla 6.- Prueba t para evaluar si la pendiente Total es significativamente diferente de aquella acorde con la isometría ($H_0: b = 1$). Leyenda, n: número de observaciones; d.t. (x): desviación típica de la variable independiente; d.t. (y): desviación típica de la variable dependiente; b: pendiente; t: valor de t_{obs} ; p: significación; $-t_{0,025}$: valor teórico de la distribución t con n-2 grados de libertad que deja a su izquierda un 2,5% de probabilidad; $t_{0,025}$: idem del anterior que deja a su derecha un 2,5% de probabilidad. En negrita, regresiones cuyas pendientes son significativamente diferentes del valor acorde con la isometría (1). (*) Por tratarse de áreas, se ha evaluado que las pendientes sean significativamente diferentes de 2; (+) pendientes que no son significativamente diferentes de cero ($p < 0,05$)

| | n | d.t. (x) | d.t. (y) | b | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|--------------------------|-----|----------|----------|---------------|---------------|-----------------|---------------------|--------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 49 | 0,0192 | 0,0204 | 0,9102 | 1,1189 | 0,2689 | -2,0117 | 2,0117 |
| log SkGeoM-log NSkL | 119 | 0,0185 | 0,0207 | 0,8736 | 1,9530 | 0,0532 | -1,9804 | 1,9804 |
| log SkGeoM-log SkH | 119 | 0,0185 | 0,0224 | 0,8903 | 1,4473 | 0,1505 | -1,9804 | 1,9804 |
| log SkGeoM-log NSkB | 119 | 0,0185 | 0,0190 | 0,7551 | 3,7926 | 2,37E-04 | -1,9804 | 1,9804 |
| log SkGeoM-log bana | 117 | 0,0178 | 0,0222 | 0,9948 | 0,0736 | 0,9415 | -1,9808 | 1,9808 |
| log SkGeoM-log BiAst | 101 | 0,0174 | 0,0209 | 0,6441 | 3,4785 | 7,51E-04 | -1,9842 | 1,9842 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 53 | 0,0163 | 0,0195 | 0,8471 | 1,2999 | 0,1995 | -2,0076 | 2,0076 |
| log SkGeoM-log glbr | 115 | 0,0186 | 0,0278 | 0,6924 | 2,4618 | 0,0153 | -1,9812 | 1,9812 |
| log SkGeoM-log brl | 109 | 0,0185 | 0,0283 | 0,9207 | 0,6715 | 0,5034 | -1,9824 | 1,9824 |
| log SkGeoM-log popo | 101 | 0,0174 | 0,0219 | 0,9309 | 0,8084 | 0,4208 | -1,9842 | 1,9842 |
| log SkGeoM-log SupFH | 119 | 0,0185 | 0,0360 | 1,2661 | 1,9417 | 0,0546 | -1,9804 | 1,9804 |
| log SkGeoM-log SupFL | 119 | 0,0185 | 0,0262 | 1,0525 | 0,5956 | 0,5526 | -1,9804 | 1,9804 |
| log SkGeoM-log SupFB | 57 | 0,0203 | 0,0242 | 0,9724 | 0,2961 | 0,7683 | -2,0040 | 2,0040 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 97 | 0,0176 | 0,0235 | 0,9854 | 0,1577 | 0,8750 | -1,9852 | 1,9852 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 119 | 0,0185 | 0,0255 | 1,1625 | 2,3468 | 0,0206 | -1,9804 | 1,9804 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 82 | 0,0165 | 0,0299 | 1,0760 | 0,4670 | 0,6418 | -1,9901 | 1,9901 |
| log SkGeoM-log OrB | 118 | 0,0184 | 0,0261 | 0,5257 | 3,8835 | 1,72E-04 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log OrH | 118 | 0,0184 | 0,0297 | 0,2074 | 5,3466 | 4,55E-07 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log OrA (*) | 118 | 0,0184 | 0,0444 | 0,7331 | 5,9473 | 2,94E-08 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log NasW | 82 | 0,0207 | 0,0355 | 0,7877 | 1,2497 | 0,2150 | -1,9901 | 1,9901 |
| log SkGeoM-log NasH | 117 | 0,0177 | 0,0282 | 0,9480 | 0,4359 | 0,6637 | -1,9808 | 1,9808 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 50 | 0,0202 | 0,0319 | 1,1490 | 0,9532 | 0,3452 | -2,0106 | 2,0106 |
| log SkGeoM-log PalB | 54 | 0,0199 | 0,0323 | 0,8388 | 0,8397 | 0,4049 | -2,0066 | 2,0066 |
| log SkGeoM-log PalL | 55 | 0,0189 | 0,0334 | 1,1424 | 0,7644 | 0,4480 | -2,0057 | 2,0057 |
| log SkGeoM-log PalA (*) | 45 | 0,0185 | 0,0486 | 1,8779 | 0,4332 | 0,6671 | -2,0167 | 2,0167 |
| log SkGeoM-log TempFMinB | 119 | 0,0185 | 0,0283 | 0,4865 | 3,8232 | 2,13E-04 | -1,9804 | 1,9804 |
| log SkGeoM-log SnL | 49 | 0,0192 | 0,0192 | 0,1186 | 6,0895 | 1,97E-07 | -2,0117 | 2,0117 |
| log SkGeoM-log C'BL | 76 | 0,0176 | 0,0284 | 0,6792 | 1,8832 | 0,0636 | -1,9925 | 1,9925 |
| log SkGeoM-log C'MD | 45 | 0,0202 | 0,0238 | 0,6150 | 2,5056 | 0,0161 | -2,0167 | 2,0167 |
| log SkGeoM-log M1'BL | 66 | 0,0150 | 0,0266 | 0,5009 | 2,3353 | 0,0212 | -1,9977 | 1,9977 |
| log SkGeoM-log M1'MD | 37 | 0,0200 | 0,0233 | 0,3560 | 3,4395 | 1,52E-03 | -2,0301 | 2,0301 |
| log SkGeoM-log C'A (*) | 44 | 0,0203 | 0,0500 | 1,3777 | 1,9698 | 0,0555 | -2,0181 | 2,0181 |
| log SkGeoM-log M1'A (*) | 36 | 0,0169 | 0,0361 | 0,7765 | 2,8780 | 6,87E-03 | -2,0322 | 2,0322 |

Tabla 7.- Prueba t para evaluar si la pendiente AMH es significativamente diferente de aquella acorde con la isometría ($H_0: b = 1$ ó $^* H_0: b = 2$) Leyenda, ver Tabla 6

| | n | d.t. (x) | d.t. (y) | b | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|--------------------------|-----|----------|----------|---------------|----------------|-----------------|---------------------|--------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 105 | 0,0517 | 0,0795 | 1,5196 | 22,3714 | 2,46E-41 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log NSkL | 105 | 0,0517 | 0,0649 | 1,2045 | 5,8893 | 4,91E-08 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log NSkH | 105 | 0,0517 | 0,0317 | 0,5396 | 16,0688 | 7,99E-30 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log NSkB | 105 | 0,0517 | 0,0202 | 0,2221 | 24,5335 | 8,14E-45 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log bana | 104 | 0,0519 | 0,0575 | 1,0605 | 1,9238 | 0,0572 | -1,9835 | 1,9835 |
| log SkGeoM-log BiAst | 78 | 0,0354 | 0,0467 | 1,1240 | 1,5648 | 0,1218 | -1,9917 | 1,9917 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 104 | 0,0517 | 0,0601 | 1,0857 | 2,0789 | 0,0401 | -1,9835 | 1,9835 |
| log SkGeoM-log glbr | 105 | 0,0517 | 0,0515 | 0,8580 | 2,8564 | 5,18E-03 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log brl (+) | 48 | 0,0229 | 0,0391 | 0,1807 | 3,2729 | 2,02E-03 | -2,0129 | 2,0129 |
| log SkGeoM-log popo | 105 | 0,0517 | 0,0526 | 0,9677 | 1,0579 | 0,2926 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log SupFH | 105 | 0,0517 | 0,0749 | 1,3762 | 8,4212 | 2,32E-13 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log SupFL | 105 | 0,0517 | 0,0802 | 1,4941 | 12,0381 | 2,30E-21 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log SupFB | 104 | 0,0518 | 0,0582 | 1,0604 | 1,6475 | 0,1025 | -1,9835 | 1,9835 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 104 | 0,0518 | 0,0532 | 0,9631 | 1,0463 | 0,2979 | -1,9835 | 1,9835 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 104 | 0,0517 | 0,0622 | 1,1635 | 5,4202 | 4,00E-07 | -1,9835 | 1,9835 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 99 | 0,0519 | 0,0754 | 1,3871 | 8,7686 | 6,09E-14 | -1,9847 | 1,9847 |
| log SkGeoM-log OrB | 105 | 0,0517 | 0,0547 | 0,9578 | 0,9507 | 0,3440 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log OrH | 105 | 0,0517 | 0,0617 | 1,0083 | 0,1318 | 0,8954 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log OrA (*) | 105 | 0,0517 | 0,1117 | 1,9661 | 0,3858 | 0,7004 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log NasW | 105 | 0,0517 | 0,0862 | 1,4144 | 4,7780 | 5,90E-06 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log NasH | 104 | 0,0518 | 0,1040 | 1,8590 | 11,5001 | 4,00E-20 | -1,9835 | 1,9835 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 93 | 0,0511 | 0,0472 | 0,8364 | 3,9973 | 1,30E-04 | -1,9864 | 1,9864 |
| log SkGeoM-log PalB | 100 | 0,0512 | 0,0495 | 0,6784 | 4,5360 | 1,63E-05 | -1,9845 | 1,9845 |
| log SkGeoM-log PalL | 98 | 0,0506 | 0,0884 | 1,6659 | 12,3256 | 1,72E-21 | -1,9850 | 1,9850 |
| log SkGeoM-log PalA (*) | 95 | 0,0501 | 0,1274 | 2,3360 | 3,6697 | 4,04E-04 | -1,9858 | 1,9858 |
| log SkGeoM-log TempFMinB | 105 | 0,0517 | 0,0555 | 0,9987 | 0,0348 | 0,9723 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log SnL | 105 | 0,0517 | 0,0698 | 1,3022 | 8,6024 | 9,30E-15 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log C'BL | 100 | 0,0521 | 0,1106 | 1,8283 | 7,6013 | 1,78E-11 | -1,9845 | 1,9845 |
| log SkGeoM-log C'MD | 98 | 0,0520 | 0,1165 | 1,9429 | 8,3014 | 6,52E-13 | -1,9850 | 1,9850 |
| log SkGeoM-log M1'BL | 58 | 0,0524 | 0,0679 | 1,1123 | 1,2643 | 0,2114 | -2,0032 | 2,0032 |
| log SkGeoM-log M1'MD | 58 | 0,0524 | 0,0832 | 1,3836 | 3,6881 | 5,12E-04 | -2,0032 | 2,0032 |
| log SkGeoM-log C'A (*) | 96 | 0,0521 | 0,2271 | 3,7942 | 8,1230 | 1,76E-12 | -1,9855 | 1,9855 |
| log SkGeoM-log M1'A (*) | 58 | 0,0524 | 0,1494 | 2,4958 | 2,6981 | 9,20E-03 | -2,0032 | 2,0032 |

Tabla 8.- Prueba t para evaluar si la pendiente Pánidos es significativamente diferente de aquella acorde con la isometría ($H_0: b = 1$ ó [* $H_0: b = 2$]) Leyenda, ver Tabla 6

| | n | d.t. (x) | d.t. (y) | b | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|--------------------------|----|----------|----------|---------|---------------|-----------------|---------------------|--------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 20 | 0,0496 | 0,0506 | 0,9426 | 0,6248 | 0,5399 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log NSkL | 20 | 0,0496 | 0,0577 | 1,0217 | 0,1648 | 0,8710 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log SkH | 20 | 0,0496 | 0,0633 | 1,0378 | 0,2151 | 0,8321 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log NSkB | 20 | 0,0496 | 0,0703 | 1,0760 | 0,3489 | 0,7312 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log bana | 16 | 0,0525 | 0,0641 | 1,0879 | 0,5951 | 0,5613 | -2,1448 | 2,1448 |
| log SkGeoM-log BiAst | 14 | 0,0498 | 0,0600 | 0,7570 | 0,8976 | 0,3871 | -2,1788 | 2,1788 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 16 | 0,0480 | 0,0510 | 0,9455 | 0,4223 | 0,6793 | -2,1448 | 2,1448 |
| log SkGeoM-log glbr | 12 | 0,0486 | 0,0532 | 0,8682 | 0,6241 | 0,5465 | -2,2281 | 2,2281 |
| log SkGeoM-log brl | 14 | 0,0451 | 0,0705 | 1,0429 | 0,1274 | 0,9007 | -2,1788 | 2,1788 |
| log SkGeoM-log popo | 14 | 0,0453 | 0,0481 | 0,8547 | 0,7994 | 0,4396 | -2,1788 | 2,1788 |
| log SkGeoM-log SupFH | 20 | 0,0496 | 0,0731 | 1,2372 | 1,2520 | 0,2266 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log SupFL | 20 | 0,0496 | 0,0570 | 0,7602 | 1,1790 | 0,2538 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log SupFB | 13 | 0,0449 | 0,0434 | 0,8412 | 1,1126 | 0,2896 | -2,2010 | 2,2010 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 16 | 0,0430 | 0,0541 | 1,0037 | 0,0181 | 0,9858 | -2,1448 | 2,1448 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 20 | 0,0496 | 0,0532 | 0,8671 | 0,8906 | 0,3849 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 13 | 0,0407 | 0,0501 | 0,8489 | 0,5608 | 0,5862 | -2,2010 | 2,2010 |
| log SkGeoM-log OrB | 19 | 0,0508 | 0,0532 | 0,9586 | 0,4041 | 0,6912 | -2,1098 | 2,1098 |
| log SkGeoM-log OrH | 19 | 0,0508 | 0,0367 | 0,5260 | 3,9372 | 1,06E-03 | -2,1098 | 2,1098 |
| log SkGeoM-log OrA (*) | 19 | 0,0508 | 0,0834 | 1,4846 | 3,0162 | 7,78E-03 | -2,1098 | 2,1098 |
| log SkGeoM-log NasW | 20 | 0,0496 | 0,0709 | 1,1591 | 0,8040 | 0,4319 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log NasH | 16 | 0,0468 | 0,0678 | 1,3082 | 1,8398 | 0,0871 | -2,1448 | 2,1448 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 16 | 0,0488 | 0,0535 | 0,7908 | 1,0318 | 0,3197 | -2,1448 | 2,1448 |
| log SkGeoM-log PalB | 17 | 0,0461 | 0,0714 | 1,1535 | 0,5757 | 0,5733 | -2,1315 | 2,1315 |
| log SkGeoM-log PalL | 14 | 0,0471 | 0,0685 | 0,0737 | 2,2066 | 0,0476 | -2,1788 | 2,1788 |
| log SkGeoM-log PalA (*) | 14 | 0,0471 | 0,0873 | 1,1003 | 2,0876 | 0,0588 | -2,1788 | 2,1788 |
| log SkGeoM-log TempFMinB | 20 | 0,0496 | 0,0774 | -0,2182 | 3,3407 | 3,64E-03 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log SnL | 19 | 0,0444 | 0,0344 | -0,1308 | 6,1000 | 1,18E-05 | -2,1098 | 2,1098 |

Tabla 9.- Prueba t para evaluar si la pendiente Homínidos es significativamente diferente de aquella acorde con la isometría ($H_0: b = 1$ ó $H_0: b = 2$) Leyenda, ver Tabla 6

| | n | d.t. (x) | d.t. (y) | b | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|--------------------------|----|----------|----------|----------------|----------------|-----------------|---------------------|--------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 15 | 0,0542 | 0,0567 | 1,0220 | 0,3517 | 0,7307 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log NSkL | 15 | 0,0542 | 0,0621 | 1,1118 | 1,4577 | 0,1686 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log SkH | 15 | 0,0542 | 0,0666 | 1,1283 | 0,9440 | 0,3624 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log NSkB | 15 | 0,0542 | 0,0608 | 1,0620 | 0,6163 | 0,5483 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log bana | 11 | 0,0598 | 0,0760 | 1,1941 | 1,3355 | 0,2145 | -2,2622 | 2,2622 |
| log SkGeoM-log BiAst | 13 | 0,0538 | 0,0594 | 0,9863 | 0,0912 | 0,9290 | -2,2010 | 2,2010 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 11 | 0,0535 | 0,0553 | 0,9900 | 0,0998 | 0,9227 | -2,2622 | 2,2622 |
| log SkGeoM-log glbr | 9 | 0,0532 | 0,0606 | 0,9406 | 0,2439 | 0,8143 | -2,3646 | 2,3646 |
| log SkGeoM-log brl | 11 | 0,0481 | 0,0716 | 1,2413 | 0,8803 | 0,4016 | -2,2622 | 2,2622 |
| log SkGeoM-log popo | 9 | 0,0512 | 0,0436 | 0,7468 | 1,6467 | 0,1436 | -2,3646 | 2,3646 |
| log SkGeoM-log SupFH | 15 | 0,0542 | 0,0694 | 1,1661 | 1,1243 | 0,2812 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log SupFL | 15 | 0,0542 | 0,0513 | 0,7872 | 1,4577 | 0,1687 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log SupFB | 9 | 0,0496 | 0,0401 | 0,7496 | 2,1982 | 0,0639 | -2,3646 | 2,3646 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 11 | 0,0468 | 0,0562 | 1,1497 | 1,3184 | 0,2199 | -2,2622 | 2,2622 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 15 | 0,0542 | 0,0425 | 0,7447 | 3,7012 | 2,64E-03 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 10 | 0,0431 | 0,0457 | 0,8011 | 0,8079 | 0,4425 | -2,3060 | 2,3060 |
| log SkGeoM-log OrB | 14 | 0,0560 | 0,0588 | 1,0087 | 0,1045 | 0,9185 | -2,1788 | 2,1788 |
| log SkGeoM-log OrH | 14 | 0,0560 | 0,0365 | 0,4980 | 4,1367 | 1,38E-03 | -2,1788 | 2,1788 |
| log SkGeoM-log OrA (*) | 14 | 0,0560 | 0,0898 | 1,5067 | 5,9473 | 2,95E-08 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log NasW | 15 | 0,0542 | 0,0773 | 1,2523 | 1,3283 | 0,2069 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log NasH | 12 | 0,0513 | 0,0655 | 1,1992 | 1,4372 | 0,1812 | -2,2281 | 2,2281 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 11 | 0,0547 | 0,0490 | 0,6141 | 1,7742 | 0,1098 | -2,2622 | 2,2622 |
| log SkGeoM-log PalB | 12 | 0,0508 | 0,0711 | 1,1977 | 0,8649 | 0,4074 | -2,2281 | 2,2281 |
| log SkGeoM-log PalL (+) | 9 | 0,0538 | 0,0302 | -0,0753 | 5,1076 | 1,39E-03 | -2,3646 | 2,3646 |
| log SkGeoM-log PalA (*) | 9 | 0,0538 | 0,0828 | 1,0498 | 0,4332 | 0,6671 | -2,0167 | 2,0167 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 15 | 0,0542 | 0,0343 | -0,3839 | 9,9238 | 1,97E-07 | -2,1604 | 2,1604 |
| log SkGeoM-log SnL | 14 | 0,0479 | 0,0186 | -0,1185 | 10,4691 | 2,18E-07 | -2,1788 | 2,1788 |

Tabla 10.- Prueba t para evaluar si la pendiente Homo es significativamente diferente de aquella acorde con la isometría (H_0 : $b = 1$ ó [* H_0 : $b = 2$]) Leyenda, ver Tabla 6

| | t | p | -t_{0,025} | t_{0,025} |
|--------------------------|----------|----------|---------------------------|--------------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 6,6922 | 4,10E-10 | -1,9759 | 1,9759 |
| log SkGeoM-log NSkL | 3,9492 | 1,06E-04 | -1,9708 | 1,9708 |
| log SkGeoM-log SkH | 4,3373 | 2,20E-05 | -1,9708 | 1,9708 |
| log SkGeoM-log NSkB | 6,7327 | 1,43E-10 | -1,9708 | 1,9708 |
| log SkGeoM-log bana | 0,7863 | 0,4325 | -1,9710 | 1,9710 |
| log SkGeoM-log BiAst | 3,4612 | 6,76E-04 | -1,9736 | 1,9736 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 1,4187 | 0,1580 | -1,9756 | 1,9756 |
| log SkGeoM-log glbr | 1,2060 | 0,2291 | -1,9710 | 1,9710 |
| log SkGeoM-log brl (+) | 3,1328 | 2,08E-03 | -1,9756 | 1,9756 |
| log SkGeoM-log popo | 0,3922 | 0,6954 | -1,9718 | 1,9718 |
| log SkGeoM-log SupFH | 0,8025 | 0,4232 | -1,9708 | 1,9708 |
| log SkGeoM-log SupFL | 4,2154 | 3,64E-05 | -1,9708 | 1,9708 |
| log SkGeoM-log SupFB | 0,7298 | 0,4666 | -1,9752 | 1,9752 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 0,2107 | 0,8333 | -1,9721 | 1,9721 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 0,0126 | 0,9900 | -1,9709 | 1,9709 |
| log SkGeoM-log BiMaxB | 1,9021 | 0,0588 | -1,9735 | 1,9735 |
| log SkGeoM-log OrB | 3,3689 | 8,92E-04 | -1,9709 | 1,9709 |
| log SkGeoM-log OrH | 4,7781 | 3,24E-06 | -1,9709 | 1,9709 |
| log SkGeoM-log OrA | 5,1816 | 4,98E-07 | -1,9709 | 1,9709 |
| log SkGeoM-log NasW | 2,7440 | 6,67E-03 | -1,9730 | 1,9730 |
| log SkGeoM-log NasH | 5,1615 | 5,52E-07 | -1,9710 | 1,9710 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 2,0473 | 0,0425 | -1,9772 | 1,9772 |
| log SkGeoM-log PalB | 0,6046 | 0,5464 | -1,9759 | 1,9759 |
| log SkGeoM-log PalL | 2,6413 | 9,14E-03 | -1,9760 | 1,9760 |
| log SkGeoM-log PalA | 1,1875 | 0,2371 | -1,9776 | 1,9776 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 5,8326 | 1,98E-08 | -1,9711 | 1,9711 |
| log SkGeoM-log SnL | 8,1601 | 1,25E-13 | -1,9759 | 1,9759 |
| log SkGeoM-log C'BL | 3,6613 | 3,34E-04 | -1,9739 | 1,9739 |
| log SkGeoM-log C'MD | 3,4771 | 6,77E-04 | -1,9772 | 1,9772 |
| log SkGeoM-log M1'BL | 2,3989 | 0,0212 | -1,9799 | 1,9799 |
| log SkGeoM-log M1'MD | 3,3701 | 1,10E-03 | -1,9864 | 1,9864 |
| log SkGeoM-log C'A | 3,2484 | 1,46E-03 | -1,9776 | 1,9776 |
| log SkGeoM-log M1'A | 3,5777 | 1,06E-03 | -1,9867 | 1,9867 |

Tabla 11.- Prueba t ($p < 0,05$) para las diferencias de pendientes entre AMH y Pánidos usando como variable independiente log SkGeoM. Leyenda, ver Tabla 6

| | t | p | -t_{0,025} | t_{0,025} |
|--------------------------|---------------|-----------------|---------------------------|--------------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 0,2642 | 0,7924 | -1,9971 | 1,9971 |
| log SkGeoM-log NSkL | 1,3674 | 0,1738 | -1,9777 | 1,9777 |
| log SkGeoM-log SkH | 1,0936 | 0,2761 | -1,9777 | 1,9777 |
| log SkGeoM-log NSkB | 2,2373 | 0,0269 | -1,9777 | 1,9777 |
| log SkGeoM-log bana | 0,8057 | 0,4219 | -1,9785 | 1,9785 |
| log SkGeoM-log BiAst | 0,6079 | 0,5445 | -1,9816 | 1,9816 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 0,5884 | 0,5583 | -1,9971 | 1,9971 |
| log SkGeoM-log glbr | 0,8720 | 0,3849 | -1,9794 | 1,9794 |
| log SkGeoM-log brl | 0,5514 | 0,5824 | -1,9801 | 1,9801 |
| log SkGeoM-log popo | 0,5343 | 0,5942 | -1,9816 | 1,9816 |
| log SkGeoM-log SupFH | 0,1436 | 0,8860 | -1,9777 | 1,9777 |
| log SkGeoM-log SupFL | 1,8678 | 0,0640 | -1,9777 | 1,9777 |
| log SkGeoM-log SupFB | 0,9067 | 0,3678 | -1,9966 | 1,9966 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 0,1143 | 0,9092 | -1,9820 | 1,9820 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 2,4832 | 0,0142 | -1,9777 | 1,9777 |
| log SkGeoM-log BiMaxB | 0,8922 | 0,3746 | -1,9864 | 1,9864 |
| log SkGeoM-log OrB | 2,6526 | 8,96E-03 | -1,9780 | 1,9780 |
| log SkGeoM-log OrH | 1,6138 | 0,1089 | -1,9780 | 1,9780 |
| log SkGeoM-log OrA | 2,6525 | 8,96E-03 | -1,9780 | 1,9780 |
| log SkGeoM-log NasW | 1,5465 | 0,1252 | -1,9845 | 1,9845 |
| log SkGeoM-log NasH | 2,0156 | 0,0459 | -1,9785 | 1,9785 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 1,5180 | 0,1341 | -1,9990 | 1,9990 |
| log SkGeoM-log PalB | 1,0590 | 0,2934 | -1,9960 | 1,9960 |
| log SkGeoM-log PalL | 2,9609 | 4,28E-03 | -1,9971 | 1,9971 |
| log SkGeoM-log PalA | 1,6753 | 0,0995 | -2,0040 | 2,0040 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 2,7078 | 7,65E-03 | -1,9777 | 1,9777 |
| log SkGeoM-log SnL | 1,1056 | 0,2730 | -1,9977 | 1,9977 |

Tabla 12.- Prueba t ($p < 0,05$) para las diferencias de pendientes entre AMH y Homínidos usando como variable independiente log SkGeoM. Leyenda, ver Tabla 6

| | t | p | -t_{0,025} | t_{0,025} |
|--------------------------|---------------|-----------------|---------------------------|--------------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 1,1162 | 0,2688 | -2,0003 | 2,0003 |
| log SkGeoM-log NSkL | 2,5877 | 0,0108 | -1,9784 | 1,9784 |
| log SkGeoM-log SkH | 2,0268 | 0,0447 | -1,9784 | 1,9784 |
| log SkGeoM-log NSkB | 3,1786 | 0,0018 | -1,9784 | 1,9784 |
| log SkGeoM-log bana | 1,8101 | 0,0727 | -1,9793 | 1,9793 |
| log SkGeoM-log BiAst | 2,3017 | 0,0232 | -1,9818 | 1,9818 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 0,9660 | 0,3379 | -2,0003 | 2,0003 |
| log SkGeoM-log glbr | 1,1937 | 0,2349 | -1,9799 | 1,9799 |
| log SkGeoM-log brl | 1,5728 | 0,1185 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log popo | 1,3578 | 0,1774 | -1,9826 | 1,9826 |
| log SkGeoM-log SupFH | 0,5196 | 0,6042 | -1,9784 | 1,9784 |
| log SkGeoM-log SupFL | 1,9839 | 0,0494 | -1,9784 | 1,9784 |
| log SkGeoM-log SupFB | 1,6264 | 0,1089 | -1,9990 | 1,9990 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 1,1734 | 0,2433 | -1,9830 | 1,9830 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 4,3356 | 2,89E-05 | -1,9784 | 1,9784 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 1,0926 | 0,2775 | -1,9873 | 1,9873 |
| log SkGeoM-log OrB | 2,9281 | 4,04E-03 | -1,9787 | 1,9787 |
| log SkGeoM-log OrH | 1,4355 | 0,1536 | -1,9787 | 1,9787 |
| log SkGeoM-log OrA | 2,6764 | 8,42E-03 | -1,9787 | 1,9787 |
| log SkGeoM-log NasW | 1,9625 | 0,0527 | -1,9858 | 1,9858 |
| log SkGeoM-log NasH | 1,4229 | 0,1572 | -1,9791 | 1,9791 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 2,3269 | 0,0235 | -2,0025 | 2,0025 |
| log SkGeoM-log PalB | 1,3293 | 0,1886 | -1,9990 | 1,9990 |
| log SkGeoM-log PalL | 4,7487 | 1,31E-05 | -2,0003 | 2,0003 |
| log SkGeoM-log PalA | 1,9671 | 0,0547 | -2,0086 | 2,0086 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 4,6354 | 8,55E-06 | -1,9784 | 1,9784 |
| log SkGeoM-log SnL | 1,3153 | 0,1935 | -2,0010 | 2,0010 |

Tabla 13.- Prueba t ($p < 0,05$) para las diferencias de pendientes entre AMH y Homo usando como variable independiente log SkGeoM. Leyenda, ver Tabla 6

| | t | p | -t_{0,025} | t_{0,025} |
|--------------------------|---------------|-----------------|---------------------------|--------------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 8,5456 | 4,56E-14 | -1,9798 | 1,9798 |
| log SkGeoM-log NSkL | 1,8358 | 0,0688 | -1,9798 | 1,9798 |
| log SkGeoM-log SkH | 4,9604 | 2,32E-06 | -1,9798 | 1,9798 |
| log SkGeoM-log NSkB | 7,2075 | 5,34E-11 | -1,9798 | 1,9798 |
| log SkGeoM-log bana | 0,2824 | 0,7781 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log BiAst | 1,9840 | 0,0504 | -1,9873 | 1,9873 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 1,1438 | 0,2550 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log glbr | 0,0596 | 0,9526 | -1,9812 | 1,9812 |
| log SkGeoM-log brl (+) | 2,2755 | 0,0266 | -2,0017 | 2,0017 |
| log SkGeoM-log popo | 1,0000 | 0,3194 | -1,9808 | 1,9808 |
| log SkGeoM-log SupFH | 1,0447 | 0,2982 | -1,9798 | 1,9798 |
| log SkGeoM-log SupFL | 5,6515 | 1,08E-07 | -1,9798 | 1,9798 |
| log SkGeoM-log SupFB | 1,7175 | 0,0886 | -1,9812 | 1,9812 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 0,3117 | 0,7558 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 3,1099 | 2,34E-03 | -1,9799 | 1,9799 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 3,0356 | 3,01E-03 | -1,9822 | 1,9822 |
| log SkGeoM-log OrB | 0,0071 | 0,9943 | -1,9799 | 1,9799 |
| log SkGeoM-log OrH | 3,0428 | 2,88E-03 | -1,9799 | 1,9799 |
| log SkGeoM-log OrA | 2,1615 | 0,0326 | -1,9799 | 1,9799 |
| log SkGeoM-log NasW | 1,1433 | 0,2552 | -1,9798 | 1,9798 |
| log SkGeoM-log NasH | 2,5164 | 0,0132 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 0,3500 | 0,7270 | -1,9828 | 1,9828 |
| log SkGeoM-log PalB | 2,2128 | 0,0289 | -1,9812 | 1,9812 |
| log SkGeoM-log PalL | 7,4598 | 2,32E-11 | -1,9822 | 1,9822 |
| log SkGeoM-log PalA | 4,0075 | 1,15E-04 | -1,9828 | 1,9828 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 6,8219 | 3,79E-10 | -1,9798 | 1,9798 |

Tabla 14.- Prueba t ($p < 0,05$) para las diferencias de pendientes entre Pánidos y Homínidos usando como variable independiente log SkGeoM. Leyenda, ver Tabla 6

| | t | p | -t_{0,025} | t_{0,025} |
|--------------------------|----------------|-----------------|---------------------------|--------------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 7,8242 | 2,62E-12 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log NSkL | 0,9958 | 0,3214 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log SkH | 6,6763 | 8,86E-10 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log NSkB | 9,4491 | 4,64E-16 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log bana | 1,3829 | 0,1695 | -1,9816 | 1,9816 |
| log SkGeoM-log BiAst | 0,8948 | 0,3734 | -1,9876 | 1,9876 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 0,7504 | 0,4546 | -1,9816 | 1,9816 |
| log SkGeoM-log glbr | 0,4622 | 0,6448 | -1,9818 | 1,9818 |
| log SkGeoM-log brl (+) | 2,9530 | 0,0046 | -2,0040 | 2,0040 |
| log SkGeoM-log popo | 1,9482 | 0,0539 | -1,9818 | 1,9818 |
| log SkGeoM-log SupFH | 1,6658 | 0,0984 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log SupFL | 6,0163 | 2,13E-08 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log SupFB | 2,3154 | 0,0225 | -1,9820 | 1,9820 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 1,4976 | 0,1371 | -1,9816 | 1,9816 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 5,1820 | 9,48E-07 | -1,9808 | 1,9808 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 3,2449 | 1,58E-03 | -1,9828 | 1,9828 |
| log SkGeoM-log OrB | 0,4319 | 0,6666 | -1,9808 | 1,9808 |
| log SkGeoM-log OrH | 3,0613 | 0,0274 | -1,9808 | 1,9808 |
| log SkGeoM-log OrA | 1,9720 | 0,0510 | -1,9808 | 1,9808 |
| log SkGeoM-log NasW | 0,6974 | 0,4869 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log NasH | 2,8946 | 4,65E-03 | -1,9814 | 1,9814 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 1,6748 | 0,0971 | -1,9840 | 1,9840 |
| log SkGeoM-log PalB | 2,4064 | 0,0178 | -1,9822 | 1,9822 |
| log SkGeoM-log PalL | 9,6955 | 3,52E-16 | -1,9833 | 1,9833 |
| log SkGeoM-log PalA | 4,0217 | 1,12E-04 | -1,9840 | 1,9840 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 12,4390 | 4,36E-23 | -1,9806 | 1,9806 |
| log SkGeoM-log SnL | 12,9178 | 3,93E-24 | -1,9808 | 1,9808 |

Tabla 15.- Prueba t ($p < 0,05$) para las diferencias de pendientes entre Pánidos y Homo usando como variable independiente log SkGeoM. Leyenda, ver Tabla 6

| | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|--------------------------|--------|--------|---------------------|--------------------|
| log SkGeoM-log SkL | 0,6839 | 0,4991 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log NSkL | 0,5597 | 0,5797 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log SkH | 0,3946 | 0,6959 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log NSkB | 0,0544 | 0,9569 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log bana | 0,5073 | 0,6168 | -2,0687 | 2,0687 |
| log SkGeoM-log BiAst | 0,7399 | 0,4668 | -2,0687 | 2,0687 |
| log SkGeoM-log SupraMB | 0,2600 | 0,7971 | -2,0687 | 2,0687 |
| log SkGeoM-log glbr | 0,2272 | 0,8230 | -2,1098 | 2,1098 |
| log SkGeoM-log brl | 0,4460 | 0,6602 | -2,0796 | 2,0796 |
| log SkGeoM-log popo | 0,4330 | 0,6699 | -2,0930 | 2,0930 |
| log SkGeoM-log SupFH | 0,2871 | 0,7760 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log SupFL | 0,1036 | 0,9182 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log SupFB | 0,4793 | 0,6375 | -2,1009 | 2,1009 |
| log SkGeoM-log BiOrB | 0,5725 | 0,5726 | -2,0687 | 2,0687 |
| log SkGeoM-log BiZyg | 0,6934 | 0,4932 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log BiZmB | 0,1285 | 0,8991 | -2,0930 | 2,0930 |
| log SkGeoM-log OrB | 0,3689 | 0,7149 | -2,0452 | 2,0452 |
| log SkGeoM-log OrH | 0,1629 | 0,8717 | -2,0452 | 2,0452 |
| log SkGeoM-log OrA | 0,0935 | 0,9262 | -2,0452 | 2,0452 |
| log SkGeoM-log NasW | 0,3364 | 0,7388 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log NasH | 0,4890 | 0,6293 | -2,0639 | 2,0639 |
| log SkGeoM-log MaxAlvB | 0,5936 | 0,5586 | -2,0687 | 2,0687 |
| log SkGeoM-log PalB | 0,1220 | 0,9039 | -2,0595 | 2,0595 |
| log SkGeoM-log PalL | 0,2846 | 0,7790 | -2,0930 | 2,0930 |
| log SkGeoM-log PalA | 0,0819 | 0,9356 | -2,0930 | 2,0930 |
| log SkGeoM-log TempFMinW | 0,3918 | 0,6979 | -2,0395 | 2,0395 |
| log SkGeoM-log SnL | 0,0536 | 0,9576 | -2,0452 | 2,0452 |

Tabla 16.- Prueba t ($p < 0,05$) para las diferencias de pendientes entre Homínidos y Homo usando como variable independiente log SkGeoM. Leyenda, ver Tabla 6

En cuanto a la proyección en el espacio bivalente (Fig. 2), se produce un solapamiento de los individuos pertenecientes a los grupos Pánidos (parte de la muestra de *P. paniscus* y *P. troglodytes*) y AMH para los valores bajos de x e y debido a que las rectas de regresión se cortan y los intervalos de confianza del 95% se solapan. De cualquier forma, ninguno de los representantes de Pánidos incluidos sobrepasa su intervalo de confianza y sólo uno de AMH (correspondiente a la muestra de La Torrecilla) excede el suyo y se proyecta sobre la recta de regresión de Pánidos.

En relación a Homínidos, *S. tchadensis* presenta la mayor longitud total del cráneo respecto a su tamaño de todos los individuos incluidos en Homínidos. De hecho, supera el intervalo de confianza del 95% de los Pánidos. Entre los australopitecinos, AL 444-2 presenta valores altos para ambas variables y se sitúa en la recta de regresión de AMH; Sts 5 con valores sensiblemente más bajos se proyecta también muy cercano a la recta de regresión de

AMH y sobre el límite del intervalo de confianza del 95% de Pánidos; OH 5 se sitúa dentro del intervalo de confianza de AMH, siendo KNM-ER 406 el individuo que presenta un cráneo más corto en relación con las dimensiones globales del cráneo.

Los primeros representantes de *Homo* presentan igualmente una gran variabilidad. Así, KNM-ER 1470 se proyecta en la zona intermedia de la gráfica y fuera, aunque por poco, del intervalo de confianza de AMH; mientras OH 24 y KNM-ER 1813 son, excluyendo a LB-1, los representantes del género *Homo* más pequeños y se proyectan en el espacio compartido por los intervalos de confianza de Pánidos y AMH. Los dos cráneos de Dmanisi (D 2700 y D 2282) se ubican cercanos a la línea de ajuste de AMH, con el primero de ellos dentro del intervalo de confianza de Pánidos. KNM-ER 3733 se proyecta sobre el límite inferior del intervalo de confianza de AMH y su proyección denota una longitud total del cráneo ligeramente pequeña para el tamaño global del mismo.

Los humanos del Pleistoceno Medio presentan en general valores más altos que los *Homo* precedentes. Los individuos de Kabwe y Petralona, aunque sin sobrepasar el intervalo de confianza de AMH, presentan un valor de la longitud total del cráneo ligeramente más alta en relación a la dimensión global del mismo que Steinheim y Sangiran 17, los cuales se proyectan sobre la recta de regresión de AMH. Por su parte SH Cranium 5 se proyecta sobre el límite inferior del intervalo de confianza de AMH.

Los neandertales (La Chapelle-aux-Saints, La Ferrasie I y Shanidar I) son entre los humanos los que presentan mayores valores en ambas variables aunque siguiendo la tendencia de AMH. Por último LB-1 presenta los valores más bajos de todos los representantes de Homínidos, excediendo de forma semejante a KNM-ER 1470 el intervalo de confianza de AMH.

Los coeficientes de determinación son igualmente elevados para los grupos Hominidos y Homo (Tablas 4 y 5 respectivamente), sobre todo el de Homo (0,96) y las pendientes no son, como ya se ha comentado anteriormente, significativamente diferentes de la isometría. Tampoco son significativamente diferentes entre sí las pendientes de Homínidos y Homo (Tabla 16). Esta ausencia de diferencias entre las pendientes de Homínidos y Homo se extiende a todo el conjunto de variables analizadas en esta sección.

En el diagrama de dispersión (Fig. 3) se han proyectado las rectas de regresión y los intervalos de confianza del 95% de Homínidos y Homo. Con la recta de regresión de Homo y su correspondiente intervalo de confianza se pretenden vislumbrar las diferencias morfométricas de los individuos considerados dentro del grupo Homo respecto a los individuos Homínidos pertenecientes a otros géneros. Como se puede comprobar, sólo dos individuos (KNM-ER 406 y TM-266-01-060-1) están fuera de alguno de los intervalos de confianza,

aunque se aprecian diferencias importantes. KNM-ER 406 no alcanza el límite inferior del intervalo de confianza de Homo, porque tiene una longitud total del cráneo pequeña para el tamaño global del mismo.

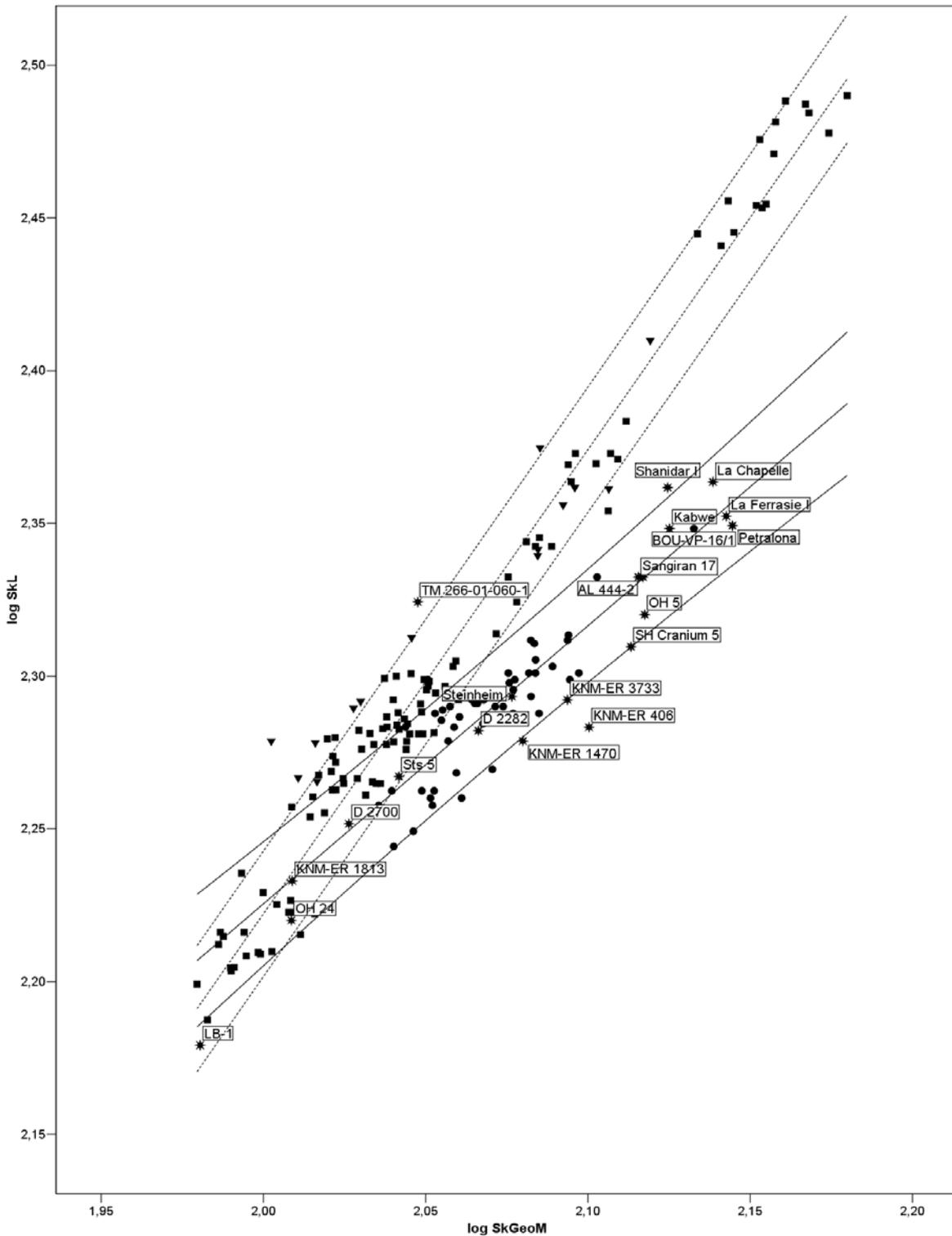


Fig. 2.- Dispersión log SkGeoM-log SkL. Leyenda, triángulos: Pongo; cuadrados: Pánidos; círculos: AMH; estrellas: Homínidos. Línea discontinua: recta de regresión e intervalo de confianza de Pánidos; Línea continua: recta de regresión e intervalo de confianza de AMH

Como se ha comentado previamente, el cráneo de *S. tchadensis* presenta una longitud del cráneo muy elevada para su tamaño global, excediendo el límite superior del intervalo de confianza de Homínidos. El resto de Homínidos no pertenecientes al género *Homo* entran dentro de los límites de confianza impuestos para *Homo*. Entre estos últimos, ninguno excede su intervalo de confianza.

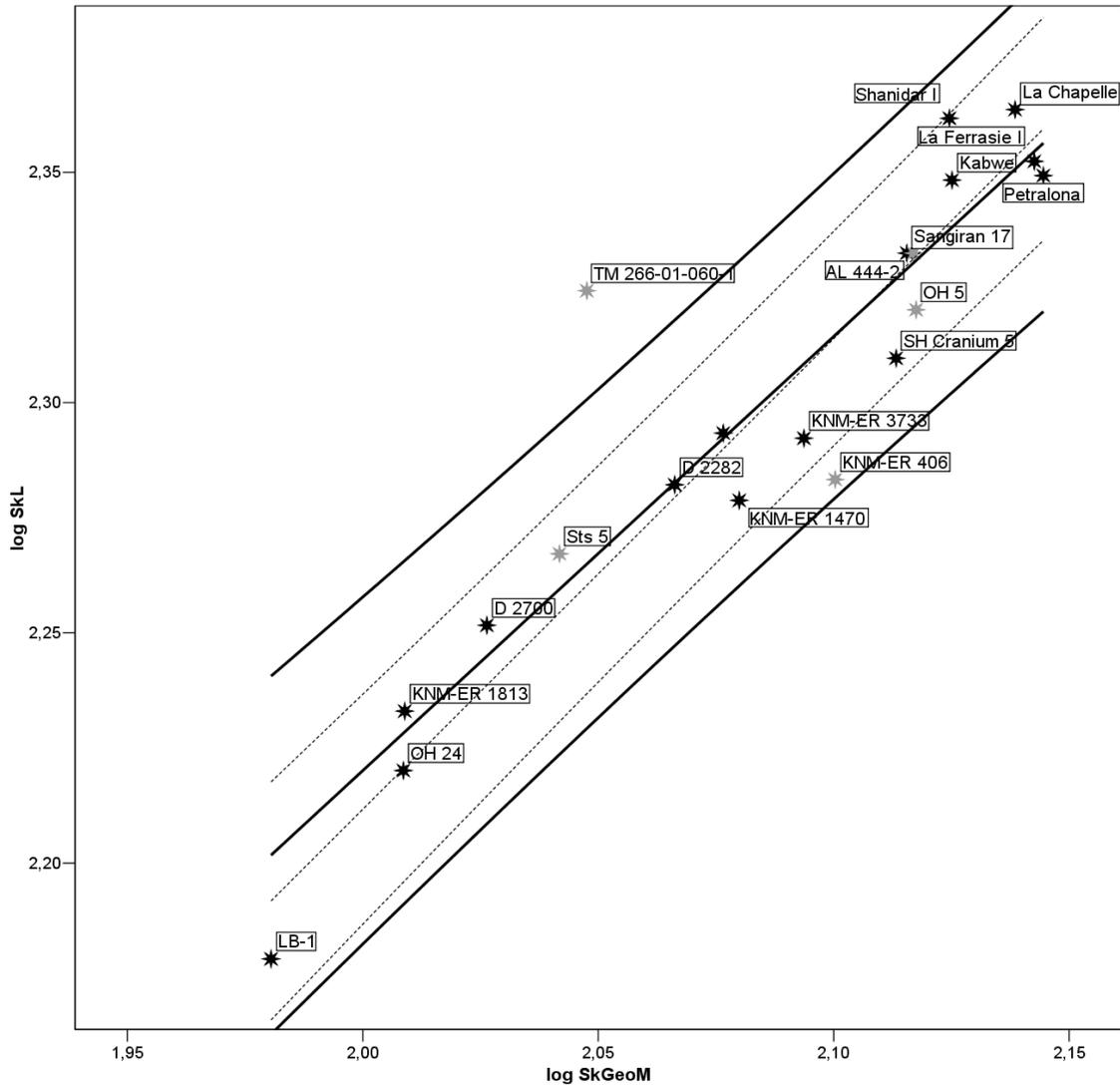


Fig. 3.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SkL (Homínidos). Leyenda, estrellas negras: *Homo*; estrellas grises: Homínidos no *Homo*; línea gruesa continua: recta de regresión e intervalo de confianza (95%) para Homínidos; línea fina discontinua: pendiente e intervalo de confianza (95%) para *Homo*

Log SkGeoM-Log NSkL

En la regresión entre log SkGeoM y log NSkL se observa el efecto opuesto, aunque de forma más tenue, al que se obtuvo para la regresión de log SkL sobre log SkGeoM, observándose que los intervalos de confianza de Pánidos y AMH se superponen ligeramente cuando los valores de ambas variables aumentan (Fig. 4). Todas las pendientes son significativamente distintas de cero (Tablas 1-5). Los coeficientes de determinación de Total (0,55) y AMH (0,61) son modestos (Tablas 1 y 2, respectivamente) mientras que para Pánidos se eleva hasta 0,92 (Tabla 3).

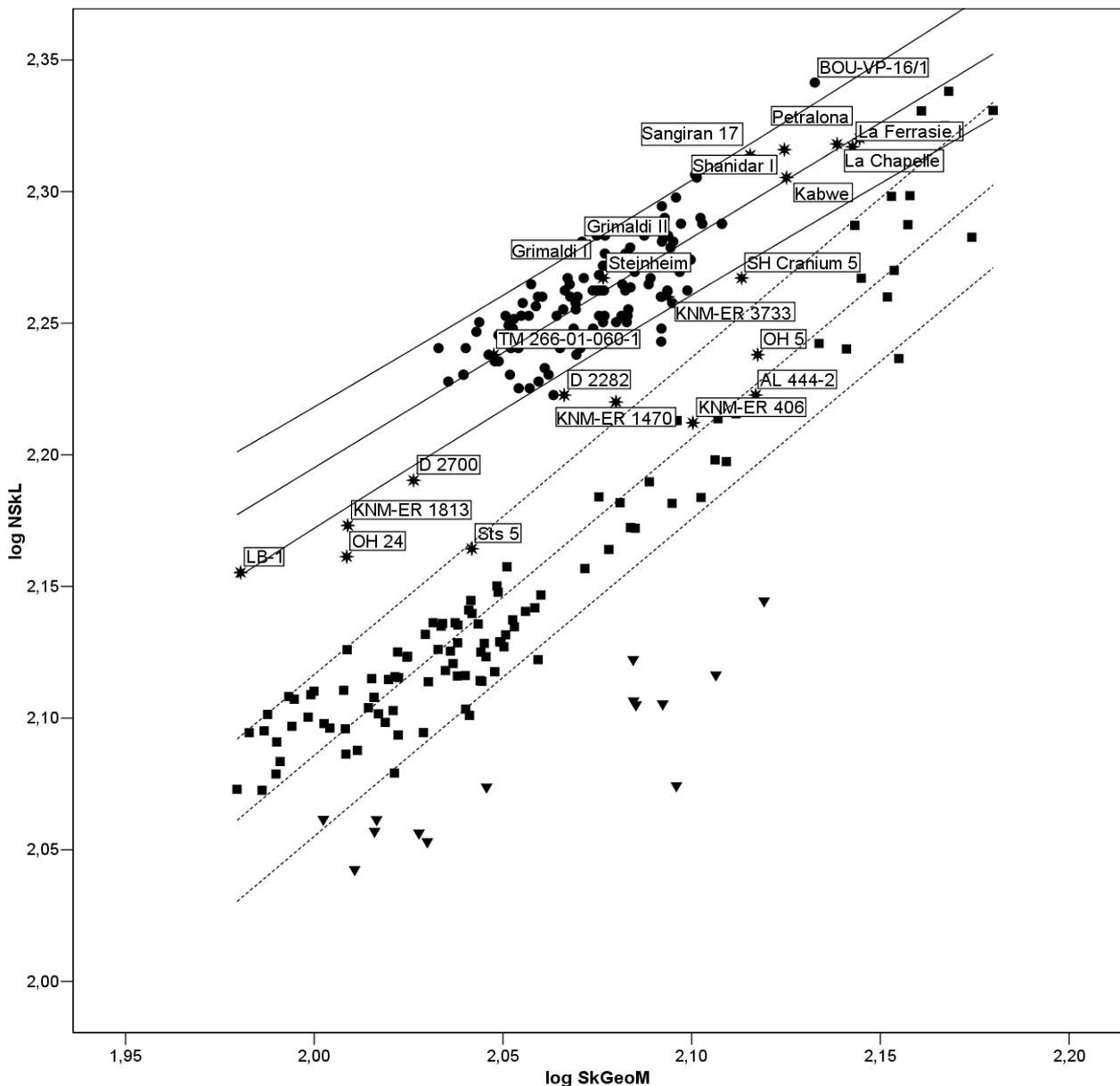


Fig. 4 Diagrama de dispersión log SkGeoM-log NSkL. Leyenda, ver Fig. 2

En cuanto a las pruebas t para determinar si las pendientes son significativamente distintas de la isometría, aquellas correspondientes a Total (1,39; $p < 0,001$) y Pánidos (1,20; $p < 0,001$) son estadísticamente diferentes de uno y positivas ($b > 1$) (Tablas 6 y 8 respectivamente). Por su parte las pendientes correspondientes a AMH (Tabla 7), Hominidos (Tabla 9) y Homo (Tabla 10) no son significativamente diferentes de uno ($p < 0,05$), aunque la correspondiente a AMH (Tabla 7) se acerca mucho al límite establecido para considerar estadísticamente significativa tal diferencia ($b = 0,87$; $p = 0,053$).

Por su parte las pendientes que son significativamente diferentes entre sí son las obtenidas para AMH y Pánidos (Tabla 11; $p < 0,001$) y AMH y Homo (Tabla 13; $p < 0,02$). Para el resto de comparaciones entre pares de pendientes no se puede rechazar que sean iguales (Tablas 12, 14, 15 y 16).

En referencia a la proyección de los puntos en el espacio bivalente se observa la formación de cuatro grupos diferentes (Pongo, Pánidos más australopitecinos, AMH más Homo y hominos tempranos más SH Cranium 5, Fig. 4). Por un lado, los orangutanes presentan los valores más bajos de la longitud del neurocráneo para sus valores de log SkGeoM. De hecho, todos los *P. pygmaeus* se sitúan por debajo del límite inferior del intervalo de confianza al 95% de Pánidos. Por otra parte, la relación entre ambas variables para el grupo Pánidos queda aceptablemente bien descrita mediante el ajuste lineal. AMH también presenta una correlación lineal importante, presentando un intervalo de confianza algo menor que el de Pánidos. El único individuo que sobrepasa ligeramente el límite superior del intervalo de confianza es BOU-VP-16/1, el más temprano representante de la especie *H. sapiens* incluido en este trabajo. Otros dos cráneos correspondientes a AMH del Paleolítico Superior europeo, Grimaldi I y Grimaldi II, también exceden el intervalo de confianza de AMH aunque muy cerca del límite. Entre los cráneos de AMH que presentan valores bajos en la longitud del neurocráneo en relación a las dimensiones globales del cráneo, destaca la abundancia de individuos pertenecientes a la colección de Tohoku (Japón).

Uno de los rasgos más interesantes al observar el diagrama de dispersión es que todos los australopitecinos se acomodan bien dentro del intervalo de confianza del 95% de Pánidos, siendo el que más cerca se proyecta del límite superior del mismo Sts 5, y AL 444-2 el que se sitúa más bajo en ambos casos en relación a la recta de regresión.

Podría decirse que con el surgimiento del género *Homo* la tendencia cambia, y para un mismo tamaño global de cráneo, la longitud del neurocráneo comienza a adquirir mayores dimensiones. Así lo reflejan las proyecciones de los cráneos KNM-ER 1470 (*H. rudolfensis*), OH 24 y KNM-ER 1813 (*H. habilis* s.s.), D 2700 y D 2282 (*H. georgicus*), KNM-ER 3733 (*H. ergaster*) y SH Cranium 5 (*H. heidelbergensis*). OH 24 y KNM-ER 1813 son los representantes del grupo Homo que menores valores absolutos presentan para estas variables, mostrando este último una posición respecto a la recta de AMH similar a de D 2700, D 2282 y SH Cranium

5. El individuo que presenta un menor valor relativo de la longitud del neurocráneo es KNM-ER 1470. D 2282 detenta una longitud absoluta del neurocráneo similar a la del representante de *H. rudolfensis*, sin embargo en términos relativos a la dimensión global del cráneo se proyecta más cerca del límite inferior del intervalo de confianza de AMH. Por último, SH Cranium 5 se ubica fuera de este intervalo de confianza.

Sangiran 17, Kabwe, Steinheim y Petralona se integran dentro del patrón AMH junto con los cráneos representativos de *H. neanderthalensis* (La Chapelle-aux-Saints, La Ferrasie I y Shanidar I), incluyéndose bien dentro del intervalo de confianza del 95% de AMH. Por último LB-1 (*H. floresiensis*) presenta unos valores que lo hacen caer muy cerca del límite inferior del intervalo de confianza de AMH, aunque dentro su intervalo de a pesar de su pequeño tamaño.

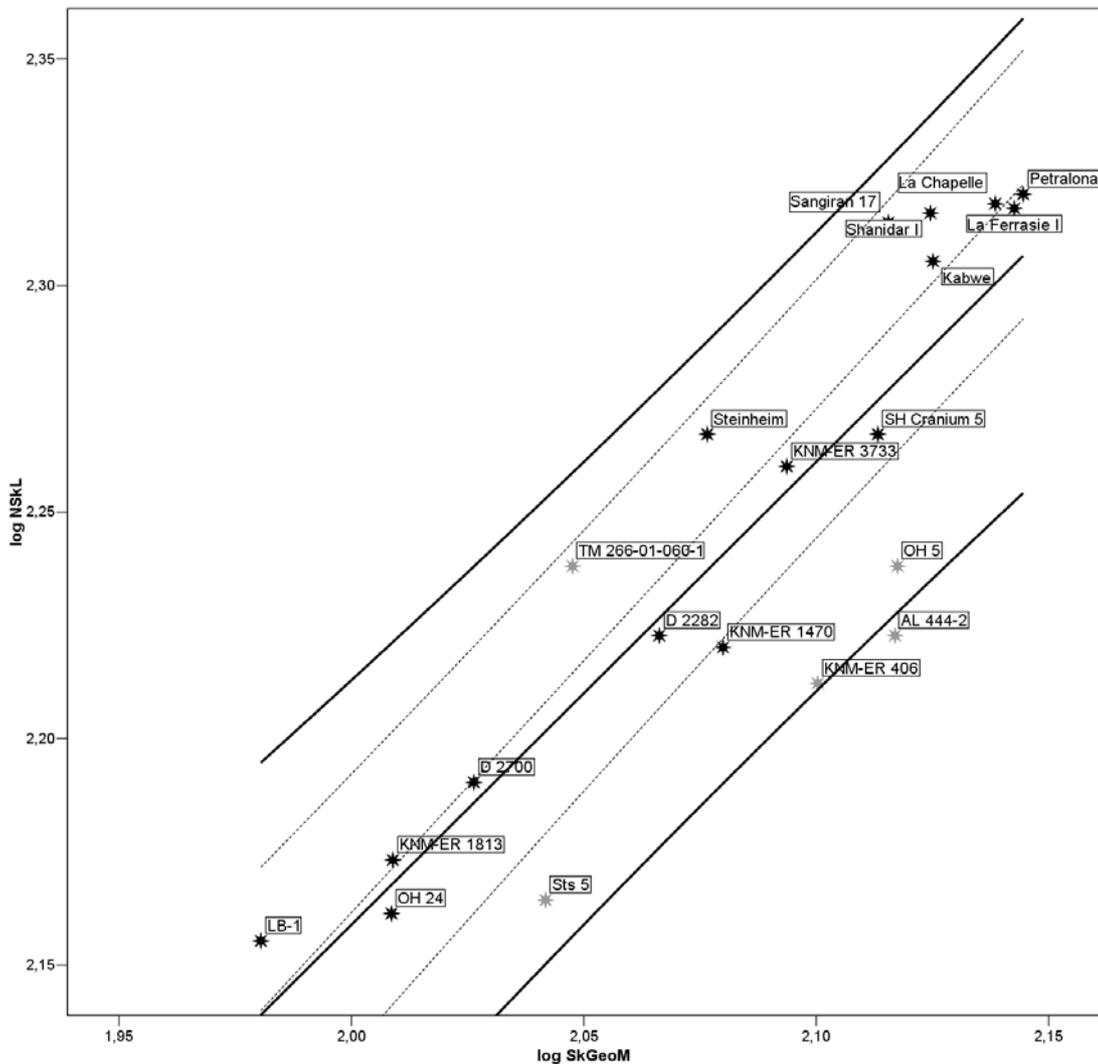


Fig. 5.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SkL (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Centrándonos sólo en los grupos Homínidos y Homo se puede comprobar como el coeficiente de determinación, sobre todo el de Homo, es muy elevado (Tabla 10). Las pendientes no son significativamente diferentes de la isometría (Tablas 9 y 10) y tampoco son significativamente diferentes entre sí (Tabla 16)

En el diagrama de dispersión se puede comprobar como los todos los representantes del género *Australopithecus* se proyectan fuera del límite inferior del intervalo de confianza de Homo. Es decir, AL 444-2, KNM-ER 406 y OH 5 poseen cráneos cuya distancia entre la glabella y el opistocráneo es pequeña respecto a la dimensión global del mismo. Como ya se dijo anteriormente, sorprende la posición de TM-266-01-060-1 dentro del rango del género *Homo* y muy alejado de los que debieron ser sus parientes más cercanos, los australopitecinos “gráciles”. Por su parte el conjunto de cráneos de *Homo* fósiles se distribuye muy próximo a la recta de regresión y ninguno de ellos sale fuera el intervalo de confianza del 95%

Log SkGeoM-Log NSkH

El análisis de regresión utilizando como variable independiente log SkGeoM y como variable dependiente log NSkH ha producido los siguientes resultados: todas las pendientes son significativamente diferentes de cero (Tablas 1-5; $p < 0,001$). El coeficiente de determinación obtenido para Total es muy bajo puesto que se forman dos grandes grupos (AMH y Pánidos) situándose algunos representantes de Homínidos en una situación intermedia mientras que otros caen dentro del intervalo de confianza del 95% de Pánidos (Fig. 5). AMH (Tabla 2) presenta un coeficiente de determinación algo menor que el obtenido para la anterior regresión (0,57), aunque también significativo, mientras Pánidos (Tabla 3) obtiene un R^2 de 0,78.

En cuanto a las pendientes sólo es significativamente diferente de la isometría la obtenida para el grupo Pánidos ($b = 0,54$; $p < 0,001$) (Tabla 8), tratándose por tanto de una alometría negativa.

En referencia a la proyección en el espacio bivalente (Fig. 6) destacan los valores alcanzados por Barma Grande II y San Teodoro III, ambos AMH del Paleolítico Superior europeo, que presentan las mayores alturas neurocraneales relativas de entre todos los humanos anatómicamente modernos analizados, superando el límite superior del intervalo de confianza mostrado por el grupo AMH. Por su parte BOU-VP-16/1, el representante más antiguo de AMH incluido en este análisis, se proyecta dentro del intervalo de confianza de AMH. Cabría destacar que ocho de los cráneos de AMH incluidos no alcanzan, aunque por poco, el límite inferior del intervalo de confianza del 95% de AMH.

Como hasta este momento ha sucedido, todos Los representantes del grupo Pánidos (*P. paniscus*, *P. troglodytes verus*, *P. t. schweinfurthii*, *P. t. troglodytes* y *G. gorilla gorilla*)

parecen formar un todo coherente. Mientras los orangutanes muestran una gran dispersión, con individuos que superan, y uno que no alcanza, el intervalo de confianza de Pánidos (Fig. 6)

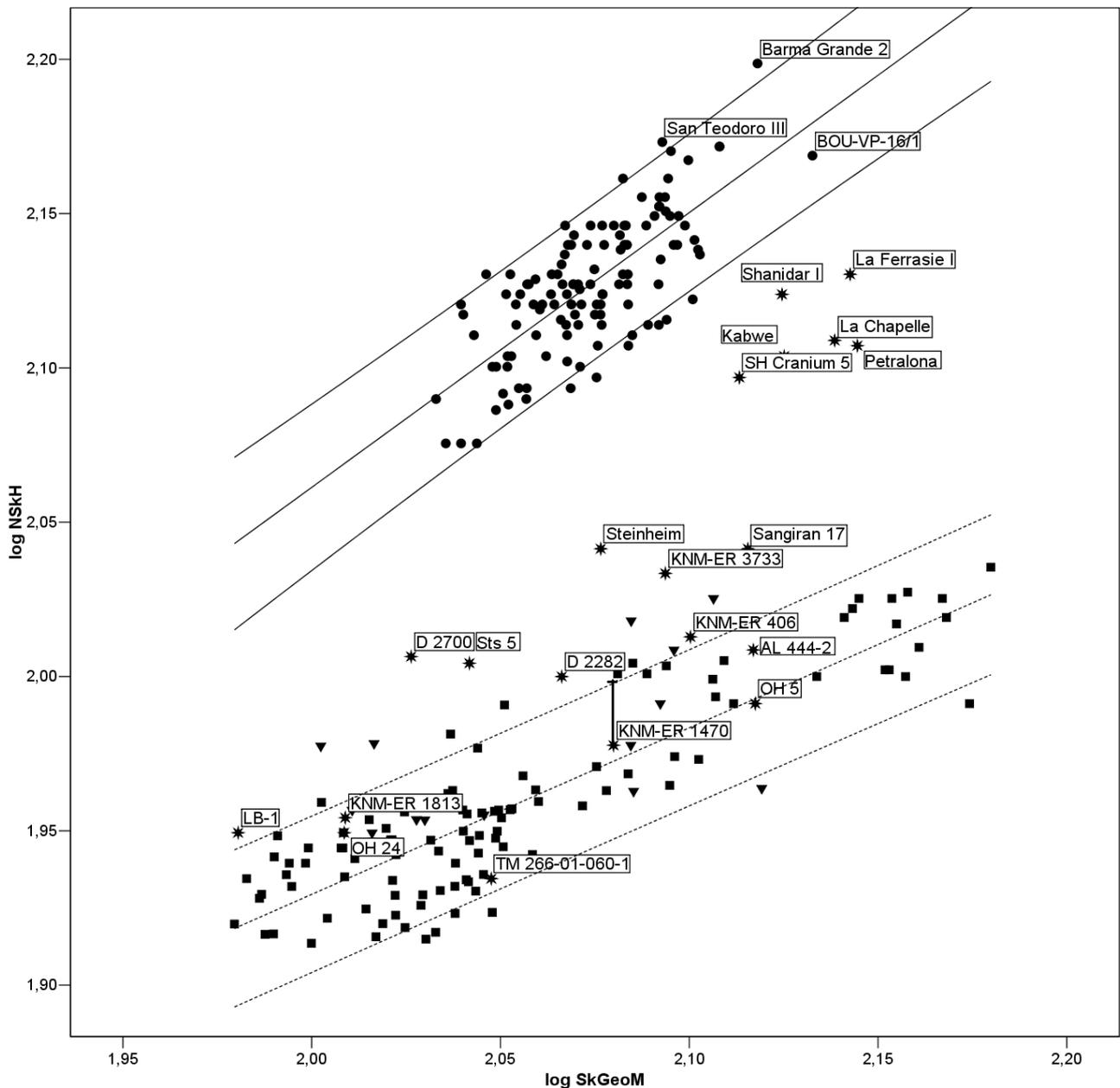


Fig. 6.- Diagrama de dispersión log SkGeoM- log NSkH. Leyenda, ver Fig. 2

Los individuos correspondientes al grupo Homínidos presentan una amplia distribución aunque ninguno alcanza el límite inferior del intervalo de confianza para AMH, pudiéndose definir dos grandes grupos, los que se incluyen dentro de la región de confianza de Pánidos (TM-266-01-060-1, AL 444-2, KNM-ER 1470¹, OH 24, KNM-ER 1813 y OH 5) y los que se

¹ KNM-1470 se ha medido en varias ocasiones y por diferentes personas proporcionando un valor medio para NSkH de 95mm. Ahora bien, no hay que descartar que el valor se haya estimado a la baja puesto que

proyectan en una situación intermedia entre las tendencias de Pánidos y AMH (Sts 5, KNM-ER 406, D 2700, D 2282, KNM-ER 3733, Sangiran 17, Kabwe, Petralona, SH Cranium 5, Steinheim, La Ferrasie I, La Chapelle-aux-Saints y Shanidar I).

Entre los primeros destaca TM-266-01-060-1 que tiene un valor de log NSkH muy bajo respecto a Homínidos para su tamaño global de cráneo aunque claramente situado en el rango de Pánidos, concretamente entre los chimpancés comunes. En el extremo opuesto de esta tendencia se encuentra AL 444-2 casi en el límite superior del intervalo de confianza de Pánidos, y en una posición intermedia entre los dos representantes de *A. boisei* (KNM-ER 406 y OH 5). Este último se sitúa por debajo de AL 444-2, y muy cercano a la recta de regresión de Pánidos. Dentro de este grupo se incluyen también tres de los representantes más tempranos de *Homo africanos*: KNM-ER 1470, OH 24 y KNM-ER 1813 quienes se incluyen en la tendencia de Pánidos.

El resto de representantes de Homínidos se sitúan, como ya se ha dicho anteriormente, en una posición intermedia entre los intervalos de confianza de Pánidos y AMH. En ellos se incluye un único individuo perteneciente a un Hominidae distinto del género *Homo*, Sts 5, *A. africanus*, proyectado en un lugar algo alejado del límite superior del intervalo de confianza de Pánidos. Algo similar, aunque muy cercano a dicho límite, ocurre con KNM-ER 406 (*A. boisei*) el cual alcanza un valor para la altura relativa de su neurocráneo alto si lo comparamos con el otro representante de *A. boisei*, OH 5.

Entre los *Homo*, exceptuando a KNM-ER 1470, OH 24 y KNM-ER 1813, podemos distinguir dos grupos con un hiato claramente definido. Por un lado estarían D 2700, D 2282, KNM-ER 1470 –si consideramos como válida la medida de NSkH = 98 mm.-, KNM-ER 3733, Sangiran 17 y Steinheim. El D 2282 es, dentro de este grupo, el cráneo de la muestra que más cerca se sitúa del intervalo de confianza de Pánidos, mientras que D 2700 presenta un valor de la altura del neurocráneo mayor que el anterior, lo cual se enfatiza si tenemos en cuenta su menor tamaño global del cráneo. Aunque en ambos casos, existen diferencias notables respecto a los primeros representantes de *Homo africanos*. Salvo Steinheim y LB-1, todos los cráneos de individuos pertenecientes al Pleistoceno Medio y Superior (no AMH) se agrupan en la parte superior del hiato antes aludido. Ciertamente Kabwe, Petralona, SH Cranium 5, La Ferrasie I, La Chapelle-aux-Saints y Shanidar I presentan valores absolutos de la altura del neurocráneo y de la dimensión global del cráneo mayores que los anteriores. Aunque también puede inferirse un cambio en la relación entre ambas variables. Ciertamente, si comparamos SH Cranium 5 con Sangiran 17 se observa como para un valor parecido de la dimensión global del cráneo, SH Cranium 5 presenta un valor relativo de la altura del neurocráneo muy superior.

el máximo obtenido ha sido de 98mm. Es por ello por lo que en la representación de las Fig. 5 y Fig. 6 se ha incorporado una línea que marca el logaritmo en base 10 de 98 (mm). Para la regresión se ha utilizado el logaritmo de 95(mm)

Si exceptuamos a los *Homo* africanos más tempranos, LB-1 presenta los menores valores en la altura del neurocráneo, tanto en términos absolutos como relativos.

En lo que respecta a los grupos Homínidos (Tabla 4) y *Homo* (Tabla 5) sus respectivos coeficientes de determinación son altos, sobre todo el correspondiente a *Homo* (0,84) y sus pendientes no son significativamente diferentes de la isometría ($p < 0,05$) ni entre sí.

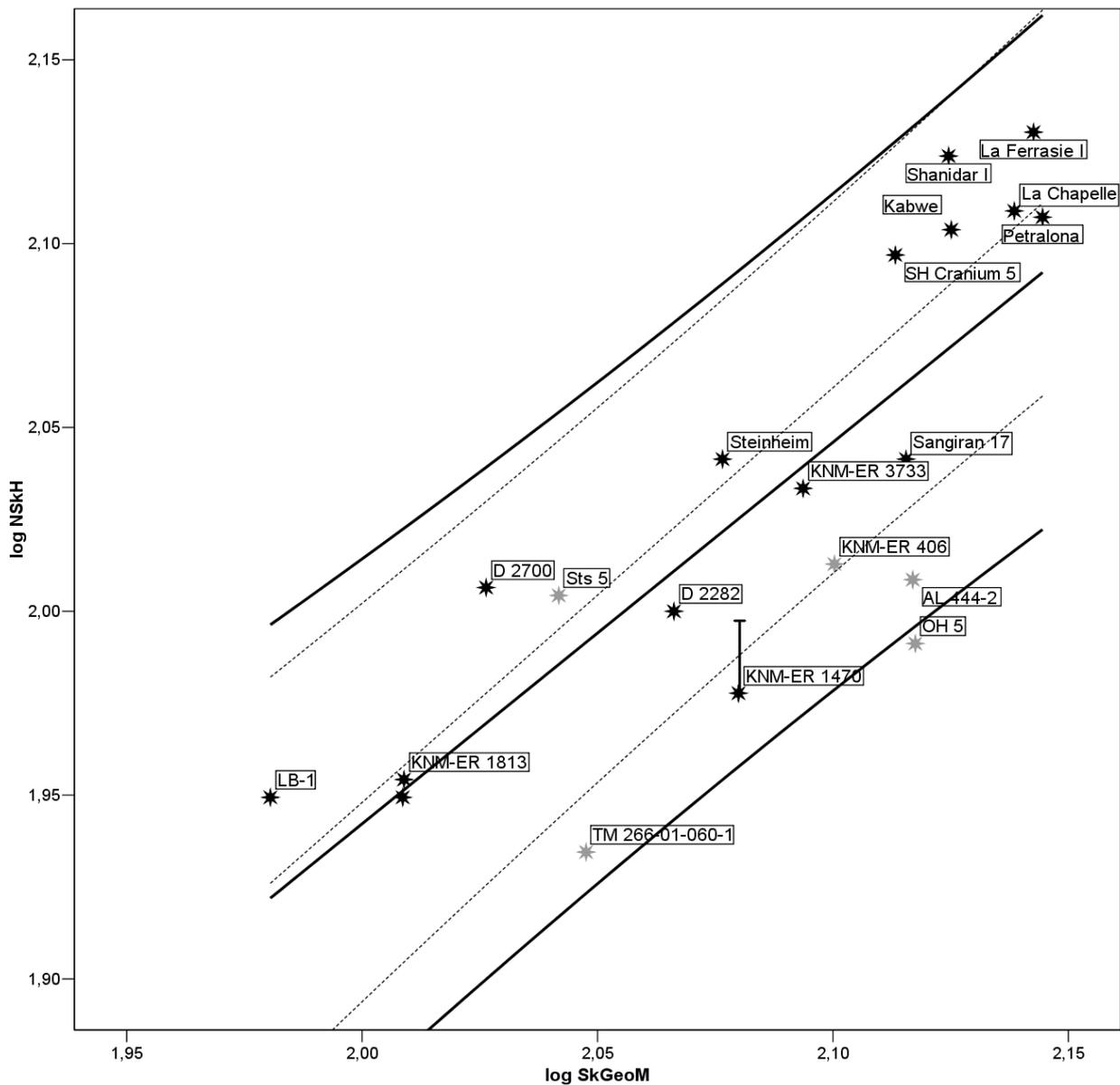


Fig. 7.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log NSkH (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

La proyección de los puntos para la relación entre estas dos variables en los grupos Homínidos y *Homo* (Fig. 7) permite visualizar con más detalles las tendencias expuestas *supra*. Así, dentro del intervalo de confianza impuesto para *Homo* entrarían todos los cráneos correspondientes a especies pertenecientes al género *Homo* salvo KNM-ER 1470 si se

considera su altura del neurocráneo 95 mm. No obstante, si usamos la alternativa de 98 mm. su proyección entraría dentro del intervalo de confianza de Homo. Igualmente entran dentro del rango de este grupo Sts 5 y KNM-ER 406, si bien este último muy cercano al límite inferior del intervalo de confianza de Homo. Los únicos cráneos correspondiente a Homínidos que no alcanzan el límite de confianza de Homo son TM-266-01-060-1, AL 444-2 y OH 5. Dentro del grupo Homo cabría subrayar las diferencias en términos relativos que presentan los dos cráneos georgianos, puesto que D 2700 exhibe, en términos relativos, una altura neurocraneal netamente superior a D 2282. Éste, se proyecta por debajo de la recta de regresión de Homo muy cerca, en términos relativos, a los dos representantes de *H. habilis* (s.s.) y al representante de *H. ergaster*. Por su parte, los humanos del Pleistoceno Medio y Superior diferentes de AMH se sitúan por encima de la recta de regresión.

Log SkGeoM- Log NSkB

La regresión entre la media geométrica de las seis variables básicas y la anchura máxima del neurocráneo aporta los siguientes resultados. Todas las pendientes son significativamente diferentes de cero (Tablas 1-5) ($p < 0,001$). A pesar de ser significativa, la intensidad de la relación para Total (Tabla 1, Figura 8) es bastante baja (0,19), al igual que para Pánidos (0,32; Tabla 3) mientras que para AMH es algo mayor (0, 54; Tabla 2).

Todas las pendientes son significativamente diferentes de la isometría: Total ($b = 0,78$; $p < 0,05$; Tabla 6), AMH ($b = 0,76$; $p < 0,001$; Tabla 7) y Pánidos ($b = 0,22$; $p < 0,001$; Tabla 8). Por tanto, y dado que todas las pendientes son inferiores a uno, para estos tres grupos se puede afirmar que las pendientes reflejan alometrías negativas.

En lo referente a la significación de las diferencias entre pendientes (Tablas 11-15) todas, salvo Hominidos/Homo (Tabla 16), obtienen valores de $p < 0,05$, siendo la pareja formada por AMH y Hominidos la única en que la que no puede rechazarse la hipótesis de nulidad (Tabla 12).

La representación en el espacio bivalente distribuye las observaciones en dos grandes conjuntos entre los que se incluyen siete de los representantes de Hominidae. Un primer grupo sería el correspondiente al grupo Pánidos en el que se incluirían también algunos *P. pygmaeus*, aunque la tendencia de éstos es a presentar menores valores en la anchura de su neurocráneo en relación al tamaño global del mismo, y dos de los Homínidos fósiles, TM-266-01-060-1 que se proyecta muy cerca, aunque sin exceder del límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos, más concretamente en el rango de *P. troglodytes*, y Sts 5 que se aproxima a la recta de regresión obtenida para este mismo grupo.

Superando el intervalo de confianza de Pánidos aunque sin alcanzar el de AMH se sitúan una serie de siete cráneos: AL 444-2, KNM-ER 406, OH 5, KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, D 2700, D 2282, los cuales presentan una gran heterogeneidad. De todos ellos, KNM-ER 1813 es el que presenta valores más cercanos al límite superior del intervalo de confianza de Pánidos, aunque si tomamos como referencia la recta de regresión de AMH se encuentra más cerca de ésta que otros individuos que presentan valores mayores en ambas variables (KNM-ER 406 y OH 5). KNM-ER 1470 presenta el mayor valor absoluto de este grupo en la anchura del neurocráneo, aunque en términos relativos ocupa una situación muy parecida a la de D 2700. Éste se diferencia de D 2282 en que a pesar de tener valores absolutos muy similares, D 2700 presenta unas dimensiones globales del cráneo pequeñas.

Por su parte, el otro gran grupo está formado por AMH y el resto de Homínidos fósiles no AMH, incluyendo a OH 24, un representante temprano de *Homo* (*H. habilis sensu stricto*) cuya posición destaca sobre todo si se compara con KNM-ER 1813, con quien comparte adscripción taxonómica. Por su parte, los Homínidos del Pleistoceno Medio y del Pleistoceno Superior presentan los mayores absolutos en ambas variables aunque siempre dentro de la tendencia de AMH. La excepción es Steinheim cuya proyección lo sitúa incluso por debajo de KNM-ER 3733.

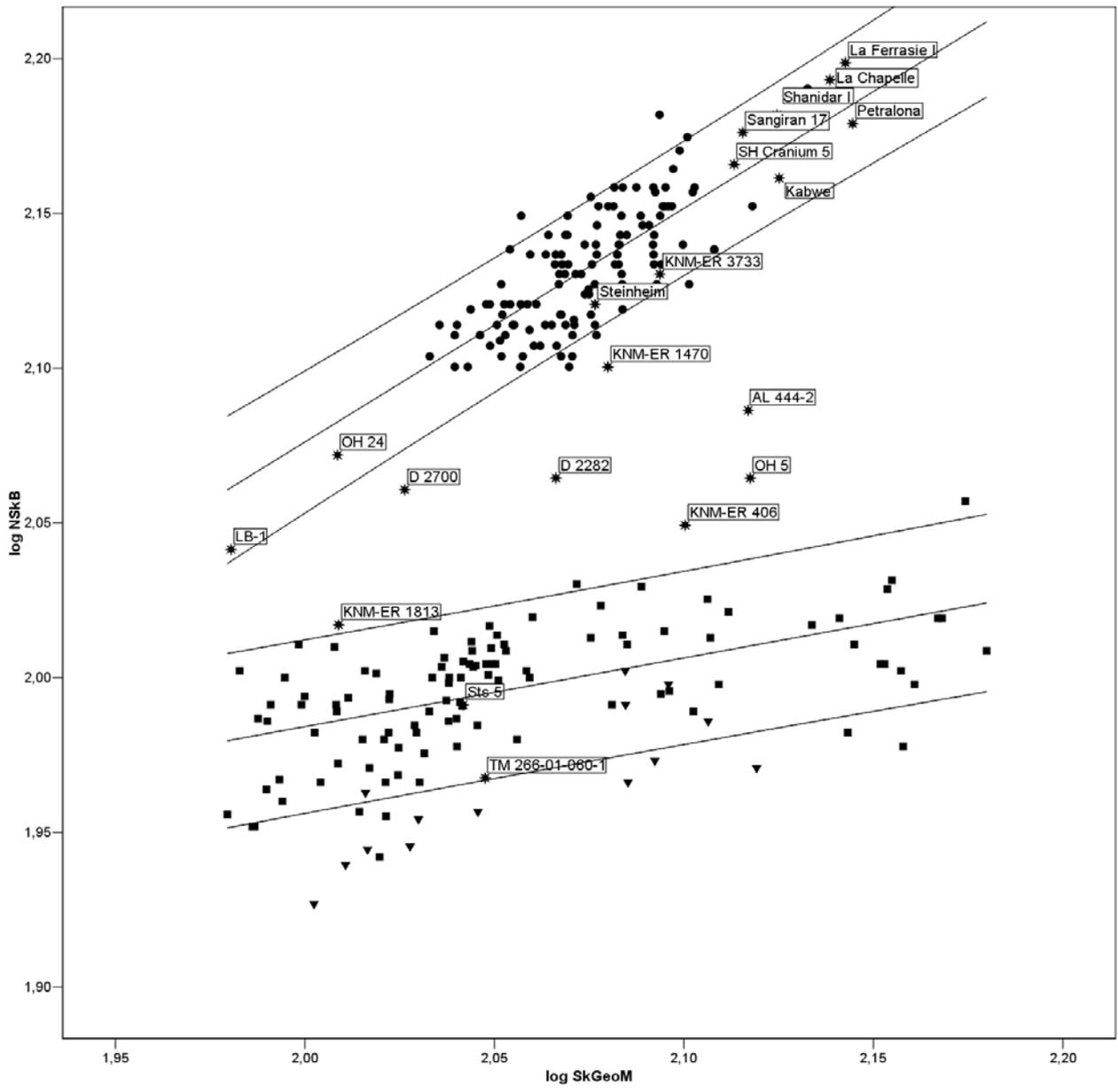


Fig. 8.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log NSkB. Leyenda, ver Fig. 2

Considerando los grupos Homínidos y *Homo* se obtienen los siguientes resultados. El coeficiente de determinación proporcionado por la regresión para Homínidos (Tabla 4) es moderado (0,58) mientras que el aportado por *Homo* (Tabla 5) es alto (0,9). No se puede descartar la isometría para ambas pendientes (Tablas 9 y 10), y como ya se comentó con anterioridad, ambas se diferencian significativamente de las de AMH y Pánidos (Tablas 12-15).

Con referencia a la proyección en el espacio bidimensional (Fig. 9) descuello que todos los Homínidos no pertenecientes al género *Homo* se sitúan por debajo del intervalo de confianza del 95% para el grupo *Homo*, no alcanzando TM-266-01-060-1 el límite inferior del intervalo de confianza del grupo Homínidos. Por su parte, el único *Homo* que no alcanza el

límite de confianza del grupo Homo es D 2282 aunque posicionado muy cerca del límite inferior del intervalo de confianza de su Homo.

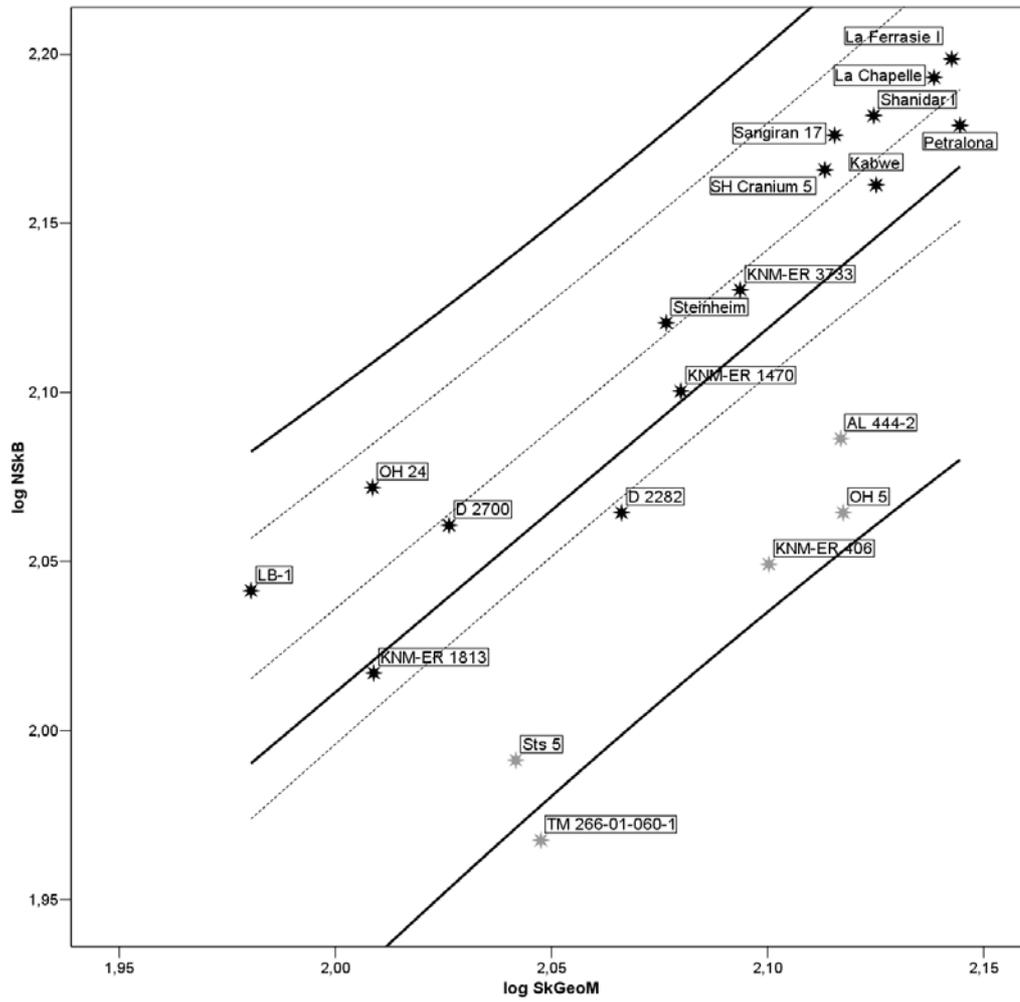


Fig. 9.- Diagrama de dispersion $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{NSkB}$. Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log bana

Los resultados obtenidos para cada uno de los grupos en la regresión entre la cuerda ba-na y el tamaño global del cráneo son que seguidamente se detallan. Todas las pendientes (Tablas 1-5) son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$). Los coeficientes de determinación (Tablas 1-5) son en general muy altos sobresaliendo el obtenido por Pánidos ($R^2 = 0,92$; Tabla 3). Asimismo, cabe destacar el coeficiente de determinación de Total entre los más altos proporcionados por cualesquiera variables se han usado en este trabajo ($R^2 = 0,71$; Tabla 1). Como viene siendo habitual, será AMH el que presente un coeficiente de determinación más moderado ($R^2 = 0,63$; Tabla 2).

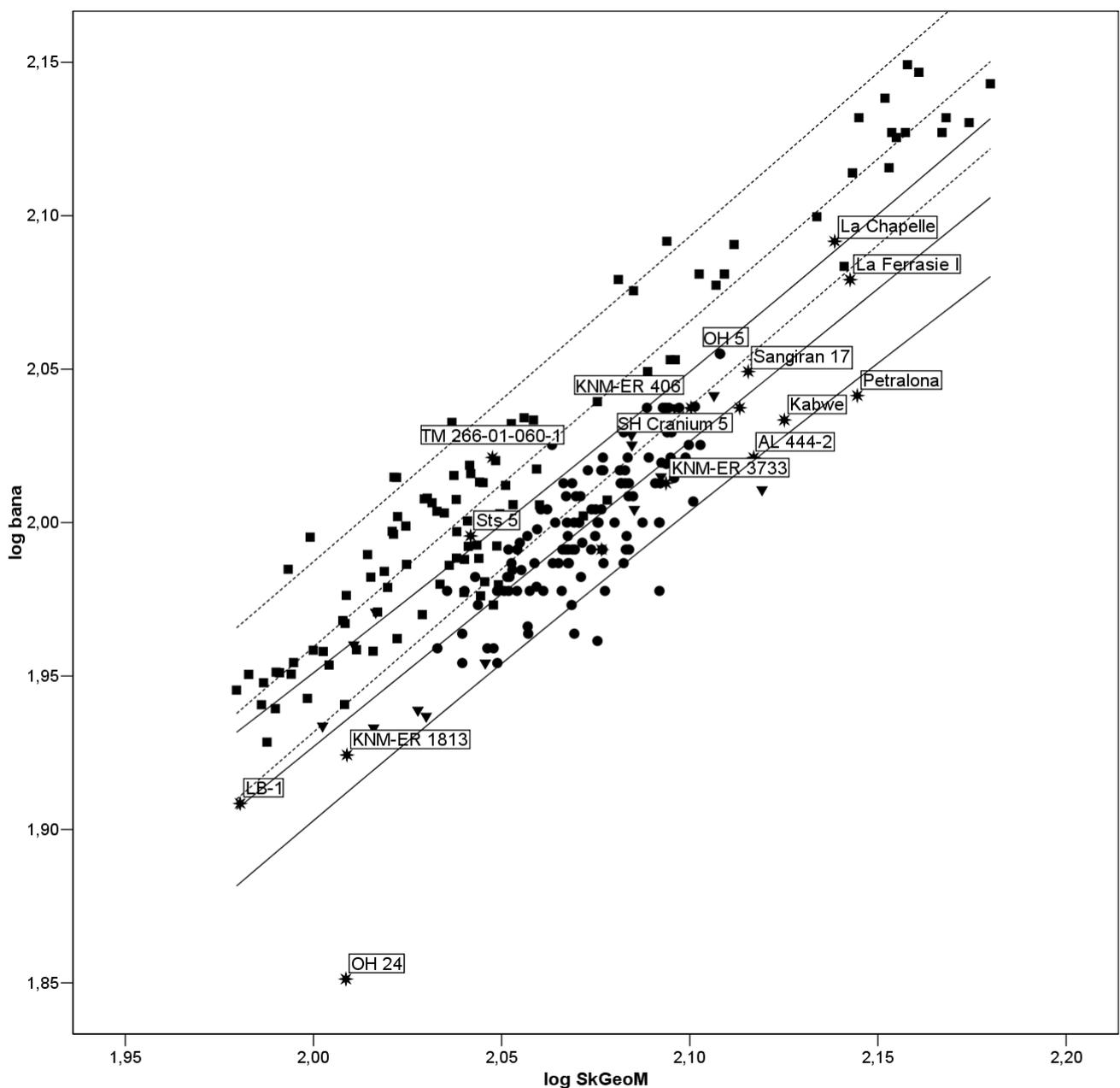


Fig 10.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log bana. Leyenda, ver Fig.2

Ninguna de las pendientes es significativamente diferente de la isometría (Tablas 6-10) ni tampoco ninguna es significativamente diferente de cualquier otra (Tablas 11-16). Si bien resulta reseñable que las dos pendientes que más cerca están de ser significativamente diferentes son AMH/Homo (Tabla 13).

La proyección en el espacio bivalente (Fig. 10) no presenta las agrupaciones diferenciadas vistas en los análisis donde estaban implicadas las variables del neurocráneo. En general, cuando aumenta el tamaño global del cráneo aumenta también la cuerda entre basio y nasio. Quizás lo más destacable sean las posiciones que adoptan TM-266-01-060-1, fuera del intervalo de confianza de AMH y superando la recta de regresión de Pánidos, y OH 24 cuyo bajo valor relativo de la cuerda basio-nasio² hace que se proyecte muy por debajo del límite inferior del intervalo de confianza de AMH.

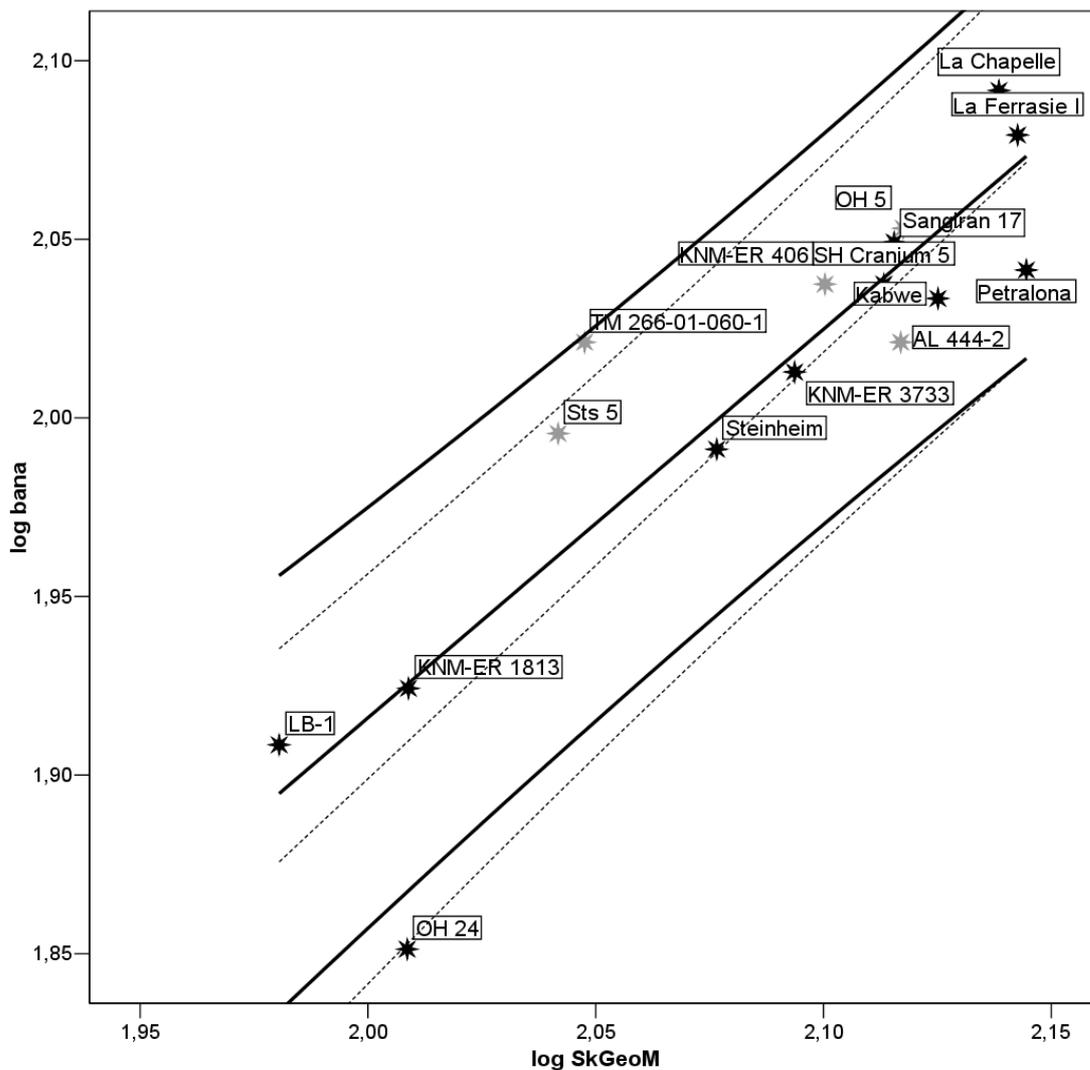


Fig. 11.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log bana (Homínidos). Leyenda, ver Fig.3

²A nuestro juicio la medida ba-na de OH 24 puede estar infravalorada en Wood (1991).

Tanto Homínidos (Tabla 4) como Homo (Tabla 5) presentan coeficientes de determinación altos alcanzando el segundo un valor de 0,88, por 0,8 el primero. Lo más destacable en estos grupos sería el bajo valor alcanzado por OH 24 para bana (70 mm.; Wood, 1991) sobre todo si se compara con KNM-ER 1813. Por otra parte, y al margen de la medida problemática de OH 24, el único individuo del grupo Homínidos que no entra dentro del intervalo de confianza de Homo es TM-266-01-060-1.

Log SkGeom-Log BiAst

Los resultados de la regresión entre el tamaño global del cráneo y la anchura biastérica son los que se detallan a continuación. En primer lugar cabría señalar que las rectas de regresión correspondientes a AMH y Pánidos convergen, cortándose cuando las variables alcanzan sus valores máximos (Fig. 12). A pesar de ello se pueden establecer, aunque no forma tan nítida como en otras variables analizadas anteriormente, dos grupos diferentes. Todas las pendientes obtenidas en esta regresión son significativamente diferentes de cero alcanzando todas el nivel de significación $p < 0,001$ (Tablas 1, 2, 3 y 5), a excepción de Homínidos (Tabla 4; $p < 0,01$). Los coeficientes de determinación son: para Total (Tabla 1) 0,61; AMH (Tabla 2) 0,29; Pánidos (Tabla 3) 0,73; Homínidos (Tabla 4) 0,39; Homo (Tabla 5) 0,8. Las pendientes que son significativamente diferentes entre sí son AMH/Pánidos (Tabla 11; $p < 0,001$) y AMH/Homo (Tabla 14; $p < 0,05$).

En cuanto a la proyección en el espacio bivalente (Fig. 12) resalta, como ya se ha comentado anteriormente, la formación de dos grupos: AMH y Pánidos. La convergencia de ambas rectas de regresión supone que algunos individuos de la parte media de AMH entran dentro del intervalo de confianza de Pánidos y el único macho de *G. gorilla gorilla* incluido se proyecte dentro del rango de AMH.

En relación a las pendientes y los intervalos de confianza de AMH y Pánidos, los representantes del grupo Homínidos se pueden dividir en tres grupos: los que entran dentro del intervalo de confianza de Pánidos (AL 444-2, KNM-ER 406 y OH 5), los que se incluyen en el intervalo de confianza de AMH (Sts 5, KNM-ER 1470, OH 24, KNM-ER 1813, D 2700, D 2282, SH Cranium 5, Steinheim, La Ferrasie, Shanidar I y LB-1) y los que exceden el citado límite, es decir, presentan una anchura biastérica significativamente grande respecto al tamaño global de sus cráneos (KNM-ER 3733, Sangiran 17 y La Chapelle-aux-Saints). Junto a ellos, cuatro cráneos pertenecientes a AMH exceden también el límite superior del intervalo de confianza aunque de forma menos evidente que los tres individuos citados.

El primer grupo, aquellos Homínidos fósiles que presentan una anchura biastérica pequeña en relación al tamaño global de su cráneo, está formado el único individuo adscrito a *A. afarensis* (AL 444-2) y por los representantes de *A. boisei* (KNM-ER 406 y OH 5), siendo

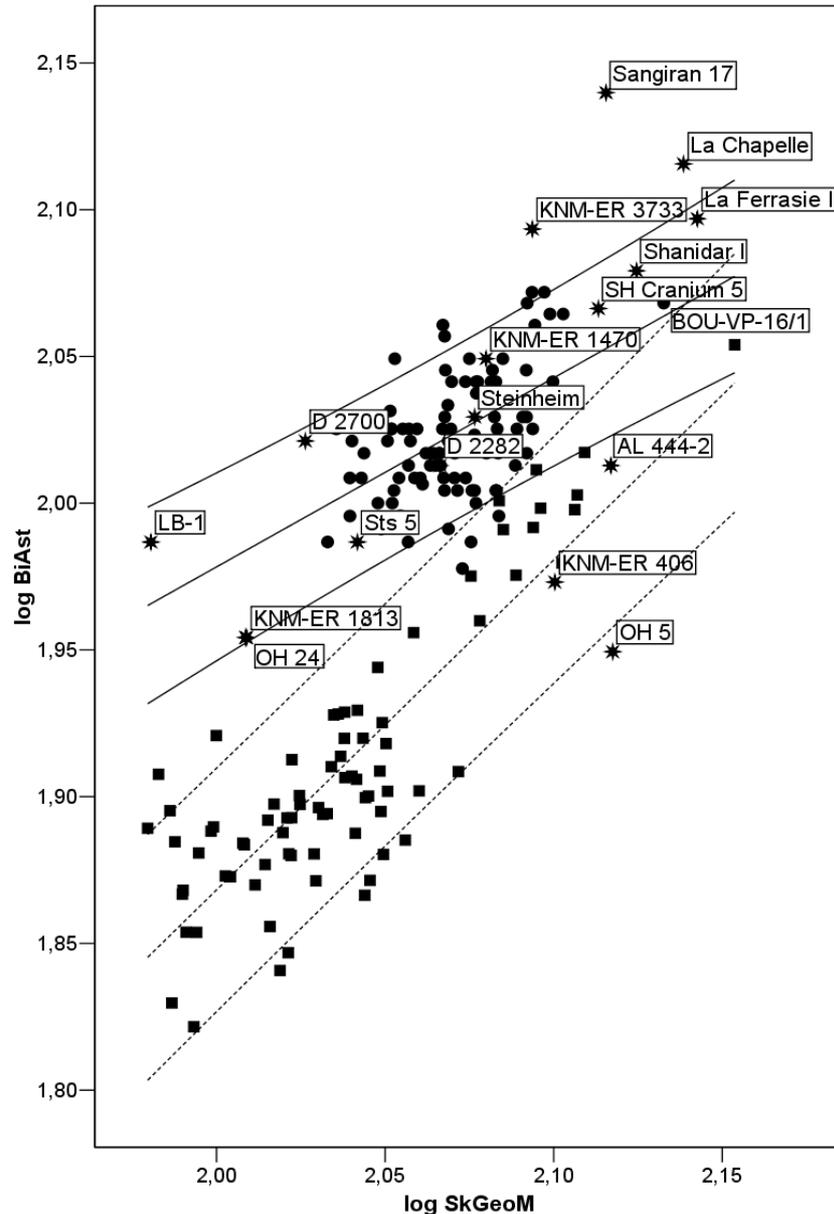


Fig. 12.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiAst. Leyenda, ver Fig.2

este último el que presenta un valor más bajo en términos absolutos y relativos, con KNM-ER 406 intermedio entre aquél y AL 444-2. No obstante, AL 444-2 es el que se encuentra más próximo a límite inferior del intervalo de confianza del 95% de AMH. Entre los individuos que entran dentro del intervalo de confianza de AMH sería reseñable la presencia de Sts 5, un *A. africanus*, así como el solapamiento en la proyección de los puntos correspondientes a OH 24 y KNM-ER 1813. Entre los que exceden el límite de AMH es Sangiran 17 el que alcanza en términos absolutos y relativos el valor más alto de todos los individuos analizados.

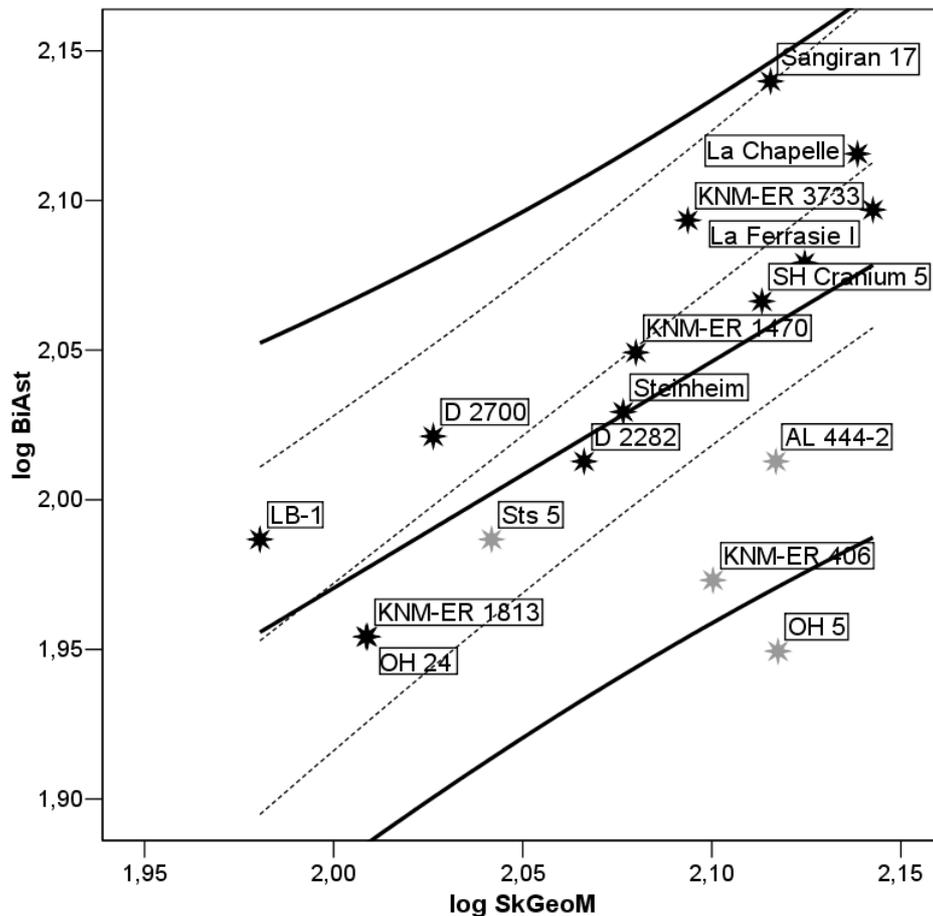


Fig. 13.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiAst. Leyenda, ver Fig. 3

Si atendemos sólo a los grupos Homínidos y Homo cabría destacar que, al margen de que las pendientes son significativamente diferentes de cero, el coeficiente de determinación de Homo es alto, lo que da cuenta para este grupo de una alta intensidad en la relación entre ambas variables.

La proyección de los valores y la representación de las líneas de ajuste y de sus respectivos límites de confianza en el espacio bivariente (Fig. 13) nos permiten precisar que AL 444-2, KNM-ER 406 y OH 5 no alcanzan el límite inferior del intervalo de confianza del 95% de Homo, e incluso OH 5 excede el límite inferior de Homínidos. Por su parte, todos los *Homo* incluidos en este análisis, así como Sts 5, entran en el intervalo de confianza de su grupo, incluyendo a los tres cráneos (KNM-ER 3733, Sangiran 17 y La Chapelle-aux-Saints) que excedían el límite superior del intervalo de confianza de AMH.

Log SkGeoM-Log SupraMB

De los resultados obtenidos a partir de la regresión entre el tamaño global del cráneo y la anchura supramastoidea destaca, nuevamente, que todas de las pendientes son significativamente diferentes de cero (Tablas 1-5) ($p < 0,001$). Al igual que sucede con la regresión entre log SkGeoM y log bana, en este análisis no se generan grupos diferenciados sino que, en general, cuanto mayor es el valor de log SkGeoM mayor es el valor de log SupraMB.

El coeficiente de determinación entre estas dos variables para Total (Tabla 1) es muy alto (0,83), el tercero más elevado de los obtenidos para cualquiera de las variables con SkGeoM (sólo superado por el la longitud total del cráneo y la anchura biporiónica), lo que refleja que se trata de una variable que está intensamente relacionada con el tamaño total del cráneo. AMH presenta un valor moderado para el coeficiente de determinación con ($R^2 = 0,5$; Tabla 2) mientras que en Pánidos (Tabla 3) se eleva hasta 0,87.

Sólo la pendiente obtenida a partir de la muestra Pánidos es significativamente diferente de la isometría (Tabla 8; $p < 0,05$) mostrando una alometría positiva ($b = 1,08$; Tabla 3). Para el resto de pendientes no existen argumentos para rechazar que sean distintas de la isometría (Tablas 6, 7, 9 y 10; $p < 0,05$). Entre sí, ninguna pendiente difiere significativamente de cualquier otra (Tablas 11-16)

La proyección en el espacio bivalente (Fig. 14) produce una distribución que, como ya comentamos con anterioridad, parece estar relacionada con el tamaño. Las rectas de regresión divergen de forma suave, aunque al principio de las mismas convergen, y los intervalos de confianza de AMH y Pánidos se solapan durante buena parte de sus trayectorias.

Dentro del grupo Pánidos podría destacarse que no existe relación entre la anchura supramastoidea y el tamaño global del cráneo. Esto sucede con los *G. gorilla gorilla* machos cuya pendiente no es significativamente diferente de cero ($n = 14$; $b = 0,086$; $p = 0,919$).

Los Homínidos fósiles caen todos dentro del intervalo de confianza de AMH, salvo Sts 5 que no alcanza el límite inferior, y Sangiran 17, Petralona y D 2282 que exceden el límite superior de dicho intervalo de confianza (Fig. 14). En el caso del individuo asiático, la anchura supramastoidea relativa es muy alta, lo cual le lleva a superar el intervalo de confianza de Pánidos.

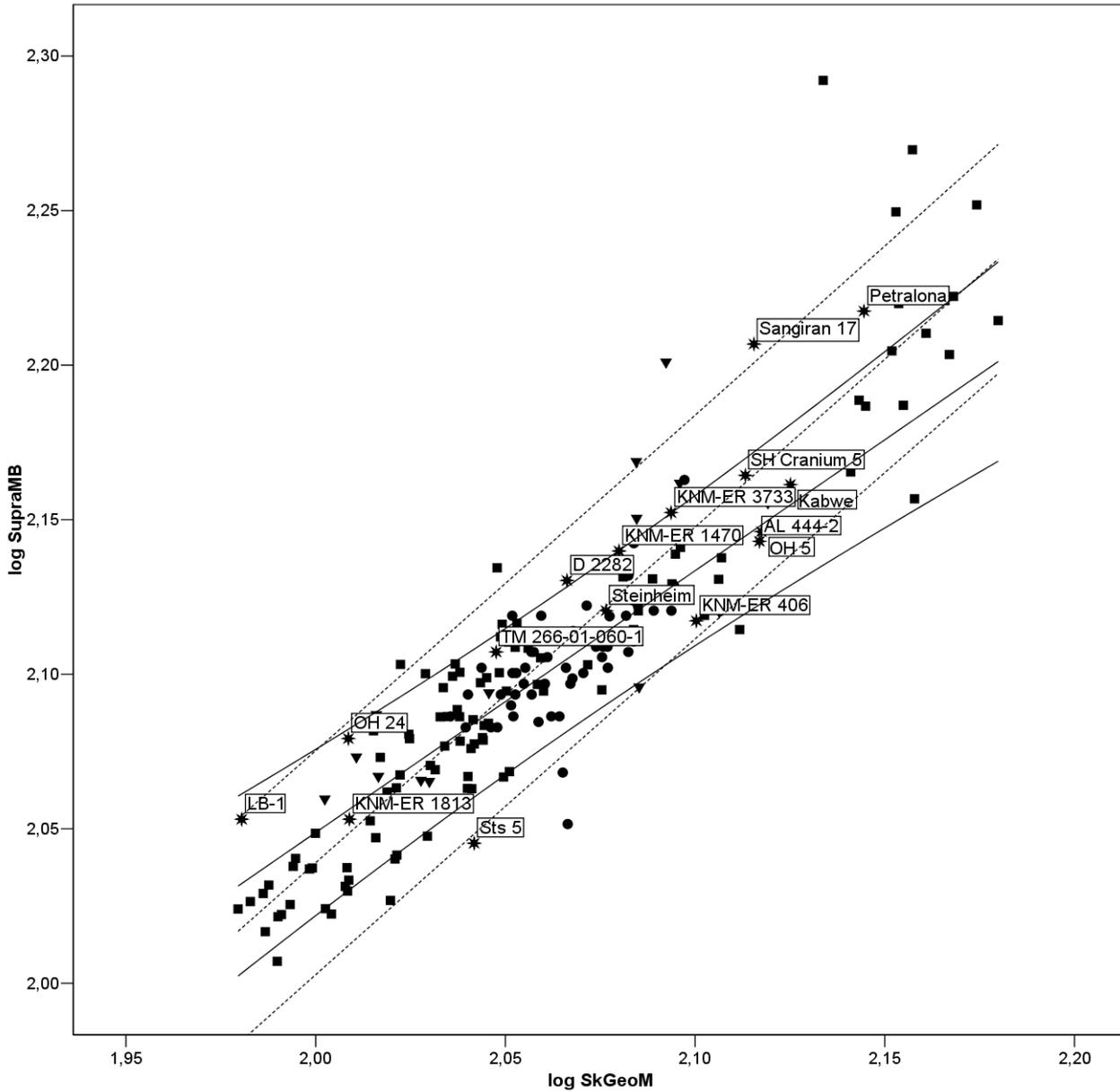


Fig. 14.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SupraMB. Leyenda, ver Fig.2

Los grupos Homínidos (Tabla 4) y Homo (Tabla 5) presentan coeficientes de determinación altos. Concretamente, el primero de los grupos alcanza 0,79 y el segundo se eleva hasta 0,92, el valor más alto de todos los grupos analizados.

La proyección de estos dos grupos, sus respectivas líneas de ajustes e intervalos de confianza (Fig. 15) permiten visualizar que el único individuo que no entra en el intervalo de confianza de Homínidos es Sts 5, el cual presenta, nuevamente, un valor muy bajo de la anchura supramastoidea tanto en términos absolutos como relativos a las dimensiones globales de su cráneo. Destaca también que TM-266-01-060-1 se proyecte sobre la pendiente de Homo y que ninguno de los individuos incluidos en este grupo excede los límites del

intervalo de confianza. Entre los individuos incluidos en Homo el que mayor anchura supramastoidea presenta en relación al tamaño global del cráneo es Sangiran 17, seguido muy de cerca por Petralona.

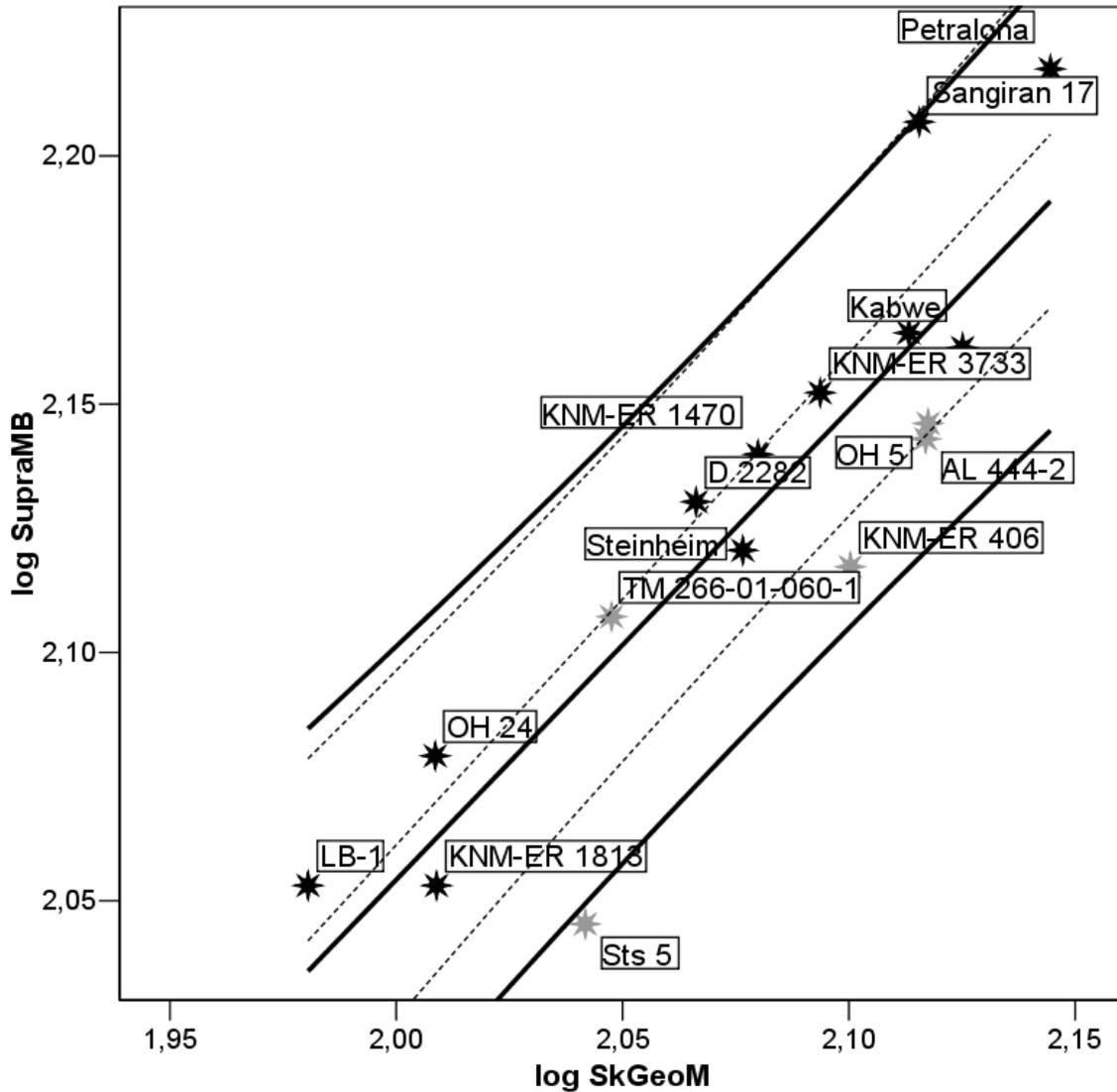


Fig. 15.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SupraMB. Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log glbr

Los resultados de la regresión usando como variable dependiente la distancia lineal entre la glabella y bregma permiten afirmar que las pendientes de Total, AMH y Pánidos son ($p < 0,001$) significativamente diferentes de cero (Tablas 1-3). Quizás una de las cuestiones que más llame la atención sea la heterogeneidad que presentan los Homínidos fósiles.

Se vuelve al modelo en el que se forman dos grandes grupos (Fig. 16), AMH y Pánidos, con representantes del grupo Homínidos que caen dentro de los intervalos de confianza de aquellos dos grupos y otros que se proyectan entre el límite inferior del intervalo de confianza de AMH y el límite superior del intervalo de confianza de Pánidos.

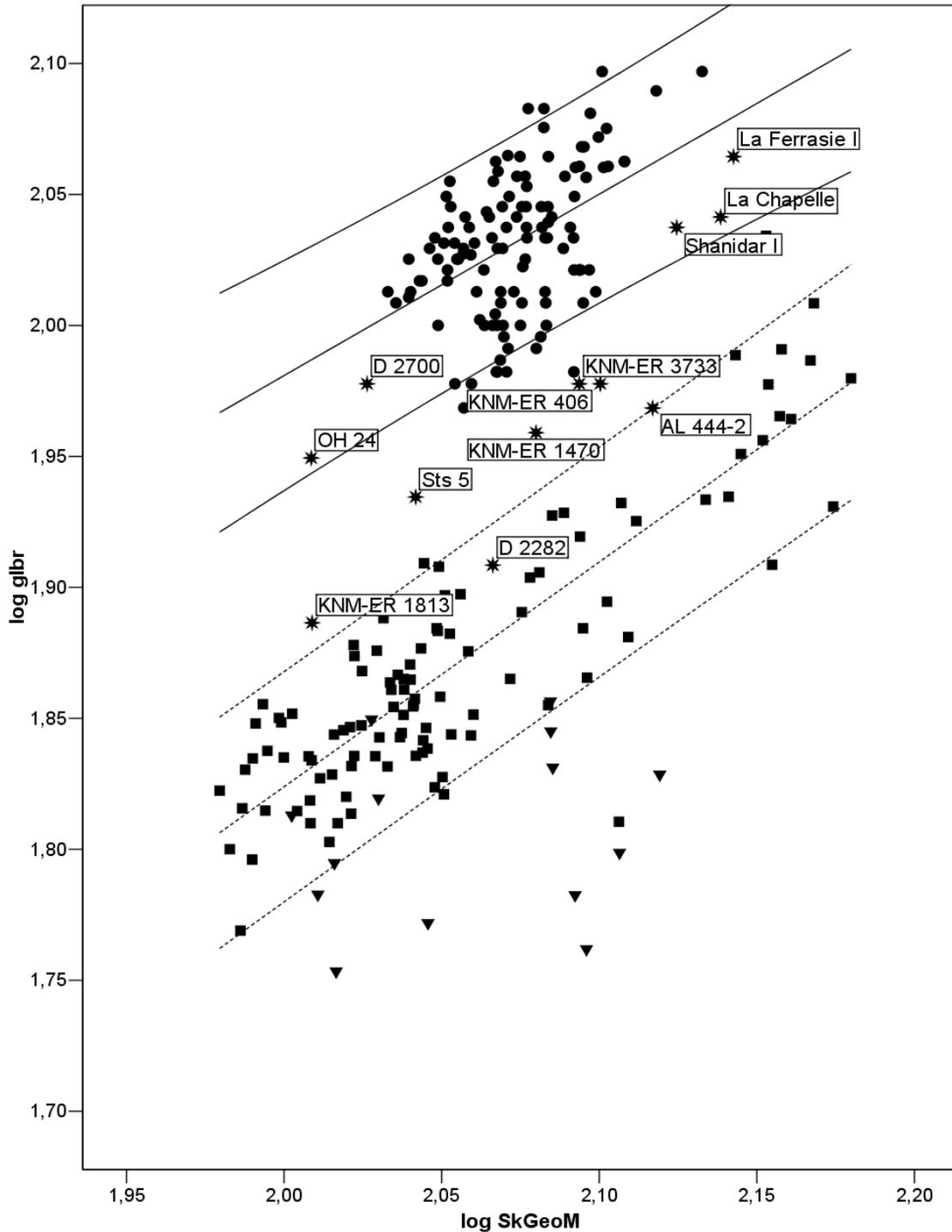


Fig. 16.- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{glbr}$. Leyenda, ver Fig. 2

Las pendientes significativamente diferentes de la isometría son las correspondientes a AMH (Tabla 7; $p < 0,02$) y Pánidos (Tabla 8; $p < 0,01$) y dado que ambas pendientes son menores que uno ($b = 0,69$; Tabla 2; $b = 0,86$; Tabla 3), se trata de relaciones alométricamente negativas. El resto de pendientes (Tablas 6, 9 y 10) no son significativamente diferentes de uno, y por tanto no se puede descartar la isométricas. En cuanto a las diferencias entre las pendientes, ninguna de ellas alcanza el nivel $p < 0,05$, y por ende no existen diferencias estadísticamente significativas entre ellas.

La proyección de los valores de las variables que nos ocupan indica, como ya se ha comentado anteriormente, la separación de los grupos AMH y Pánidos (Fig. 16). La muestra de *P. pygmaeus* tiende a situarse por debajo del límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos, y el único representante de Homínidos que cae dentro del mismo es D 2282, el cual presenta valores tanto absoluto –sólo por encima de KNM-ER 1813- como relativo muy bajos.

Los individuos que ocupan el espacio delimitado por los dos intervalos de confianza son AL 444-2 que se proyecta sobre el límite superior del intervalo de confianza de Pánidos, Sts 5, dos de los representantes de *Homo* más tempranos, KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813 – éste con el valor absoluto de la cuerda entre glabella y bregma más bajo de toda la muestra-, y KNM-ER 3733 y KNM-ER 406.

Los Homínidos fósiles que se proyectan dentro del intervalo de confianza de AMH son cinco, dos de ellos entre los representantes más tempranos, OH 24 y D 2700, y los tres neandertales, La Ferrasie I, La Chapelle-aux-Saints y Shanidar I. Algo que llama la atención es la diferencia entre cráneos que pertenecen a la misma especie: OH 24/KNM-ER 1813 y D 2700/D 2282; así como la enorme variabilidad que presentan los más tempranos representantes del género *Homo*.

Considerando a los grupos Homínidos y *Homo* obtenemos que ambas pendientes (Homínidos: Tabla 4; $p < 0,002$; *Homo*: Tabla 5; $p < 0,01$) son significativamente diferentes de cero. Los coeficientes de determinación son moderados alcanzando el correspondiente a Homínidos (Tabla 4) un valor de 0,63 y el perteneciente a la muestra *Homo* (Tabla 5) la cifra de 0,68. Ninguna de las pendientes (Tablas 9 y 10) es significativamente diferentes de uno, y por tanto no se puede descartar la isometría.

La proyección de los valores y la delimitación de los respectivos intervalos de confianza (Fig. 17) permiten visualizar la gran amplitud que éstos presentan, lo cual limita las inferencias que se puedan establecer. D 2700 es el individuo que presenta un mayor valor de la cuerda entre glabella y bregma en relación a las dimensiones globales de su cráneo, y D 2282 el que presenta un menor valor para la relación entre dichas variables. En relación a estas dos tendencias, también se observan una notable diferencia entre los dos *H. habilis* (s.s.) presentes en este trabajo.

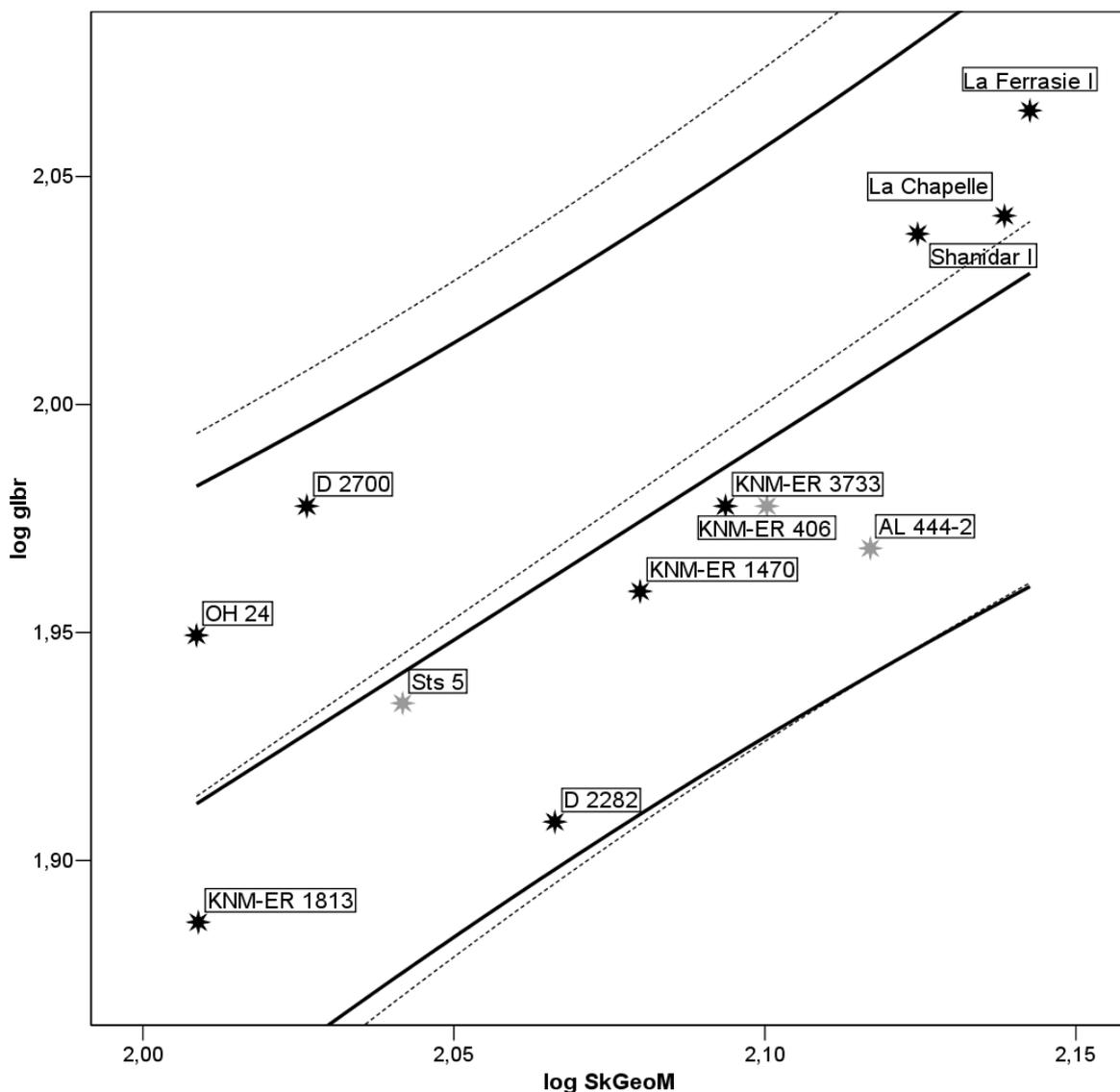


Fig. 17.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log glbr (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log brl

Los resultados de la regresión entre el tamaño global del cráneo y la cuerda parieto-sagital (br-l) son los que a continuación se detallan. Las pendientes obtenidas a partir de las muestras Total (Tabla 1) y AMH (Tabla 2) son significativamente diferentes de cero, aunque no la correspondiente a Pánidos (Tabla 3) ($p > 0,05$) por lo cual, y al menos para la muestra que se ha manejado, no existe relación, para este grupo, entre dichas variables. Los coeficientes de determinación de Total (Tabla 1) y AMH (Tabla 2) no son especialmente altos: 0,52 y 0,36 respectivamente, lo que da cuenta de la moderada intensidad que existe entre estas dos variables.

Para Pánidos la pendiente no es significativamente distinta de cero (Tabla 3). De cualquier modo se puede vislumbrar la misma posición relativa en el espacio bivariante de Pánidos y AMH observada para otras variables. Es decir, una clara diferenciación entre AMH y Pánidos con un espacio intermedio ocupado, en este caso, por toda la muestra de Homínidos fósiles (Fig. 18).

Entre las pendientes³, sólo es significativamente diferente de uno la correspondiente a Total (Tabla 6) la cual presenta un valor fuertemente positivo ($b = 2,8$; $p < 0,001$). Los resultados de las pruebas t para evaluar si las pendientes son significativamente diferentes entre sí concluyen que ninguna difiere estadísticamente de cualquier otra ($p < 0,05$; Tablas 12, 13 y 16).

La representación en el espacio bivariante (Fig. 18) presenta, como ya se ha comentado previamente, dos grupos bien delimitados: uno estadísticamente significativo, AMH, y otro cuya distribución puede deberse al azar, Pánidos. Entre ellos se despliegan todos los Homínidos fósiles, los cuales nunca alcanzan el límite inferior del intervalo de confianza de AMH. Dentro de este grupo (AMH) cabría destacar que sólo dos cráneos pertenecientes a la muestra de Tohoku se proyectan por debajo del límite inferior del intervalo de confianza. Los que exceden el límite superior son seis, tres correspondientes a la muestra de La Torrecilla, uno a Tohoku, y dos a individuos del Paleolítico Superior europeo (Barma Grande 2 y Obercassel 2).

Sts 5 ocupa una posición muy cercana a las proyecciones de los chimpancés, y en términos absolutos su valor de la cuerda parieto-sagital es sólo ligeramente inferior a OH 24. KNM-ER 1813 resulta, entre los representantes de Homínidos, el que menor valor presenta en la cuerda parieto-sagital y se proyecta entre los representantes del género *Pan*. Si lo comparamos con OH 24, el otro cráneo de *H. habilis* (s.s.) el valor relativo de KNM-ER 1813 resulta pequeño respecto al tamaño global del cráneo. También es pequeño, tanto en términos absolutos como en términos relativos, el valor de la cuerda parieto-sagital de KNM-ER 3733, lo cual lo sitúa en una posición intermedia entre KNM-ER 406 y OH 5, y por debajo de KNM-ER 1470, D 2282 y, sobre todo, de D 2700. Este último cae muy cerca del límite inferior del intervalo de confianza de AMH. D 2700 se sitúa a considerable distancia del otro cráneo correspondiente al yacimiento de Dmanisi incluido en este trabajo (D 2282) el cual se proyecta cerca de KNM-ER 1470. Los individuos del Pleistoceno Medio y Superior se separan bien de los cráneos anteriores al presentar valores relativos de la cuerda parieto-sagital más elevados (aunque sin alcanzar el rango de AMH). Efectuando una regresión sólo con estos cráneos (D 2700, Sangiran 17, SH Cranium 5, Steinheim, La Ferrasie I y La Chapelle-aux-Saints) los resultados son los que se detallan ($n = 6$; $p = 3,35E-05$; $R^2 = 0,991$; $F = 419,9$; $b = 0,795$), es

³ No se ha incluido ninguna prueba del grupo Pánidos porque su pendiente no es significativamente distinta de cero.

decir, además de ser la pendiente significativamente diferente de cero ($p < 0,001$), existe una correlación casi perfecta entre el tamaño global del cráneo y la cuerda parieto-sagital. Asimismo la pendiente difiere significativamente de uno ($p = 6,16E-03$) y, como la pendiente es menor de uno, el patrón alométrico es negativo. Si comparamos a los neandertales con BOU-VP-16/1 se vislumbra que, para un mismo tamaño global del cráneo éste presenta un valor de la cuerda parieto-sagital mucho más elevado.

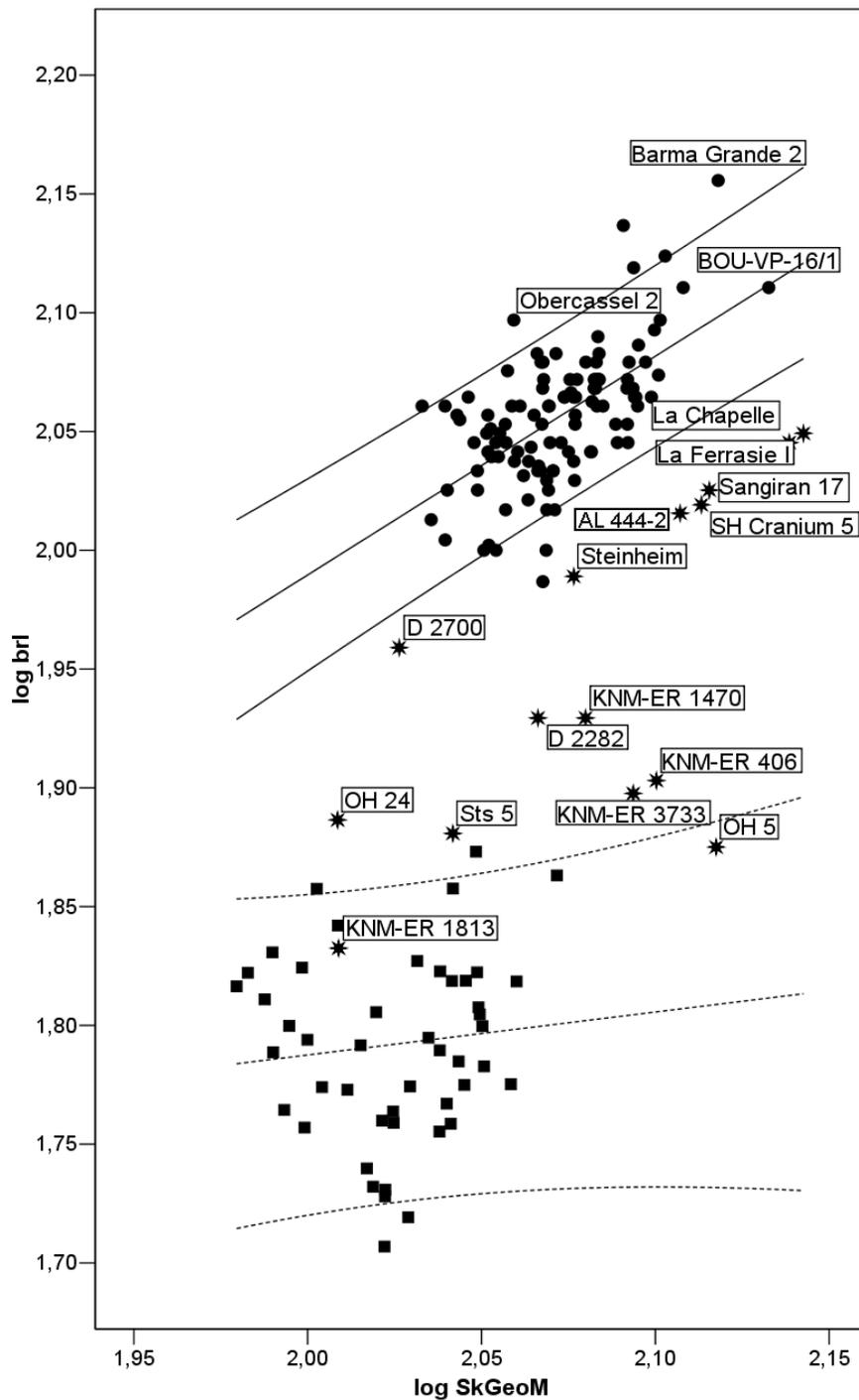


Fig. 18.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log brl. Leyenda, ver Fig. 2

Las pendientes de los grupos Homínidos (Tabla 4; $p < 0,005$) y Homo (Tabla 5; $p < 0,002$) son significativamente diferentes de cero y los coeficientes de determinación alcanzan 0,45 y 0,7 respectivamente. Por el contrario, ninguna de las dos pendientes son significativamente distintas de uno (Tablas 9 y 10; $p < 0,05$).

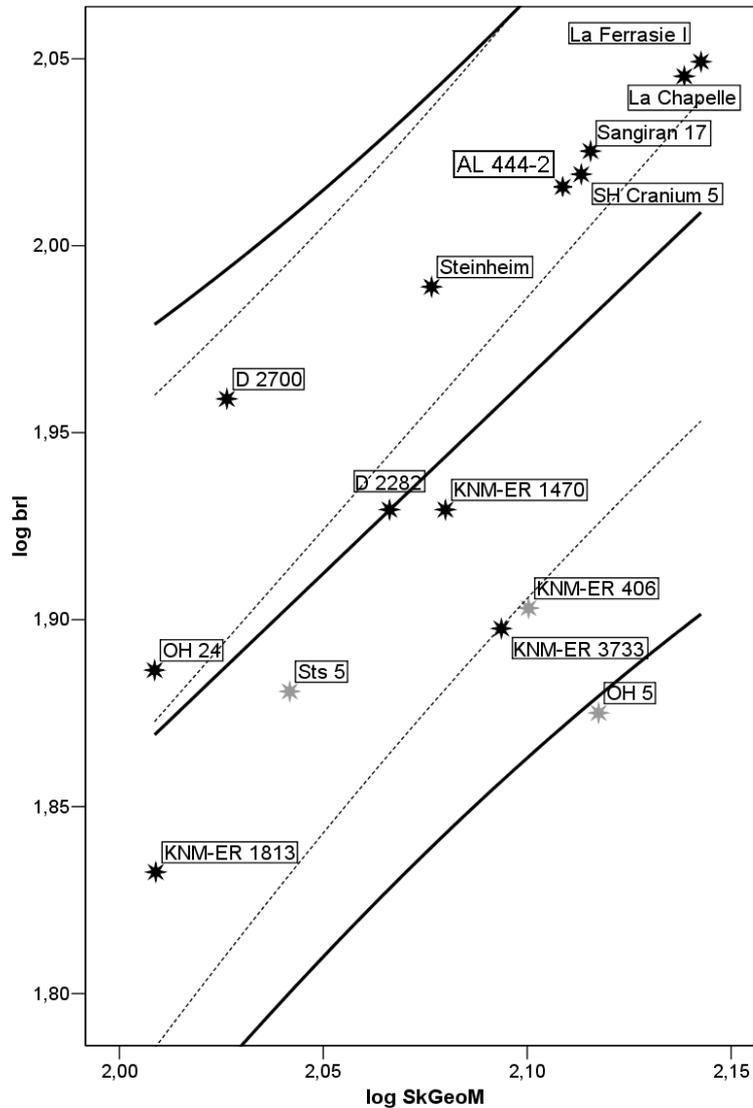


Fig. 19.- Diagrama de dispersión $\log SkGeoM$ - $\log brl$ (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

En la representación en el espacio bivalente (Fig. 19) se observa como el único representante del grupo Homínidos que no alcanza el intervalo de confianza de su grupo es OH 5, mientras que si utilizamos como límite el intervalo de confianza de Homo, al anterior se une el otro representante de *A. boisei*, KNM-ER 406. Por su parte, KNM-ER 3733 se proyecta sobre el límite inferior del intervalo de confianza de Homo.

Log SkGeoM-Log BiPo

La regresión entre la dimensión global del cráneo y la anchura biporiónica arroja los siguientes resultados. Las pendientes de Total (Tabla 1), de AMH (Tabla 2) y de Pánidos (Tabla 3) son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$). Los coeficientes de determinación son altos, y el de Total alcanza el segundo mayor valor ($R^2 = 0,84$; Tabla 2) sólo por detrás de la longitud total del cráneo. Por su parte el coeficiente de determinación de AMH toma un valor moderado ($R^2 = 0,55$; Tabla 2), y el correspondiente a Pánidos (Tabla 3) se eleva hasta 0,91.

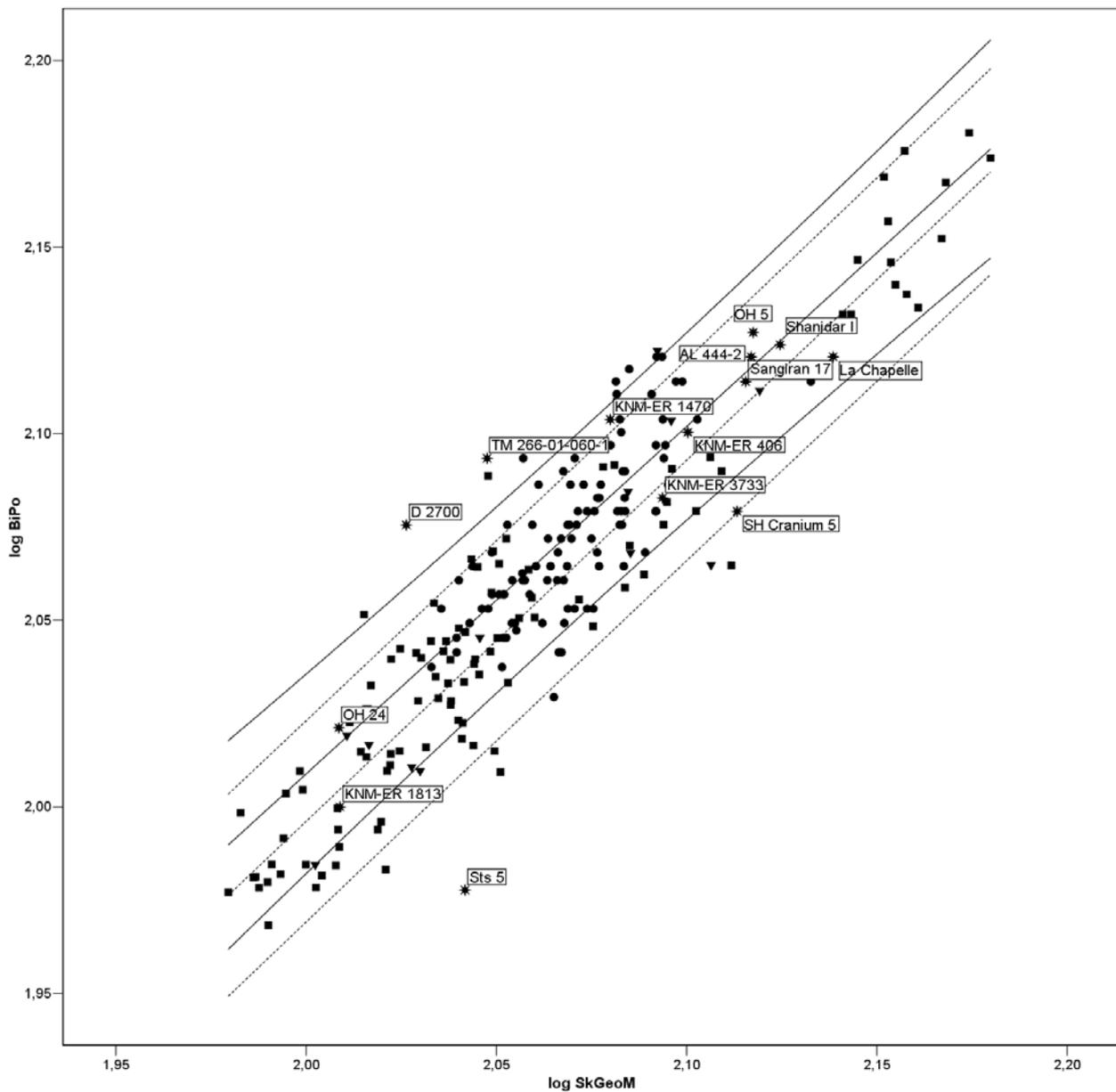


Fig. 20.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiPo. Leyenda, ver Fig. 2

Relativo a si las pendientes son significativamente diferentes de la isometría (Tablas 6-10), ninguna obtiene un nivel de significación $p < 0,05$, y por tanto no se puede descartar la isometría para ninguna de ellas. Tampoco existen diferencias significativas entre los diferentes pares de pendientes (Tablas 11-16; $p < 0,05$).

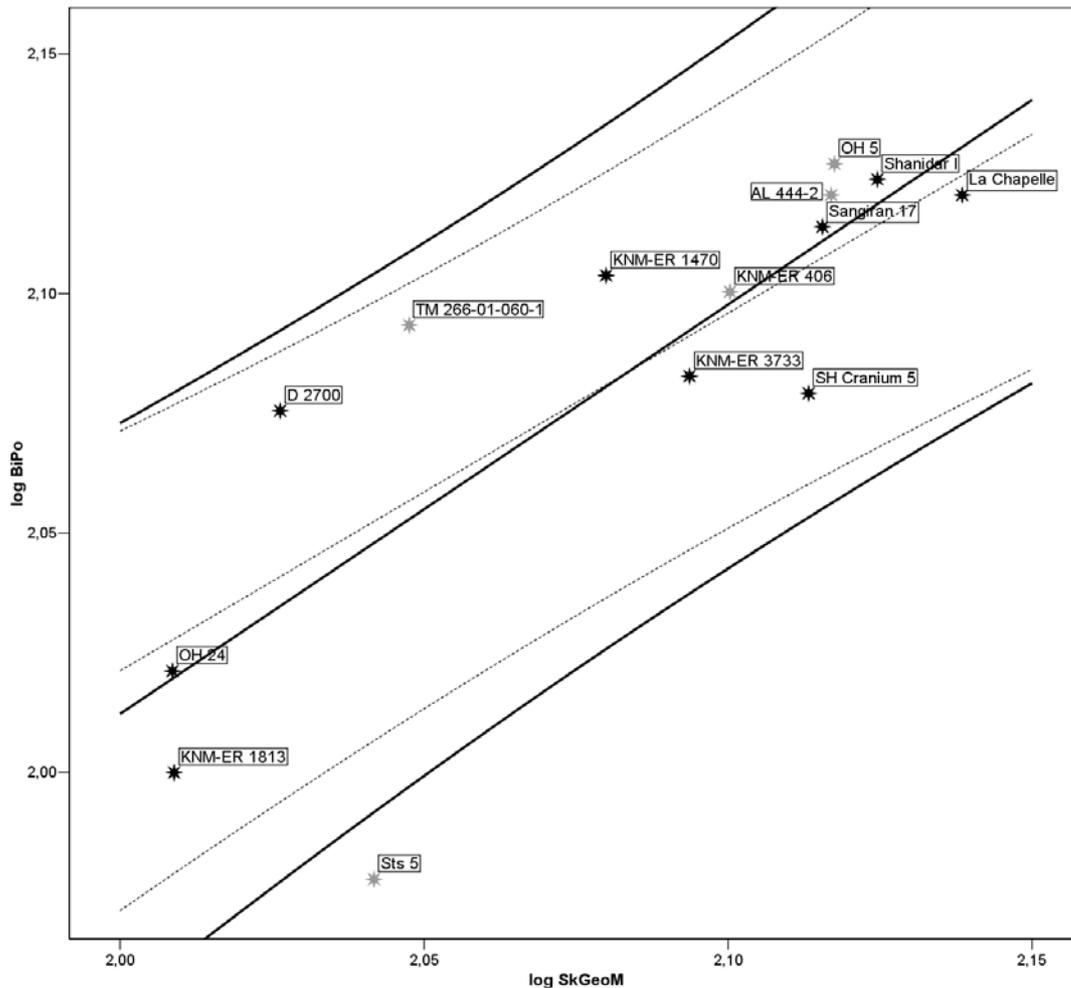


Fig. 21- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiPo (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Observando la proyección de las variables en el diagrama de dispersión (Fig. 20), se comprueba como, en líneas generales, la anchura biporiónica aumenta a medida que lo hace la dimensión total del cráneo, aunque existen algunas excepciones: TM-266-01-060-1 y D 2700 presentan anchuras biporiónicas grandes para su tamaño global del cráneo, y se sitúan por encima del intervalo de confianza del 95% de AMH y Pánidos, y Sts 5 que posee una anchura biporiónica muy pequeña para su dimensión global craneal, por ello en la representación en el espacio bivalente no alcanza, por mucho, el límite inferior del intervalo de confianza de AMH. SH Cranium 5 también presenta una anchura biporiónica relativamente pequeña y posicionándose sobre el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos. Por su parte,

KNM-ER 1470 se cae entre los límites superiores de los intervalos de confianza de AMH y Pánidos.

Homínidos y Homo presentan pendientes significativamente diferentes de cero (Homínidos, Tabla 4; $p < 0,002$. Homo, Tabla 5; $p < 0,005$) y sus coeficientes de determinación son moderados proporcionando valores para Homínidos (Tabla 4) de 0,65 y para Homo (Tabla 5) de 0,77. Como ya se ha comentado anteriormente, ninguna de las pendientes es significativamente diferente de uno (Tablas 9 y 10).

En cuanto a la proyección en el espacio bivariante (Fig. 21) sólo cabe reseñar que todos los Homínidos fósiles analizados caen dentro del intervalo de confianza de Homo salvo Sts 5, que nuevamente denota una anchura biporiónica pequeña para el tamaño de su cráneo, y no alcanza el límite inferior del intervalo de confianza para Homínidos.

Log SkGeoM-Log SupFH

Las regresiones usando como variable independiente la dimensión global del cráneo y como variable dependiente la altura superior de la cara han proporcionado los resultados que a continuación se detallan. Todas las pendientes (Tablas 1-5) son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$). Los coeficientes de determinación presentan un amplio rango que va desde el modesto 0,21 para Total (Tabla 1) hasta 0,91 para Pánidos (Tabla 3) pasando por el moderado de valor 0,42 proporcionado por AMH (Tabla 2).

La única pendiente significativamente diferente de la isometría es la correspondiente a Pánidos (Tabla 8; $p < 0,001$) cuya tendencia alométrica es positiva ($b = 1,39$; Tabla 3). No obstante, la pendiente de AMH (Tabla 7) se acerca mucho al nivel de significación $p < 0,05$ porque el valor $p = 0,055$. No puede rechazarse la hipótesis nula de que las demás pendientes, incluyendo la de AMH, (Tablas 6, 8, 9 y 10) sean diferentes a la isometría. Tampoco ninguna de las pendientes es significativamente diferente de cualquier otra (Tablas 11-16).

Como va siendo la norma, el diagrama de dispersión revela un escenario en el que conforma dos grupos claramente delimitados, cuyas pendientes e intervalos de confianza discurren casi paralelos y sin solapamiento, con la proyección de algunos de representantes del grupo Homínidos entre dichos intervalos de confianza (Fig. 22). La diferencia entre ambos grupos estriba en que Pánidos presenta valores más altos en la altura superior de la cara que los representantes de AMH para un mismo tamaño global del cráneo. Dentro del grupo AMH hay seis cráneos que sobrepasan el límite superior de su intervalo de confianza del 95% y todos pertenecen a la muestra de Tohoku. Uno de ellos, THK 702, casi alcanza el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos, mientras que dos miembros del grupo AMH no alcanzan el límite inferior de su intervalo de confianza: uno perteneciente a la misma muestra (Tohoku), y

el otro, Grimaldi II, correspondiente a los AMH del Paleolítico Superior Europeo. Entre los Pánidos sólo uno supera su límite superior del intervalo de confianza mientras que tres no alcanzan el límite inferior.

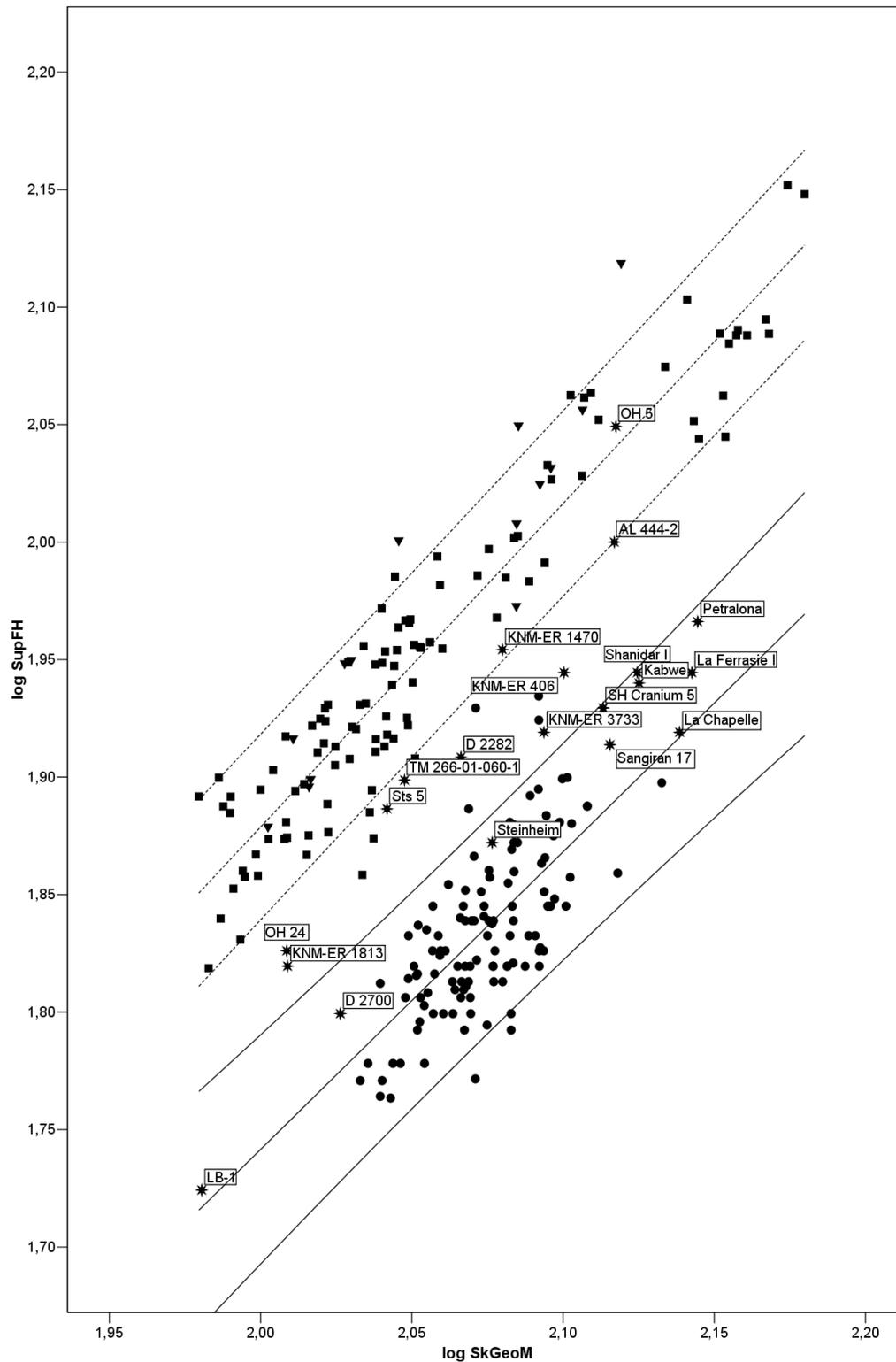


Fig. 22- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{SupFH}$. Leyenda, ver Fig. 2

Entre los representantes del grupo Homínidos únicamente dos entran dentro del intervalo de confianza de Pánidos, OH 5 –que supera incluso la recta de regresión, y KNM-ER 1470, quien supera por poco el límite inferior del mismo intervalo de confianza, es decir, disponen de caras muy altas para las dimensiones globales de sus cráneos. AL 444-2 se sitúa casi sobre el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos. Con alturas relativas de la cara también elevadas les siguen dos representantes de Hominidae no *Homo*: TM-266-01-060-1 y Sts 5. Dentro de Homínidos, los que se proyectan en el intervalo de confianza de AMH son todos los individuos del Pleistoceno Medio y del Pleistoceno Superior, al que hay que sumar, de nuevo D 2700, una de las más antiguas evidencias de la dispersión de los homínidos hacia Eurasia. En el hiato entre los intervalos de confianza de AMH y Pánidos se sitúan el resto de Homínidos, destacando la gran distancia que se observa entre OH 5 y KNM-ER 406, y entre D 2700 y D 2282. A pesar de los enormes intervalos que se producen entre estas dos parejas, no superan la producida entre los individuos más extremos de la muestra de Tohoku. Sin embargo, entre OH 24 y KNM-ER 1813 descuella la proximidad en valores absolutos y relativos.

Tanto Homínidos como *Homo* presentan pendientes que son significativamente diferentes de cero (Tablas 4 y 5; $p < 0,001$) y coeficientes de determinación que van desde 0,7 para Homínidos (Tabla 4) hasta 0,83 para *Homo* (Tabla 5). Las pendientes, como ya se ha comentado anteriormente no son significativamente diferentes.

En relación a la proyección en el diagrama de dispersión (Fig. 23) destaca la posición de OH 5, por encima del límite superior del intervalo de confianza de Homínidos y la de KNM-ER 1470, igualmente por encima del intervalo de confianza de *Homo*. Es decir, estos dos individuos presentan caras altas independientemente de los grupos analizados. AL 444-2 también presenta una cara relativamente alta para las dimensiones de su cráneo. Mientras, los individuos georgianos se proyectan en diferentes regiones del intervalo de confianza de *Homo*, D 2700 claramente por debajo de la recta de regresión, y D 2282 nítidamente por encima de la misma. El resto de Homínidos fósiles entran dentro de sus respectivos intervalos de confianza.

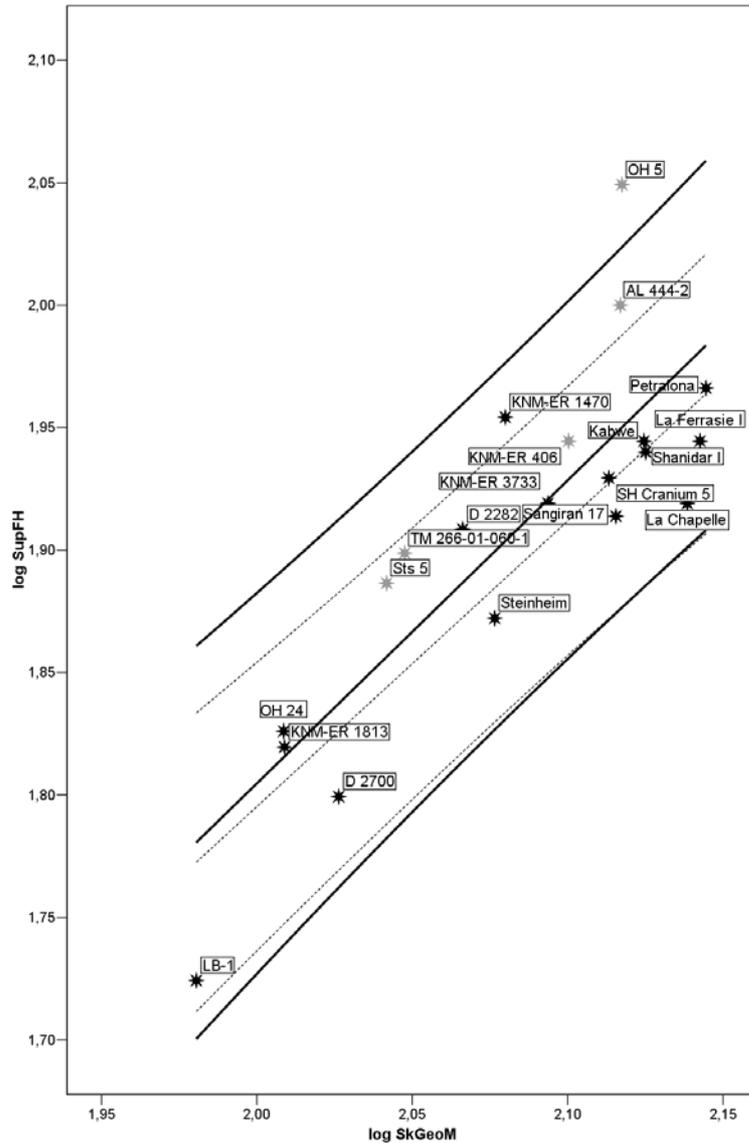


Fig. 23- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SupFH (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log SupFL

Las pendientes de Total (Tabla 1), AMH (Tabla 2) y Pánidos (Tabla 3) son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$). Las dispersiones de los valores para los distintos grupos provocan que el coeficiente de determinación de Total sea bajo ($R^2 = 0,11$; Tabla 1), moderado para AMH ($R^2 = 0,55$; Tabla 2) y alto para Pánidos ($R^2 = 0,93$; Tabla 3). Sólo la pendiente de Pánidos es significativamente diferente de la isometría (Tabla 8; $b = 1,45$; $p < 0,001$) pudiéndose afirmar que se trata de un patrón alométrico positivo. Tanto AMH (Tabla 7) como Total (Tabla 6) presentan un valor de $p > 0,05$ por lo que no se puede descartar la isometría.

En cuanto a las diferencias entre pendientes son significativamente distintas ($p < 0,001$) todas aquellas en las que participa el grupo Pánidos (Tablas 11, 14 y 15) y también la pareja AMH/Homo (Tabla 13; $p < 0,05$).

En el diagrama de dispersión (Fig. 24) se puede comprobar lo antedicho. Los grupos se delimitan de manera diáfana, y como ocurría para la regresión entre la dimensión global del cráneo y la altura superior de la cara, Pánidos presentan respecto a AMH una mayor longitud de la cara para una misma dimensión global del cráneo.

Pánidos forma un grupo muy compacto y coherente como se deduce de su coeficiente de determinación, y los representantes de *P. pygmaeus* parecen tener cierta tendencia a presentar longitudes de la cara mayores respecto a sus dimensiones globales del cráneo. Los únicos miembros del grupo Pánidos que no alcanzan el límite inferior de su intervalo de confianza pertenecen a la especie *P. paniscus*. Sólo dos representantes del grupo Homínidos entran dentro del intervalo de confianza de Pánidos, TM-266-01-060-1 y Sts 5.

El grupo AMH presenta una menor intensidad en la correlación pero también se puede considerar un grupo bastante coherente. Los individuos correspondientes a este grupo que superan el límite superior del intervalo de confianza son siete, cuatro provenientes de La Torrecilla, dos pertenecientes Tohoku, y un representante de AMH del Paleolítico Superior europeo, Grimaldi II. Por su parte, los que no alcanzan el límite inferior se reducen a tres, San Teodoro III y Obercassel 2, y otro individuo de La Torrecilla. El único representante del grupo Homínido entra en el intervalo de confianza de AMH es Shanidar I.

El resto de Homínidos no AMH se distribuyen en el intervalo producido por las diferentes tendencias vislumbradas por las proyecciones de AMH y Pánidos. AL 444-2 presenta, en relación a AMH una longitud de la cara muy elevada respecto a su dimensión global del cráneo, lo cual se ilustra si se compara con BOU-VP-16/1, el cual tiene un valor mayor en la dimensión global del cráneo. KNM-ER 406 y OH 5 detentan valores parecidos a los de AL 444-2, aunque OH 5 posee una longitud relativa de la cara algo menor que el otro espécimen de *A. boisei* si se toma como referencia el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos. KNM-ER 1470 se sitúa en una posición intermedia entre D 2282 y KNM-ER 3733, y respecto a aquél, tiene una longitud relativa de la cara algo más pequeña. Los dos representantes de *H. habilis* (s.s.) presentan una gran disimilitud puesto que para un mismo tamaño global del cráneo, KNM-ER 1813 presenta una longitud de la cara muy grande respecto a OH 24, el cual se sitúa cerca del límite superior del intervalo de confianza de AMH. KNM-ER 3733 presenta, como ya se apuntó anteriormente, una disminución de la longitud de la cara

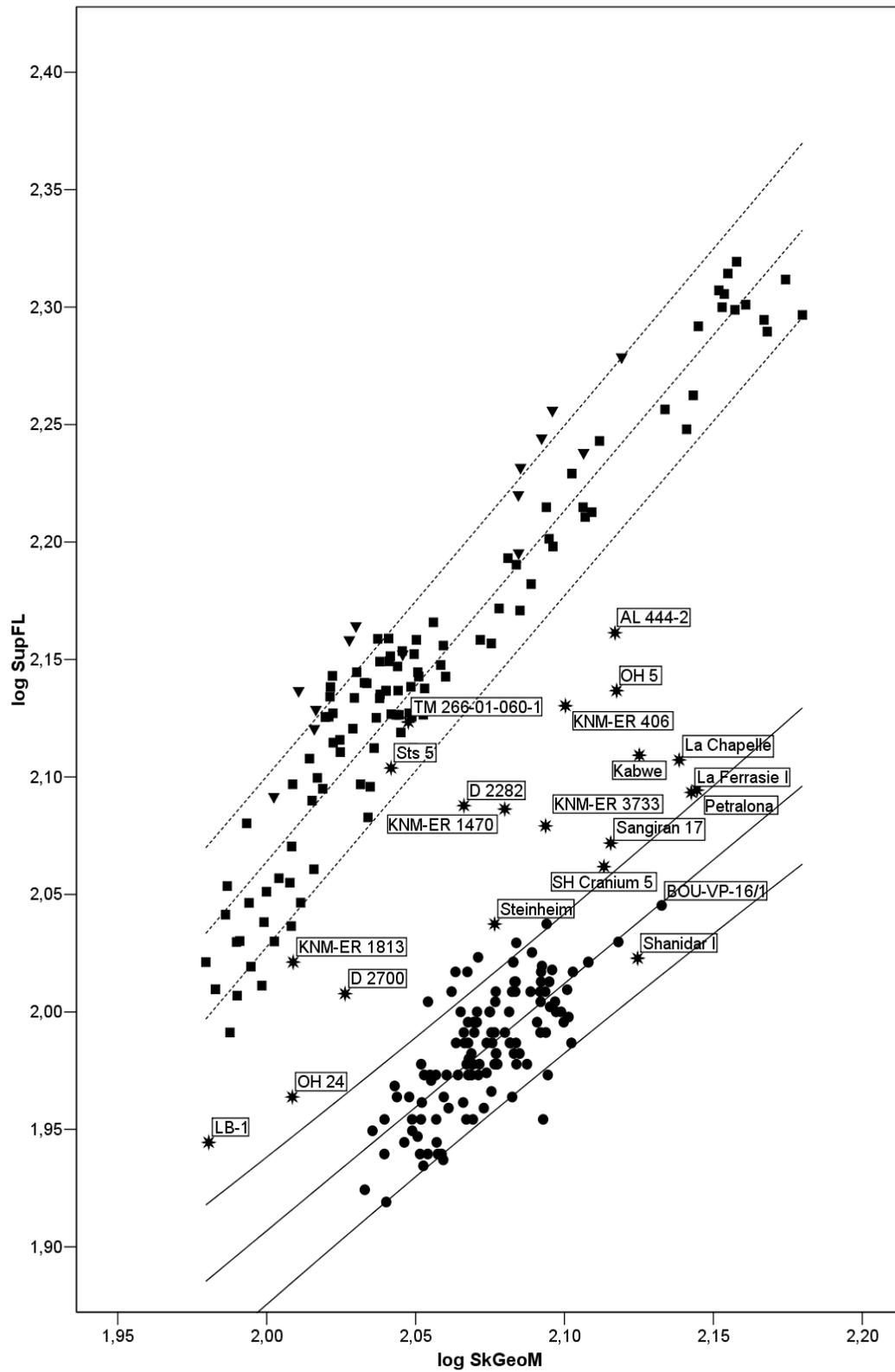


Fig. 24- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeom}$ - $\log \text{SupFL}$. Leyenda, ver Fig. 2

respecto al valor relativo de KNM-ER 1470. Esta tendencia a disminuir la altura facial relativa es más acusada en Sangiran 17. Kabwe aumenta en las dos variables, y es de entre los individuos del Pleistoceno Medio el que presenta un mayor valor relativo de la longitud de la cara. Los representantes de la especie *H. heidelbergensis* se proyectan a lo largo de un amplio intervalo, fruto de las variaciones en los valores absolutos (Steinheim < SH Cranium 5 < Petralona) aunque guardan similares proporciones. Proporción sólo interrumpida porque Steinheim posee una cara algo más larga respecto a la dimensión global de su cráneo que el resto de miembros de su misma especie. Entre los neandertales, La Ferrasie I adopta una proyección semejante a la de Petralona, mientras que La Chapelle-aux-Saints posee una cara más larga respecto a la dimensión global de su neurocráneo que los anteriores. Por su parte, y como ya ha sido comentado, Shanidar I es el único representante de Homínidos que cae dentro del intervalo de confianza de AMH. El único individuo perteneciente a la especie *H. floresiensis*, LB-1, presenta valores en ambas variables que lo proyectan cerca del límite superior del intervalo de confianza de AMH.

En cuanto a los Homínidos fósiles no AMH, decir que las pendientes de los grupos establecidos, Homínidos (Tabla 4) y *Homo* (Tabla 5) son significativamente diferentes de cero ($p < 0,002$ y $p < 0,001$, respectivamente) y los coeficientes de determinación son moderados: 0,44 para Homínidos y 0,69 para *Homo*. Como ya se ha referido anteriormente, existe una diferencia estadísticamente significativa entre las pendientes de AMH y *Homo* ($p < 0,05$; Tabla 13). La proyección en el espacio bivalente (Fig. 25) muestra que los representantes de Homínidos de géneros distintos a *Homo* no entran dentro del intervalo de confianza de *Homo*, aunque OH 5 se sitúa casi sobre el límite superior de dicho rango. Los representantes del grupo *Homo* que presentan los mayores valores en la longitud de la cara respecto al tamaño global del cráneo son D 2282 y KNM-ER 1470 por ese orden, y los que por el contrario presentan menores valores en la medida lineal respecto a la correspondiente a la media es Shanidar I, que se sitúa sobre el límite inferior del intervalo de confianza de Homínidos y de manera menos acusada OH 24 y LB-1.

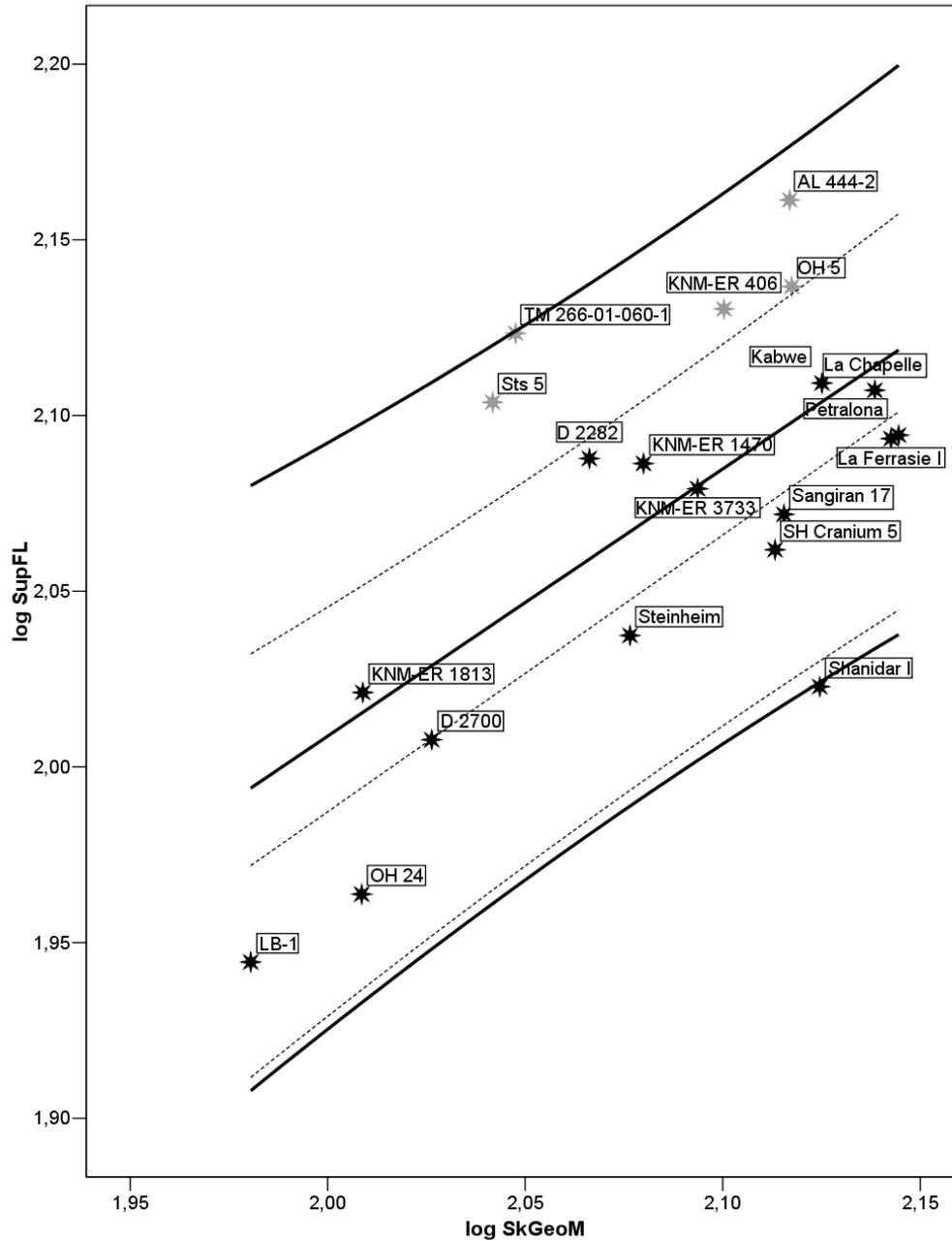


Fig. 25- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SupFL (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log SupFB

La regresión entre la dimensión global del cráneo y la anchura superior de la cara nos vuelve a trasladar a un escenario en el que las diferencias entre las diferentes especies analizadas se diluyen. Las pendientes de Total (Tabla 1), AMH (Tabla 2) y Pánidos (Tabla 3) son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$). Los coeficientes de determinación arrojan valores, para Total 0,7; para AMH 0,66; y para Pánidos 0,89. Ninguna de las pendientes es significativamente diferente de la isometría ($p < 0,05$).

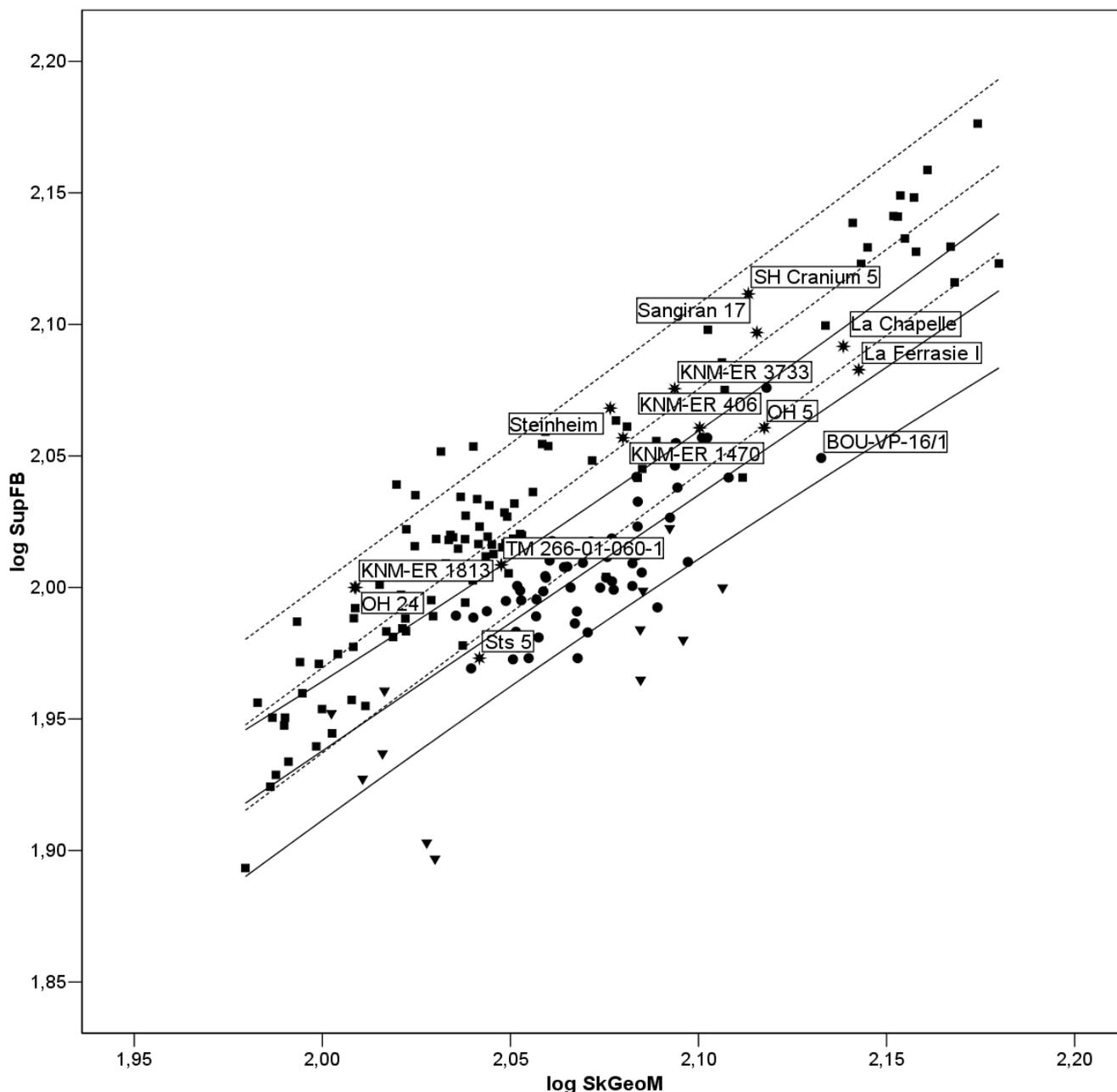


Fig. 26- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SupFB. Leyenda, ver Fig. 2

Únicamente una de las comparaciones entre pendientes produce un resultado que permite rechazar la hipótesis nula: Pánidos/Homo ($p < 0,05$; Tabla 16).

En cuanto a la representación en el diagrama de dispersión (Fig. 26) cabe subrayar una gran homogeneidad sólo interrumpida por la proyección de siete de los *P. pygmaeus* incluidos en este análisis, los cuales, en comparación con Pánidos, presentan valores muy

bajos en la anchura de la cara para sus dimensiones globales del cráneo. Llegando, incluso, a situarse por debajo del límite inferior del intervalo de confianza de AMH. Este grupo, a su vez, propende a proyectarse por debajo de Pánidos, es decir, hay una leve tendencia a que AMH presente una menor anchura superior de la cara que Pánidos en relación al tamaño del cráneo.

Dentro del grupo Homínidos se perciben particularidades interesantes. Todos los individuos pertenecientes al género *Homo* (KNM-ER 1470, OH 24, KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, Sangiran 17, SH Cranium 5 y Steinheim), salvo los correspondientes a *H. neanderthalensis*, se proyectan por encima del límite superior del intervalo de confianza de AMH. Todos los especímenes adscritos a otros géneros dentro de Hominidae (TM-266-01-060-1, Sts 5, KNM-ER 406 y OH 5) más dos neandertales (La Ferrasie I y La Chapelle-aux-Saints) se proyectan en general cerca del límite superior del intervalo de confianza de AMH aunque alguno se escapa de este límite. Aunque el hecho de compartir buena parte del espacio durante las trayectorias de las rectas de regresión de AMH y Pánidos provoca que muchos de los Homínidos antes aludidos coincidan en ambos intervalos de confianza, siendo el caso de TM-266-01-060-1, KNM-ER 406 y La Chapelle-aux-Saints. Quizás por ello, el individuo que más sorprenda sea Sts 5, único incluido en la parte inferior del intervalo de confianza de AMH que no se solapa con el de Pánidos.

Las regresiones para los grupos Homínidos y *Homo* presentan también pendientes estadísticamente diferentes de cero ($p < 0,001$; Tablas 4 y 5) y sus respectivos coeficientes de determinación ascienden a 0,76 y 0,86. Ninguna de las dos pendientes (Tablas 9 y 10) es significativamente diferentes de uno y por tanto no se puede rechazar que el crecimiento de la variables dependiente sea isométrico respecto a la dependiente.

La proyección en el diagrama de dispersión (Fig. 27) confirma, como antes se apuntó, que las especies de Homínidos diferentes de *Homo* (salvo *H. neanderthalensis*) tienen la parte superior de la cara estrecha respecto a la dimensión global del cráneo. De entre todos los representantes del género *Homo* analizados, el que presenta una mayor anchura superior de la cara respecto a la dimensión global de su cráneo es SH Cranium 5, y el que presenta la tendencia opuesta Sts 5, que no alcanza el límite inferior del intervalo de confianza de su grupo.

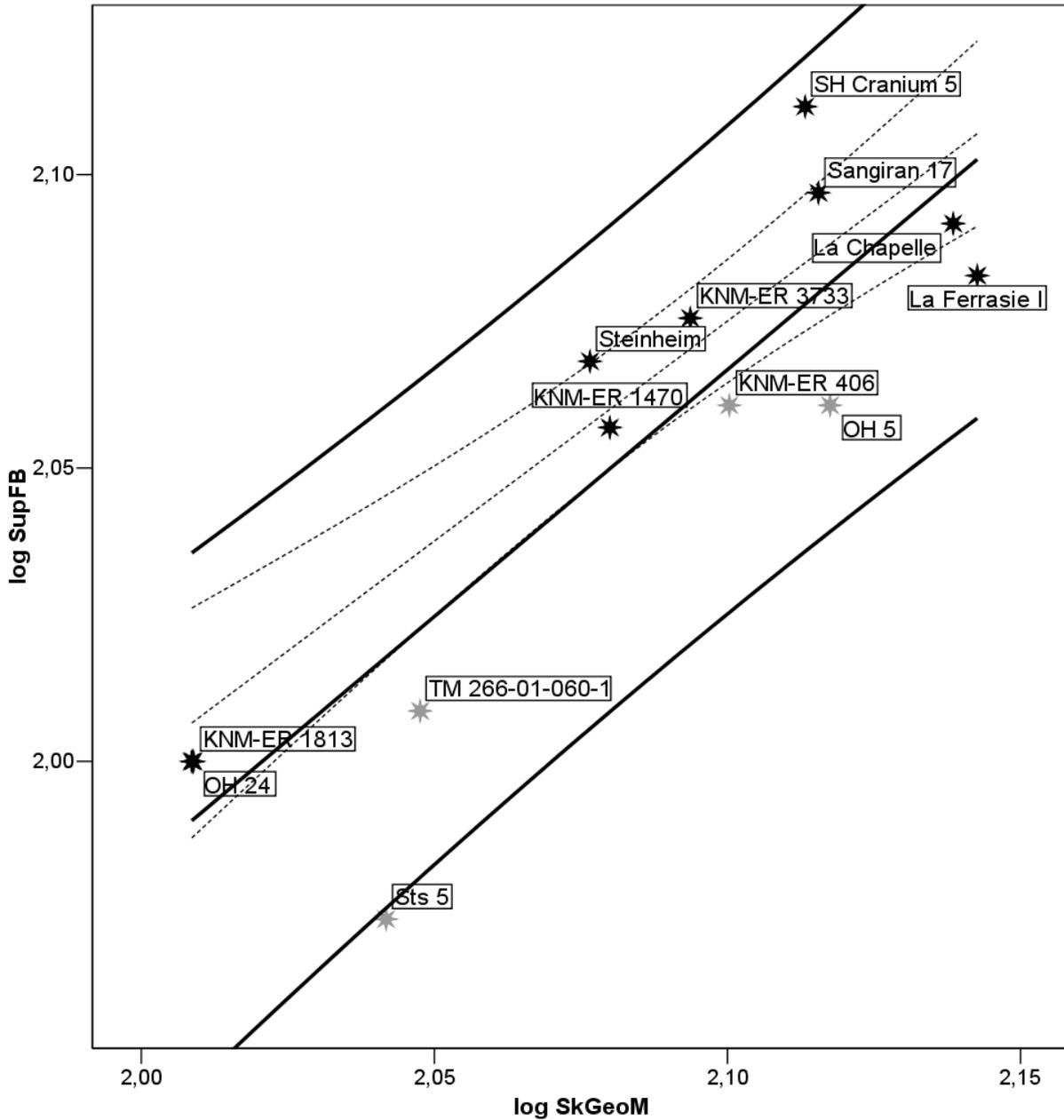


Fig. 27- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SupFB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log BiOrB

La regresión usando como variable independiente el tamaño global del cráneo y como variable dependiente la anchura biorbital ha proporcionado los resultados que a continuación se detallan. Todas las pendientes (Tablas 1-5; $p < 0,05$) son significativamente diferentes de cero. Los coeficientes de determinación que dan cuenta de la intensidad de las relaciones para cada uno de los grupos son: para Total (Tabla 1; 0,72), para AMH (Tabla 2; 0,54) y para Pánidos (Tabla 3; 0,88). Ninguna de las pendientes (Tablas 6-10) es significativamente diferentes de la unidad ($p < 0,05$), y por tanto no puede descartarse que la relación sea

isométrica. Tampoco hay pendientes que sean significativamente diferentes a cualquier otra (Tablas 11-16; $p < 0,05$).

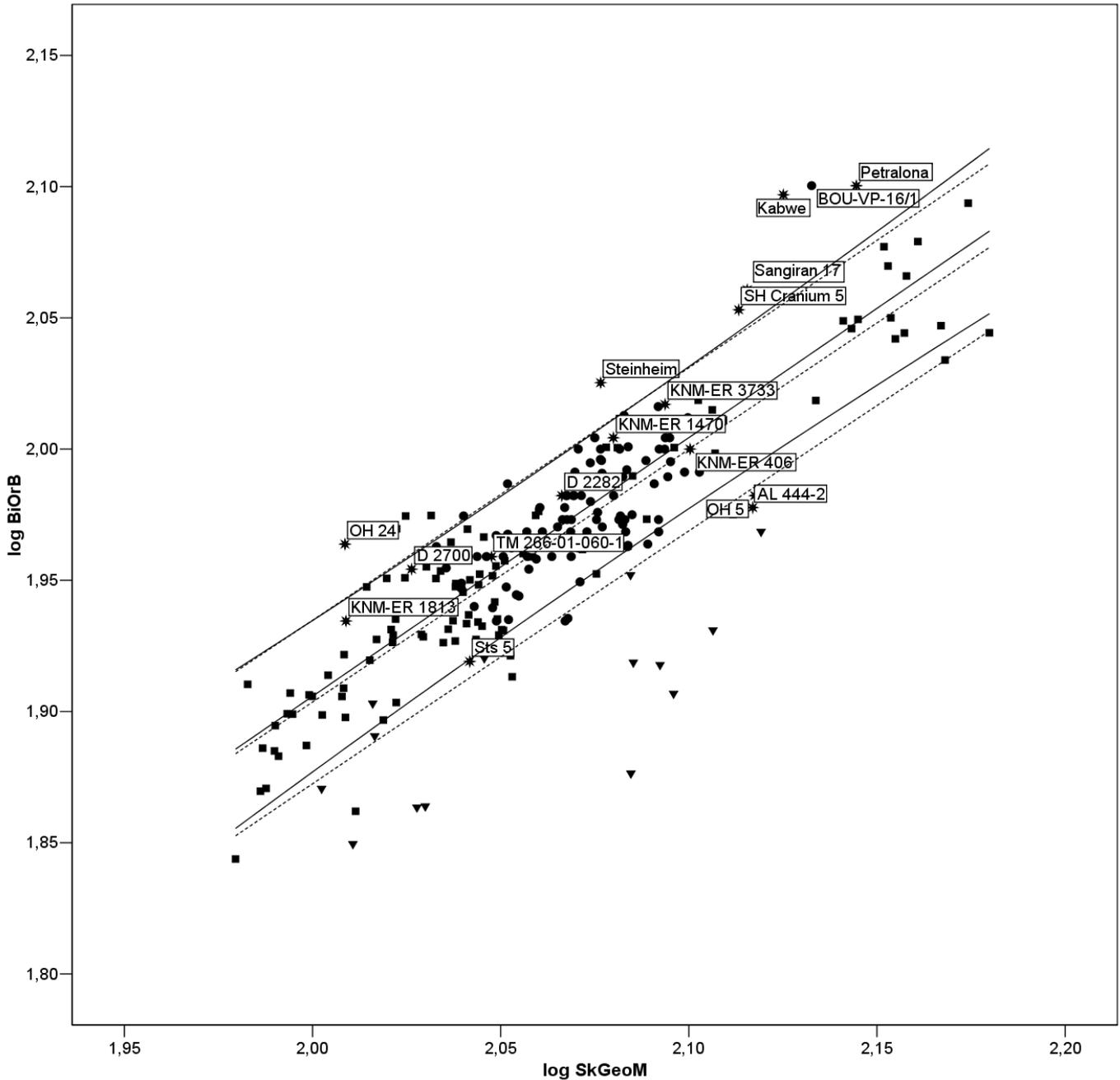


Fig. 28- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiOrB. Leyenda, ver Fig. 2

El diagrama de dispersión (Fig. 28) muestra como, para el conjunto de la muestra, y al igual que ocurrió con el análisis anterior, hay cierta tendencia, independientemente del grupo al que se pertenezca, a que los individuos con mayores dimensiones del cráneo muestren mayores dimensiones en la anchura biorbital. El solapamiento entre los intervalos de confianza de AMH y Pánidos es casi total. La excepción vuelve a venir de la mano de la mayoría de *P. pygmaeus* y de unos cuantos individuos pertenecientes a Hominidae, en este caso también

incluyendo a BOU-VP-16/1. En el caso de los *P. pygmaeus* parece existe una tendencia marcada a tener valores bajos de la anchura biorbital en relación a sus respectivas dimensiones globales del cráneo. Por ello no alcanzan el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos. En el caso del grupo Homínidos, destaca por un lado, que tanto AL 444-2 como OH 5 son los únicos individuos de este grupo que no alcanzan el límite inferior del intervalo de confianza de AMH, y por otro que OH 24, Sangiran 17, Kabwe, SH Cranium 5, Steinheim, Petralona y BOU-VP-16/1 superan el límite superior de dicho intervalo. En el caso de BOU-VP-16/1 llama poderosamente la atención su posición en este análisis, sobre todo si lo comparamos con su proyección en la dispersión entre la dimensión global del cráneo y la anchura superior de la cara (Fig. 24). En el caso de OH 24 también resalta su proyección en la Fig. 26 si se compara con la Fig. 24 donde se solapa absolutamente con KNM-ER 1813. Además, cabe destacar la posición de TM-266-01-060-1, muy cercano a la recta de regresión de AMH.

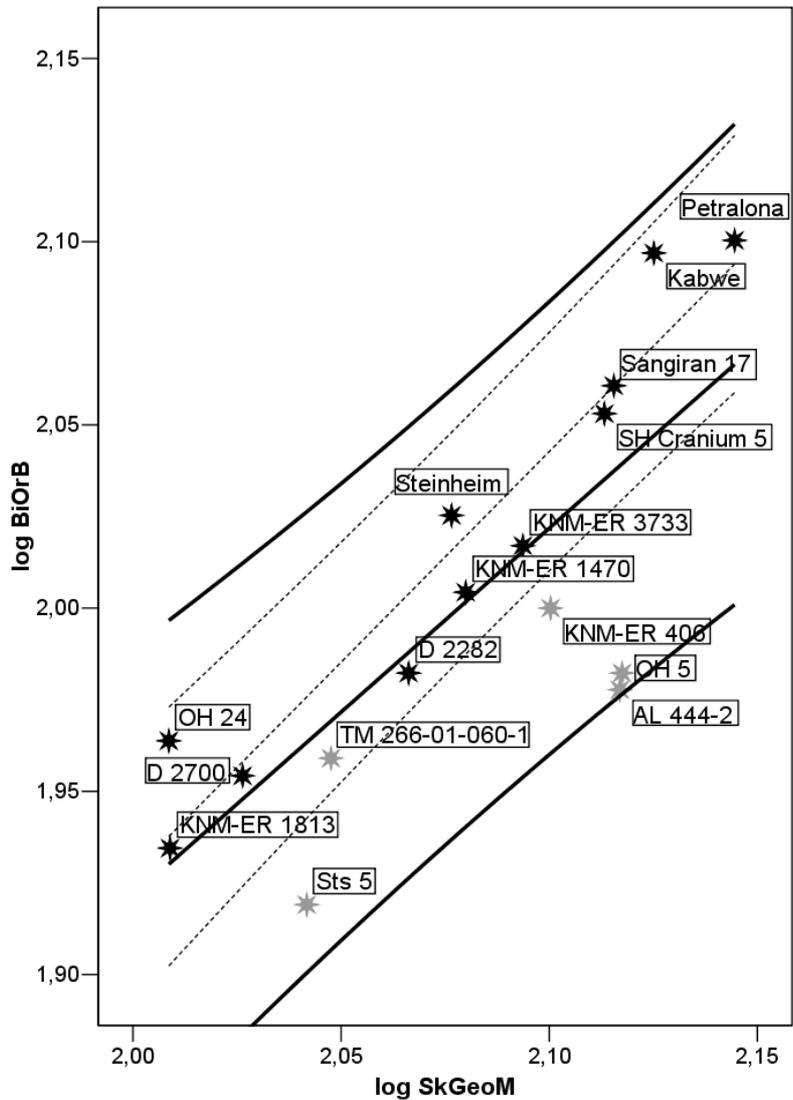


Fig. 29- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiOrB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Para los grupos Homínidos y Homo previamente se ha expuesto que las pendientes son significativamente diferentes de cero. Los respectivos coeficientes de determinación son 0,64 (Tabla 4) y 0,92 (Tabla 5), y las pendientes no son significativamente diferentes de la isometría (Tablas 9 y 10).

En relación a la proyección en el espacio bivariante (Fig. 29) destaca la homogeneidad que presenta Homo, reflejado en su relativamente estrecho intervalo de confianza el cual no es superado por ningún individuo analizado. Entre los representantes de Homínidos no pertenecientes al género *Homo* destaca que todos los representantes del género *Australopithecus* se proyectan por debajo del límite inferior del intervalo de confianza de Homo. TM-266-01-060-1 sin embargo cae dentro de esta región. Entre los *Homo* resaltan las posiciones de D 2700, muy cercano a los dos representantes de *H. habilis* (s.s.) y, D 2282, proyectado en una situación intermedia entre aquéllos y KNM-ER 1470.

Log SkGeom-Log BiZyg

Esta es la última regresión donde la variable dependiente está incluida en la media geométrica que actúa como variable independiente. Los resultados se describen a continuación. Todas las pendientes son significativamente diferentes de cero (Tablas 1-5), y los coeficientes de correlación pasan por ser, salvo para Homínidos, de los más altos de todas las regresiones efectuadas, dando cuenta de buenos ajustes lineales en la relación que tiene la anchura bicigomática con las dimensiones globales del cráneo. Los coeficientes de determinación de cada uno de los grupos son: Total (Tabla 1) 0,71, AMH (Tabla 2) 0,71, Pánidos (Tabla 3) 0,94, Homínidos (Tabla 4) 0,65 y Homo (Tabla 5) 0,9. Las pendientes que son estadísticamente diferentes de la isometría son las correspondientes a AMH (Tabla 7; $p < 0,01$), Pánidos (Tabla 8; $p < 0,001$) y Homo (Tabla 10; $p < 0,005$). De ellas, dos son alométricamente positivas, AMH y Pánidos, y la correspondiente a Homo es negativa.

Dos pendientes no son significativamente diferentes cuando se comparan entre sí: AMH/Pánidos y Homínidos/Homo. En tres casos se puede rechazar la hipótesis nula: AMH/Homínidos ($p < 0,05$; Tabla 12), AMH/Homo ($p < 0,001$; Tabla 13), Pánidos/Homínidos ($p < 0,005$; Tabla 14) y Pánidos/Homo ($p < 0,001$; Tabla 15).

La proyección en el espacio bivariante (Fig. 30) permite visualizar como las rectas de regresión de AMH y Pánidos discurren prácticamente paralelas ($\rho = 0,99$; Tabla 11), solapándose la parte superior del intervalo de confianza de AMH con el inferior de Pánidos durante todo el recorrido de los mismos. De nuevo, los representantes de *P. pygmaeus*, en este caso una hembra y la totalidad de los machos analizados, se distribuyen por encima del límite superior del intervalo de confianza de Pánidos al presentar valores de la anchura bicigomática altos respecto al tamaño global de sus cráneos.

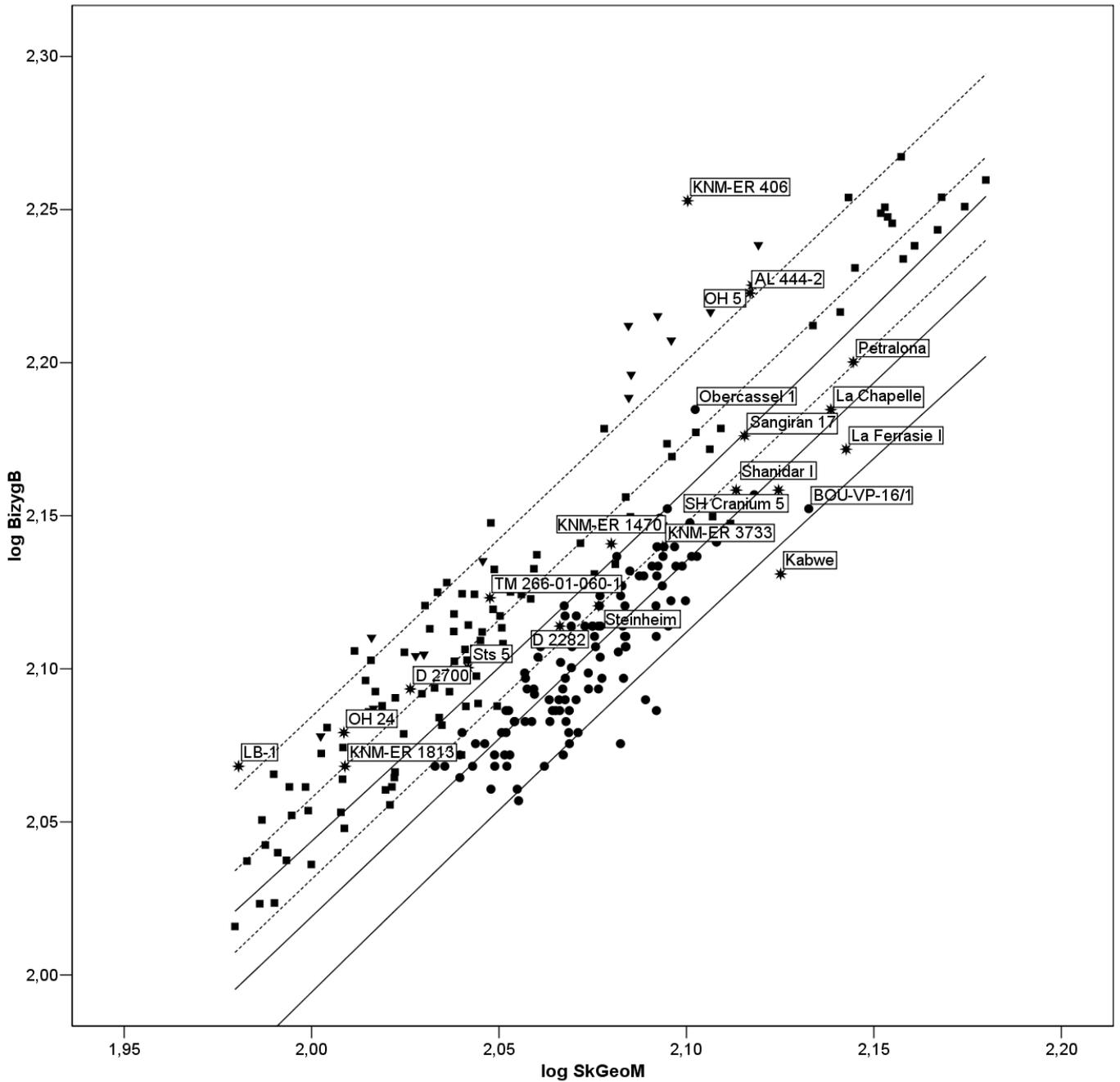


Fig. 30- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiZygB. Leyenda, ver Fig. 2

Cuatro representantes de Homínidos (AL 444-2, KNM-ER 406, OH 5 y LB-1) superan el límite superior del intervalo de confianza de Pánidos, destacando el alto valor relativo que corresponde a KNM-ER 406. Esto significa que presentan anchuras bicigomáticas muy elevadas para lo que se esperaría de cráneos con sus dimensiones globales. Por su parte, OH 24, D 2700 y TM-266-01-060-1 caen por encima de la recta de regresión de Pánidos, lo cual refleja también de una gran anchura bicigomática relativa, aunque sin alcanzar los valores

relativos de los cuatro individuos citados al principio de este párrafo. KNM-ER 1813 se proyecta sobre al recta de regresión de Pánidos, y entre ésta y el límite superior del intervalo de confianza de AMH se sitúan también Sts 5. Sólo uno de los representantes del grupo Homínidos no alcanza el límite inferior del intervalo de confianza de AMH, Kabwe. Junto a este cráneo del Pleistoceno Medio africano no alcanzan dicho límite, cuatro individuos de la muestra La Torrecilla y uno de Tohoku. El resto de individuos incluidos en la nómina de Homínidos se proyectan dentro del intervalo de confianza de AMH. De los humanos anatómicamente modernos del Paleolítico Superior europeo resalta Obercassel 1, por poseer una anchura bicigomática muy elevada para la dimensión global de su cráneo.

En relación a los grupos Homínidos y Homo recordar que el alto coeficiente de correlación proporcionado por Homo, así como que la pendiente de este grupo es significativamente diferente de la isometría ($p < 0,005$; Tabla 10), y puesto que la pendiente es menor que uno, la tendencia es alométricamente negativa ($b = 0,74$; Tabla 5).

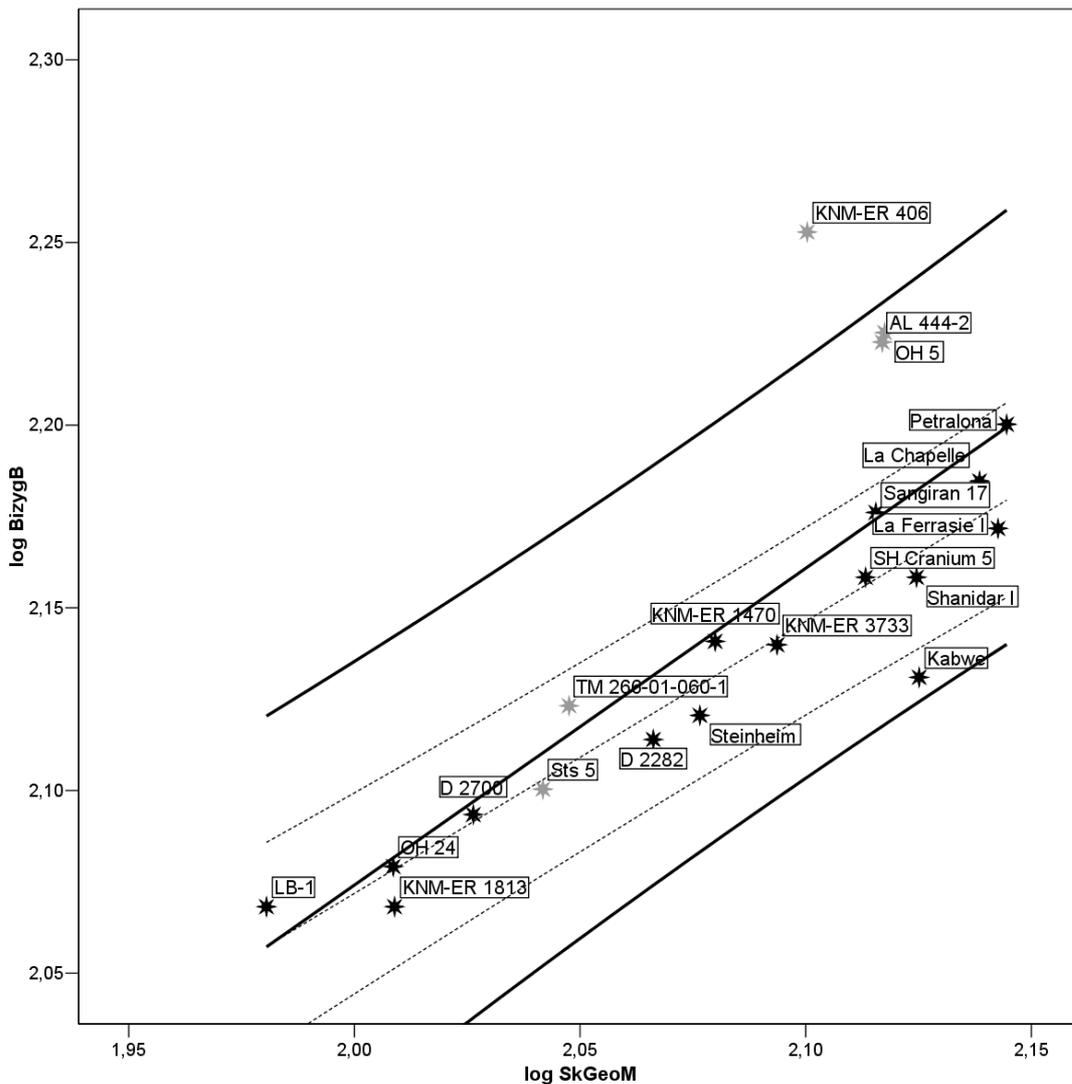


Fig. 31- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiZygB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

En cuanto a la dispersión de Homínidos y Homo (Fig. 31) destacar que este último grupo forma un conjunto bastante coherente y presenta un buen ajuste lineal. Sólo Kabwe presenta valores que le impiden entrar en el intervalo de confianza de AMH. Al margen de este caso, los únicos individuos que no entran dentro del intervalo de confianza de Homo son AL 444-2, y KNM-ER 406 y OH 5. Entre ellos destacar, de nuevo, a KNM-ER 406, que presenta una anchura bicigomática ciertamente elevada para la dimensión global de su cráneo.

Log SkGeom-Log BiZmB

Los resultados de la regresión entre la dimensión global del cráneo y la anchura bicigomaxilar son los que a continuación se relatan. Para Total (Tabla 1) la pendiente es significativamente diferente de cero ($p < 0,001$) y el coeficiente de determinación se eleva hasta 0,77; AMH presenta una pendiente igualmente distinta de cero ($p < 0,001$) y su coeficiente de determinación alcanza un valor modesto, 0,35; para la pendiente de Pánidos también se puede rechazar la hipótesis nula de que la distribución se deba al azar ($p < 0,001$) y su coeficiente de determinación se eleva hasta 0,91. En cuanto a si las pendientes son significativamente diferentes de la isometría, sólo dos de ellas, Total ($p < 0,001$; Tabla 6) y Pánidos ($p < 0,001$; Tabla 8) alcanzan el valor mínimo establecido. Dado el valor obtenido por las pendientes, en ambos casos se trata de tendencias alométricamente positivas (Total, $b = 1,31$, Tabla 1; Pánidos, $b = 1,39$; Tabla 3). Para el resto de pendientes (Tablas 7, 9 y 10) no puede descartarse la isometría. En relación a las diferencias entre pendientes, son estadísticamente diferentes las comparaciones entre Pánidos/Homínidos (Tabla 14; $p < 0,005$), y Pánidos/Homo (Tabla 15; $p < 0,002$).

El diagrama de dispersión (Fig. 32) donde se reflejan los valores de la dimensión global del cráneo frente a la anchura bicigomaxilar vuelve a mostrar una tendencia general en la que el incremento de la variable dependiente está relacionado con el aumento en la variable independiente. Las excepciones a este patrón general la constituyen algunos Homínidos. Los intervalos de confianza de los dos grupos mayoritarios (AMH y Pánidos) están compartidos en buena parte del espacio bivariable. En cuanto a Homínidos se refiere, se pueden establecer tres grupos: los que entran dentro de los intervalos de confianza de AMH y Pánidos (D 2282, KNM-ER 1470, KNM-ER 3733, Petralona y Steinheim), los que se incluyen dentro del intervalo de confianza de Pánidos en aquella región donde no se solapan los intervalos de confianza de estos dos grupos (OH 5 –aunque éste se acerca mucho al límite superior del intervalo de confianza de Pánidos- y SH Cranium 5) y los que exceden el límite superior de ambos intervalos de confianza (Sts 5, KNM-ER 406, OH 24, D 2700 y Sangiran 17).

A partir de esta distribución cabría destacar la posiciones tan distintas que ocupan D 2700 y D 2282, ambos especímenes correspondientes al yacimiento georgiano de Dmanisi. Por

Cabe resaltar también la posición de KNM-ER 406, el cual presenta los valores más altos, tanto en términos absolutos como en relación con su dimensión global del cráneo, de los representantes del grupo Homínidos. Igualmente, Sts 5 y OH 24 presentan anchuras bicigomaxilares relativas altas. KNM-ER 1470, D 2700 y sobre todo Sangiran 17 son, de entre los que exceden los límites del intervalo de confianza de AMH y Pánidos, los que más se acercan al límite superior de dicho intervalo. En comparación con SH Cranium 5, Petralona presenta un valor de la anchura bicigomaxilar bajo respecto a la dimensión global del cráneo, aunque no al nivel exhibido por la pareja de Dmanisi. Por último, D 2700 es el individuo que se proyecta más cerca de la recta de regresión de AMH seguido por Kabwe, mientras que KNM-ER 3733 y Sangiran 17 se acercan al límite superior de la misma.

En relación a los grupos Homínidos (Tabla 4) y Homo (Tabla 5), ambas regresiones proporcionan resultados positivos cuando se evalúa si las pendientes son significativamente diferentes de cero (Homínidos, $p < 0,01$; Homo, $p < 0,02$). Paralelamente, los coeficientes de determinación son moderados alcanzado el valor de 0,47 para Homínidos, y 0,67 para Homo. No hay evidencias estadísticas para descartar la posibilidad de que las pendientes de Homínidos y Homo sean diferentes de la isometría (Tablas 9 y 10).

La dispersión de puntos para los grupos Homínidos y Homo (Fig. 33) aclara algunas cuestiones antes vistas. Así, el único cráneo que excede el límite de confianza para la pendiente generada por Homínidos es KNM-ER 406. Los otros dos representantes del género *Australopithecus* (Sts 5 y OH 5) caen dentro del intervalo de confianza de Homo. Por su parte, dos de los cráneos de los primeros representantes de *Homo*, OH 24 y D 2700, se proyectan alrededor de la pendiente obtenida con la muestra Homo. KNM-ER 1470 presenta una anchura bicigomaxilar que, en relación a la dimensión global del cráneo cae ligeramente por encima de la recta. Igualmente ocurre con KNM-ER 3733, aunque en este caso la proyección se produce por debajo de la recta. El individuo que menor valor relativo de la anchura bicigomaxilar presenta es D 2282. Por último, de los Homínidos del Pleistoceno Sangiran 17 presenta el mayor valor relativo de la anchura bicigomaxilar proyectándose bien por encima de las rectas de Homo y Homínidos; SH Cranium 5 también cae por encima de estas referencias aunque de forma menos acusada que el individuo asiático; Kabwe y Steinheim, adpotan posiciones muy similares en la parte intermedia de la mitad inferior del intervalo de confianza de Homo.

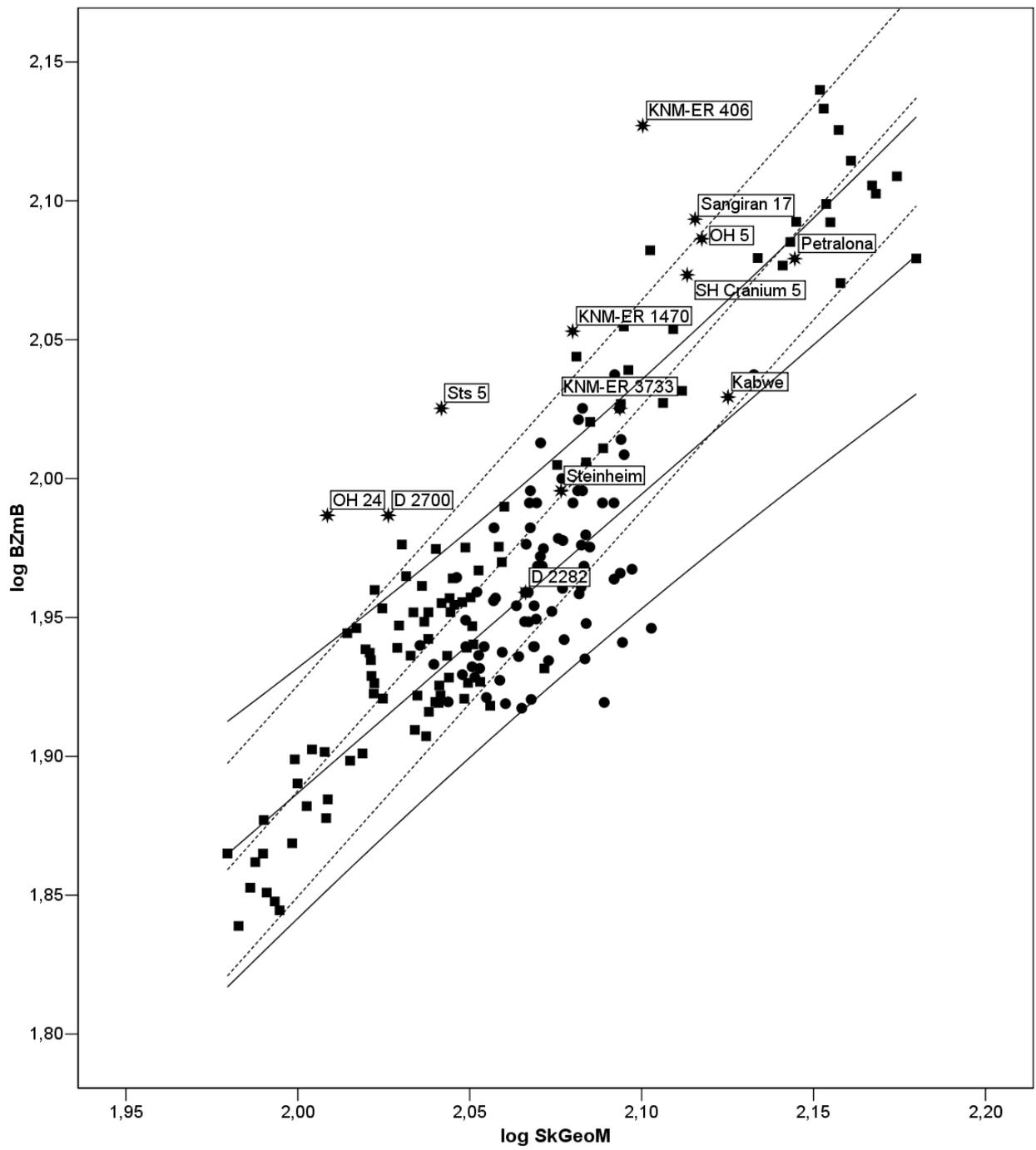


Fig. 32- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{BiZmB}$. Leyenda, ver Fig. 2

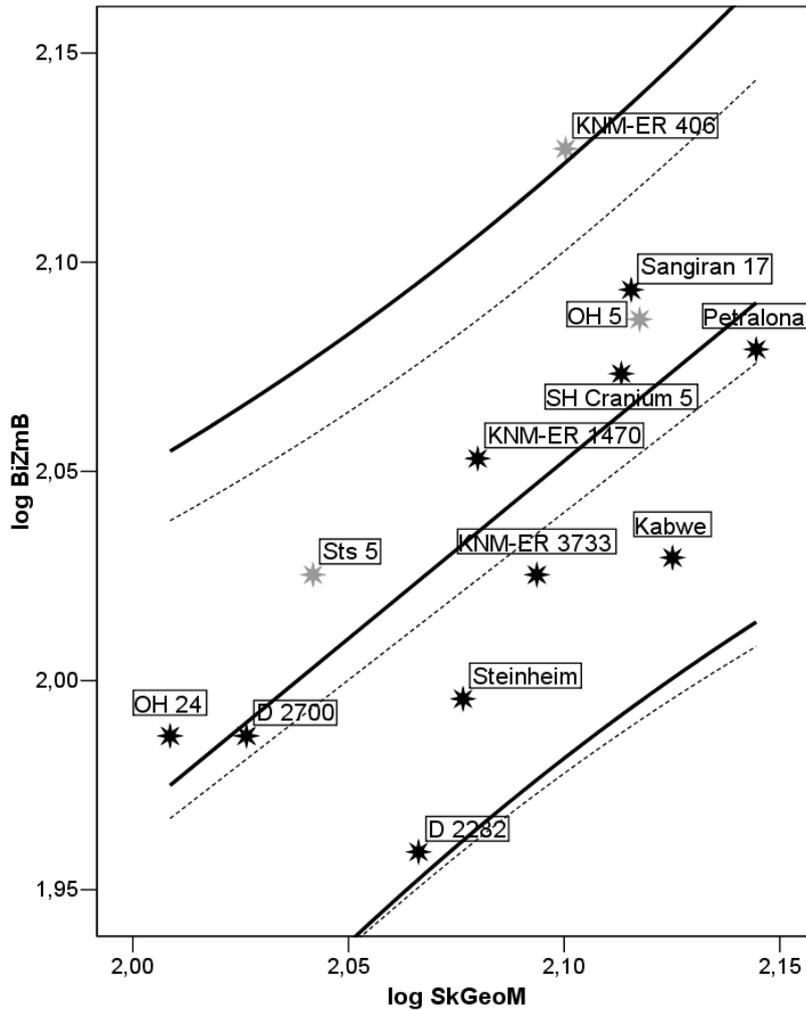


Fig. 33- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log BiZmB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log OrB

Para la regresión entre la dimensión global del cráneo y la anchura de la órbita ocular se han generado los siguientes parámetros. Todas las pendientes, incluyendo las correspondientes a Homínidos y Homo, son significativamente diferentes de cero (Tablas 1-5; $p < 0,001$). Los coeficientes de determinación son dispares. Así para el Total (Tabla 1) asciende a 0,65; para AMH (Tabla 2) el valor desciende hasta un modesto 0,14; Pánidos (Tabla 3) obtiene un coeficiente de determinación de 0,82; Homínidos (Tabla 4) se eleva hasta 0,84; y Homo (Tabla 5) presenta el mayor valor de todos los grupos con 0,93. Las únicas pendientes para las que las pruebas t permiten rechazar la hipótesis nula de que son significativamente diferentes de la isometría corresponden a Total (Tabla 6; $p < 0,001$), y AMH (Tabla 7; $p < 0,001$), pudiéndose afirmar en ambos casos que las tendencias alométricas son negativas (Total, $b = 0,91$; Tabla 1 AMH, $b = 0,52$; Tabla 2).

Todas las pruebas t para evaluar si las pendientes son significativamente distintas entre sí en las que participa AMH arroja resultados que permiten rechazar la hipótesis nula: AMH/Pánidos ($p < 0,001$; Tabla 11); AMH/Homínidos ($p < 0,01$; Tabla 12); AMH/Homo ($p < 0,005$; Tabla 13).

La representación gráfica de la dispersión (Fig. 34) permite visualizar algunas cuestiones de interés. Nuevamente, aunque de forma menos acusada que para la regresión anterior, los intervalos de confianza de los grupos AMH y Pánidos se comparten. Al comparar *P. pygmaeus* con Pánidos, aquéllos presentan, en general, anchuras de la órbita ocular pequeñas respecto a las dimensiones totales de sus respectivos cráneos; por ello se sitúan por debajo del límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos. AMH exhibe una gran dispersión, como ya se ha podido deducir de su coeficiente de determinación (Tabla 2). Pánidos presenta una mayor homogeneidad, aunque si comparamos el valor del coeficiente de determinación para esta regresión se comprueba como no se encuentra entre los más elevados (Tabla 3).

En relación a Homínidos, únicamente exceden límite inferior del intervalo de confianza de AMH los individuos adscritos al género *Australopithecus*, los cuales, salvo AL 444-2, también sobrepasan el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos. Descuella la posición de TM-266-01-060-1, cuya tendencia parece alejarse de los individuos con los que, en principio, debía tener mayores afinidades. Su proyección bien dentro de los intervalos de confianza de AMH y Pánidos así lo sugiere.

En cuanto a Homo destacar que los individuos más pequeños (LB-1, OH 24, KNM-ER 1813 y D 2700) no alcanzan el intervalo de confianza de AMH. KNM-ER 1470 alcanza una posición muy cercana a la de los australopitecinos del este de África aunque sin abandonar el intervalo de confianza de AMH. Kabwe por su parte, presenta, entre todos los Homínidos fósiles, el mayor valor de anchura orbital respecto a las dimensiones totales del cráneo cuando se toma como referencia la muestra de AMH. Por último, BOU-VP-16/1 presenta una anchura de la órbita ocular pequeña en relación a las dimensiones globales de su cráneo aunque sin sobrepasar el límite inferior del intervalo de confianza del 95% de su propio grupo.

Los grupos Homínidos y Homo presentan buenos ajustes lineales (Fig. 35). De hecho, sólo Kabwe excede los límites superiores de los intervalos de confianza de Homínidos y de Homo. De otra parte, los australopitecinos del este de África son los únicos que no alcanzan el límite inferior del intervalo de confianza de Homo, mostrando respecto a este grupo una anchura orbital pequeña en relación a su tamaño global del cráneo. Sts 5 cae dentro del intervalo de confianza de Homo aunque muy cerca de su límite inferior. TM-266-01-060-1 sin embargo, se proyecta bien dentro del grupo Homo. Todos los representantes de este grupo, salvo el ya comentado caso de Kabwe, presentan una distribución muy cercana a su recta de

regresión siendo La Ferrasie I el que más se acerca al límite inferior del intervalo de confianza de Homo. De nuevo, OH 24 y KNM-ER 1813 se superponen al presentar valores semejantes para ambas variables.

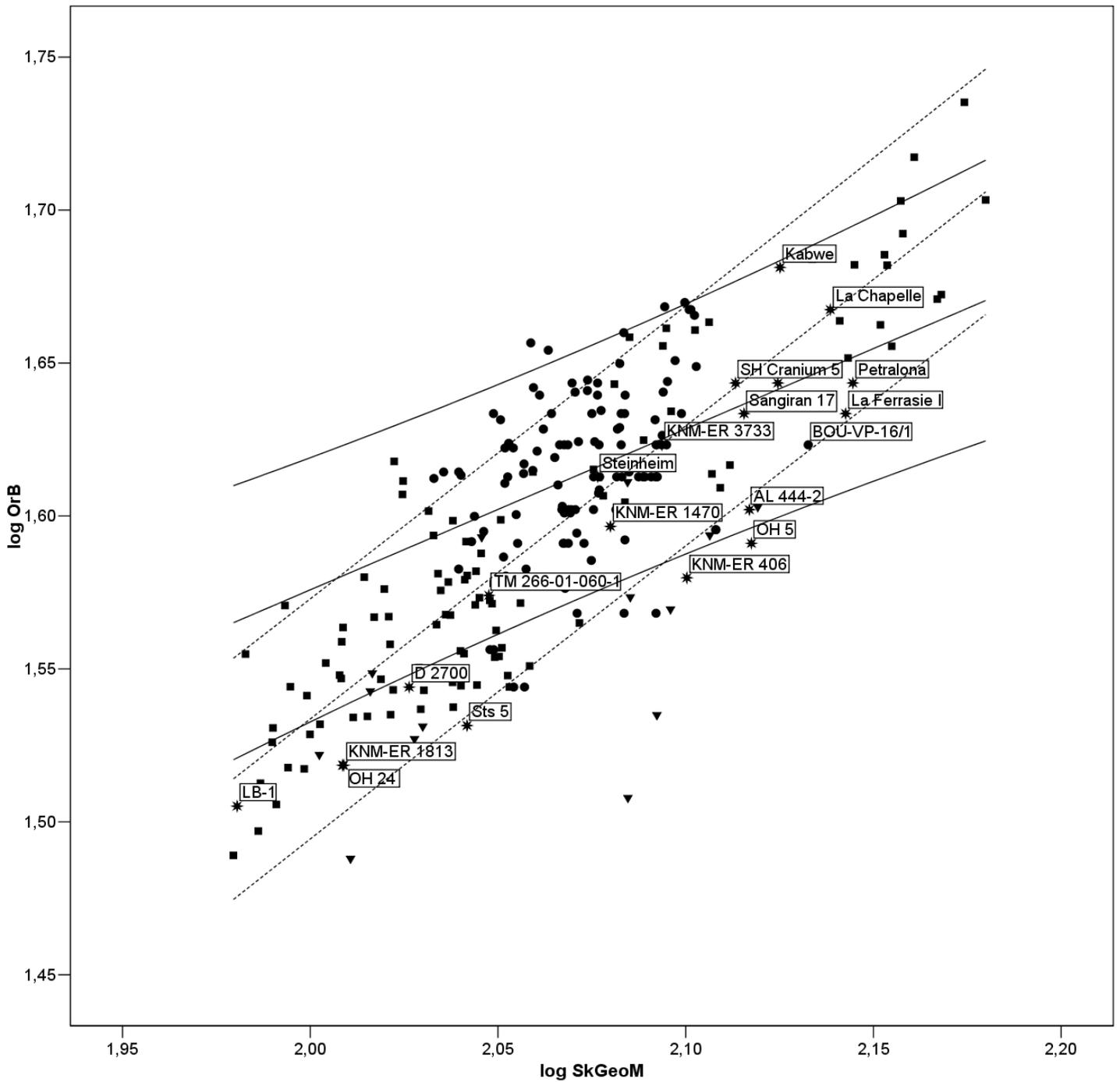


Fig. 34- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log OrB. Leyenda, ver Fig. 2

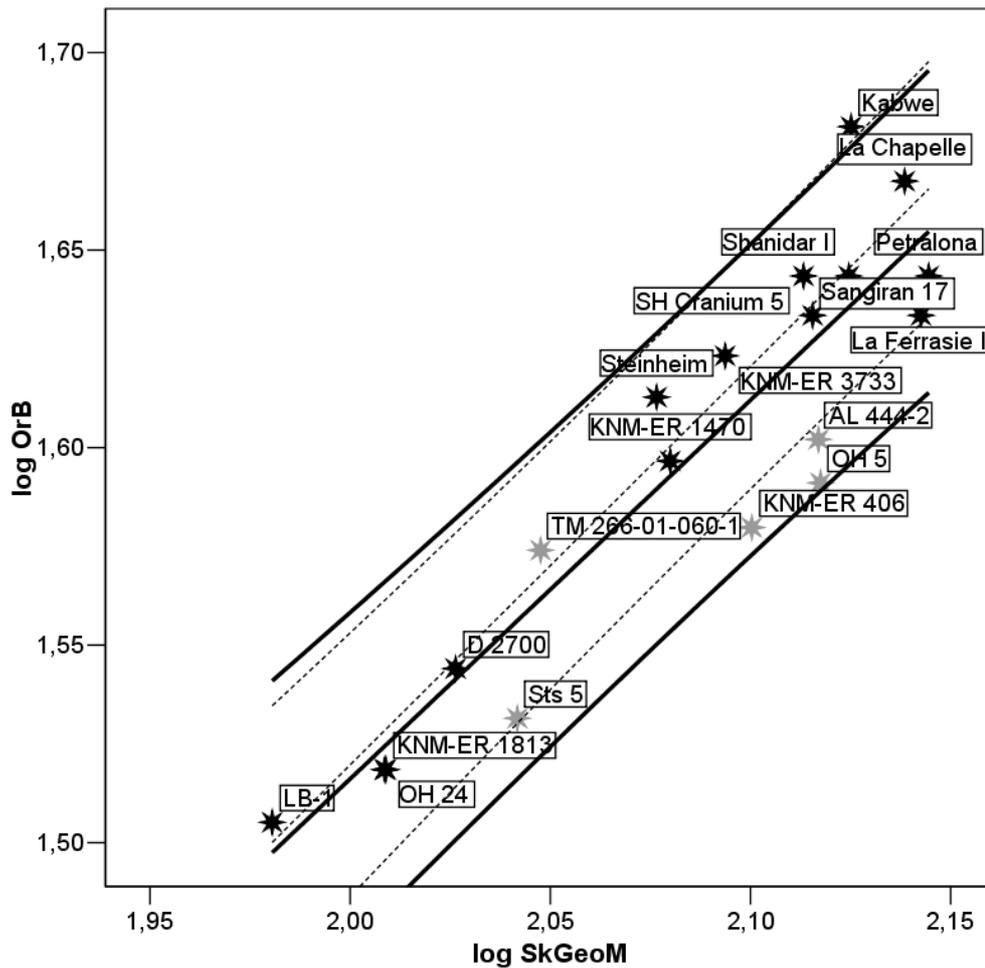


Fig. 35- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log OrB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Todos los representantes de Homo, salvo el ya comentado caso de Kabwe, presentan una distribución muy cercana a la recta de regresión siendo La Ferrasie I el que más se acerca al límite inferior del intervalo de confianza de Homo. De nuevo, OH 24 y KNM-ER 1813 se superponen al presentar valores semejantes en ambas variables.

Log SkGeoM-Log OrH

La regresión realizada entre la dimensión global del cráneo y la altura de la órbita ocular ha generado los siguientes resultados. Todas las pendientes, salvo la resultante del grupo AMH (Tabla 2), son significativamente distintas de cero: Total ($p < 0,001$; Tabla 1), Pánidos ($p < 0,001$; Tabla 3), Homínidos ($p < 0,001$ Tabla 4), y Homo ($p < 0,05$; Tabla 5). Las pendientes significativamente diferentes de la isometría corresponden a los grupos Total (Tabla

6; $p < 0,001$), Homínidos (Tabla 9; $p < 0,005$) y Homo (Tabla 9; $p < 0,005$). Como estas tres pendientes son menores de uno (Tablas 3-5), se puede afirmar que la tendencia alométrica de sus correspondientes grupos es negativa.

En cuanto a las pendientes que son significativamente diferentes entre sí, excluido AMH por no obtener el nivel de significación requerido para considerar a una pendiente diferente de cero, tenemos que se puede rechazar la hipótesis nula para Pánidos/Homínidos ($p < 0,005$; Tabla 14) y para Pánidos/Homo ($p < 0,05$; Tabla 15).

La proyección en el espacio bivariante (Fig. 36) permite los siguientes comentarios. En general, la dispersión es muy alta. Aunque AMH no tiene una pendiente significativamente diferente de cero (Tabla 2), coincide que los seis valores de la altura de la órbita ocular – absolutos y en relación a la dimensión total del cráneo- más pequeños han sido proporcionados por individuos pertenecientes a AMH del Paleolítico Superior Europeo. Los más altos, por el contrario, corresponden a un individuo de Tohoku y a otro de La Torrecilla.

Entre los grandes simios destaca la posición de buena parte de la muestra de *P. pygmaeus* cuyos valores de la altura de la órbita ocular son superiores a los que cabría esperar para un representante del grupo Pánidos que poseyera su mismo tamaño de cráneo. Aunque esta consideración general se matiza cuando se observa que también algunos chimpancés comunes y hembras de gorila, superan el límite superior del intervalo de confianza de su propio grupo.

El grupo Homínidos presenta una considerable dispersión como se comprueba por los coeficientes de determinación (Tablas 4 y 5) y por la amplitud de los intervalos de confianza (Fig. 37). Como puede comprobarse, el único individuo que no alcanza los límites inferiores de los intervalos de confianza de Homínidos y Homo es Steinheim, aunque eso sí, por muy escaso margen. Salvo este caso y el de Sts 5, el resto de Homínidos se acomoda dentro del amplio intervalo de confianza de Homo. Una de las cuestiones quizás más llamativas, a pesar de la escasez de datos disponibles, es la diferencia existente entre *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis*. De forma tal que parece que los neandertales sufren un incremento en la altura de la órbita ocular en relación al tamaño global del cráneo, tal y como ocurre entre los humanos anatómicamente modernos actuales respecto a los del Paleolítico Superior europeo.

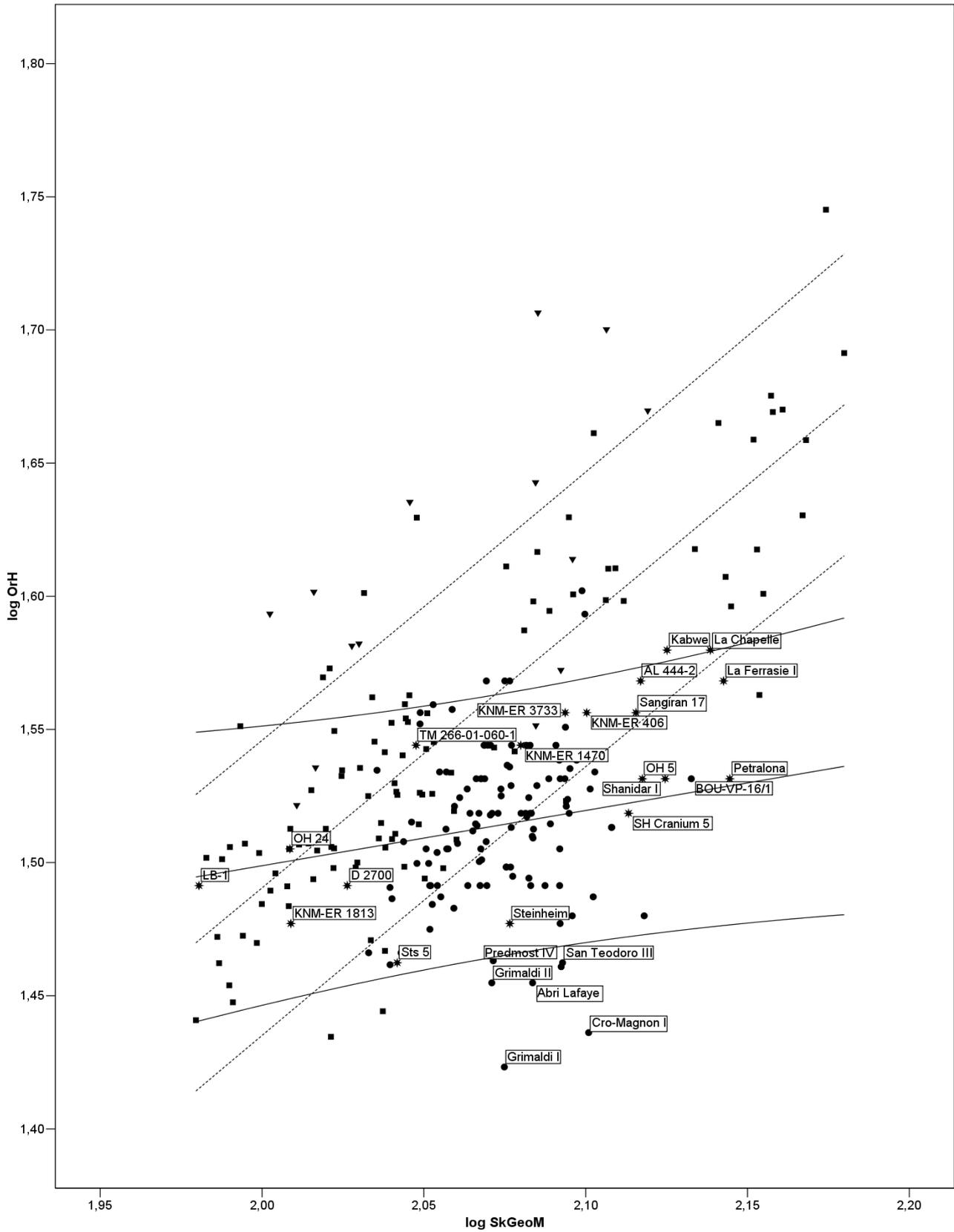


Fig. 36- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{OrH}$. Leyenda, ver Fig. 2

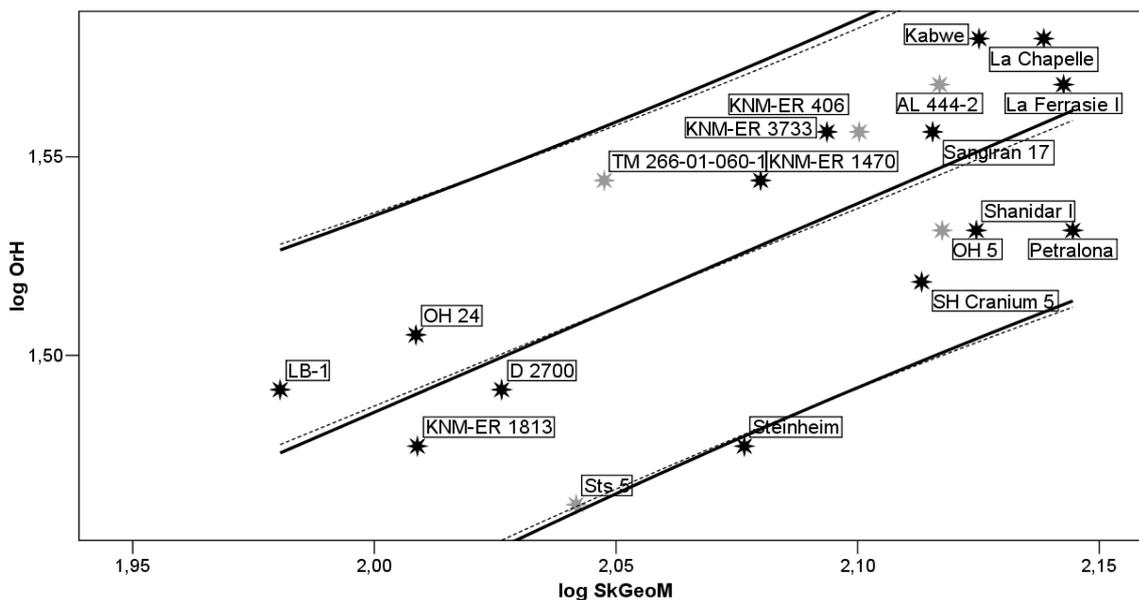


Fig. 37- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log OrH (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log OrA

Para completar las relaciones entre la órbita ocular y el tamaño global de cráneo se propone una regresión entre la variable que da cuenta del tamaño del cráneo, y el área de la órbita ocular. Todas las pendientes obtenidas son significativamente diferentes de cero (Tablas 1-5), y sólo la correspondiente a AMH (Tabla 2; $p < 0,05$) no alcanza el nivel de significación $p < 0,001$. Por su parte, los coeficientes de determinación son heterogéneos: Total (Tabla 1) presenta un valor de 0,61; AMH (Tabla 2) un exiguo 0,09 (a pesar de ello la pendiente es significativamente diferente de cero); Pánidos (Tabla 3) asciende a 0,83; Homínidos (Tabla 4) reduce mínimamente su coeficiente de determinación respecto a Pánidos, 0,82; y Homo (Tabla 5) repite el valor 0,83. La única pendiente para la que no se puede descartar la isometría es la correspondiente a Pánidos (Tabla 8). El resto de pendientes (Tablas 6, 7, 9 y 10) son significativamente diferentes de la correspondiente a la isometría (dos, puesto que se trata de un área). Y de todas ellas, sólo una, la proporcionada por Homínidos (Tabla 9; $p < 0,005$) presenta un valor de $p > 0,001$. A la luz de las pruebas t y de los valores de las pendientes, se puede decir que todas las pendientes muestran una tendencia alométrica negativa, algo ya descrito por Kappelman respecto al volumen endocraneal (Kappelman 1996). Destacar la tendencia alométrica fuertemente negativa que presenta la pendiente de AMH ($b = 0,73$; Tabla 2).

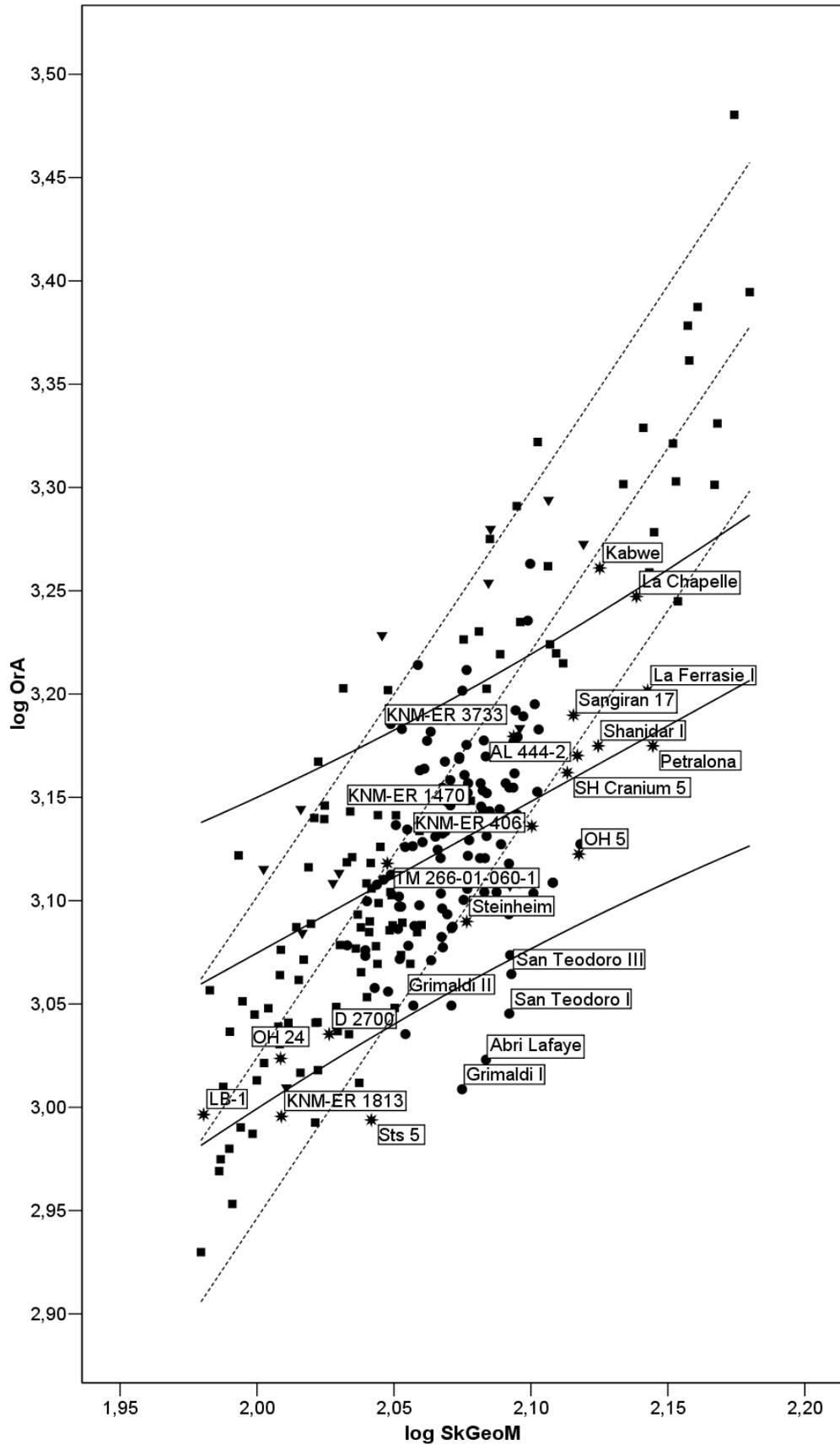


Fig. 38- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{OrA}$. Leyenda, ver Fig. 2

Las pendientes que son significativamente diferentes entre ellas son las que a continuación se enumeran: AMH/Pánidos ($p < 0,001$; Tabla 11), AMH/Homínidos también ($p < 0,005$; Tabla 12), AMH/Homo ($p < 0,01$; Tabla 13), y Pánidos/Homínidos ($p < 0,05$; Tabla 14).

En cuanto a la dispersión de puntos en el diagrama (Fig. 38), quizás lo primero que llame la atención sea que la mayoría de los individuos de AMH y los pequeños y medianos de Pánidos ocupan el mismo el espacio, aunque no la misma tendencia alométrica (Tabla 11). El hecho de compartir buena parte del tramo inferior de los respectivos intervalos de confianza es consecuencia de esta superposición. Nuevamente llama la atención que seis de los individuos de AMH que presentan menores valores relativos del área de la órbita ocular respecto a las dimensiones globales del cráneo correspondan a individuos del Paleolítico Superior europeo, el otro corresponde a la muestra de Tohoku. Los Pánidos muestran una tendencia más homogénea que AMH y respecto a aquéllos, los *P. pygmaeus* no despliegan tantas diferencias como cuando la variable dependiente es la altura de la órbita ocular (Fig. 34).

En referencia a la comparación de los Homínidos fósiles con las tendencias de los grupos AMH y Pánidos, la superposición de los intervalos de confianza de estos dos grupos contribuye a que las proyecciones de aquéllos en el espacio bivalente sean poco aclaratorias. Sin embargo, hay dos individuos sobre los que llamaremos la atención, Sts 5 por tratarse del representante de Hominidae que presenta un menor valor del área de la órbita ocular en relación a la dimensión global de su cráneo, y Kabwe, que por el contrario exhibe la mayor órbita ocular relativa.

Si atendemos a los grupos Homínidos y Homo, tenemos que el diagrama de dispersión (Fig. 39) muestra que para estos grupos el incremento en las dimensiones del área de la órbita ocular está relacionado con un aumento en las dimensiones globales del cráneo. Únicamente dos individuos no entran dentro del intervalo de confianza de Homínidos y Homo, Sts 5 que no alcanza, aunque por muy poco, el límite inferior de ambos intervalos de confianza, y Kabwe, el único que excede los límites superiores de los intervalos de confianza de Homínidos y Homo, aunque también por escaso margen. El resto de representantes de Homínidos se sitúa, con más o menos dispersión, en el lugar que le corresponde en función de sus dimensiones globales del cráneo.

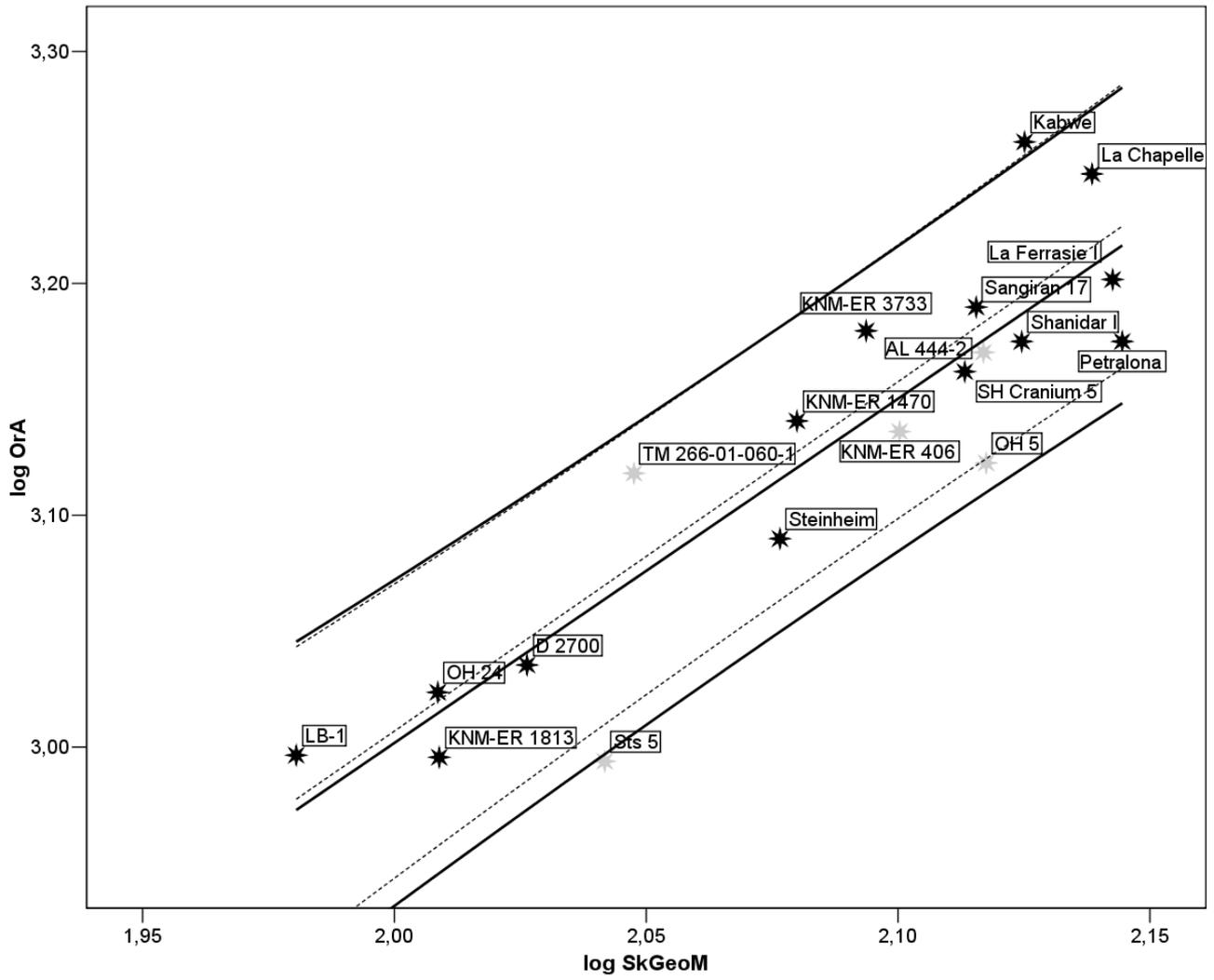


Fig. 39- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{OrA}$ (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

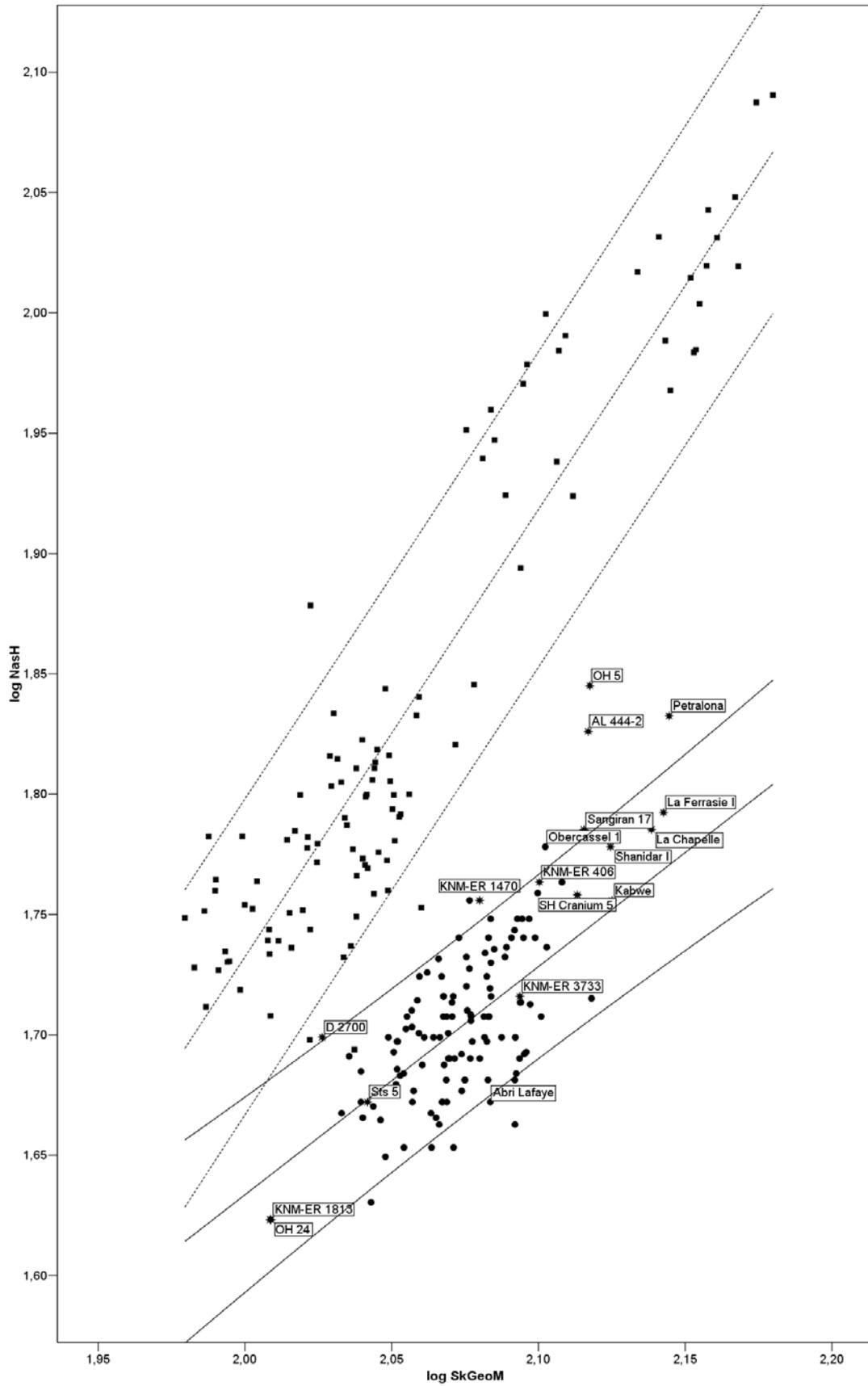


Fig. 40- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log NashH. Leyenda, ver Fig. 2

Log SkGeom-Log Nash

Con la regresión entre la dimensión global del cráneo y la altura de la nariz volvemos al patrón en el cual los intervalos de confianza de AMH y Pánidos comparten un espacio mínimo y sólo un individuo de Pánidos, concretamente un representante de *P. paniscus*, entra dentro del intervalo de confianza de AMH (Fig. 40).

Al margen de esta consideración general, los resultados de la regresión son los que a continuación se detallan. Todas las pendientes son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$; Tablas 1-5). En cuanto a los coeficientes de determinación, Total presenta un modesto valor de 0,24 (Tabla 1); AMH asciende ligeramente hasta 0,35 (Tabla 2); Pánidos se eleva hasta 0,86 (Tabla 3); Homínidos supera 0,81 (Tabla 4); y Homo proporciona un valor semejante a Homínidos, 0,81 (Tabla 5). La única pendiente significativamente distinta de la isometría corresponde a Pánidos (Tabla 8; $p < 0,001$) lo que unido al valor de la misma ($b = 1,85$; Tabla 3) indica que la tendencia alométrica es fuertemente positiva. Para el resto de pendientes (Tablas 6, 7, 9 y 10) no puede descartarse la isometría.

Entre sí las pendientes que son significativamente diferentes son las siguientes parejas: AMH/Pánidos (Tabla 11; $p < 0,001$); AMH/Homínidos (Tabla 12; $p < 0,05$); Pánidos/Homínidos (Tabla 14; $p < 0,02$); Pánidos/Homo (Tabla 15; $p < 0,005$).

En referencia a la dispersión en el espacio bivalente (Fig. 40), como ya se ha comentado, claramente se percibe la formación de dos grupos bien diferenciados, AMH y Pánidos. Dentro del primero de los grupos, cuatro individuos no alcanzan el límite inferior de su intervalo de confianza, Abri Lafaye y tres individuos de Tohoku, y otros dos exceden el límite superior de dicho intervalo, Obercassel 1 y otro individuo de Tohoku.

Ninguno de los representantes del grupo Homínidos incluidos en este análisis se proyecta dentro del intervalo de confianza de Pánidos. Seis de ellos, AL 444-2, OH 5, KNM-ER 1470, D 2700 y Sangiran 17, se sitúan en el espacio intermedio entre ambos intervalos de confianza, y el resto, Sts 5, KNM-ER 406, OH 24, KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, Kabwe, SH Cranium 5, La Ferrasie I, La Chapelle-aux-Saints y Shanidar I, se acomodan dentro del intervalo de confianza de AMH. Resulta interesante recalcar la enorme distancia entre Sts 5 y dos de los cráneos correspondientes al género *Australopithecus*, AL 444-2 y OH 5. Sin embargo, KNM-ER 406 presenta, en comparación con estos dos últimos individuos, una altura relativa de la nariz baja. Otro aspecto a destacar es que, nuevamente, OH 24 y KNM-ER 1813 ocupan el mismo lugar en el diagrama de dispersión. Por su parte, D 2700 presenta, en comparación con los dos representantes de *H. habilis* (s.s.) una altura de la nariz mucho mayor en relación al tamaño de su cráneo. A su vez, D 2700 supera por muy poco el límite superior del intervalo de confianza de AMH, tal y como le ocurre a KNM-ER 1470. Por su parte, los tres

neandertales incluidos en este análisis muestran valores que los proyectan dentro del intervalo de confianza de AMH.

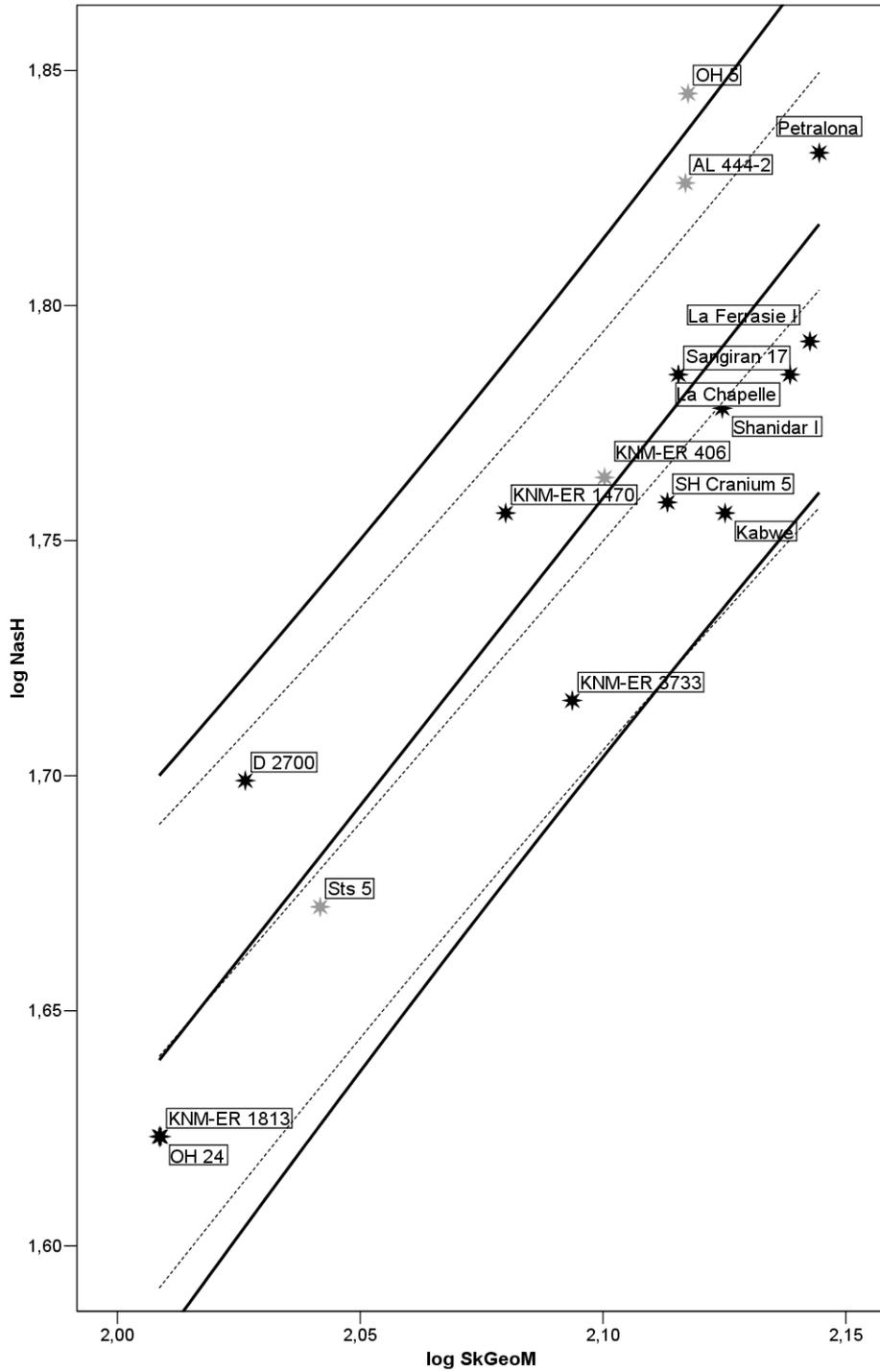


Fig. 41- Diagrama de dispersión $\log SkGeoM$ - $\log NasH$ (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Si tomamos a los grupos Homínidos y Homo de manera aislada el diagrama de dispersión consiguiente (Fig. 41) muestra que sólo OH 5 presenta una altura relativa de la nariz lo suficientemente elevada como para sobrepasar el límite superior del intervalo de confianza de su grupo, Homínidos. El resto se acomoda bastante bien a las dos tendencias representadas por las líneas de ajuste sus respectivos grupos. Así, ninguno de los representantes de Homo excede los límites de su intervalo de confianza. Como ya se ha comentado previamente, D 2700 presenta una altura de la nariz relativamente alta si la comparamos con OH 24 y KNM-ER 1813. Petralona presenta también una nariz relativamente grande en altura si lo cotejamos con un cráneo que presenta similares dimensiones globales, La Ferrasie I, y si se compara con SH Cranium 5 la diferencia se hace aún más acusada. Destacar también las posiciones de KNM-ER 3733 y Kabwe en la zona central de la parte inferior del intervalo de confianza de Homo, y en términos relativos resultan tener ambos las alturas de la nariz más bajas de los representantes de Homo.

Log SkGeom-Log NasW

La otra variable nasal que se ha incluido en el presente trabajo es la anchura nasal. Los resultados obtenidos son los que prosiguen. Todas las pendientes son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$; Tablas 1-5). Los coeficientes de determinación de los diferentes grupos alcanzan los siguientes valores: Total 0,47(Tabla 1); AMH 0,21 (Tabla 2); Pánidos 0,72 (Tabla 3); Homínidos 0,67 (Tabla 4); Homo 0,77 (Tabla 5). Las pendientes que son significativamente diferentes de la isometría se reducen a Total ($p < 0,05$; Tabla 6) y Pánidos ($p < 0,001$; Tabla 8). En ambos casos, y como quiera que las dos pendientes son mayores que uno (Total, $b = 1,17$; Tabla 1; Pánidos, $b = 1,41$; Tabla 3), las tendencias alométricas son positivas.

En la prueba t para establecer si existen diferencias significativas entre las pendientes sólo ha podido ser rechazada la hipótesis nula de que ambas pendientes son iguales, la comparación entre AMH/Pánidos (Tabla 11; $p < 0,01$). El resto de pendientes (Tablas 12-16) no alcanzan el nivel de significación aplicado aunque el par formado por AMH y Homo se queda en puertas $p < 0,05$ al alcanzar un valor $p = 0,053$.

En cuanto a la proyección de puntos en el diagrama de dispersión (Fig. 42) se observa como debido a gran dispersión de las nubes de puntos de AMH y Pánidos, las diferencias en posición quedan bastante diluidas. La parte inferior del espacio bivariante está compartido por ambos grupos. Es por ello que hasta ocho individuos del grupo Homínidos residen en ambos intervalos de confianza. De cualquier forma, emergen algunas cuestiones de interés. Ninguna de las proyecciones de AMH que extralimitan el intervalo de confianza de este grupo pertenece a la muestra de Tohoku. Los tres que no alcanzan el límite inferior provienen de la muestra de La Torrecilla, y de los cinco que exceden

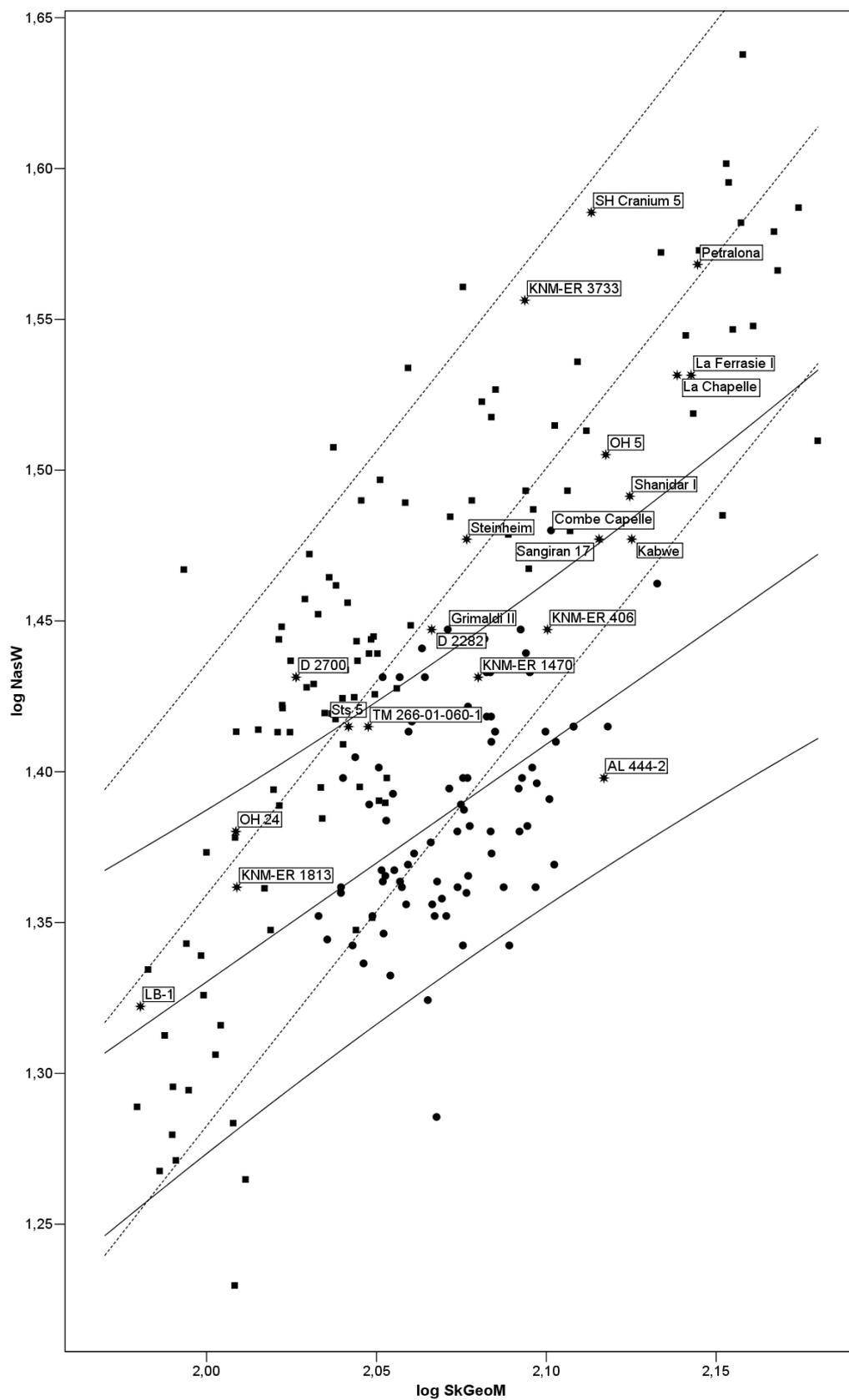


Fig. 42- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{NasW}$. Leyenda, ver Fig. 2

el límite superior tres pertenecen a esta misma muestra y dos a la del Paleolítico Superior europeo, Combe Capelle y Grimaldi II.

En cuanto a Hominidos sobresalen las posiciones de tres individuos, KNM-ER 3733 y SH Cranium 5 y Petralona, los cuales si los comparamos con AMH presentan anchuras nasales muy grandes respecto a las dimensiones globales de sus cráneos. A menor escala, La Ferrasie I, La Chapelle-aux-Saints, OH 5 y Steinheim también presentan anchuras nasales amplias. En posición más cercana al límite superior del intervalo de confianza de AMH se sitúan, por este orden, D 2700, D 2282, Shanidar I y Sangiran 17. En cuanto al resto de Homínidos se encuentran en el espacio coincidente entre los intervalos de confianza de AMH y Pánidos, salvo AL 444-2, el único Homínido que cae exclusivamente en la región de confianza de AMH.

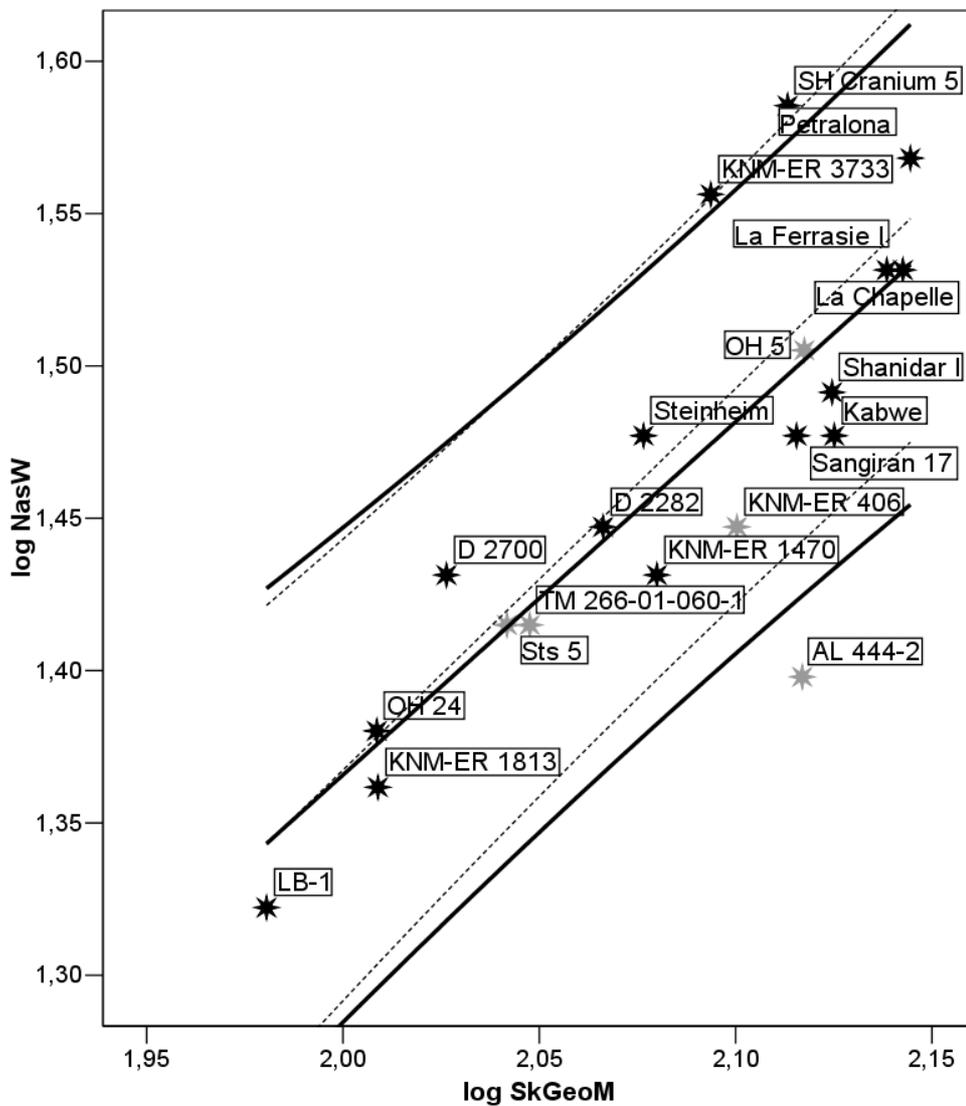


Fig. 43- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log NasW (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Ahora bien, tomemos como referencia el diagrama de dispersión de los grupos Homínidos y Homo (Fig. 43). Se observa como los únicos cráneos que exceden el límite superior del intervalo de confianza de Homo son SH Cranium 5 y KNM-ER 3733, mientras que el único que no alcanza el límite inferior del intervalo de confianza de Homínidos es AL 444-2. A excepción de estos tres cráneos, el resto se distribuyen muy homogéneamente y sin gran dispersión alrededor de la pendiente de Homo, es decir, con una tendencia más parecida a la pendiente de Pánidos. Algo reseñable es que, para la muestra manejada, no son los neandertales los Homínidos que presentan fosas nasales más anchas en relación a su dimensión global del cráneo.

Log SkGeoM-Log MaxAlvB

Los resultados obtenidos en el análisis de regresión entre la variable que da cuenta de las dimensiones globales del cráneo y la anchura maxiloalveolar son las que seguidamente se detallan. Todas las pendientes son significativamente diferentes de cero: Total ($p < 0,001$; Tabla 1), AMH ($p < 0,001$; Tabla 2), Pánidos ($p < 0,001$; Tabla 3), Homínidos (Tabla 4; $p < 0,02$), y Homo (Tabla 5; $p < 0,05$). En cuanto a los coeficientes de determinación: Total presenta un valor de 0,6 (Tabla 1); AMH alcanza 0,53 (Tabla 2); Pánidos se eleva hasta 0,82 (Tabla 3), Homínidos obtiene 0,52 (Tabla 4), y Homo desciende hasta 0,47 (Tabla 5). Las pendientes que son significativamente diferentes de la isometría se limitan a Total (Tabla 6; $p < 0,005$) y Pánidos (Tabla 8; $p < 0,001$). Teniendo en cuenta que ambas pendientes son menores de uno ($b = 0,84$ en ambos casos; Tablas 1 y 3) se puede afirmar que Total y Pánidos despliegan tendencias alométricamente negativas.

Las dos únicas comparaciones entre pendientes que proporcionan diferencias estadísticamente significativas son las efectuadas entre AMH/Pánidos (Tabla 11; $p < 0,05$) y AMH/Homo (Tabla 13; $p < 0,05$).

En cuanto a la dispersión de puntos en el diagrama (Fig. 44) resalta, nuevamente, la coincidencia de los intervalos de confianza de AMH y Pánidos y la consecuente amalgama de observaciones. Dentro del grupo Homínidos destaca que la mitad, ocho, sobrepasan cualquiera de los dos intervalos de confianza establecidos: AL 444-2, Sts 5, KNM-ER 406, OH 5, KNM-ER 3733, OH 24, KNM-ER 1813 y SH Cranium 5. Éstos presentan anchuras maxiloalveolares conspicuas en relación a sus dimensiones totales del cráneo si los comparamos con las tendencias de AMH y Pánidos. De todos ellos, y si tomamos como referencia el intervalo de confianza de AMH, el individuo que presenta una mayor anchura maxiloalveolar relativa es KNM-ER 1470, seguido por OH 24 y los australopitecinos del este de África. KNM-ER 1813 se proyecta intermedio entre éstos y, SH Cranium 5 y Sts 5. Dentro del intervalo de confianza de Pánidos caen D 2282 y Steinheim, y en la zona de solapamiento de ambos intervalos de

confianza se proyectan el resto: TM-266-01-060-1, KNM-ER 3733, Sangiran 17, La Chapelle-aux-Saints, La Ferrasie I y LB-1.

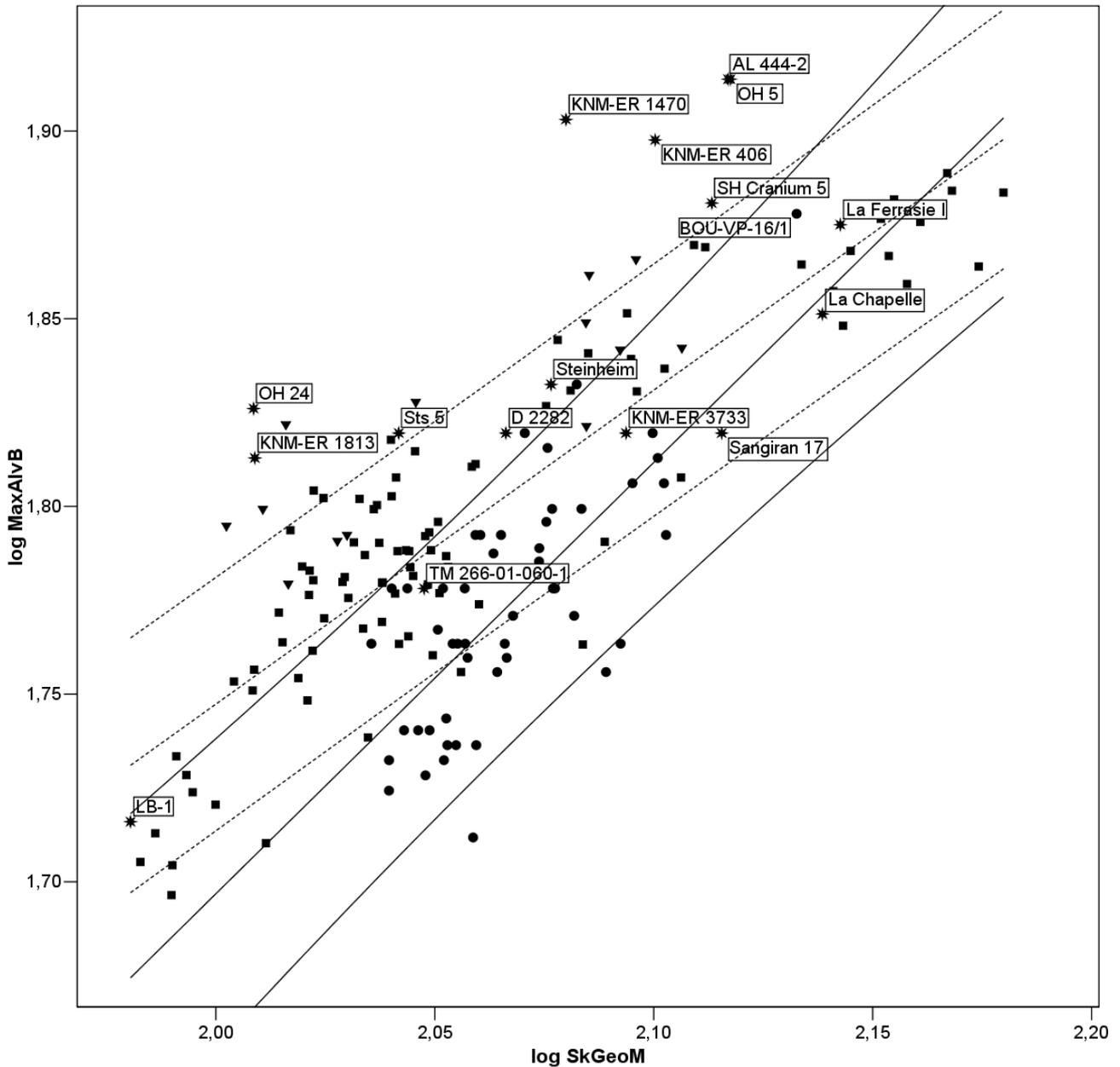


Fig. 44- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log MaxAlvB. Leyenda, ver Fig. 2

El diagrama de dispersión correspondiente a los grupos Homínidos y Homo muestra una notable dispersión (Fig. 45). Algo que llama la atención es, que si exceptuamos a KNM-ER 1470, parecería como si la anchura maxiloalveolar sufriera una fase de estasis coincidente con el intervalo de tiempo ocupado por los primeros representantes del género *Homo*, salvo *H. rudolfensis*. Entremedio, se sitúa Sts 5. Por su parte, KNM-ER 1470 sigue siendo el que presenta una mayor anchura maxiloalveolar para su dimensión global del cráneo dentro de

Homínidos. TM-266-01-060-1 se proyecta en la zona más baja del intervalo de confianza dando cuenta de una anchura maxiloalveolar relativamente modesta, tal y como les ocurre también a Sangiran 17 y LB-1.

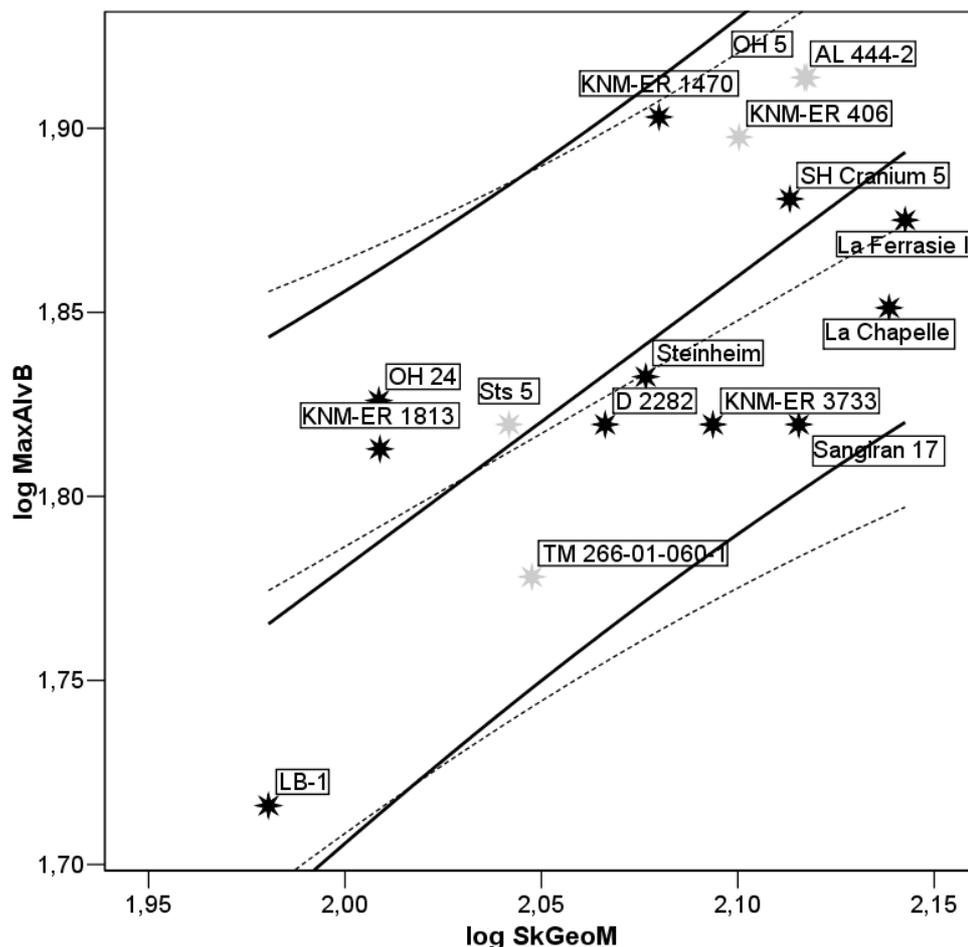


Fig. 45.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log MaxAlvB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log PalB

Los resultados obtenidos en los análisis de regresión entre la dimensión global del cráneo y la anchura del paladar son los que seguidamente se precisan. Todas las pendientes son significativamente diferentes de cero (Tablas 1-5; $p < 0,05$), y sólo una, la correspondiente a Homínidos (Tabla 4; $p < 0,002$) no alcanza el nivel de significación $p < 0,001$. Los coeficientes de determinación no destacan precisamente por sus valores elevados: Total (Tabla 1) presenta un valor de 0,45; AMH (Tabla 2) desciende hasta 0,27; Pánidos (Tabla 3) no se eleva más allá de 0,49; Homínidos (Tabla 4) alcanza 0,56; y Homo (Tabla 5) mejora los precedentes al obtener 0,73. Las pendientes que son significativamente diferentes de la isometría ($p < 0,05$)

son las correspondientes a Total (Tabla 6; $p < 0,001$) y Pánidos (Tabla 8; $p < 0,001$). En ambos casos, y dado que las pendientes son menores de uno (Total: $b = 0,74$, Tabla 1; Pánidos: $b = 0,7$, Tabla 3) las tendencias son alométricamente negativas. Para el resto de pendientes no puede descartarse la isometría (Tablas 7, 9 y 10).

Entre sí, las pendientes que son significativamente distintas son las parejas Pánidos/Homínidos (Tabla 14; $p < 0,05$) y Pánidos/Homo (Tabla 15; $p < 0,02$).

Una primera mirada al diagrama de dispersión (Fig. 46) nos devuelve a un escenario en el que los intervalos de confianza de AMH y Pánidos se comparten casi enteramente. La amplia dispersión de los puntos, reflejo de la variabilidad, limita las comparativas realizadas en anteriores regresiones. No obstante, emergen algunas cuestiones que se estiman de interés. Petralona, La Ferrasie I y La Chapelle-aux-Saints exceden los límites superiores de los intervalos de confianza de AMH y Pánidos dando cuenta, en relación a estos grupos, de amplios paladares si los comparamos con sus dimensiones globales del cráneo. Kabwe también exhibe un paladar relativo de notable anchura, así como D 2700 y SH Cranium 5, y por ello se proyectan por encima del límite superior del intervalo de confianza de AMH. En el extremo opuesto se encuentran dos australopitecinos: KNM-ER 406 quien presenta un paladar muy estrecho para su dimensión global del cráneo y, en menor medida, Sts 5. Sorprende la notable diferencia observada entre KNM-ER 406 y OH 5, ambos pertenecen a la misma especie *A. boisei*. KNM-ER 3733 presenta una anchura del paladar que lo sitúa cerca del límite inferior del intervalo de confianza de AMH. TM-266-01-060-1 no presenta un paladar especialmente ancho, tanto si compara con AMH, como si se hace con Pánidos. También existe alguna diferencia, aunque no tan significativa como en otras variables, entre los dos representantes de *H. habilis* (s.s.) debida a la mayor amplitud relativa del paladar de OH 24 respecto a KNM-ER 1813. Los dos representantes de Dmanisi alcanzan proporciones similares como demuestra que ambos se alejan muy poco del límite superior del intervalo de confianza de AMH. Sangiran 17 se acomoda entre las líneas de ajuste de AMH y Pánidos, y AL 444-2 es de entre todos los australopitecinos el que mayores anchuras absoluta y relativa del paladar presenta.

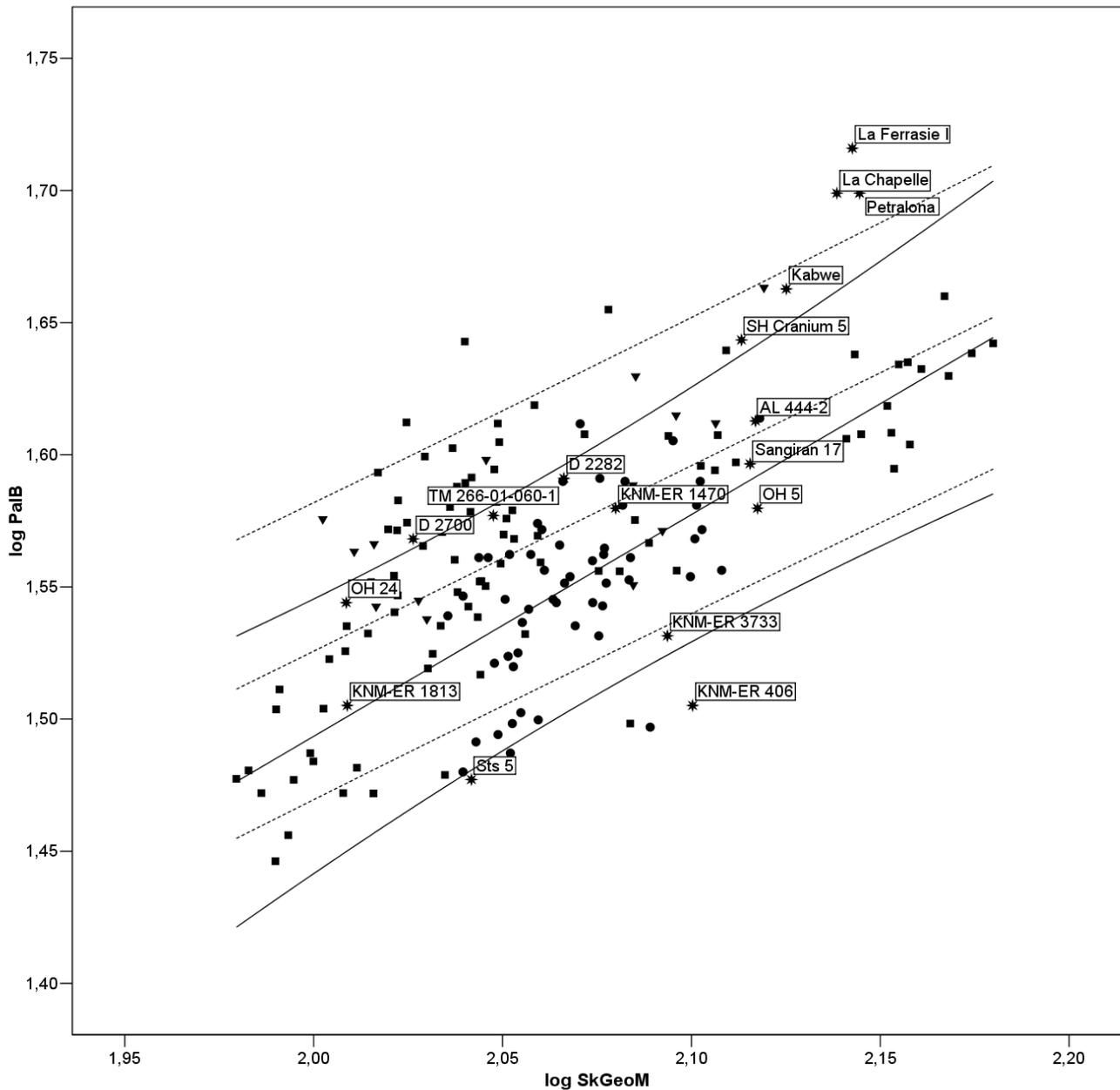


Fig. 46.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log PalB. Leyenda, ver Fig. 2

Si atendemos a los grupos Homínidos y Homo, el diagrama de dispersión resultante (Fig. 47) viene a confirmar los previamente expuesto. No se puede establecer que la relación entre la dimensión global del cráneo y la anchura del paladar separe a los representantes de Homo de los de Homínidos pertenecientes a otros géneros. En más detalle, el único individuo que no alcanza el límite inferior del intervalo de confianza de Homínidos es KNM-ER 406, y dos son también los que no alcanzan dicha referencia cuando la tendencia analizada corresponde al grupo Homo, Sts 5 y KNM-ER 3733. Por lo demás, los representantes de *H. habilis* (*s.l.*) y los de Dmanisi parecen ajustarse bastante bien siguiendo la tendencia marcada por la pendiente,

mientras que Sangiran 17 y, sobre todo, KNM-ER 3733 exhiben paladares relativamente estrechos si se comparan con estos individuos.

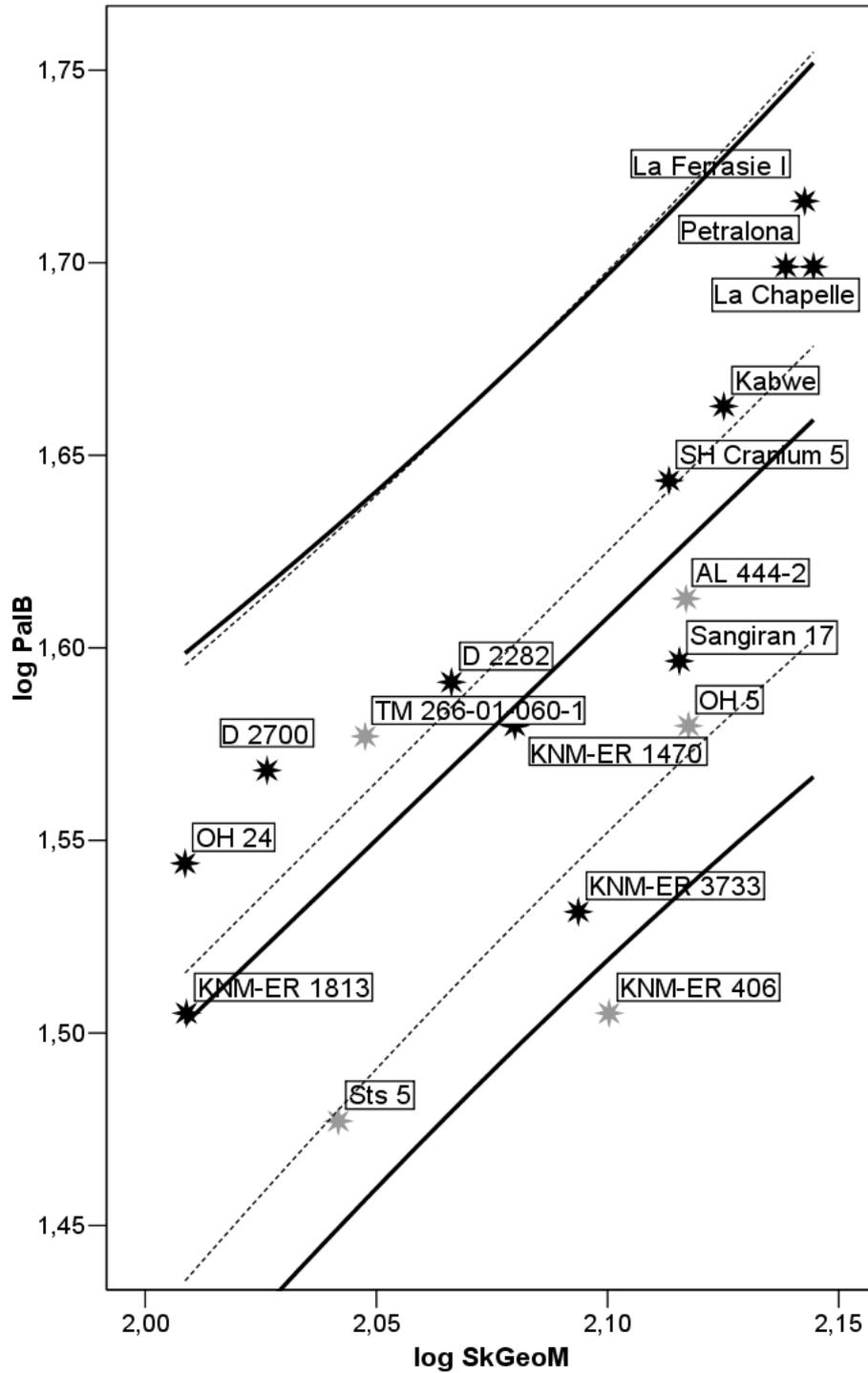


Fig. 47.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log PalB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeom-Log Pall

La regresión entre la dimensión global del cráneo y la longitud del paladar ofrece los siguientes resultados. Las pendientes de Total, AMH y Pánidos (Tablas 1-3) son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$). Sin embargo, las correspondientes a Homínidos y Homo (Tablas 4 y 5) no alcanzan el nivel de significación que permite rechazar la hipótesis nula de que la distribución se puede deber al azar ($p < 0,05$). En cuanto a los coeficientes de determinación, Total (Tabla 1) exhibe un valor de 0,14; AMH (Tabla 2) asciende a 0,42; y Pánidos (Tabla 3) alcanza 0,91. Los correspondientes a Homínidos (Tabla 4) y Homo (Tabla 5) son exiguos y no alcanzan el valor 0,1. La única pendiente que es significativamente diferente de la isometría⁴ es la proporcionada por Pánidos (Tabla 8; $p < 0,001$) y a resultas de su valor de pendiente ($b = 1,67$; Tabla 3) la tendencia alométrica es positiva.

Las dos únicas pendientes que podemos comparar para evaluar si las diferencias son estadísticamente significativas (AMH/Pánidos; Tabla 11) proporciona un resultado positivo ($p < 0,01$).

Las proyecciones en el diagrama de dispersión (Fig. 48) evocan el contexto en el que AMH y Pánidos forman dos grupos bien separados, con las rectas de regresión divergentes, y con un hiato que es ocupado por algunos de los representantes del grupo Homínidos. Efectivamente, si tomamos como referencia los intervalos de confianza de AMH y Pánidos podemos establecer tres grupos dentro de Homínidos: aquellos que se proyectan dentro del intervalo de confianza de Pánidos (TM-266-01-060-1, KNM-ER 1813 y OH 24), los que ocupan el espacio intermedio (AL 444-2, KNM-ER 406, OH 5, D 2700, D 2282 y La Chapelle-aux-Saints) y los que se agrupan dentro de la tendencia de AMH (KNM-ER 3733, Sangiran 17, SH Cranium 5 y La Ferrasie I).

Pánidos forma un grupo muy homogéneo en el cual podrían incluirse los *P. pygmaeus* puesto que sólo uno de ellos se proyecta fuera de su intervalo de confianza. Cabría resaltar que para los individuos más pequeños de Pánidos, los *P. paniscus*, los paladares tienen longitudes que no se relacionan con las dimensiones globales de sus cráneos puesto que la pendiente no es significativamente distinta de cero ($n = 18$; $p = 0,16$; $R^2 = 0,12$; $b = 1,03$). Junto a ellos se sitúa TM-266-01-060-1, el Homínido más antiguo conocido y cuya posición en el espacio bivariante lo proyecta junto a *P. troglodytes*, aunque cerca también de las hembras de *G. g. gorilla*. Sts 5 se proyecta sobre la recta de regresión de Pánidos junto a *P. troglodytes*. Los otros dos individuos que entran en el intervalo de confianza de Pánidos, ambos *H. habilis* (s.s.) caen junto con los aludidos *P. paniscus*, aunque KNM-ER 1813 presenta valores absoluto

⁴ No se han incluido los grupos Homínidos y Homo puesto que sus pendientes no son significativamente distintas de cero.

y relativo grandes en la longitud del paladar si se compara con OH 24, el cual se sitúa muy cerca del límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos.

En el hiato producido por ambos intervalos de confianza se sitúan los tres australopitecinos del este de África, AL 444-2, KNM-ER 406 y OH 5, siendo junto a los individuos TM-266-01-060-1 y Sts 5, éstos aún de forma más acusada, los que más alejados se proyectan respecto a la recta de regresión de AMH. Por su parte los dos cráneos de Dmanisi ofrecen similares valores en la longitud del paladar aunque las mayores dimensiones globales

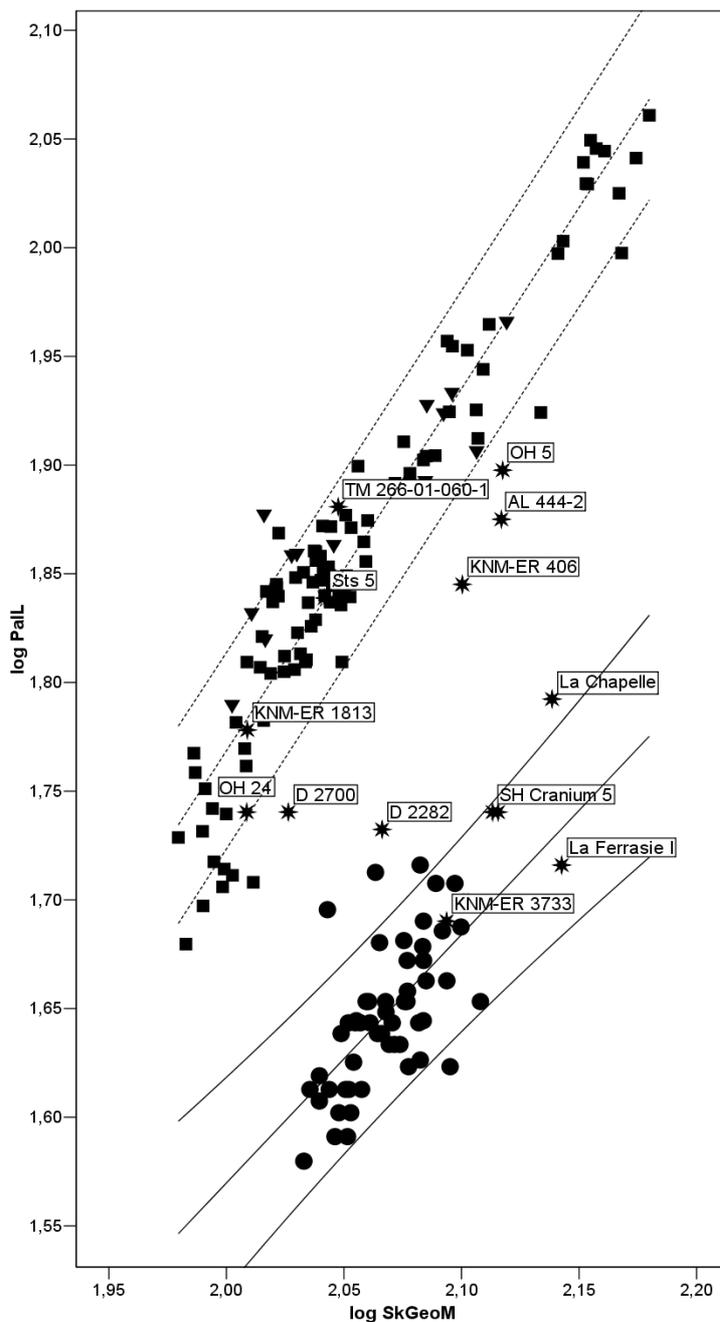


Fig. 48.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log Pall. Leyenda, ver Fig. 2

de D 2282 provocan que se sitúe más cerca del intervalo de confianza de AMH que D 2700. Este último se proyecta cerca del intervalo de confianza de Pánidos, a no mucha distancia de OH 24. La Chapelle-aux-Saints es entre los cráneos que ocupan esta posición intermedia, el que más se acerca al límite superior del intervalo de confianza de AMH.

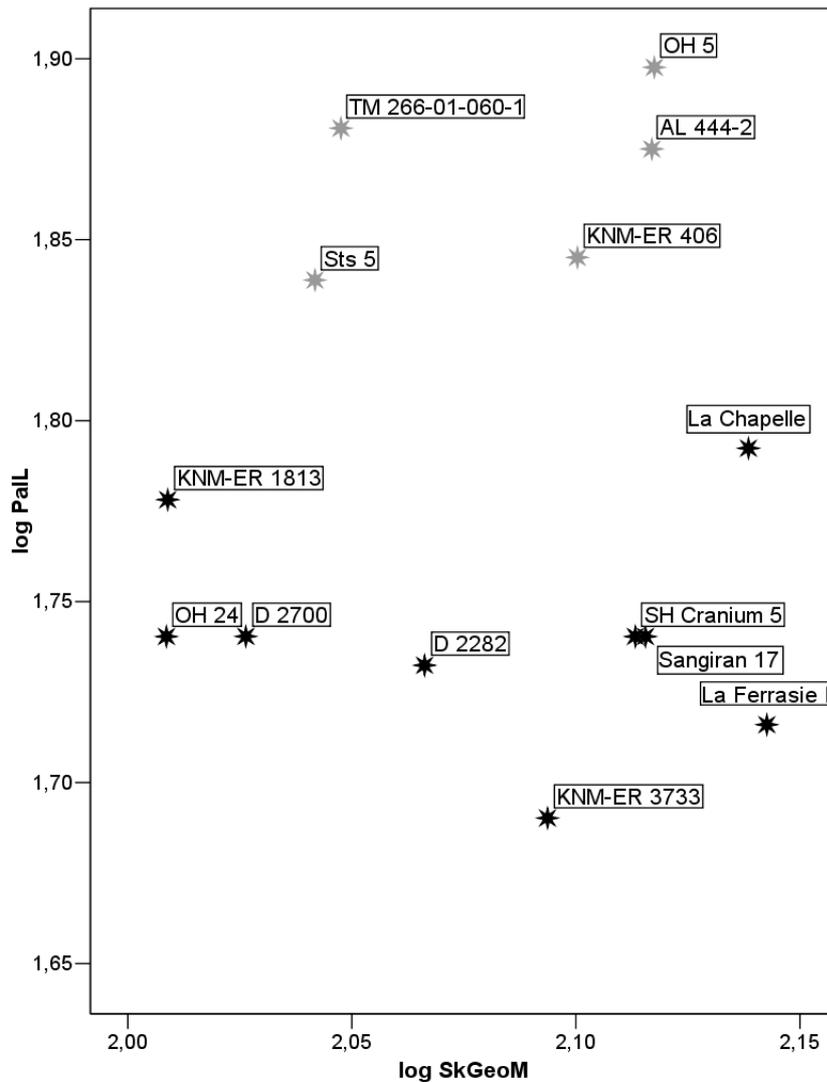


Fig. 49.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log PalB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Los cuatro cráneos restantes presentan una relación entre la dimensión global del cráneo y la longitud del paladar que los sitúan junto a AMH. Dos de ellos se sitúan muy cerca de la línea de ajuste, KNM-ER 3733 y La Ferrasie I. Éste denota una gran diferencia respecto al otro cráneo de neandertal incluido, La Chapelle-aux-Saints, el cual presenta valores, tanto absoluto como relativo, de la longitud del paladar más bajos. Por último, Sangiran 17 y SH Cranium 5 se acercan al límite superior del intervalo de confianza de AMH.

Aunque ni Homínidos ni Homo alcanzan el nivel de significación para afirmar que las pendientes son significativamente diferentes de cero (Tablas 4 y 5), el diagrama de dispersión en el que están representados ambos grupos (Fig. 49) ilustra sobre un hecho importante, los Homínidos pertenecientes a géneros diferentes a *Homo* poseen paladares más largos que los representantes de *Homo*. Entre éstos, la tendencia general es un mantenimiento en la longitud del paladar mientras aumenta la variable que da cuenta de las dimensiones globales del cráneo.

Log SkGeom-Log PalA

Para finalizar los análisis en los que están implicadas variables de la región maxilopalatina, se incluye un análisis de regresión donde la variable dependiente es el logaritmo del área del paladar [$\log \text{PalA} = \log (\text{PalB} * \text{PalL})$]. Los resultados obtenidos se resumen de la siguiente manera. Todas las pendientes son significativamente diferentes de cero (Tablas 1-5), aunque el nivel de significación varía. Así, para Total (Tabla 1), AMH (Tabla 2) y Pánidos (Tabla 3) asciende hasta $p < 0,001$, y para Homínidos (Tabla 4) y Homo (Tabla 5) desciende hasta $p < 0,05$. En cuanto a los coeficientes de determinación, los resultados se resumen de la siguiente forma: Total obtiene un valor de 0,29 (Tabla 1); AMH se eleva a 0,51 (Tabla 2); Pánidos alcanza 0,86 (Tabla 3); Homínidos proporciona 0,35 (Tabla 4); y Homo presenta 0,73 (Tabla 5). En cuanto a las pendientes que son significativamente distintas de la isometría (en este caso, dos puesto que se trata de un área) sólo una alcanza el nivel de significación impuesto ($p < 0,05$), la correspondiente a Pánidos (Tabla 8; $p < 0,002$), y teniendo en cuenta el valor de la pendiente, superior a dos ($b = 2,36$; Tabla 3), se puede afirmar que la tendencia es alométricamente positiva.

La prueba t para evaluar qué pendientes son significativamente diferentes ha determinado que sólo dos de las comparaciones alcanzan valores que permiten que las pendientes son iguales: Pánidos/Homínidos (Tabla 14; $p < 0,001$) y Pánidos/Homo (Tabla 15; $p < 0,001$).

En cuanto a la proyección de los valores en el espacio bivalente (Fig. 50) se produce nuevamente una diáfana separación entre AMH y Pánidos. Este grupo vuelve a ofrecer una relación muy homogénea. Dentro del intervalo de confianza de Pánidos también se proyectan algunos de los miembros de Homínidos, concretamente, TM-266-01-060-1, Sts 5, OH 24, KNM-ER 1813 y D 2700. En el espacio intermedio entre ambos intervalos de confianza se despliegan un conjunto de Homínidos integrado por AL 444-2, KNM-ER 406, OH 5, D 2282, SH Cranium 5 y La Chapelle-aux-Saints. AMH presenta, aunque en menor medida que Pánidos, una notable homogeneidad, con sólo tres de los individuos excediendo los límites del intervalo de confianza. Dentro de este espacio también entran dos Homínidos, KNM-ER 3733 y Sangiran 17.

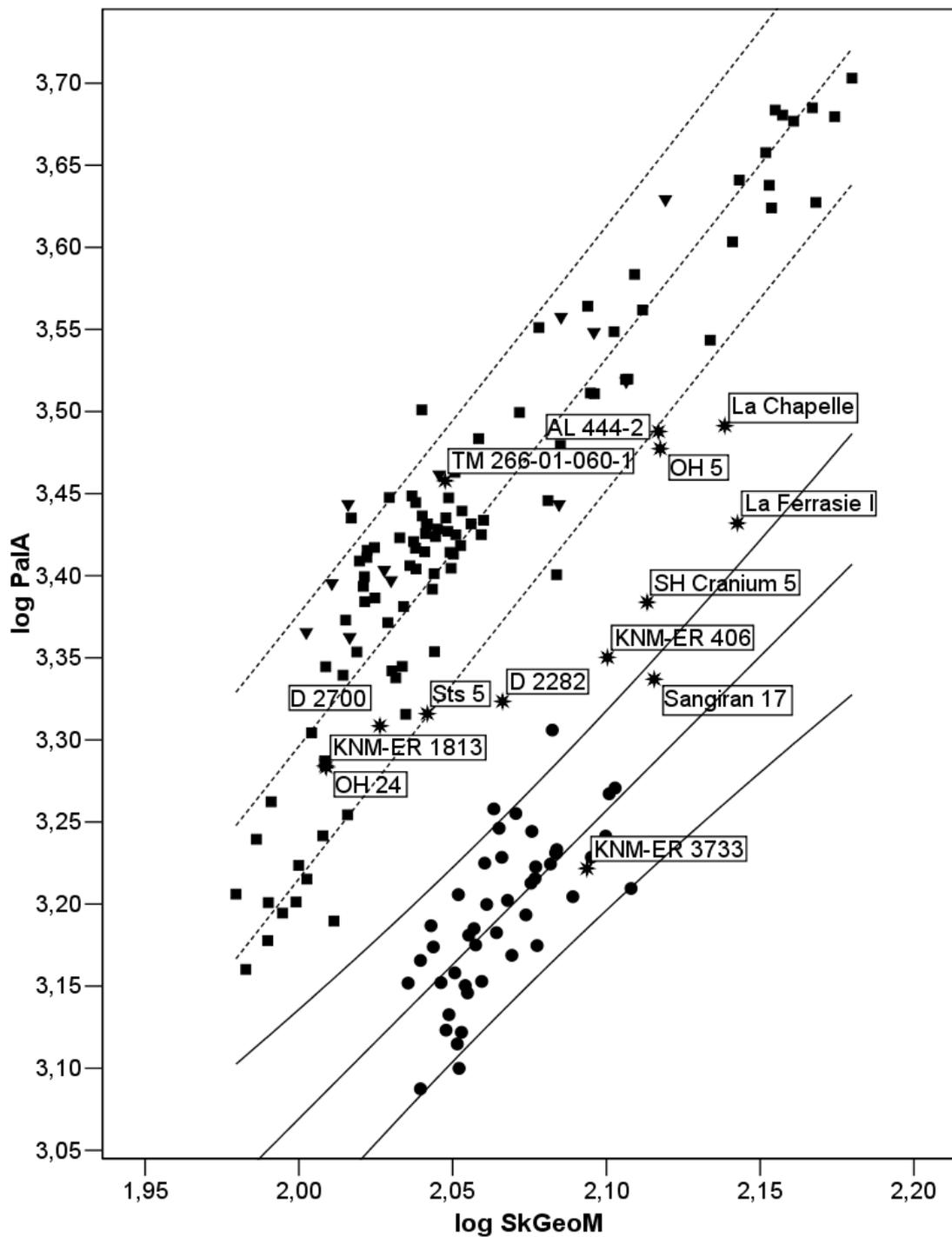


Fig. 50.- Diagrama de dispersión $\log SkGeom$ - $\log Pa/A$. Leyenda, ver Fig. 2

De todos los representantes del grupo Homínidos, y tomando como referencia la recta de regresión de AMH, el individuo que presenta una mayor área del paladar relativo a la dimensión global de su cráneo es TM-266-01-060-1, siendo, de hecho, el único que sobrepasa

la línea de ajuste de Pánidos para agruparse con los *P. troglodytes*. Sts 5 se proyecta sobre el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos, y relativamente cerca tanto de D 2700, como de OH 24 y KNM-ER 1813, los dos representantes de *H. habilis* (s.s.). Aunque su posición, en la parte inferior del intervalo de confianza de Pánidos, y el hecho de que las rectas de regresión sean divergentes, sitúan a estos cuatro individuos considerablemente más cerca de la recta de regresión de AMH que TM-266-01-060-1. Al hilo de lo comentado cabe destacar la cercanía entre D 2700, y OH 24 y KNM-ER 1813.

AL 444-2 y OH 5 se proyectan muy cerca del límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos, de tal forma que si lo comparamos con Pánidos tendrían áreas del paladar ligeramente pequeñas para sus dimensiones globales del cráneo, pero si el elemento de referencia es la recta de regresión de AMH se alejan considerablemente, más aún que D 2700, OH 24, KNM-ER 1813 y Sts 5. KNM-ER 406 se sitúa bastante cerca del límite superior del intervalo de confianza de AMH, y en relación a OH 5, presenta un área del paladar relativamen-

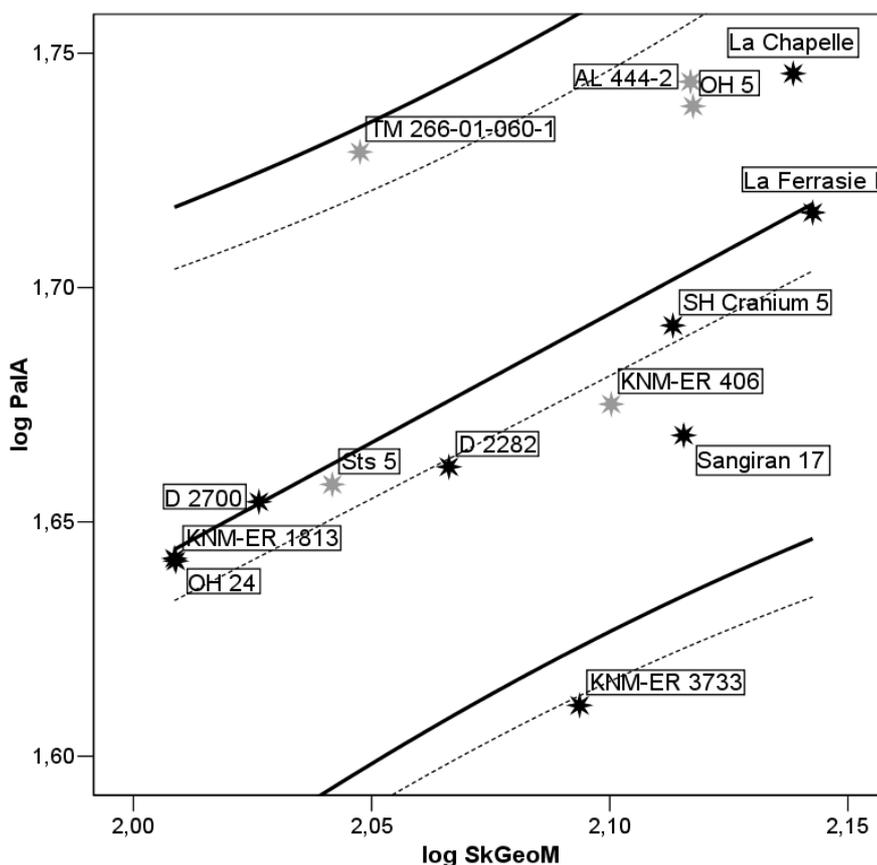


Fig. 51.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log PalA (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

te pequeña para la medida global de su cráneo. D 2282 ocupa un punto intermedio en el espacio producido entre los intervalos de confianza, y comparado con D 2700 presenta un área del paladar disminuido, aunque si el referente es la recta de regresión de AMH sería grande.

Por su parte, los representantes europeos del grupo Homo también presentan áreas del paladar –absolutos y relativos– conspicuas si se comparan con AMH. Concretamente, La Chapelle-aux-Saints aporta el valor absoluto más alto para el área del paladar de todos los Homínidos analizados. SH Cranium 5 y La Ferrasie I, sin embargo, se acercan más a la tendencia mostrada por AMH para este par de variables.

Los dos únicos individuos que se incluyen dentro del intervalo de confianza de AMH son Sangiran 17, el cual se localiza cerca del límite superior de dicha referencia, y KNM-ER 3733 cuyo valor del área del paladar, en relación con su dimensión global del cráneo, es sorprendentemente pequeña y muy alejada de los *H. habilis*.

Son pocos los datos disponibles para Homínidos, no obstante, y con las reservas oportunas, el diagrama de dispersión de los grupos Homínidos y Homo (Fig. 51) puede contribuir a aclarar lo anteriormente expuesto. Tomando como referente la recta de regresión de Homínidos, TM-266-01-060-1, AL 444-2 y OH 5 se alejan mucho de la misma, mientras que Sts 5 y KNM-ER 406 se sitúan en torno a ella. Si el elemento de referencia es la recta de regresión de Homo, tenemos que seis representantes de este grupo –OH 24, KNM-ER 1813, D 2700, D 2282, SH Cranium 5 y La Ferrasie I– se ciñen en torno a la misma, mientras que los individuos que se alejan son La Chapelle-aux-Saints, hacia el límite superior del intervalo de confianza, y KNM-ER 3733, el cual excede el límite inferior del intervalo de confianza de Homo. De cualquier forma, la amplitud de los intervalos de confianza de ambos grupos limita las inferencias que se puedan establecer a partir de estos resultados.

Log SkGeoM-Log TempFMinB

Los resultados obtenidos a partir de la regresión establecida entre la dimensión global del cráneo y la anchura mínima de la fosa temporal son los que a seguidamente se detallan. De todas las pendientes obtenidas, la única que no es significativamente distinta de cero ($p < 0,05$) es la correspondiente a Homínidos (Tabla 4), el resto alcanza el nivel de significación mínimo, aunque en diferente grado. Total obtiene $p < 0,05$ (Tabla 1); para AMH $p < 0,001$ (Tabla 2); para Pánidos $p < 0,001$ (Tabla 3); y para Homo $p < 0,02$ (Tabla 5). Los coeficientes de determinación son modestos en general, aunque Pánidos exhibe un notable valor: 0,87 (Tabla 3). El resto de grupos analizados se distribuye de la siguiente manera: Total 0,09 (Tabla 1); AMH 0,1 (Tabla 2); Homo 0,37 (Tabla 5). Las pendientes que son significativamente diferentes de uno son las correspondientes a Total (Tabla 6; $p < 0,001$); AMH (Tabla 7; $p < 0,001$); y Homo (Tabla 10; $p < 0,001$). Todos los valores de las pendientes son menores de uno (Total: $b = 0,28$; Tabla 1; AMH: $b = 0,49$; Tabla 2; Homo: $b = -0,38$; Tabla 5) por lo que las tendencias de estos grupos son alométricamente negativas. Además para el caso de Homo la pendiente es negativa (Tablas 5), es decir, que cuanto mayor es la dimensión global de cráneo menor es la anchura mínima de la fosa temporal. Para Homínidos no se ha incluido el resultado la prueba t

para comprobar si la pendiente es significativamente diferente de uno por no existir pendiente, y para Pánidos (Tabla 8) la prueba t no permite descartar la isometría.

En relación a las pendientes que son significativamente diferentes entre sí, salvo donde participa Homínidos, el resto de comparaciones arroja resultados positivos, alcanzando las tres un nivel de significación $p < 0,001$: AMH/Pánidos (Tabla 11); AMH /Homo (Tabla 12); y Pánidos/Homo (Tabla 15).

La representación en el diagrama de dispersión (Fig. 52) merece algunos comentarios. En primer lugar se produce una nítida separación entre los grupos AMH y Pánidos, con las rectas de regresión divergiendo de forma acusada. Los representantes del grupo Pánidos presenta una proyección homogénea, y de él se separan claramente *P. pygmaeus* incluidos en este análisis. Si comparamos a los orangutanes con Pánidos se observa que aquéllos presentan una mayor anchura mínima de la fosa temporal en relación a la dimensión global del cráneo, ya que la totalidad de la muestra excede el límite superior del intervalo de confianza de Pánidos. Junto con los orangutanes se coloca uno de los Homínidos fósiles incluidos en este análisis: KNM-ER 406, cuya anchura mínima de la fosa temporal excede incluso lo esperado para Pánidos. Comparado con OH 5, KNM-ER 406 presenta una anchura mínima de la fosa temporal muy desarrollada. Los Homínidos que entran dentro del intervalo de confianza de Pánidos son TM-266-01-060-1, AL 444-2, Sts 5, KNM-ER 1813 y, un sorprendente LB-1. El único representante de la especie *S. tchadensis* se sitúa muy cerca del límite superior del intervalo de confianza de Pánidos, mostrando una relación entre estas dos variables semejante a la de *P. troglodytes*. OH 5 se muestra cerca de la recta de regresión de este mismo grupo y AL 444-2 desciende hasta situarse casi sobre el límite inferior del intervalo de confianza. Por su parte, Sts 5, al igual que OH 5, se sitúan muy cerca de la recta de regresión. Los dos representantes de *Homo* que se agrupan con los Pánidos, KNM-ER 1813 y LB-1, también se proyectan en el ámbito del límite inferior del intervalo de confianza de los simios del viejo mundo

Por su parte, AMH muestra una mayor heterogeneidad, algo presumible por su coeficiente de determinación (Tabla 2), con cuatro individuos que no alcanzan el límite inferior del intervalo de confianza: dos de la muestra de La Torrecilla, uno de Tohoku, y el único representante de la muestra de AMH analizada que hunde sus raíces en el Pleistoceno Medio, BOU-VP-16/1. Por lo que respecta a los individuos que exceden el límite de confianza encontramos tres representantes de la colección de Tohoku, uno de La Torrecilla y dos del Paleolítico Superior europeo, Obercassel 1 y San Teodoro III. Dentro de los límites del intervalo de confianza de AMH también se sitúan todos los representantes de *Homo* a partir de *H. ergaster* –KNM-ER 3733 incluido-, y con la clara excepción de Petralona, parece existir una tendencia hipotrófica de la musculatura temporal respecto a la dimensión global del cráneo.

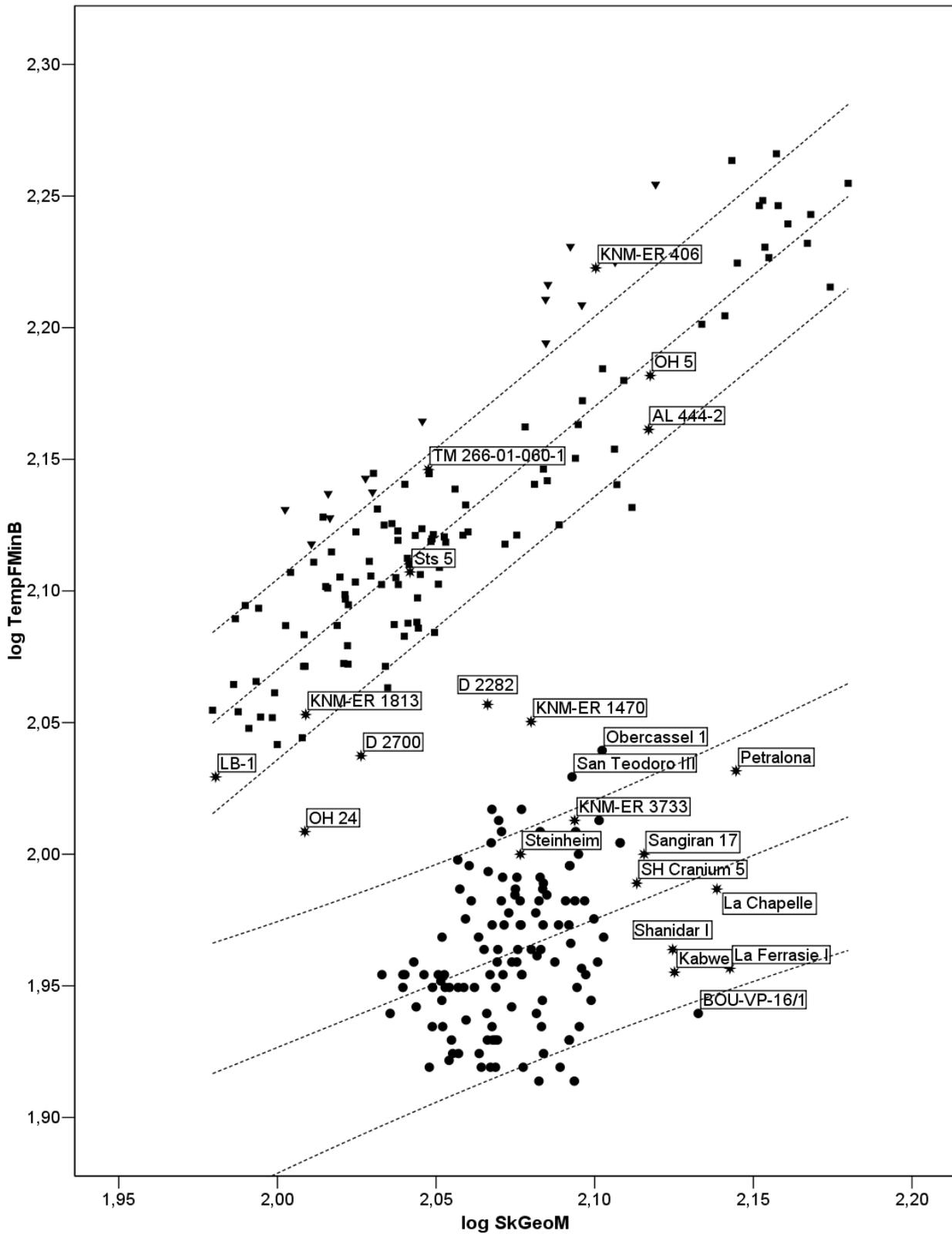


Fig. 52.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log TempFMinB. Leyenda, ver Fig. 2

Los representantes de Homínidos que ocupan el hiato formado por los límites de los intervalos de confianza de AMH y Pánidos son KNM-ER 1470, OH 24, D 2700 y D 2282. De

ellos, OH 24 es el que presenta un valor de la anchura mínima de la fosa temporal más baja en relación con la dimensión global de su cráneo, mientras que, si comparamos KNM-ER 1470 con D 2282, aquél muestra una disminución de la anchura mínima de la fosa temporal relativa a su dimensión global del cráneo. D 2700 comparte con D 2282 el ser los dos cráneos de este grupo que más se acercan a Pánidos.

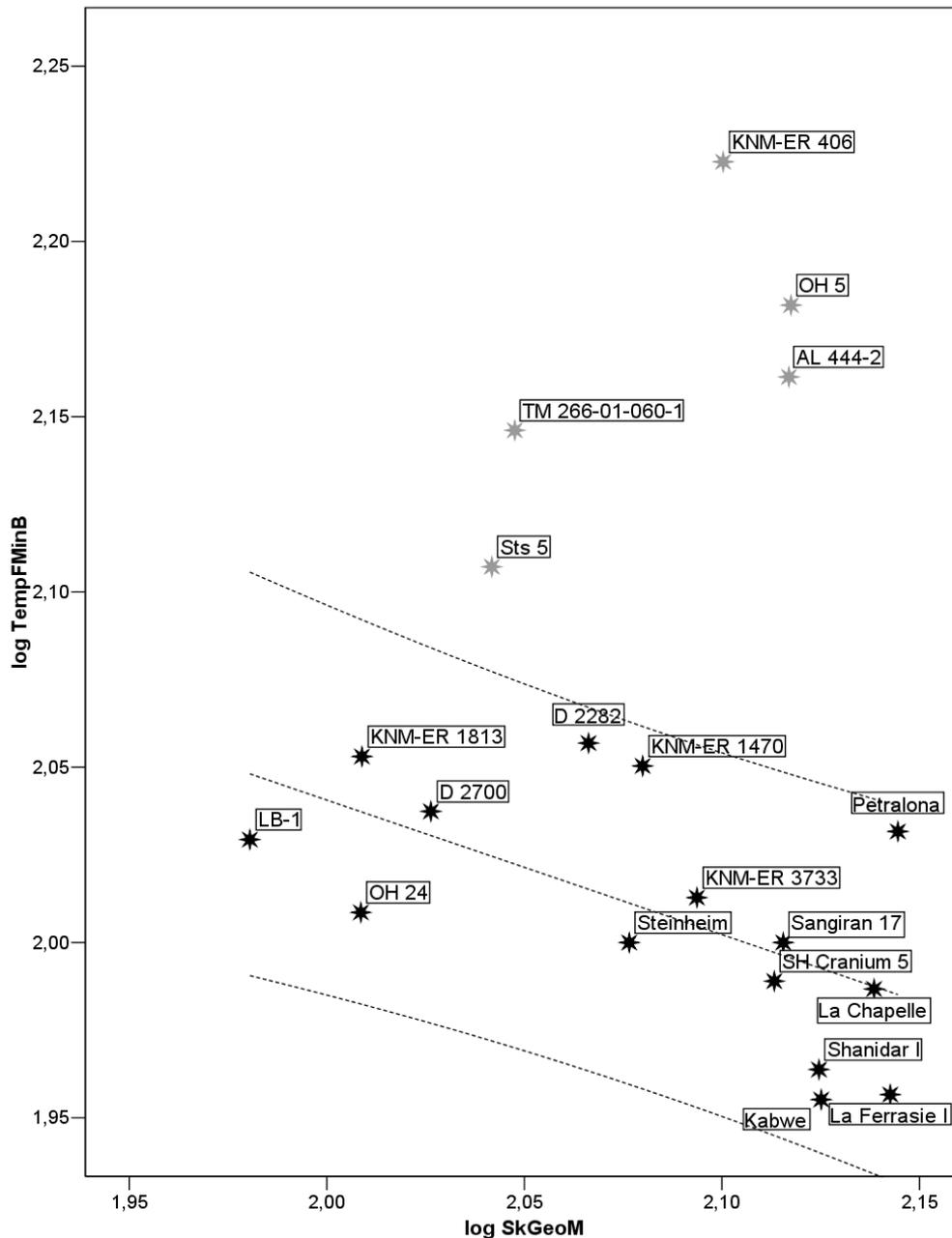


Fig. 53.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log TempFMinB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Con referencia a los grupos Homínidos y Homo, al ser cero la pendiente del primero, en el diagrama de dispersión sólo se ha incluido la pendiente, y los límites del intervalo de

confianza del segundo (Fig. 53). Como ya se ha comentado anteriormente, la pendiente generada por la regresión entre la dimensión global del cráneo y la anchura mínima de la fosa temporal, es negativa. Dentro de la tendencia de *Homo*, los tres cráneos que más se acercan al límite superior del intervalo de confianza son KNM-ER 1470, D 2282 y Petralona, mientras que los que más se aproximan al límite inferior son Kabwe, Shanidar I, La Ferrasie I y OH 24. El resto de cráneos del grupo *Homo* se aglutinan en torno a la recta de regresión. En cuanto a los Homínidos pertenecientes a géneros diferentes de *Homo*, ninguno de ellos se proyecta dentro del intervalo de confianza establecido. Por su parte los representantes del grupo Homínidos de géneros distintos a *Homo* muestran grandes anchuras mínimas de la fosa temporal, tanto en términos absolutos como relativos, en comparación con *Homo*. De entre ellos destaca KNM-ER 406 que se sitúa a una considerable distancia de OH 5 y AL 444-2. Por debajo de estos y por encima del intervalo de confianza de *Homo* se proyectan TM-266-01-060-1 y Sts 5.

Log SkGeoM-Log SnL

La última regresión entre la dimensión global del cráneo y otra variable craneal corresponde a la efectuada entre log SkGeoM y log SnL. Los parámetros analizados se resumen de la siguiente forma. Las únicas pendientes que son significativamente diferentes de cero son las correspondientes a Total (Tabla 1; $p < 0,001$) y Pánidos (Tabla 3; $p < 0,001$), siendo el coeficiente de determinación del primero 0,09, y el del segundo 0,93. En cuanto a si las pendientes son significativamente diferentes de uno, ambas lo son ($p < 0,05$). Total (Tabla 6; $b = 0,67$; $p < 0,05$) presenta una tendencia alométricamente negativa, mientras que Pánidos (Tabla 8; $b = 1,3$; $p < 0,001$) exhibe una tendencia alométricamente positiva. Dados los resultados, no cabe comparación alguna entre pendientes.

En cuanto a la proyección en el espacio bivariante (Fig. 54) se producen dos grupos claramente separados, de un lado Pánidos, y de otro el formado por AMH. Pánidos forma un grupo muy homogéneo y bien diferenciado de los grandes simios asiáticos, quienes exhiben, en comparación con sus parientes africanos, un mayor valor de la variable independiente respecto a la dependiente. Por ello todos *P. pygmaeus*, salvo un individuo que cae sobre el límite superior del intervalo de confianza, exceden dicha referencia. Ninguno de los individuos del grupo Homínidos muestra la tendencia expresada por Pánidos al presentar aquéllos valores relativos de la longitud del hocico menores a la de los grandes simios africanos.

Si tomamos como referencia visual el límite superior del intervalo de confianza de la recta de AMH se percibe como algunos representantes de Homínidos poseen valores de la longitud del hocico grandes en relación a AMH. Esto sucede con los Homínidos de géneros distintos de *Homo* y con los primeros representantes de este género. No obstante, AL 444-2, TM-266-01-060-1, Sts 5, OH 5 y KNM-ER 406 se alejan bastante del límite superior por este orden. Mientras, KNM-ER 1470, OH 24, KNM-ER 1813, D 2700 y D 2282 se concentran en las

cercanías del mismo. Con esta variable sucede algo semejante a lo ocurrido en la anterior regresión,

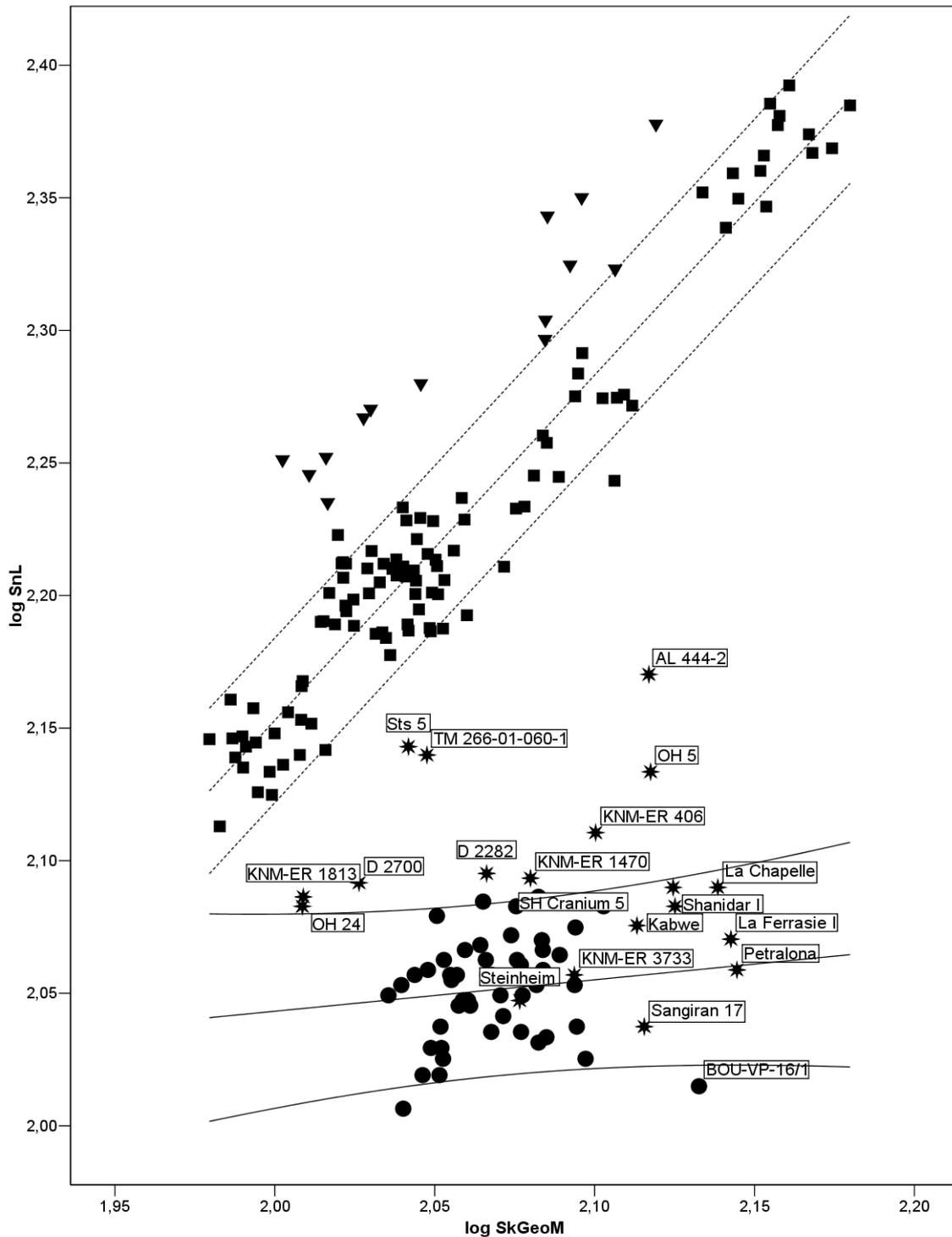


Fig. 54.- Diagrama de dispersión $\log \text{SkGeoM}$ - $\log \text{SnL}$. Leyenda, ver Fig. 2

todos los *Homo* a partir de *H. ergaster* se agrupan bien con AMH.

Ahora bien si atendemos a la proyección de los grupos Homínidos y Homo (Fig. 55) se puede observar que la tendencia dentro de éste es a un mantenimiento de la longitud del hocico a medida que aumenta la dimensión global del mismo. Entre los Homínidos no Homo, AL 444-2 dispone de un hocico largo si lo comparamos con OH 5, mientras que Sts 5 y TM-266-01-060-1 presentan valores absolutos intermedios entre ambos. Dentro de ellos, el individuo que más se acerca a los valores obtenidos por los representantes del grupo Homo es KNM-ER 406.

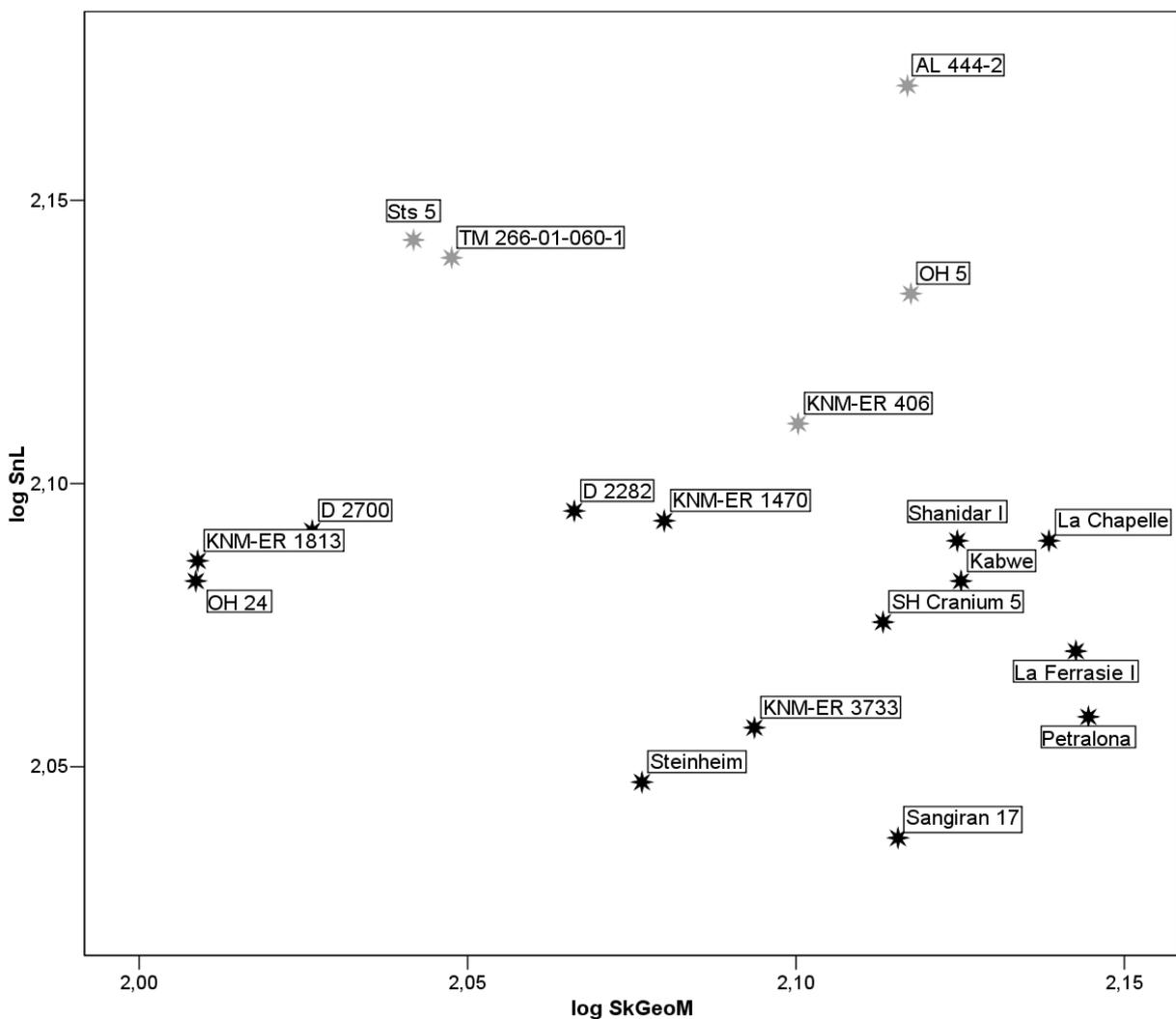


Fig. 55.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log SnL (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 3

Log SkGeoM-Log C'BL

Para las regresiones en las que están implicadas variables dentales se cuenta con menos individuos. Esto supone una limitación importante, sobre todo para los representantes de la familia Hominidae ya que bien no abundan los cráneos con dentición asociada, bien las medidas correspondientes a los datos odontométricos reciben menos atención individual que las craneométricas, no siendo publicadas. Por esta razón, no se han realizado regresiones para los grupos Homínidos y Homo.

La primera de las regresiones en las que implican variables dentales es la establecida entre la dimensión global del cráneo y la anchura bucolingual del canino superior. Los resultados son los que a continuación se comentan. Las tres pendientes obtenidas, Total (Tabla 1), AMH (Tabla 2) y Pánidos (Tabla 3) son significativamente distintas de cero ($p < 0,001$). Los coeficientes de correlación se resumen en: Total (Tabla 1) 0,3; AMH (Tabla 2) 0,12; y Pánidos (Tabla 3) 0,75. La prueba t para comprobar qué pendientes son significativamente distintas de la isometría arrojan que Total (Tabla 6) alcanza un nivel de significación $p < 0,02$; Pánidos (Tabla 8) se eleva hasta $p < 0,001$; mientras que AMH no supera el test y no puede descartarse que la pendiente no refleje una isometría. A tenor de los valores de las pendientes, Total (Tabla 1 y 6) presenta una tendencia alométricamente positiva, y Pánidos (Tabla 3 y 8) también, resultando tal tendencia más acusada que en el caso de Total.

La prueba para evaluar si las pendientes de AMH y Pánidos son significativamente diferentes entre sí alcanza el nivel de significación mínimo (Tabla 11; $p < 0,001$) y por tanto son estadísticamente distintas.

En relación a la proyección en el espacio bivariante (Fig. 56) tenemos que las pendientes se cortan en la parte inferior de la gráfica provocando un solapamiento de los intervalos de confianza cuando los valores de ambas variables son bajos. Así, se puede comprobar como dos de los individuos más pequeños de Pánidos (*P. paniscus*) se proyectan incluso por debajo del intervalo de confianza de AMH, compartiendo diez bonobos ambos intervalos de confianza. Por el mismo efecto, dos individuos del grupo AMH participan de ambos intervalos, mientras que tres alcanzan valores que los hacen proyectarse exclusivamente dentro del intervalo de confianza de Pánidos.

Pánidos presenta una distribución bastante homogénea con los *P. pygmaeus* nuevamente bien integrados dentro de la tendencia de los simios africanos. Tres de los Homínidos fósiles (TM-266-01-060-1, KNM-ER 1813 y D 2700) se proyectan dentro del intervalo de confianza de Pánidos y todos muy cerca de la recta de regresión.

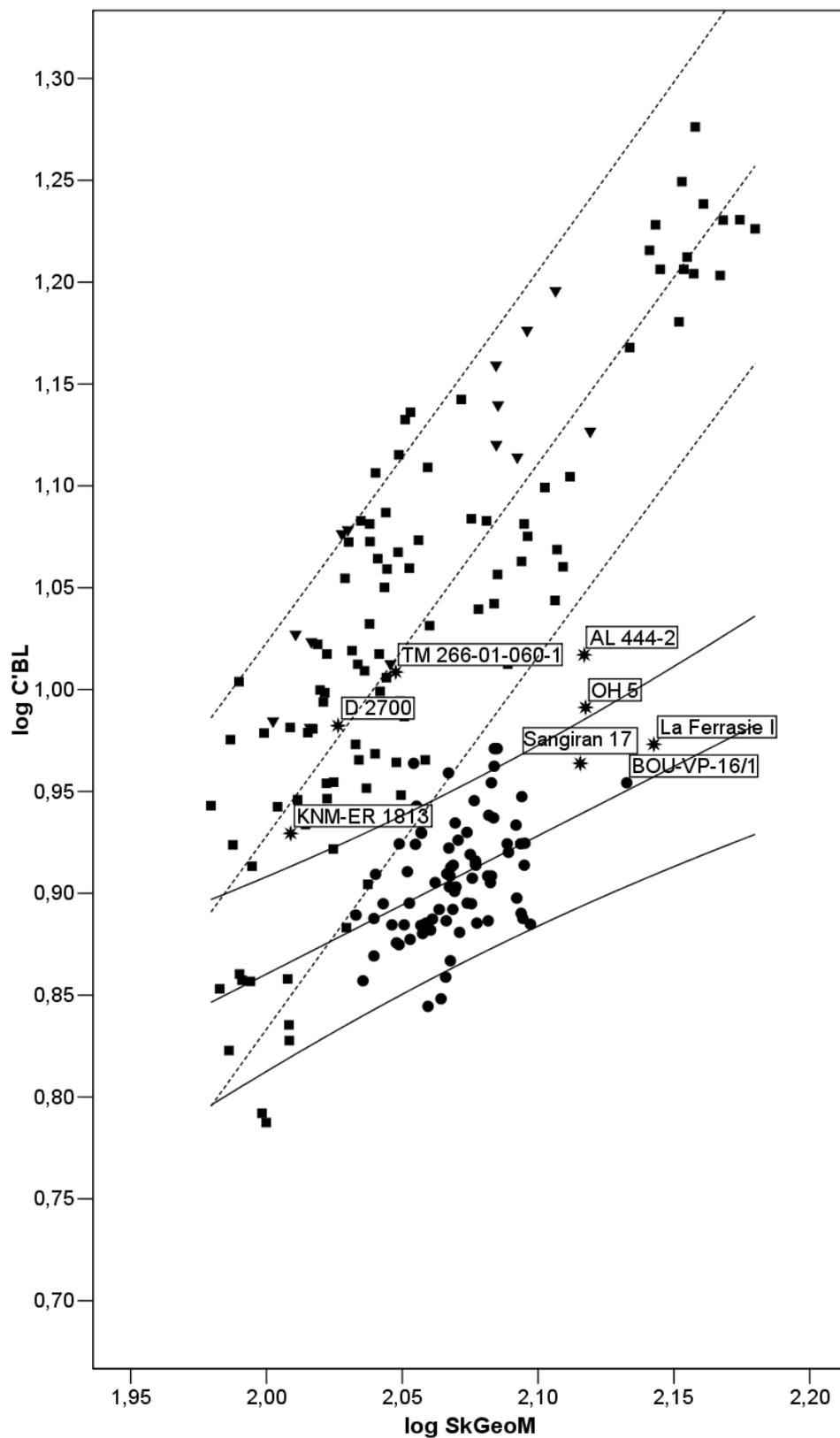


Fig. 56.- Diagrama de dispersión $\log SkGeoM$ - $\log C'BL$. Leyenda, ver Fig. 2

Otros dos miembros de Homínidos se reflejan en el espacio entre los dos intervalos de confianza, AL 444-2 y OH 5, presentando el primero un mayor valor en la anchura bucolingual del canino en relación con la dimensión global de su cráneo si se compara con el segundo. Por último, Sangiran 17 y La Ferrasie I se acomodan dentro del intervalo de confianza de AMH.

KNM-ER 1813 se encuentra muy cercano al límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos aunque también se puede vincular a la recta de regresión de AMH. Algo similar ocurre con OH 5 y, quizás, con AL 444-2. Lo que sí parece algo más claro es que tanto TM-266-01-060-1 como D 2700 presentan caninos muy desarrollados en sentido anteroposterior si se compara con la recta de regresión de AMH.

Log SkGeoM-Log C'MD

Los resultados obtenidos a partir de la regresión entre la dimensión global del cráneo y la longitud mesiodistal del canino superior son los que a continuación se detallan. Las tres pendientes correspondientes a los grupos Total (Tabla 1), AMH (Tabla 2) y Pánidos (Tabla 3) son significativamente diferentes de cero ($p < 0,001$). Por su parte, los coeficientes de determinación alcanzan los siguientes valores: Total (Tabla 1) 0,16; AMH (Tabla 2) 0,27 y Pánidos (Tabla 3) 0,73. Tanto AMH (Tabla 7; $p < 0,02$) como Pánidos (Tabla 8; $p < 0,001$) presentan valores para sus respectivas pendientes significativamente distintos de los correspondientes a la isometría, aunque con notables diferencias entre ambas. Así, mientras la pendiente de AMH (Tablas 2 y 7; $b = 0,62$) presenta una tendencia alométricamente negativa, la correspondiente a Pánidos (Tabla 3 y 8; $b = 1,94$) muestra una alometría fuertemente positiva.

Las pendientes de AMH y Pánidos (Tabla 11; $p < 0,001$) son significativamente distintas entre sí.

La proyección de las nubes de puntos en el espacio bivalente nos ofrece una diferenciación entre los grupos AMH y Pánidos más acusada que en el caso de la anchura bucolingual del canino superior (Fig. 57). En este caso las pendientes también resultan divergentes aunque a diferencia del caso anterior, no se produce solapamiento entre los intervalos de confianza de ambos grupos.

Pánidos vuelve a formar un grupo bastante homogéneo en el que vuelven a tener cabida los miembros de la especie *P. pygmaeus*. Por su parte, sólo uno de los Homínidos fósiles incluidos en este análisis, el D 2700, presenta un valor en la longitud mesiodistal del canino superior en relación a la dimensión global de su cráneo tal que se proyecta bien dentro del intervalo de confianza de Pánidos. Otros dos individuos pertenecientes al género *Homo*,

KNM-ER 1813 y KNM-ER 3733, alcanzan valores que les permiten proyectarse muy cerca del límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos. Mientras, AL 444-2 se sitúa en el hiato entre los límites inferior de Pánidos y superior de AMH aunque más cercano al primero.

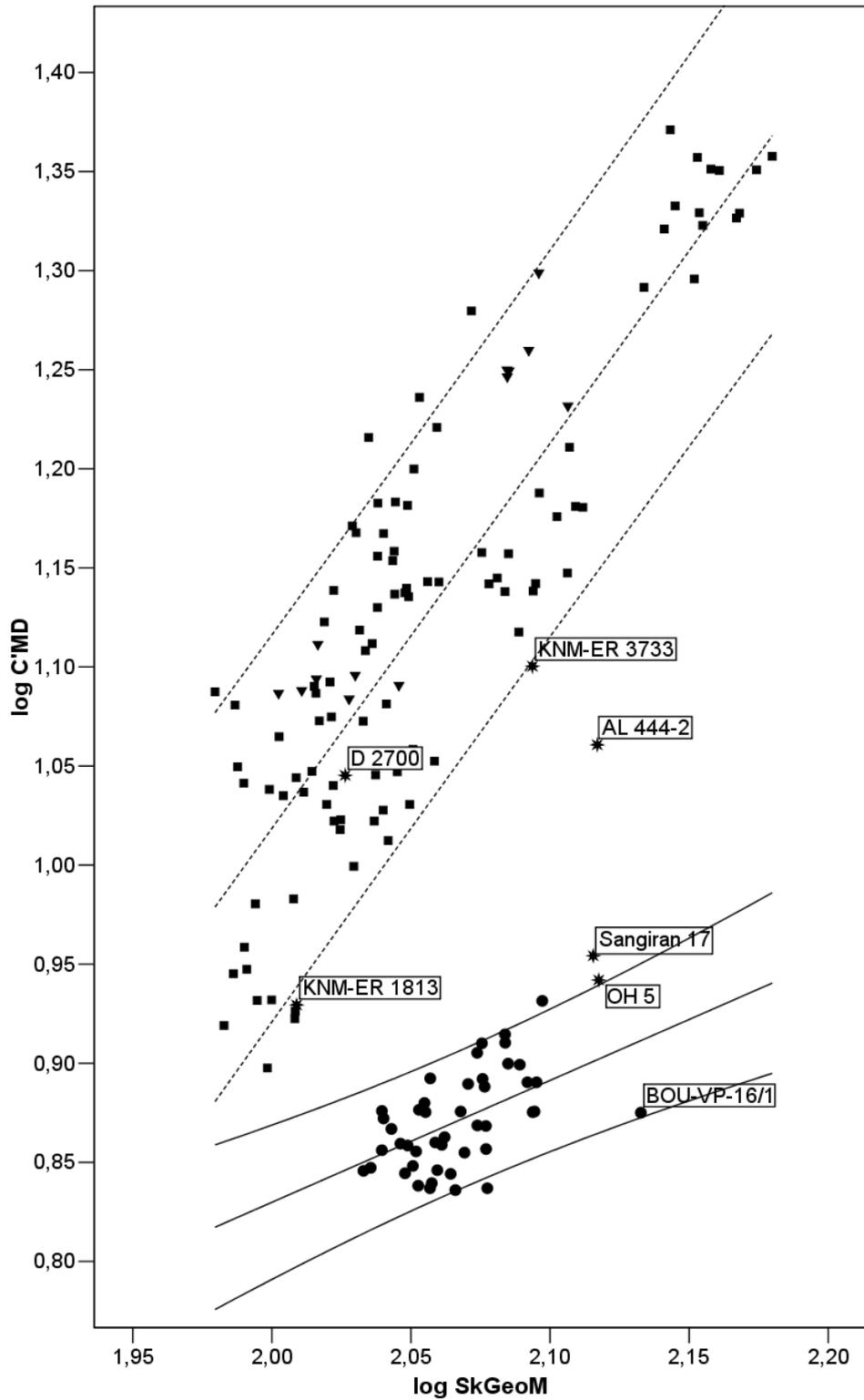


Fig. 57.- Diagrama de dispersión $\log SkGeoM$ - $\log C'MD$. Leyenda, ver Fig. 2

AMH presenta también cierta homogeneidad sin individuos que alcancen valores muy extremos. Destaca BOU-VP-16/1 situado entre los que menor valor presentan en la longitud mesiodistal del canino superior en relación a su dimensión total del cráneo. De los tres individuos Homínidos incluidos en el presente análisis entra dentro del intervalo de confianza de AMH, aunque dos de ellos, OH 5 y Sangiran 17, se proyectan muy cercanos al límite superior del intervalo de confianza de AMH.

En comparación con OH 5, AL 444-2 presenta un canino muy desarrollado en su longitud relativa. La misma tendencia se puede observar entre KNM-ER 1813 y D 2700, y entre KNM-ER 3733 y Sangiran 17. Entre éste y D 2700, las diferencias son sustanciales.

Log SkGeoM-Log C'A

Una vez analizadas las relaciones entre la dimensión global del cráneo y las dos medidas lineales correspondientes al canino superior se detallan los parámetros resultantes del uso del área del canino como variable dependiente. Las tres pendientes, Total (Tabla 1), AMH (Tabla 2) y Pánidos (Tabla 3) son significativamente distintas de cero ($p < 0,001$). Los coeficientes de determinación son muy similares a los obtenidos en las regresiones anteriores (Tablas 1-3). Las pendientes significativamente distintas de la isometría corresponden a Total (Tabla 6; $p < 0,05$); y a Pánidos (Tabla 8; $p < 0,001$). Ambas son positivas puesto que las pendientes son mayores de dos (Tablas 1, 3, 6 y 8). Para el caso de AMH (Tabla 7) no puede descartarse la isometría, aunque el valor de $p = 0,056$ es muy cercano al nivel mínimo de significación.

Las pendientes de AMH y de Pánidos son significativamente diferentes entre sí ($p < 0,002$; Tabla 11).

En cuanto a la proyección en el espacio bivariante (Fig. 58) se reitera el escenario en el que las rectas de regresión son divergentes y los intervalos de confianza de AMH y Pánidos se solapan en la parte inferior. Ningún AMH cae dentro del intervalo de confianza de Pánidos. Ahora bien, cuatro individuos de Pánidos (hembras de *P. paniscus*) presentan valores de la dimensión global del cráneo y del área del canino superior que los hacen que entren dentro de la región de confianza de AMH, aunque muy cerca del límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos.

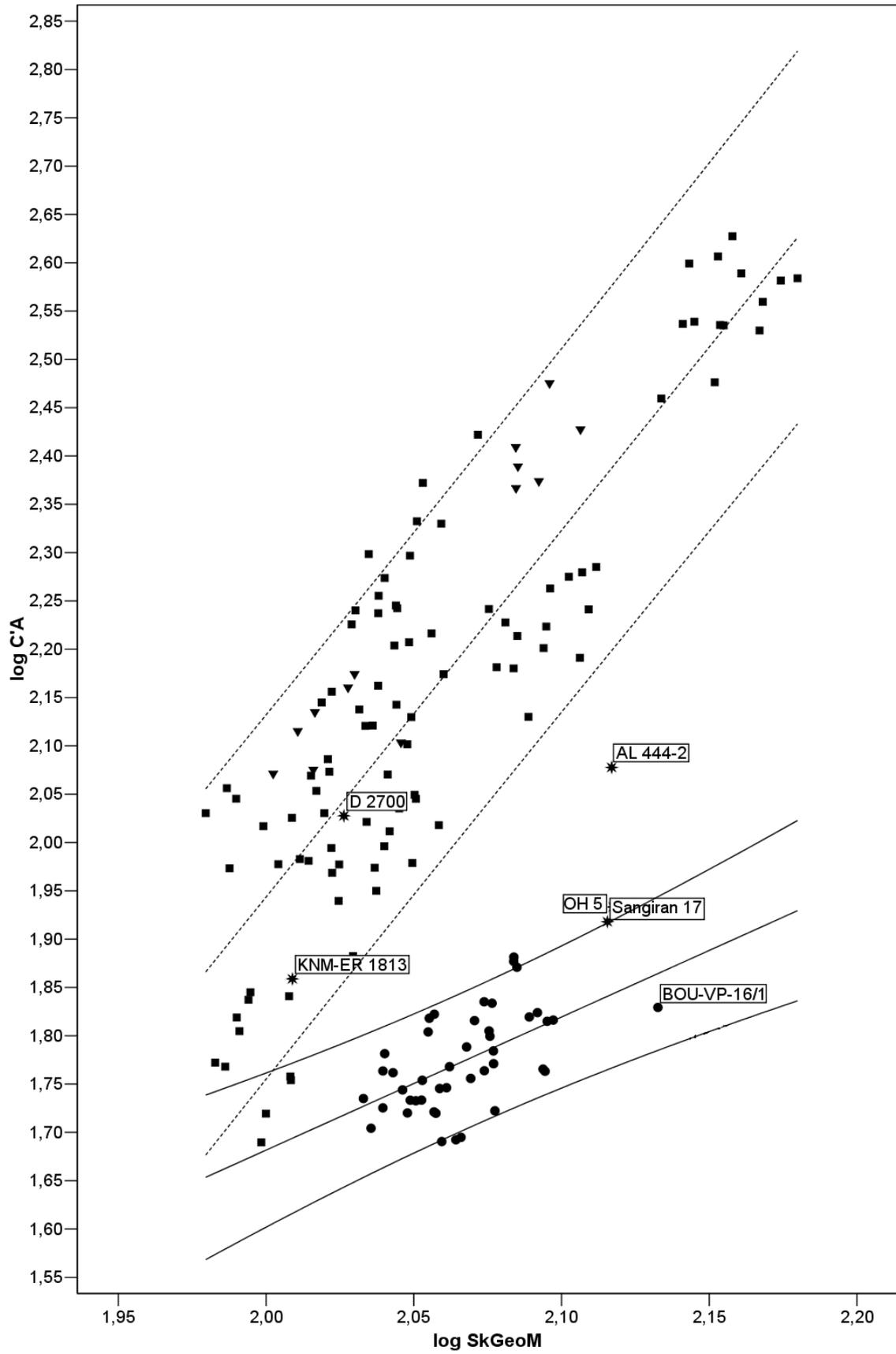


Fig. 58.- Diagrama de dispersión $\log SkGeoM$ - $\log C'A$. Leyenda, ver Fig. 2

Pánidos vuelve a ser el grupo más homogéneo, e incluye entre sus límites a los individuos de *P. pygmaeus*. Son dos, KNM-ER 1813 y D 2700, los Homínidos que se proyectan dentro del intervalo de confianza de Pánidos. De ellos, D 2700 es el que más se aleja de la recta de regresión de AMH.

Igualmente son tres los individuos pertenecientes al grupo Homínidos los que se proyectan en el espacio intermedio entre las regiones de confianza de AMH y Pánidos, AL 444-2, OH 5 y Sangiran 17. A diferencia del primero, el representante de *A. boisei* y el de *H. erectus* se acercan mucho al límite superior del intervalo de confianza de AMH, y AL 444-2 en comparación con OH 5 alcanza un alto valor del área del canino relativo a su dimensión global del cráneo.

Log SkGeoM-Log M1'BL

La regresión entre la dimensión global del cráneo y la anchura bucolingual del primer molar superior arroja los siguientes resultados. La pendiente de Total ($p < 0,001$; Tabla 1) resulta significativamente distinta de cero; la correspondiente a AMH también lo es ($p < 0,02$; Tabla 2); y Pánidos alcanza un nivel de significación ($p < 0,001$; Tabla 3). Los coeficientes de determinación (Tablas 1-3) se resumen de la siguiente forma: Total presenta un valor de 0,35; AMH desciende hasta 0,09; y Pánidos se eleva hasta 0,74. De las tres pendientes sólo AMH (Tabla 7) presenta un valor de $p (< 0,02)$ que permite afirmar que es significativamente distinta de uno. Dado el valor de la pendiente ($b = 0,52$) la pendiente se considera alométricamente negativa. Para Total (Tabla 6) y Pánidos (Tabla 8) no se puede descartar la isometría.

Las pendientes de AMH y Pánidos son también significativamente diferentes entre sí (Tabla 11; $p < 0,05$).

La proyección de los valores de estas dos variables (Fig. 59) refleja un alto grado de solapamiento en la zona inferior de los intervalos de confianza de AMH y Pánidos. Incluso dos individuos pertenecientes a la muestra de Tohoku, y uno correspondiente a la muestra de La Torrecilla se sitúan en una zona del intervalo de confianza de Pánidos no compartido con AMH. Por otra parte, un individuo *P. troglodytes* se proyecta sobre el límite inferior del intervalo de confianza de AMH.

En referencia a los individuos englobados dentro de Homínidos descuellos la posición de OH 5, quien presenta los mayores valores absoluto y, sobre todo, relativo de todos los individuos incluidos en este análisis. AL 444-2 se sitúa muy en una posición intermedia entre la recta de regresión de Pánidos y el límite superior del intervalo de confianza de AMH. Tres de los más tempranos representantes de *Homo*, KNM-ER 1813, D 2700 y D 2282 también se

sitúan dentro del rango de Pánidos, e incluso D 2700 alcanza el límite superior del intervalo de confianza de Pánidos.

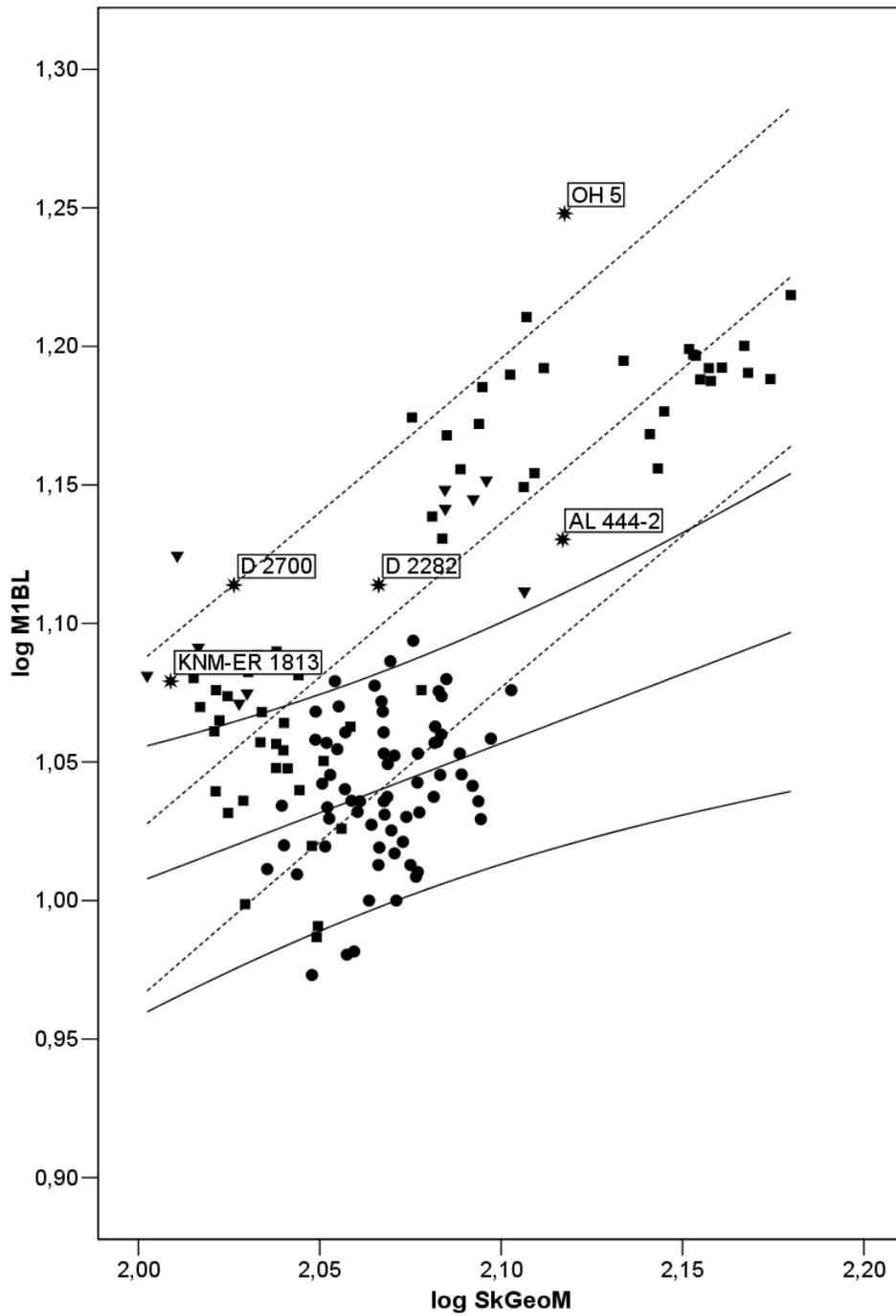


Fig. 59.- Diagrama de dispersión $\log SkGeoM$ - $\log M1'BL$. Leyenda, ver Fig. 2

Log SkGeoM-Log M1'MD

La otra medida lineal del primer molar superior incorporada a este análisis como variable dependiente es la anchura mesiodistal. Al igual que ocurre para la regresión anterior, se produce un gran solapamiento entre los valores más bajos de las proyecciones de AMH y Pánidos, de tal forma que sólo ocho individuos de la muestra de La Torrecilla y BOU-VP-16/1 (24,3% del total de la muestra) no entran dentro del intervalo de confianza de Pánidos (Fig. 60). Las pendientes significativamente diferentes de cero son las correspondientes a Total ($p < 0,001$; Tabla 1) y Pánidos ($p < 0,001$; Tabla 3). AMH ($p = 0,07$; Tabla 2), aunque por muy poco, no alcanza el nivel mínimo de significación para rechazar la hipótesis nula. Los coeficientes de determinación obtenidos para los grupos cuyas pendientes son significativamente distintas de cero son: Total ($R^2 = 0,5$; Tabla 1) y Pánidos ($R^2 = 0,76$; Tabla 3). La única pendiente en la cual se puede descartar la isometría es la proporcionada por Pánidos ($p < 0,001$; Tabla 8) y dado el valor de la pendiente (Tabla 3; $b = 1,38$) se confirma que se trata de una relación alométricamente positiva.

Puesto que la regresión entre log SkGeoM y log M1'MD no es estadísticamente diferente de cero para AMH no cabe comparar su pendiente con la de Pánidos para determinar si entre ambas las diferencias resultan significativas.

En cuanto a la proyección en el diagrama de dispersión, y como ya se ha comentado, nos encontramos ante un contexto muy parecido al de la anterior regresión. Sólo que dos *P. pygmaeus* sobrepasan con creces el límite superior del intervalo de confianza de Pánidos.

Siempre y cuando el elemento de referencia sea la pendiente de AMH, los Homínidos fósiles, salvo La Ferrasie I, presentan dimensiones mediolaterales de sus respectivos primeros molares superiores grandes en relación con su dimensión global del cráneo. Ahora bien, si tomamos la recta de regresión de Pánidos, los que presentan mayores valores de la variable dependiente en relación a la independiente son KNM-ER 1813 y D 2700, individuos que exceden el límite superior del intervalo de confianza de dicho grupo. Los otros cinco ejemplos de Homínidos que han sido incluidos entran bien dentro del referido intervalo, siendo los que más cerca se sitúan del límite superior del intervalo de confianza de Pánidos AL 444-2 y OH 5, ambos con valores para ambas variables muy similares. TM-266-01-060-1 se proyecta cercano a la recta de regresión de Pánidos, aunque próximo también al límite superior del intervalo de confianza de AMH. D 2282 alcanza valores que lo sitúan en la zona media del intervalo de confianza de Pánidos mientras que KNM-ER 3733 se proyecta sobre la recta de regresión de este Pánidos. Por último, La Ferrasie I se sitúa muy cercano a BOU-VP-16/1 y dentro del intervalo de confianza de AMH.

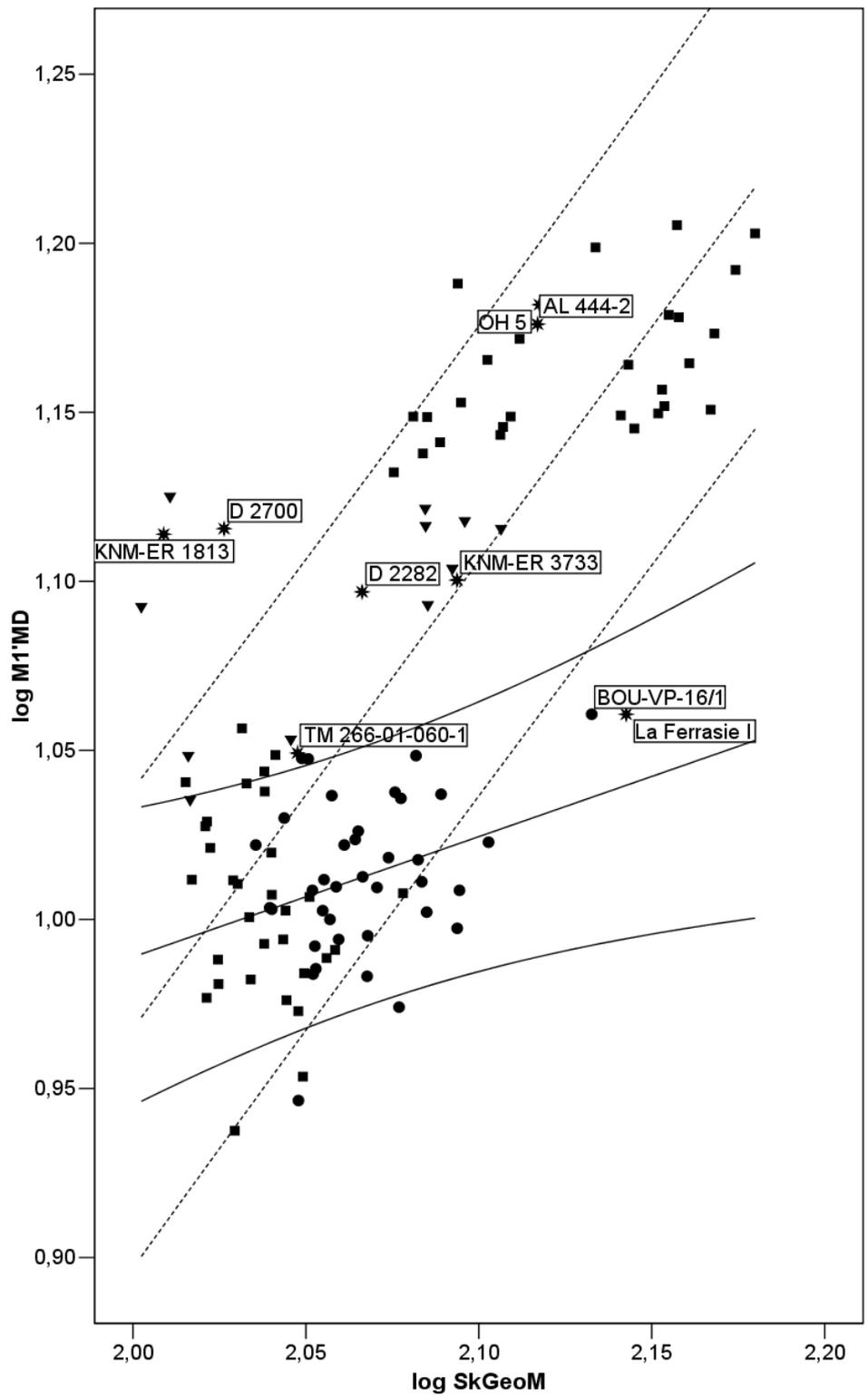


Fig. 60.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log M1'MD. Leyenda, ver Fig. 2

Log SkGeoM-log M1'A

Para finalizar el apartado de regresiones en las que actúa como variable independiente la variable que da cuenta de las dimensiones globales del cráneo se propone como variable dependiente el área del primer molar superior. Las tres pendientes obtenidas son significativamente diferentes de cero. Para Total y Pánidos el nivel de significación alcanza $p < 0,001$ (Tablas 1 y 3); mientras que para AMH se reduce a $p < 0,05$ (Tabla 2). Los coeficientes de determinación se sintetizan de la siguiente forma: Total alcanza 0,49 (Tabla 1); AMH disminuye hasta 0,13 (Tabla 2); y para Pánidos se incrementa hasta 0,77 (Tabla 3). Para las pendientes obtenidas a partir de los grupos AMH (Tabla 6) y Pánidos (Tabla 8) se puede descartar la isometría con un nivel de significación $p < 0,01$, aunque existe una diferencia en la tendencia alométrica subyacente en cada caso. Así, para Pánidos la pendiente mayor de dos (Tablas 3) la relación alométrica es positiva; mientras que para AMH la pendiente menor de dos (Tablas 2) determina que la tendencia alométrica es negativa.

Las pendientes de AMH y Pánidos son significativamente distintas entre sí (Tabla 11) a un nivel de significación $p < 0,01$.

La proyección en el espacio bivariante (Fig. 61) es, en términos generales, similar a las dos anteriores en las que participaban las variables lineales del primer molar superior, destacando de nuevo el solapamiento en la parte inferior de los intervalos de confianza. En esta caso, ninguno de los miembros del grupo Homínidos tiene valores en ambas variables que le permitan entrar dentro del rango de AMH, a pesar de su extenso intervalo de confianza. Respecto a la recta de regresión de AMH, el que individuo que presenta una mayor área del primer molar superior en relación a la dimensión global de su cráneo es, de nuevo OH 5, seguido de AL 444-2, D 2700, y KNM-ER 1813 y D 2282. Ahora bien, si tomamos como referencia la recta de regresión de Pánidos, los que más se alejan de la misma superando el límite superior del intervalo de confianza son KNM-ER 1813 y D 2700, seguidos de OH 5. Por su parte, AL 444-2 y D 2282 se proyectan cerca de la recta de regresión, presentando el cráneo de Dmanisi un valor relativo del área del primer molar superior algo mayor que el fósil de Hadar. Sea como fuere, OH 5, y KNM-ER 1813 y D 2700 presentan unas magnitudes del área del M1' respecto a las dimensiones globales de sus cráneos mayores que las vistas para AL 444-2, y D 2282 respectivamente.

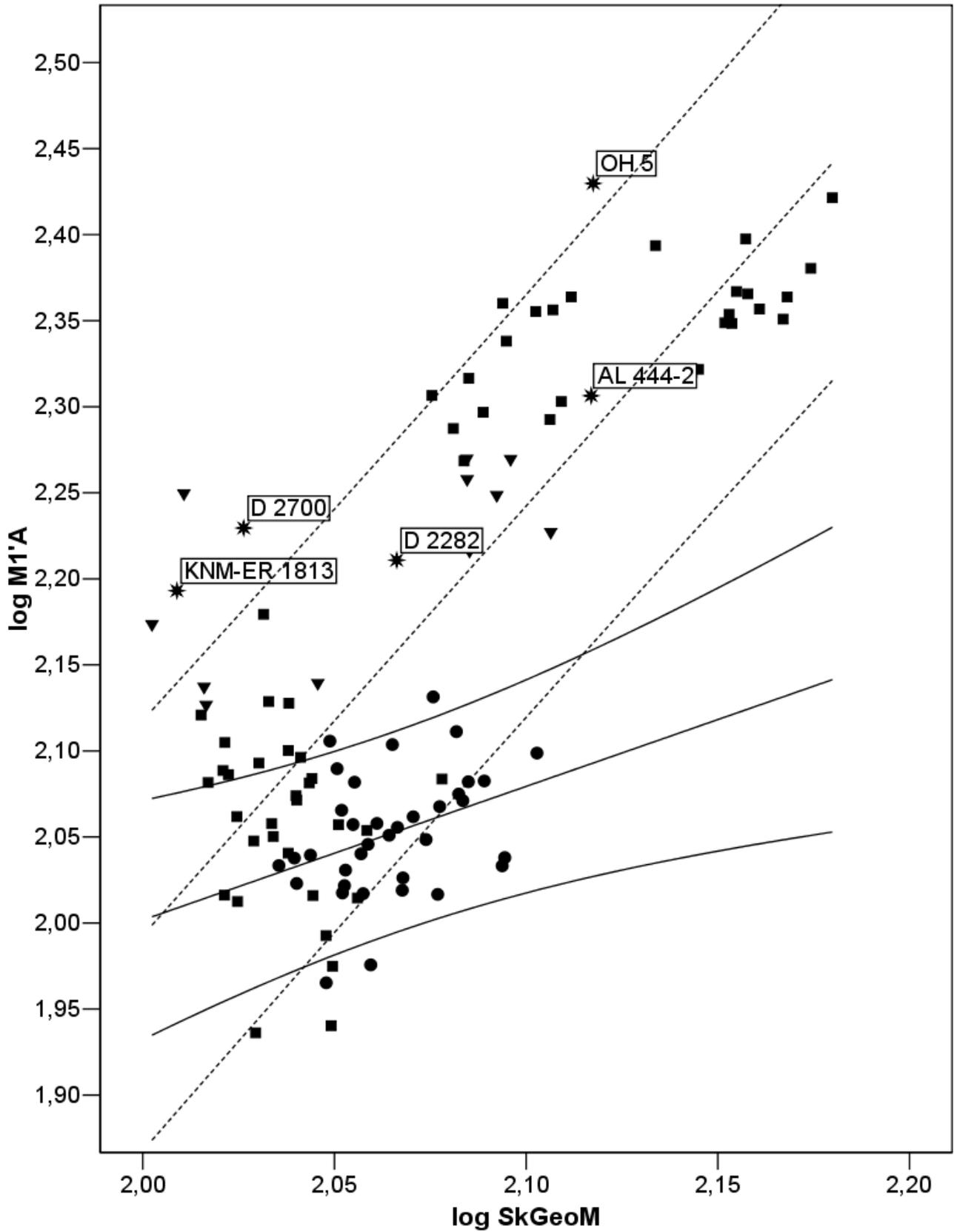


Fig. 61.- Diagrama de dispersión log SkGeoM-log M1'A. Leyenda, ver Fig. 2

3.2.- Regresiones simples

log SkL–log NSkL

log BiZygB–log NSkB

Para esta sección del estudio se han considerado como variables independientes las dos variables que dan cuenta de la máxima longitud (log SkL) y la máxima anchura del cráneo (log BiZygB), y como variables dependientes la longitud del neurocráneo (log NSkL) y la anchura del mismo (log NSkB), todas transformadas logarítmicamente. Se han considerado cinco grupos: Total, AMH, Pánidos, Homínidos y Homo con la intención de vislumbrar las tendencias dentro de cada grupo y si existen diferencias significativas entre los patrones de los mismos.

Con la excepción de Total, descuella la alta significación alcanzada por las regresiones entre la longitud del cráneo y la del neurocráneo, (Tabla 1). También, que dentro para cada grupo existe una menor intensidad en la relación cuando la regresión implica a la anchura bicigomática y la anchura del neurocráneo. Hay que destacar que dos pendientes –Total y Homínidos– no son significativamente distintas de cero, cuando la regresión se establece entre la anchura bicigomática y la anchura del neurocráneo (Tabla 1). Salvo los grupos Homínidos y Homo, el resto presentan pendientes que son distintas a la isometría (Tabla 2).

Los diagramas de dispersión (Fig. 1 y 3) desvelan que para ambas regresiones (Total) se forman grupos bien definidos en los que una buena parte de los Homínidos se sitúa en una posición intermedia entre AMH y Pánidos.

| Total | n | s.e. (x) | s.e. (y) | <i>p</i> | R ² | F | b | d.t. (b) | a | d.t. (a) |
|---------------------|-----|----------|----------|-----------------|----------------|--------|--------|----------|---------|----------|
| log SkL-log NSkL | 201 | 0,0629 | 0,0772 | 8,66E-17 | 0,295 | 83,1 | 0,6659 | 0,0731 | 0,6512 | 0,1681 |
| log BizygB-log NSkB | 326 | 0,0479 | 0,0731 | 0,5093 | 0,001 | 0,4 | 0,0560 | 0,0848 | 1,9565 | 0,1795 |
| AMH | | | | | | | | | | |
| log SkL-log NSkL | 52 | 0,0205 | 0,0198 | 2,56E-15 | 0,717 | 126,8 | 0,8175 | 0,0726 | 0,3887 | 0,1662 |
| log BizygB-log NSkB | 170 | 0,0311 | 0,0186 | 1,65E-17 | 0,351 | 91,0 | 0,3542 | 0,0371 | 1,3869 | 0,0783 |
| Pánidos | | | | | | | | | | |
| log SkL-log NSkL | 114 | 0,0771 | 0,0629 | 6,68E-67 | 0,931 | 1514,0 | 0,7866 | 0,0202 | 0,3379 | 0,0466 |
| log BizygB-log NSkB | 116 | 0,0604 | 0,0200 | 1,25E-10 | 0,305 | 50,1 | 0,1828 | 0,0258 | 1,6086 | 0,0547 |
| Homínidos | | | | | | | | | | |
| log SkL-log NSkL | 21 | 0,0526 | 0,0633 | 1,64E-08 | 0,820 | 86,7 | 1,0914 | 0,1172 | -0,2667 | 0,2690 |
| log BizygB-log NSkB | 26 | 0,0486 | 0,0720 | 0,0565 | 0,143 | 4,0 | 0,5610 | 0,2800 | 0,8993 | 0,6012 |
| Homo | | | | | | | | | | |
| log SkL-log NSkL | 15 | 0,0567 | 0,0621 | 1,02E-09 | 0,948 | 236,2 | 1,0657 | 0,0693 | -0,1935 | 0,1593 |
| log BizygB-log NSkB | 19 | 0,0406 | 0,0575 | 6,12E-07 | 0,777 | 59,3 | 1,2466 | 0,1619 | -0,5337 | 0,3463 |

Tabla 1.- Regresiones simples usando como variables independientes log SkL y BiZygB. Leyenda, n: número de observaciones; *p*: nivel de significación; R²: coeficiente de determinación; F: valor de F Snedecor; d.t (x): desviación típica de la variable independiente; d.t (y): desviación típica de la variable dependiente; b: pendiente; d.t. (b): desviación típica de la pendiente; a: constante; d.t. (a): desviación típica de la constante; en negrita, pendientes que son significativamente diferentes de cero (*p* < 0,05)

Log SkL–Log NSkL

Los resultados de la regresión entre la longitud total del cráneo y la longitud del neurocráneo se detallan seguidamente. Todas las pendientes son significativamente distintas de cero (Tabla 1; $p < 0,001$). Los coeficientes de determinación son altos en líneas generales, salvo Total que apenas alcanza 0,3 (Tabla 1). Así, AMH obtiene 0,72, Pánidos llega a 0,93, Homínidos desciende hasta 0,82, y Homo sube hasta 0,95. Las pendientes de Total ($p < 0,001$), AMH ($p < 0,02$) y Pánidos ($p < 0,001$) son estadísticamente distintas de la isometría (Tabla 2). Y en los tres casos, puesto que las respectivas pendientes son menores de uno, se puede afirmar que son alométricamente negativas. Para Homínidos y Homo, no se puede descartar la isometría (Tabla 2; $p < 0,05$).

| Total | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|---------------------|---------|----------|---------------------|--------------------|
| log SkL-log NSkL | 4,5723 | 8,47E-06 | -1,9720 | 1,9720 |
| AMH | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 2,5135 | 0,0152 | -2,0086 | 2,0086 |
| log BiZygB-log NSkB | 17,3987 | 1,98E-39 | -1,9742 | 1,9742 |
| Pánidos | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 10,5565 | 1,69E-18 | -1,9814 | 1,9814 |
| log BiZygB-log NSkB | 31,6464 | 2,71E-58 | -1,9810 | 1,9810 |
| Homínidos | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 0,7799 | 0,4451 | -2,0930 | 2,0930 |
| Homo | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 0,9476 | 0,3606 | -2,1604 | 2,1604 |
| log BiZygB-log NSkB | 1,5233 | 0,1461 | -2,1098 | 2,1098 |

Tabla 2.- Prueba t para evaluar si las pendientes son significativamente diferente de aquella acorde con la isometría ($H_0: b = 1$). Leyenda, t: valor de t_{obs} ; p : significación; -t_{0,025}: valor teórico de la distribución t con n-2 grados de libertad que deja a su izquierda un 2,5% de probabilidad; t_{0,025}: idem del anterior que deja a su derecha un 2,5% de probabilidad. En negrita, regresiones cuyas pendientes son significativamente diferentes del valor acorde con la isometría (1)

Entre sí, las pendientes que son significativamente distintas son las parejas formadas por AMH y Homo ($p < 0,02$) y, Pánidos y Homínidos ($p < 0,001$) (Tabla 3).

El diagrama de dispersión dibuja, como ya se ha apuntado anteriormente, un escenario con cuatro grandes grupos. AMH y una decena de individuos pertenecientes al grupo Homínidos, Pánidos, *P. pygmaeus* y el resto de individuos que componen Homínidos, desde *S. tchadensis* hasta los representantes más antiguos del grupo Homo, incluidos los de Dmanisi (Fig. 1). Pánidos, como viene siendo habitual, forma un grupo bastante homogéneo. Sólo cuatro gorilas machos y tres bonobos sobrepasan el límite superior del intervalo de confianza de Pánidos, mientras que a un gorila y cuatro chimpancés les ocurre respecto al inferior. Todos los *P. pygmaeus* caen por debajo de esta última referencia, mientras que ningún Homínido se

incluye en el espacio acotado por el intervalo de confianza de Pánidos. Por su parte, *P. paniscus* tiende a situarse cerca de su límite superior.

| AMH/Pan | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|---------------------|---------------|-----------------|---------------------|--------------------|
| log SkL-log NSkL | 0,2988 | 0,7654 | -1,9747 | 1,9747 |
| log BiZygB-log NSkB | 3,7366 | 2,26E-04 | -1,9684 | 1,9684 |
| AMH/Homínidos | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 1,9843 | 0,0512 | -1,9949 | 1,9949 |
| AMH/Homo | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 2,5793 | 0,0122 | -1,9983 | 1,9983 |
| log BiZygB-log NSkB | 8,6335 | 2,71E-15 | -1,9729 | 1,9729 |
| Pan/Homínidos | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 3,7539 | 2,61E-04 | -1,9782 | 1,9782 |
| Pan/Homo | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 1,0433 | 0,2988 | -1,9791 | 1,9791 |
| log BiZygB-log NSkB | 3,8231 | 2,03E-04 | -1,9782 | 1,9782 |
| Homínidos/Homo | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
| log SkL-log NSkL | 0,1751 | 0,8621 | -2,0369 | 2,0369 |

Tabla 3.- Prueba t ($p < 0,05$) para las diferencias entre pares de pendientes. Leyenda, ver Tabla 2

AMH también presenta una considerable homogeneidad. Y sólo tres individuos se proyectan más allá de los límites del intervalo de confianza, por encima BOU-VP-16/1 y un representante de la muestra de La Torrecilla (España), y por debajo otro, también perteneciente a esta colección. Destaca la gran diferencia que presenta BOU-VP-16/1 en el tamaño bruto de ambas variables. Sobre todo destaca la dimensión de la longitud del neurocráneo, lo cual lo convierte en el individuo que presenta una mayor longitud del neurocráneo en relación a la longitud del cráneo. Resulta interesante que todos los Homínidos que caen dentro del intervalo de confianza de AMH se ajustan a la recta de regresión de este grupo, salvo Sangiran 17 que aparece desplazado hacia el límite superior del intervalo de confianza y, LB-1 que tiende a aproximarse al inferior. Igualmente destaca que todos Homínidos insertos en el rango de AMH pertenezcan a las especies *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. rodhensiensis*, *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis*. Entremedio de ambos grupos se sitúa una pléyade de Homínidos, que a simple vista, podrían considerarse, en diferentes grados, intermedios entre Pánidos y AMH + Homo (a partir de *H. ergaster*). Sts 71 es de entre todos el que más cercano se sitúa al límite superior del intervalo de confianza de Pánidos, seguido por Sts 5 y AL 444-2: los tres representantes de los conocidos como “australopitecinos gráciles”. El resto, TM-266-01-060-1, KNM-ER 1470, OH 24, KNM-ER 1813, D 2700, D 2282, KNM-ER 406 y OH 5, se agrupan relativamente bien y presentan neurocráneos relativamente más largos respecto a la longitud total del cráneo que los tres “australopitecinos gráciles”. Destaca la

respetable distancia a la que se proyecta TM-266-01-060-1 respecto de Pánidos, dando cuenta de un neurocráneo realmente largo respecto a la longitud total de su cráneo. Por otra parte, KNM-ER 1470, D 2282, D 2700, KNM-ER 1813 y OH 24 parecen ajustarse a una recta casi perfecta, dando cuenta que la variación en estas dos variables es debida al tamaño y no por cambios en las relaciones entre las variables.

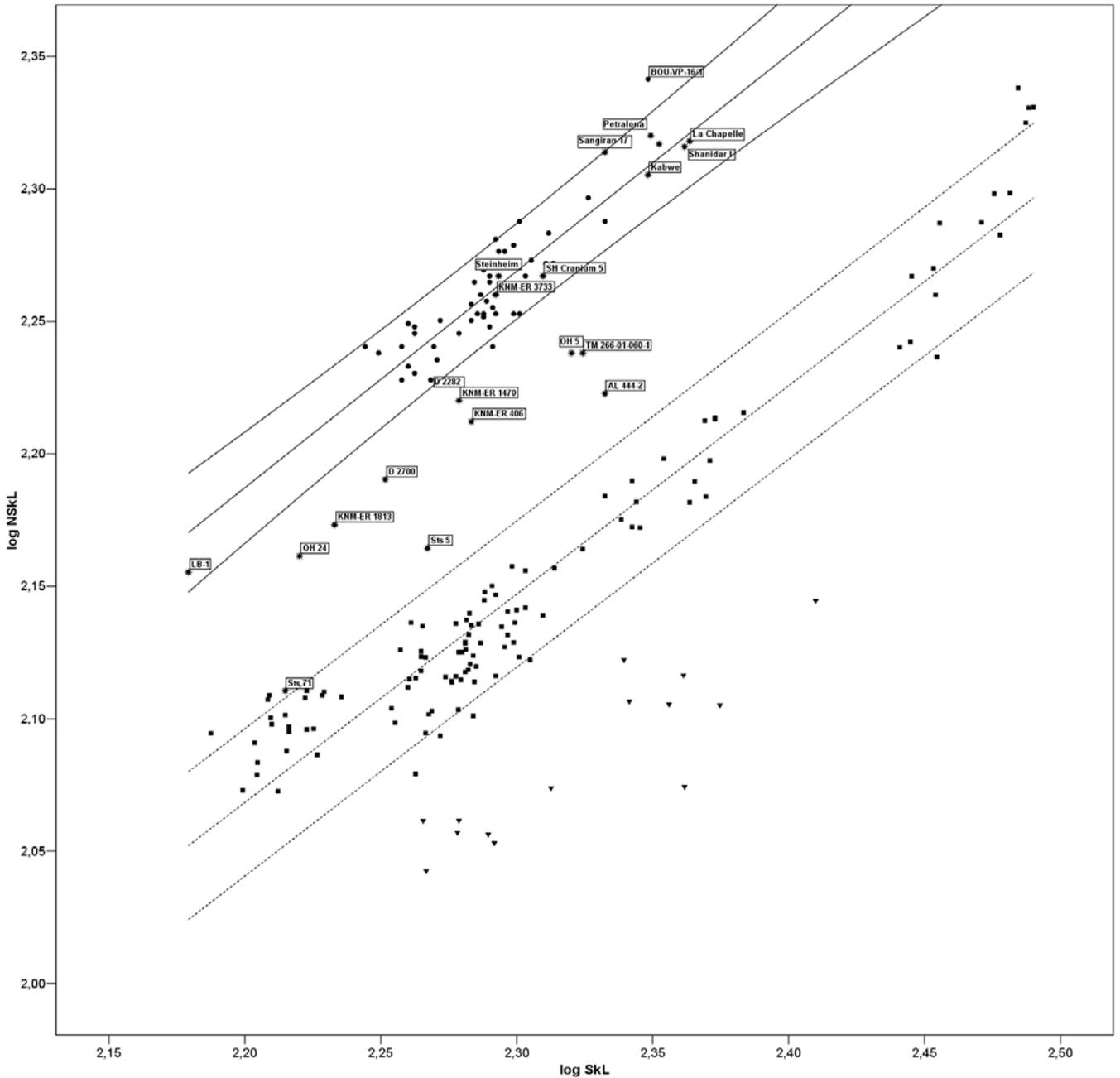


Fig. 1.- Diagrama de dispersión log SkL-log NSkL. Leyenda: círculos = AMH; estrellas = Homínidos; cuadrados = Pánidos; triángulos = orangutanes; línea continua = recta de regresión y límites del intervalo de confianza (95%) de AMH; línea discontinua = recta de regresión y límites del intervalo de confianza (95%) de Pánidos

Atendiendo exclusivamente al diagrama de dispersión de los grupos Homínidos y *Homo* se observan cambios sustanciales (Fig. 2). En primer lugar resaltar la gran homogeneidad que este grupo presenta, reflejado en su altísimo coeficiente de determinación ($R^2 = 0,95$; Tabla 1). Homínidos, por su parte, refleja una mayor heterogeneidad por la inclusión de los representantes de géneros taxonómicos diferentes a *Homo*. De hecho, ninguno de ellos cae dentro del intervalo de confianza de *Homo*, aunque KNM-ER 406 se proyecta casi sobre su límite inferior. Sólo AL 444-2 se proyecta por debajo del límite inferior del intervalo de confianza de Homínidos, dando cuenta del neurocráneo más corto en relación a la longitud del cráneo de toda la muestra. No muy lejos del representante de *A. afarensis* se sitúan los dos cráneos atribuidos a *A. africanus* (Sts 5 y Sts 71). Mientras, TM-266-01-060-1 y OH 5 se acercan a la recta de regresión de Homínidos.

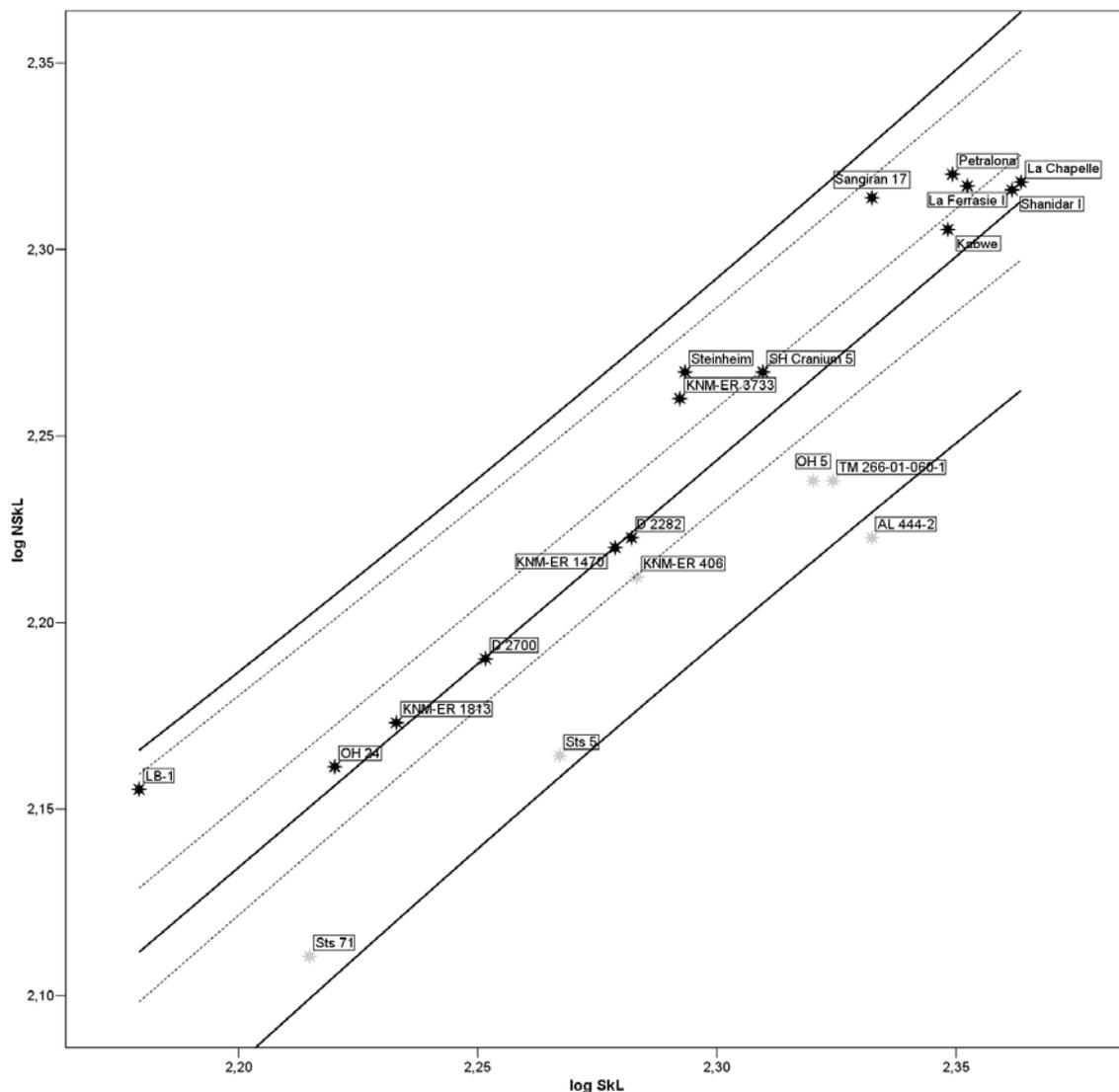


Fig. 2.- Diagrama de dispersión log SkL-log NSkL (Homínidos). Leyenda, estrellas grises: Homínidos no *Homo*; estrellas negras: *Homo*; línea continua: recta de regresión e intervalo de confianza de Homínidos; línea discontinua: recta de regresión e intervalo de confianza de *Homo*

Otro hecho destacable es que los representantes más antiguos del género *Homo* son, dentro del grupo *Homo*, los que presentan un neurocráneo más corto en relación a la longitud total del cráneo. Por el contrario, los individuos de *Homo* que presentan una mayor longitud del neurocráneo en relación a la longitud total del cráneo son Sangiran 17 y LB-1. KNM-ER 3733 cae por encima de la recta de regresión muy cerca de Steinheim y de SH Cranium 5. Mayores tamaños brutos en las dos variables presentan Kabwe, Petralona, La Ferrasie, La Chapelle-aux-Saints y Shanidar I, subgrupo también integrado en la tendencia de *Homo*.

Log BiZygB–Log NSkB

El análisis de regresión en el que la variable independiente es la anchura bicigomática y la dependiente es la anchura del neurocráneo arroja los siguientes resultados. Las pendientes que son significativamente distintas de cero son las correspondientes a AMH, Pánidos y *Homo* (Tabla 1; $p < 0,001$) mientras que las obtenidas a partir de los grupos Total y Homínidos no alcanzan el nivel mínimo de significación (Tabla 1). De cualquier forma, los coeficientes de determinación son sustancialmente más bajos que los obtenidos en la regresión anterior (Tabla 1). Así, AMH obtiene 0,35; Pánidos 0,31; y *Homo* 0,78 (Tabla 1). Las únicas pendientes que son diferentes a la isometría son AMH y Pánidos (Tabla 2; $p < 0,001$) y en ambos casos se trata de una tendencia alométrica negativa puesto que ambas pendientes son menores que uno (Tabla 1).

Los pares de pendientes que son significativamente distintos entre sí, y por tanto muestran diferentes tendencias alométricas, son AMH/Pánidos, AMH/*Homo*, y Pánidos/*Homo* (Tabla 3; $p < 0,001$).

En lo que se refiere a la dispersión en el diagrama de dispersión (Fig. 3) destaca, de nuevo, la formación de grupos bien diferenciados. Tanto AMH como Pánidos, sobre todo éste, presentan rectas de regresión, con pendientes muy suaves, y que discurren casi paralelas, aunque con una ligera divergencia. Los grupos no resultan tan homogéneos como en la regresión previa. Incluso Pánidos muestra una mayor dispersión que AMH. Los representantes de *P. pygmaeus* tienden a situarse por debajo del límite inferior del intervalo de confianza dando cuenta de un neurocráneo, relativo a la anchura bicigomática, estrecho respecto a Pánidos.. Sin embargo, esta separación no es tan evidente como en el caso anterior puesto que tres orangutanes macho se incluyen dentro del intervalo de confianza de Pánidos.

Por su parte AMH presenta un rango muy amplio en la variable independiente de forma tal que vienen a ocupar un espacio más pequeño que Pánidos. Dentro de AMH el individuo que presenta un mayor valor en la anchura bicigomática es Skhul V. En términos relativos respecto a la anchura bicigomática, los que detentan mayores valores son BOU-VP-16/1 y uno de los cráneos de la colección de Tohoku, quienes junto a dos individuos más de esta muestra, otros

dos de La Torrecilla, y un último del Paleolítico Superior europeo, Cro-Magnon I, configuran el subgrupo de AMH que excede el límite superior de su intervalo de confianza. En el extremo opuesto, es decir, aquellos individuos de AMH que presentan neurocráneos estrechos en relación con su anchura bicigomática destacan dos australianos del Pleistoceno Superior (Cohuna y Coobool 50028), tres de La Torrecilla y dos de Tohoku.

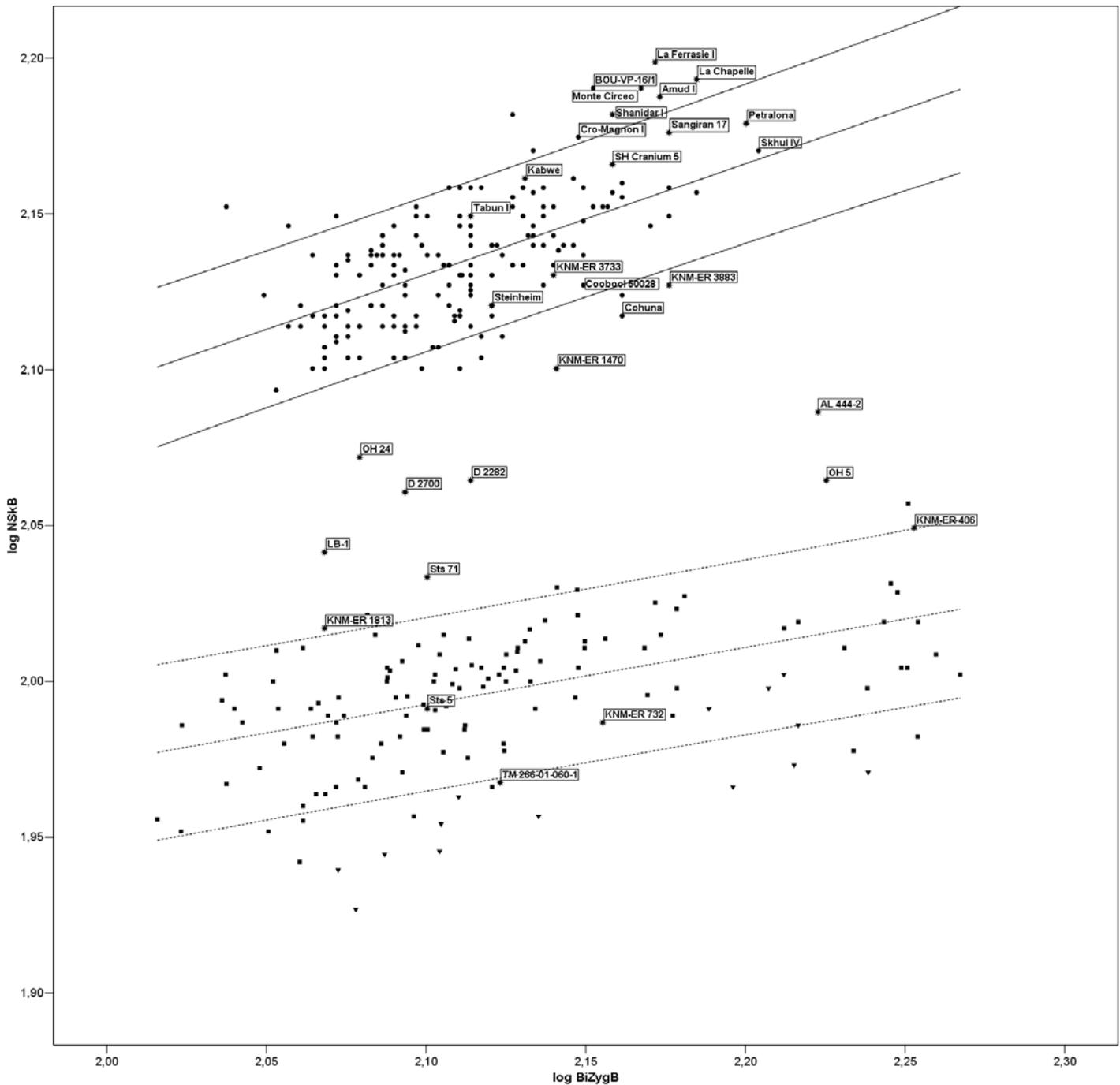


Fig. 3.- Diagrama de dispersión log BiZygB-log NSKB (Todos). Leyenda, ver Fig. 1

No sólo son humanos anatómicamente modernos los que exceden el límite superior del intervalo de confianza. Salvo Tabun I, todos los neandertales incluidos – Shanidar I, Monte Circeo, La Ferrasie I y La Chapelle-aux-Saints– presentan, cuando se toma como referencia el intervalo de confianza de AMH, neurocráneos expandidos en sentido medial en relación con la anchura bicigomática.

Otro subgrupo no menos importante es el formado por los individuos del grupo Homo correspondientes al Pleistoceno Medio a los que hay que añadir KNM-ER 3733 (Pleistoceno Inferior) y Tabun I (Pleistoceno Superior) proyectados dentro del intervalo de confianza de AMH. KNM-ER 3733 y Steinheim son los únicos que se sitúan por debajo de la recta de regresión de AMH. Del resto, Kabwe y Sangiran 17 se sitúan más cerca del límite superior mientras que Petralona, SH Cranium 5 y Tabun I se proyectan a una distancia similar de la recta de regresión, y a medio camino entre ésta y el límite superior del intervalo de confianza.

Otro grupo reseñable es el que forman los individuos que se sitúan en el hiato provocado por las diferencias en las tendencias de AMH y Pánidos. Se trata de un conjunto bastante heterogéneo y está formado fundamentalmente por los más antiguos representantes del género *Homo* (KNM-ER 1470, OH 24, KNM-ER 1813, D 2700, D 2282 y KNM-ER 3883) y algunos de los australopitecinos (AL 444-2, Sts 71, KNM-ER 406 y OH 5). Tomando como referencias los límites superior de Pánidos y el inferior de AMH tenemos que los que más se aproximan al primero de los elementos de comparación son KNM-ER 406 y KNM-ER 1813, ambos muy cercanos al límite superior del intervalo de confianza de Pánidos. El caso opuesto lo representa KNM-ER 3883, el único individuo que se acerca al límite inferior de AMH. KNM-ER 1470 y OH 24 presentan, dentro de este grupo de individuos intermedios, las siguientes proyecciones más cercanas a la referencia antes aludida. Por debajo, es decir, exhibiendo una anchura del neurocráneo estrecha en relación a la anchura bicigomática encontramos a D 2700, D 2282 y LB-1. En cuanto a los Homínidos de géneros distintos de *Homo*, AL 444-2, KNM-ER 406 y OH 5 presentan las mayores anchuras bicigomáticas brutas, y en términos relativos KNM-ER 406 despliega una anchura del neurocráneo relativa a la anchura bicigomática muy parecida a la de KNM-ER 1813, OH 5 similar a Sts 71, y AL 444-2 a los dos cráneos de Dmanisi. Sts 71 se proyecta en una posición relativa intermedia entre KNM-ER 1813 y los cráneos georgianos.

Los cráneos restantes se distribuyen de la siguiente forma: Sts 5 cae sobre la recta de regresión de Pánidos, y a pesar de tener un valor muy similar a Sts 71 en la anchura bicigomática, exhibe una menor dimensión de la anchura del neurocráneo; KNM-ER 732, considerada una hembra putativa de *A. boisei* se proyecta en la zona intermedia entre la recta de regresión y el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos; TM-266-01-060-1 es el único Homínido que no alcanza el límite inferior del intervalo de confianza de Pánidos, dando cuenta de una anchura del neurocráneo muy pequeña en relación con su anchura bicigomática.

Ahora bien, de nuevo, si consideramos sólo a los Homínidos no AMH, el diagrama de dispersión revela diferencias interesantes (Fig. 4). En primer lugar, excepto Sts 71 que cae sobre el límite inferior del intervalo de confianza de *Homo*, el resto de Homínidos pertenecientes a género distintos de *Homo* se proyectan bien fuera del intervalo de confianza del grupo *Homo*, denotando una anchura del neurocráneo pequeña en relación con la anchura bicigomática. Sts 5 es el que más se acerca al límite inferior del intervalo de confianza, siendo KNM-ER 406 el que más se aleja. OH 5 y KNM-ER 732 se mantienen a una distancia relativa similar –no así en términos absolutos– respecto al elemento de referencia antes aludido, y AL 444-2 se acerca más al límite inferior del intervalo de confianza de *Homo* aunque muy cerca, en términos absolutos y relativos, a OH 5. TM-266-01-060-1 se proyecta, en términos relativos, de manera similar a AL 444-2 aunque en términos absolutos presente menores dimensiones en ambas variables.

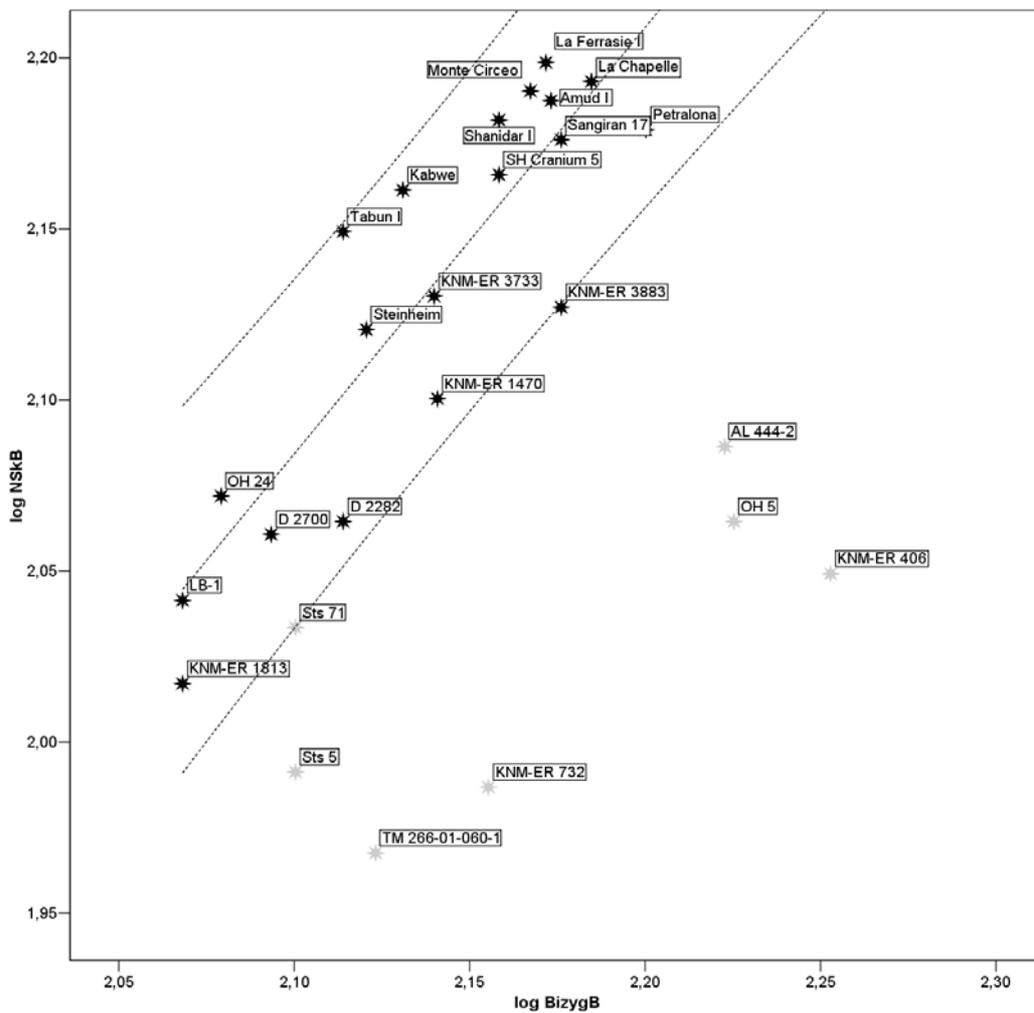


Fig. 4.- Diagrama de dispersión log BiZygB-log NSkB (Homínidos). Leyenda, ver Fig. 1

Los representantes del género *Homo* presentan una notable homogeneidad siendo KNM-ER 3883 el único individuo que no cae, aunque por poco, dentro del intervalo de confianza de *Homo*. Se puede considerar que para *Homo* el aumento de la anchura bicigomática va acompañado de un incremento en la anchura del neurocráneo, con una tendencia alométrica bien diferente a las que presentan AMH y Pánidos (Tabla 3), y aunque no se puede descartar la isometría (Tabla 2) el valor de la pendiente excede a uno (Tabla 1). En términos relativos, los individuos que se proyectan por debajo de la recta de regresión de *Homo* son por este orden, el ya citado KNM-ER 3883, D 2282, KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, Petralona, D 2700, Sangiran 17 y LB-1. Por encima, y de más cercano a la recta de regresión a más lejano, se proyectan La Chapelle-aux-Saints, SH Cranium 5, OH 24, Steinheim, Amud I, Monte Circeo, Shanidar I, La Ferrasie I, Kabwe y Tabun I. En general se observa una tendencia de los representantes plio-pleistocénicos de *Homo* a tener menores neurocráneos en relación con la anchura bicigomática que los humanos del Pleistoceno Medio y Superior.

Ahora bien, las diferencias emergen si comparamos esta gráfica con la que incluye al total de los individuos analizados (Fig. 3). Así, según la Figura 4, Sangiran 17 y LB-1 no expresan las diferencias que se deducen de la visualización del diagrama para Total. Por otro lado, Tabun I que en la Figura 3 parecía tener un neurocráneo pequeño en relación a su anchura bicigomática, si se compara con el resto de neandertales, resulta poseer una mayor anchura relativa del neurocráneo respecto a sus congéneres, si atendemos a la Figura 4. Algo similar ocurre con KNM-ER 3883, que en el primero de los gráficos parecía tener un valor relativo en la anchura del neurocráneo superior a la de KNM-ER 1470, pero que en la Figura 4 se proyecta por debajo de éste.

3.3.- Análisis de Componentes Principales (ACP)

Variables brutas

Análisis de Componentes Principales (variables básicas)

Continuando con la caracterización morfométrica de los diferentes especímenes de Homínidos incluidos en este trabajo, se ha realizado un análisis de componentes principales (ACP) con seis variables similares a las que, según Lieberman y colaboradores (Lieberman *et al.*, 2002) son significativas en la evaluación las autapomorfías craneales presentes en *H. sapiens*. El objetivo del citado estudio fue establecer criterios diagnósticos para el reconocimiento de esta especie. Para estos autores la diferencia entre los AMH y el resto de *Homo* se concentran en una mayor globulosidad de cráneo unido a un menor prognatismo facial (Lieberman *et al.*, 2002).

Basado en dicho trabajo, aunque con una metodología diferente, con el Análisis de Componentes Principales se comprobará si este procedimiento permite una aproximación similar para un conjunto más amplio de Homínidos. Por ello, y por los resultados previamente obtenidos en los análisis bivariantes, se han elegido seis variables representativas de las dimensiones globales del neurocráneo y del esplanocráneo: longitud del neurocráneo (NSkL), altura del neurocráneo (NSkH), anchura del neurocráneo (NSkB), altura superior de la cara (SupFH), longitud de la cara (SupFL) y anchura bicigomática (BiZygB). Todas las variables han sido transformadas logarítmicamente empleándose la matriz de correlaciones.

En la representación gráfica (Fig. 1) sobresale la diáfana separación que se produce entre los dos grandes grupos de Hominoideos actuales, por un lado los grandes simios antropomorfos y por otro los humanos anatómicamente modernos.

Las comunalidades (Tabla 1) de todas las variables son muy altas para los dos componentes seleccionados, correspondiendo la menor a la altura del neurocráneo cuyo valor de extracción alcanza 0,92.

| | Inicial | Extracción |
|------------|---------|------------|
| log NSkL | 1,000 | 0,936 |
| log NSkH | 1,000 | 0,941 |
| log NSkB | 1,000 | 0,951 |
| log SupFH | 1,000 | 0,921 |
| log SupFL | 1,000 | 0,960 |
| log BizygB | 1,000 | 0,936 |

Tabla 1. Análisis de Componentes Principales Variables Básicas (ACP VB) dos componentes extraídos. Comunalidades.

En cuanto a la varianza total explicada (Tabla 2), sólo los dos primeros componentes acumulan el 94,1% de la varianza total. El primer componente principal alcanza 60,9% del total de la varianza mientras que el segundo componente principal contribuye con un 33,2%.

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|-------------|---------------------------|------------------|-------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 3,651 | 60,857 | 60,857 | 3,651 | 60,857 | 60,857 |
| 2 | 1,993 | 33,219 | 94,076 | 1,993 | 33,219 | 94,076 |
| 3 | ,130 | 2,170 | 96,246 | | | |
| 4 | ,099 | 1,652 | 97,898 | | | |
| 5 | ,079 | 1,322 | 99,220 | | | |
| 6 | ,047 | 0,780 | 100,000 | | | |

Tabla 2.- Análisis de Componentes Principales Variables Básicas (PC VB) dos componentes extraídos. Varianza Total Explicada

Los factores de carga del primer componente principal son altos, salvo para la anchura bicigomática (Tabla 3). Tres de ellos presentan valores positivos –los correspondientes a las variables métricas relacionadas con el neurocráneo- y otras tres presentan valores negativos – las vinculadas al esplanocráneo-. En función de estos resultados, los individuos se proyectan en el morfoespacio en un gradiente en el que a la izquierda se situarían los especímenes con mayores valores en las variables relacionadas con la cara y menores en los valores que caracterizan al neurocráneo (*P. pygmaeus*), y a la derecha los que presentan menores valores en las variables relacionadas con la cara y mayores en las vinculadas al neurocráneo (AMH). Tanto los resultados numéricos como la proyección en el morfoespacio permiten inferir que el primer componente principal corresponde a un factor relacionado con la forma. Si tenemos en cuenta únicamente los individuos pertenecientes a especies actuales. Como ya se ha comentado con anterioridad, este vector diferencia claramente dos grupos: los póngidos a la izquierda, y los AMH a la derecha (Fig. 1).

| | Componente | |
|------------|------------|-------|
| | 1 | 2 |
| log NSkL | 0,699 | 0,669 |
| log NSkH | 0,897 | 0,370 |
| log NSkB | 0,922 | 0,319 |
| log SupFH | -0,796 | 0,536 |
| log SupFL | -0,881 | 0,428 |
| log BizygB | -0,316 | 0,914 |

Tabla 3.- Análisis de Componentes Principales Variables Básicas (PC VB) dos componentes. Factores de carga de las variables en los componentes principales

El segundo componente principal sin embargo, presenta todos los factores de carga positivos. De todos ellos destaca el valor alcanzado por la anchura bicigomática, 0,91, seguido por la longitud del cráneo con 0,67 y la altura superior de la cara con 0,54. En este componente

los individuos se ordenan en el morfoespacio siguiendo un gradiente en el que en la parte inferior se sitúan los especímenes que presentan menores valores para este conjunto de variables (*P. paniscus*) y en la parte superior los que presentan mayores (*G. gorilla*), y por tanto se puede interpretar que este vector está relacionado con el tamaño, lo cual se ha comprobado al realizar una regresión entre esta variable y la media geométrica de las mismas variables (2.1. Fig. 1).

Por lo que refiere a la posición que adoptan los diferentes representantes del grupo Homínidos (Fig. 1), en líneas generales existe una tendencia a que se proyecten en el primer componente siguiendo también una gradiente temporal. La excepción está representada por los dos ejemplos de "australopitecinos robustos" (KNM-ER 406 y OH 5). TM 266-01-060-1 se sitúa en los dos primeros componentes principales en una situación muy cercana a los mayores individuos pertenecientes a *P. troglodytes*. Por su parte, el cráneo AL 444-2 se proyecta en el primer componente principal en una posición también muy cercana a los representantes del género *Pan* aunque en el segundo componente principal adopta un lugar intermedio entre los dos grupos (machos y hembras) de *G. gorilla*. Por su parte, Sts 5 se proyecta en el primer componente principal en una situación muy similar a la de AL 444-2, aunque en el segundo componente principal toma un valor más bajo, concretamente en la parte central de los individuos correspondientes a *P. troglodytes*. Los dos representantes de *A. boisei* –OH 5 y KNM-ER 406-, se sitúan en una posición casi idéntica a la adoptada por AL 444-2 y parecen formar, para el conjunto de variables analizadas, un grupo relativamente homogéneo.

En cuanto a los representantes más tempranos del género *Homo*, contamos para este análisis con tres cráneos. Dos de ellos se consideran pertenecientes a la especie *H. habilis* (s.s.) y el tercero, *H. rudolfensis*. Los primeros son OH 24 y KNM-ER 1813. Ambos se sitúan, como cabría esperar, en el primer componente principal en una posición intermedia entre Pánidos y AMH. Sin embargo, en el segundo componente principal se proyectan en la situación más inferior de todos los Homínidos (salvo LB-1) dando cuenta de su pequeño tamaño craneal. Para la especie *H. rudolfensis* se dispone sólo de un cráneo, KNM-ER 1470. La proyección de este individuo en el morfoespacio lo sitúa en una posición muy similar a KNM-ER 1813 en el primer componente principal, aunque un poco más cercano a Pánidos. Ahora bien, las mayores dimensiones de KNM-ER 1470, para las variables incluidas, provoca que la distancia en el segundo componente principal entre los dos *Homo habilis* (s.s.) y *H. rudolfensis* sea considerable, aunque no discrepa con la variabilidad intraespecífica de la muestra de *H. sapiens* utilizada en el presente trabajo.

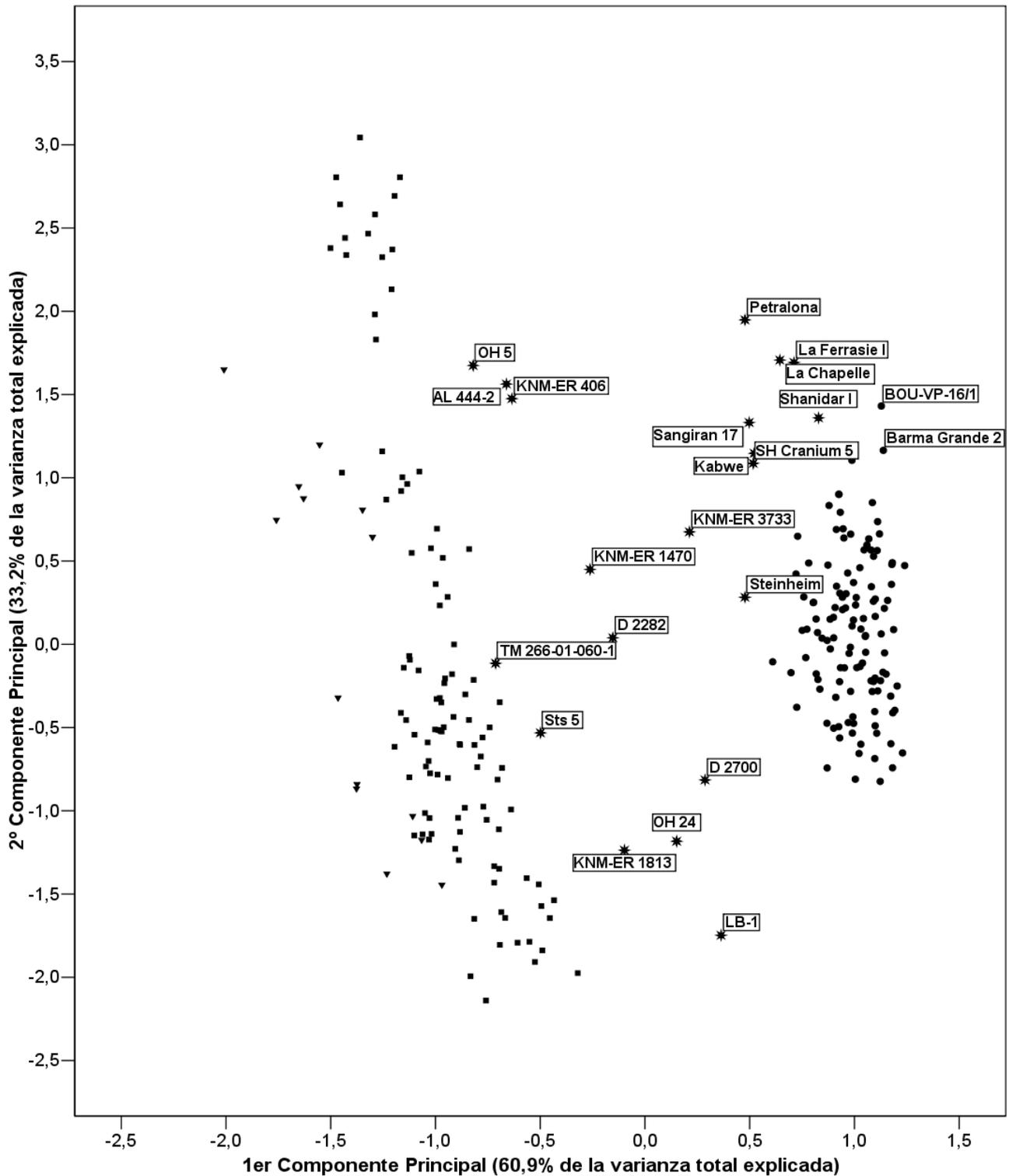


Fig. 1.- Diagrama de dispersión 1^{er} y 2^o Componente Principal Variables Básicas. Leyenda, círculos: AMH; estrellas: Homínidos; cuadrados: Pánidos; triángulos invertidos: *P. pygmaeus*

Por su parte, la especie *H. erectus* (*s.l.*) está representada por una serie de cráneos muy heterogéneos en cuanto a adscripción taxonómica, cronología y distribución geográfica se

refiere. Dentro de los denominados *H. ergaster* disponemos de un único cráneo: KNM-ER 3733, el cual se localiza en el morfoespacio en una posición más cercana, en relación a los *Homo* más tempranos y/o contemporáneos, a AMH. En el primer componente principal no se solapa con la muestra de AMH, mientras que en el segundo componente principal se sitúa en la parte superior de *H. sapiens*.

La muestra proveniente del yacimiento georgiano de Dmanisi nos brinda una oportunidad única puesto que tanto por su cronología (1,8Ma) como por su localización geográfica (a las puertas de Eurasia) supone un hito fundamental en la primera dispersión humana hacia Eurasia. Para este análisis se han utilizado los cráneos D 2282 y D 2700, ambos con características singulares que serán debatidas posteriormente. En cuanto a su posición en el morfoespacio, D2282 se sitúa en una posición intermedia entre Pánidos y AMH. Ahora bien, las puntuaciones obtenidas para el primer componente principal lo acercan más que a ningún otro de los especímenes analizados a KNM-ER 1470, siendo su posición respecto a KNM-ER 3733 alejada. Cabe destacar que en el primer componente principal D 2282 se proyecta prácticamente en el mismo lugar que KNM-ER 1813 y muy cerca al representante de *H. rudolfensis*. En cuanto al segundo componente principal, ocupa un lugar cercano, aunque algo más bajo, a KNM-ER 1470, observándose una distancia notable respecto a los dos cráneos representativos de *H. habilis* (s.s.). Respecto a D 2700, su proyección en el primer componente principal es muy similar al obtenido por KNM-ER 3733 y en el segundo componente principal se sitúa en una posición muy cercana a OH 24 y KNM-ER 1813. El valor obtenido en el primer componente principal para el único ejemplar de *H. erectus* (s.s.) que se ha podido incluir en el presente análisis, Sangiran 17, lo sitúa en una posición muy cercana a AMH, siendo las mayores diferencias atribuibles, a tenor de su puntuación para el segundo componente principal, al tamaño. Sólo se ha podido analizar un ejemplar adscrito al género *Homo* del Pleistoceno Medio africano, Kabwe. Éste adopta una posición en el morfoespacio muy cercana, tanto para el primer componente principal como para el segundo a Sangiran 17. Para los representantes de *Homo* del Pleistoceno Medio Europeo se cuenta con tres cráneos: Steinheim, SH Cranium 5 y Petralona. Los dos primeros adoptan, para el primer componente principal una proyección en el morfoespacio muy similares, y a la vez cercanas a las descritas anteriormente para los cráneos de Kabwe y Sangiran 17. Ahora bien, existe una diferencia sustancial en el segundo componente principal puesto que el cráneo Steinheim se sitúa en un lugar más bajo que SH Cranium 5. Éste, se diferencia de la muestra de AMH en este segundo componente, proyectándose en un lugar muy similar al descrito para Kabwe y Sangiran 17. Por su parte el cráneo de Petralona obtiene un valor en el primer componente principal muy parecido a sus homónimos mientras que en el segundo componente principal supera a cualquiera de los homínidos incluidos en este análisis.

Los cráneos correspondientes a la especie *H. neanderthalensis* incluidos en este trabajo son Shanidar I, La Ferrasie I y La Chapelle-aux-Saints. Estos dos últimos se

encuentran, junto con OH5, AL 444-2, KNM-ER 406 y Petralona entre los cráneos que mayores puntuaciones obtienen en el segundo componente principal. Shanidar I, por su parte, se sitúa en una posición también alta y muy similar a Sangiran 17. En cuanto a la proyección de estos tres cráneos en el primer componente principal, sobresalen sus posiciones que entrarían dentro del rango de los AMH, destacando en este sentido Shanidar I.

La nueva subespecie de *H. sapiens*, *H. sapiens idaltu* (White *et al.*, 2003), representado por el cráneo BOU-VP-16/1 presenta en el primer componente principal una proyección en el morfoespacio que lo sitúa en el conjunto AMH, más concretamente, en la parte derecha de dicho grupo. En el segundo componente principal adopta una posición muy similar a la de Sangiran 17 y Shanidar I.

Por último, el cráneo LB-1 que ha dado origen a la nueva denominación *H. floresiensis* (Brown *et al.*, 2004) presenta una posición en el primer componente principal muy similar a la comentada para cráneos representativos de *H. erectus* (*s.l.*) aunque, debido a su pequeño tamaño, en el segundo componente principal se proyecta como el punto más bajo de todos los miembros del grupo Homínidos.

En resumen, el primer componente principal separa claramente a los póngidos actuales de los AMH dejando entre ellos una estela de representantes de Hominidae que ocupan ese espacio intermedio. Mientras que el segundo discrimina muy bien entre machos y hembras de especies que presentan un alto grado de dimorfismo sexual (*G. gorilla gorilla* y *P. pygmaeus*). Ya sea en el primer o en el segundo componente, ninguno de los representantes del grupo Homínidos no AMH se introduce netamente en el espacio ocupado por *H. sapiens*.

Análisis de Componentes Principales (ocho variables)

A fin de analizar la muestra sin el uso de las variables que impliquen la localización del Basion (dado que puede presentar cierta dificultad a la hora de situarlo en fotografías laterales de los cráneos) y así contrastar los resultados obtenidos anteriormente, se ha realizado un segundo análisis de componentes principales. En el mismo se han eliminando dos de las variables usadas en el análisis anterior (NSkH y SupFacL) y se han incorporando otras variables hasta alcanzar el número de ocho: SkL, NSkL, NSkB, SupraMB, BiOrB, BiZygB, SupFH y PalB. Todas las variables han sido transformadas logarítmicamente y para la extracción se han analizado los datos con matriz de correlaciones. A modo de síntesis previa a la descripción de estos resultados, los valores obtenidos en este otro ACP son muy similares a los proporcionados por el primero.

Las comunalidades de los dos primeros componentes principales son altas para todas las variables excepto para la anchura del paladar que sólo alcanza 0,62 (Tabla 4).

| | Inicial | Extracción |
|-------------|---------|--------------|
| log SkL | 1,000 | 0,921 |
| log NSkL | 1,000 | 0,932 |
| log NSkB | 1,000 | 0,929 |
| log SupraMB | 1,000 | 0,880 |
| log SupFH | 1,000 | 0,921 |
| log BiOrB | 1,000 | 0,852 |
| log BizygB | 1,000 | 0,892 |
| log PalB | 1,000 | 0,619 |

Tabla 4.- Análisis de Componentes Principales (8 variables) dos componentes extraídos. Comunalidades

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|-------------|---------------------------|------------------|-------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 4,970 | 62,131 | 62,131 | 4,970 | 62,131 | 62,131 |
| 2 | 1,977 | 24,713 | 86,844 | 1,977 | 24,713 | 86,844 |
| 3 | 0,452 | 5,646 | 92,490 | | | |
| 4 | 0,238 | 2,975 | 95,465 | | | |
| 5 | 0,138 | 1,723 | 97,188 | | | |
| 6 | 0,107 | 1,342 | 98,530 | | | |
| 7 | 0,086 | 1,080 | 99,610 | | | |
| 8 | 0,031 | 0,390 | 100,000 | | | |

Tabla 5.- Análisis de Componentes Principales (8 variables) dos componentes extraídos. Varianza Total Explicada.

La varianza total explicada por los dos primeros componentes principales acumula el 86,8% del total de la varianza explicada. El primer componente principal y el segundo

componente principal explican respectivamente el 62,1% y el 24,7% del total de la varianza explicada.

Los factores de carga del primer componente principal son altos –salvo para NSkB (0,22)– y positivos, por lo que se puede inferir que se trata de un factor relacionado con el tamaño, y por tanto, los puntos se ordenan siguiendo un gradiente en el cual a la izquierda se situarían los ejemplares con menores valores para las variables analizadas y a la derecha los que obtienen mayor puntuación. El segundo componente principal es algo más complejo, pero la existencia de variables que adoptan factores de carga positivos, sobre todo la longitud y la anchura del neurocráneo, a la par que otros presentan valores negativos, fundamentalmente la altura superior de la cara, permiten proponer que se trata de un vector relacionado con la forma (Tabla 6). En este segundo componente principal, los especímenes se ordenan siguiendo un gradiente similar al proporcionado por el primer componente principal del análisis anterior, aunque también se aprecian algunas diferencias. La incorporación de nuevas variables y la omisión de otras produce para este vector una interpretación algo diferente, ordenándose los puntos desde los que presentan mayores valores para la altura superior de la cara y menores para las dos variables del neurocráneo hasta los que presentan mayores valores para en la longitud y anchura del neurocráneo y menores para la altura superior de la cara.

| | Componente | |
|-------------|--------------|---------------|
| | 1 | 2 |
| log SkL | 0,941 | -0,188 |
| log NSkL | 0,686 | 0,680 |
| log NSkB | 0,223 | 0,938 |
| log SupraMB | 0,936 | 0,061 |
| log SupFH | 0,711 | -0,644 |
| log BiOrB | 0,874 | 0,297 |
| log BizygB | 0,909 | -0,257 |
| log PalB | 0,770 | -0,162 |

Tabla 6.- Análisis de Componentes Principales (8 variables) dos componentes extraídos. Factores de carga de las variables en los componentes principales

Por tanto, y a diferencia de los resultados del análisis previo, se produce una inversión en el orden de los componentes puesto que, a partir de las variables incluidas en este segundo análisis la mayor parte de la varianza se explica a partir de un factor relacionado con el tamaño.

El diagrama de dispersión (Fig. 2) refleja gráficamente lo anteriormente expuesto. Se retorna al esquema en el cual se produce una nítida separación entre los hominoideos actuales. Así, *P. pygmaeus* apenas se solapa con el grupo Pánidos, y éstos no alcanzan nunca los valores obtenidos por los individuos del grupo AMH. En el hiato producido entre AMH y Pánidos en el segundo componente se despliega un subconjunto formado por los representantes del grupo Homínidos correspondientes a especies anteriores al Pleistoceno Medio, con la importante excepción de KNM-ER 3733.

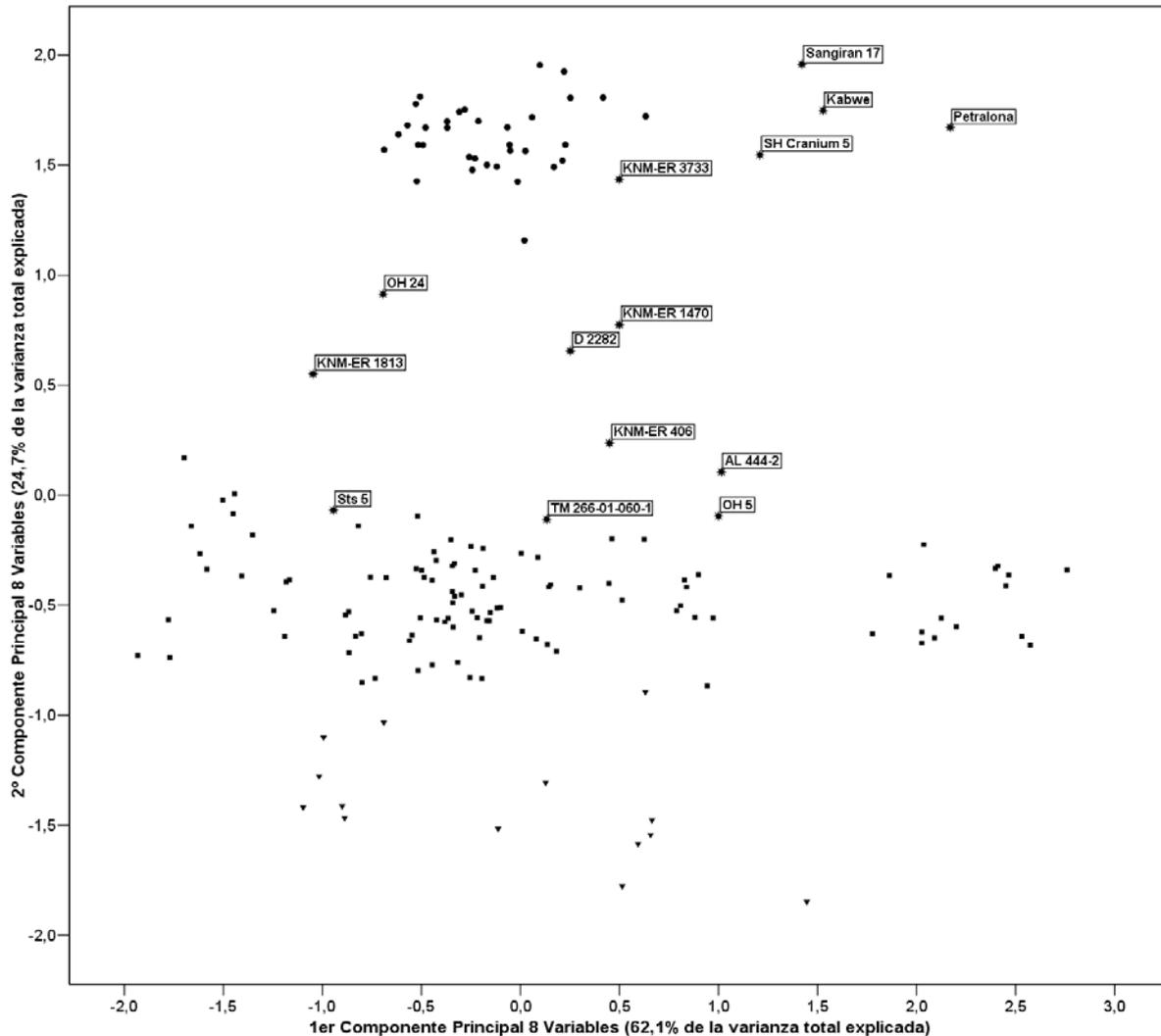


Fig. 2.- Diagrama de dispersión 1^{er} y 2^o Componente Principal 8 Variables. Leyenda, ver Fig. 1

TM 266-01-060-1 (*S. tchadensis*) ocupa un lugar en el morfoespacio bastante similar a la comentada con anterioridad para el análisis de componentes principales de las variables básicas, muy cercano a los mayores valores alcanzados por los *P. troglodytes* en el primer componente principal. Por su parte, en el segundo componente se proyecta en el límite superior de los chimpancés y en un lugar semejante al que adoptan homínidos bastante posteriores (Sts 5 y OH 5). La proyección de AL 444-2 en el primer componente principal, con una puntuación semejante a la alcanzada por OH 5, lo sitúa cerca de los gorilas más pequeños (hembras), mientras que en el segundo componente principal, el vector relacionado con la forma, se solapa únicamente con un individuo perteneciente a la especie *P. paniscus*. Por su parte, Sts 5 presenta para el primer componente principal una proyección intermedia entre los bonobos y los chimpancés comunes y en el segundo componente se sitúa, como ya hemos comentado anteriormente, en una posición muy similar a la de TM 266-01-060-1 y OH 5. En cuanto a los dos ejemplares de *A. boisei*, OH 5 obtiene una puntuación en el primer componente principal en el límite de los gorilas hembras y muy similar al de AL 444-2, y en el

segundo componente principal se proyecta en un lugar del morfoespacio casi idéntico a TM 266-01-060-1 y Sts 5, aunque también muy parecido a AL 444-2. KNM-ER 406 presenta algunas diferencias respecto a homónimo OH 5. Así, en el primer componente principal se proyecta en un punto intermedio entre TM 266-01-060-1 por la izquierda, y OH 5 y AL 444-2 por la derecha. Con respecto al segundo componente principal es de entre los Homínidos no pertenecientes al género *Homo*, el que se sitúa en una posición más alta en el eje y, aunque no muy alejado de AL 444-2.

KNM-ER 1813, OH 24 y KNM-ER 1470 son los únicos cráneos pertenecientes al género *Homo*, junto con el cráneo D 2282 procedente de Dmanisi, que se sitúan en el segundo componente principal en una posición intermedia entre Pánidos y AMH. En el primer componente principal los menores valores corresponden a KNM-ER 1813 y OH 24, siendo la diferencia entre ambos y *H. rudolfensis* atribuible al mayor tamaño para estas variables de KNM-ER 1470. KNM-ER 1813 y OH 24 se proyectan en este primer componente en una situación muy similar a la observada para Sts 5, es decir, entre los bonobos y los chimpancés comunes más pequeños, mientras que KNM-ER 1470 cae entre los mayores valores obtenidos por los chimpancés. En cuanto al segundo componente principal, KNM-ER 1813 se proyecta más arriba que cualquier otro homínido no *Homo*, presentando OH 24 una puntuación aún mayor. Por su parte el valor de KNM-ER 1470 para el primer componente lo sitúa en una posición intermedia entre los dos cráneos adscritos a *H. habilis* (s.s.).

En cuanto a los individuos atribuibles a *H. erectus* (s.l.) KNM-ER 3733 presenta valores, tanto para el primer como para el segundo componente, muy similares a los obtenidos por AMH. Sin embargo, los cráneos de *Homo* no AMH posteriores se separan bien de AMH en el primer componente, siendo Petralona el que alcanza la mayor puntuación de todos los miembros de Homínidos incluidos en el primer componente. Por su parte, Sangiran 17 resulta ser el individuo que mayor valor alcanza en el segundo componente, situándose en el límite superior de AMH. Kabwe presenta un valor en el primer componente algo mayor que AMH, aunque sin alcanzar a Petralona y en el segundo una puntuación algo mayor que Petralona aunque sin alcanzar a Sangiran 17. Por último, SH Cranium 5 supera también en el primer componente a AMH, descendiendo en el segundo hasta situarse por debajo de los tres últimos individuos citados. De entre los cráneos que habitualmente se asignan a *H. erectus/ergaster*, el único que presenta una situación diferente en el morfoespacio es D 2282.

Análisis de Componentes Principales (seis variables)

Con la intención de incrementar el número de Homínidos en este estudio, se ha efectuado otro análisis de componentes principales en el cual se ha prescindido de dos de las variables incluidas en el análisis anterior: la anchura supramastoidea y la anchura del paladar. De esta forma se han incorporado los cráneos Sts 71, D2700, Steinheim y BOU-VP-16/1. Al igual que en los análisis de componentes principales precedentes todas las variables se han transformado logarítmicamente y se han analizado mediante matriz de correlaciones.

Las comunalidades son igualmente muy altas para todas las variables analizadas, siendo la que menor valor alcanza en los dos componentes extraídos la anchura biorbital con 0,88 (Tabla 7).

| | Inicial | Extracción |
|-------------|---------|--------------|
| log SkL | 1,000 | 0,938 |
| log NSkL | 1,000 | 0,955 |
| log NSkB | 1,000 | 0,934 |
| log SupFach | 1,000 | 0,943 |
| log BiOrB | 1,000 | 0,882 |
| log BiZygB | 1,000 | 0,899 |

Tabla 7.- Análisis de Componentes Principales (6 variables) dos componentes extraídos. Comunalidades

La varianza explicada por los dos primeros componentes principales alcanza el 92,5% del total de la varianza explicada, correspondiendo al primer componente un 58,6% y al segundo un 33,9% (Tabla 8).

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|-------------|---------------------------|------------------|-------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 3,519 | 58,647 | 58,647 | 3,519 | 58,647 | 58,647 |
| 2 | 2,033 | 33,890 | 92,537 | 2,033 | 33,890 | 92,537 |
| 3 | 0,176 | 2,939 | 95,476 | | | |
| 4 | 0,135 | 2,245 | 97,720 | | | |
| 5 | 0,100 | 1,668 | 99,388 | | | |
| 6 | 0,037 | 0,612 | 100,000 | | | |

Tabla 8.- Análisis de Componentes Principales (8 variables) dos componentes extraídos. Varianza Total Explicada

Al igual que en el anterior análisis, los factores de carga del primer componente principal son positivos y altos, a excepción de la anchura del neurocráneo que presenta un

valor de 0,299 (Tabla 9). Estos valores nos permiten inferir que se trata de un factor relacionado con el tamaño. Por su parte, el segundo componente principal arroja variables que participan en el vector con factores de carga positivos y otras con valores negativos destacando entre los primeros la longitud y la anchura del neurocráneo, y entre los segundos la altura superior de la cara.

| | Componente | |
|------------|--------------|---------------|
| | 1 | 2 |
| log SkL | 0,934 | -0,255 |
| log NSkL | 0,732 | 0,648 |
| log NSkB | 0,296 | 0,920 |
| log SupFH | 0,642 | -0,728 |
| log BiOrB | 0,900 | 0,268 |
| log BiZygB | 0,894 | -0,315 |

Tabla 9.- Análisis de Componentes Principales (6 variables) dos componentes extraídos. Factores de carga de las variables en los componentes principales

En líneas generales, tanto los resultados numéricos (Tablas 7-9) como la dispersión en el espacio multivariante (Fig. 3) ofrecen un escenario muy similar al comentado cuando el análisis se extendía a ocho variables. Así, de nuevo se observa un primer componente en el que prima el factor tamaño mientras que en el segundo se infiere un vector de forma que separa nítidamente en tres grupos a las especies actuales, ocupando un buen número de individuos fósiles Homínidos el espacio constituido por la separación entre Pánidos y AMH.

Por lo que se refiere a las proyecciones obtenidas por los diferentes miembros de Homínidos no *Homo* debemos señalar que los resultados obtenidos por los especímenes previamente analizados son muy similares, aunque con diferencias de matiz. Así, el KNM-ER 406 se sitúa en el segundo componente más cerca aún de AL 444-2, aunque quizás, por la novedad, lo más reseñable sea la posición del cráneo Sts 71. Este cráneo, considerado una hembra de *A. africanus* (Lockwood, 1999), resulta ser el homínido más pequeño de cuantos se han analizado. Por ello se sitúa más a la izquierda en el eje *x*, junto con *P. paniscus*. En el segundo componente se proyecta en un punto más elevado del morfoespacio respecto a Sts 5, el otro cráneo perteneciente a *A. africanus*.

Respecto a los representantes más tempranos del género *Homo*, las proyecciones son muy similares a las obtenidas en el análisis previo. Sin embargo, la inclusión de D 2700 en la merece ser comentada. En efecto, este cráneo presenta unas dimensiones para las variables analizadas que lo sitúan muy cerca de los *H. habilis* (s.s.), sobre todo en el primer componente, aunque tampoco es desdeñable la vecindad entre D 2700 y OH 24 en el segundo componente. Sea como fuere, la distancia respecto a D 2282 es considerable en el primer componente y, aunque más moderada, existente en el segundo. Otro de los cráneos incorporados, Steinheim, presenta una proyección en el morfoespacio que lo sitúa en el rango de AMH. Por último, BOU-

VP-16/1 representante de la subespecie *H. sapiens idaltu* presenta la mayor puntuación de todos los Homínidos para el primer componente, siendo superado en el segundo componente únicamente por Petralona.

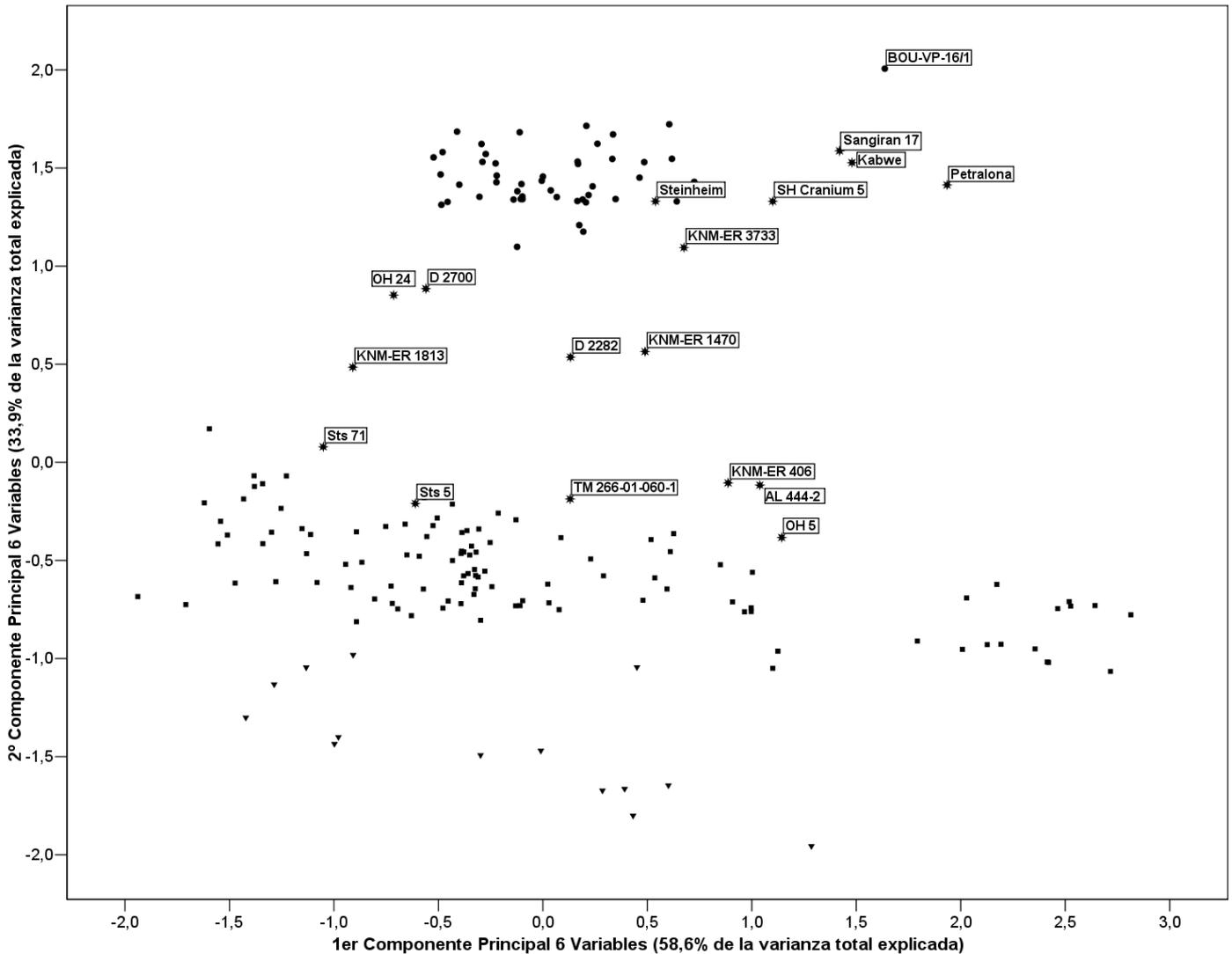


Fig. 3.- Diagrama de dispersión 1^{er} y 2^o Componente Principal 6 Variables. Leyenda, ver Fig. 1

A fin de remarcar la interpretación de los distintos vectores que se han considerado reflejo del tamaño en los distintos análisis se ha realizado una regresión simple utilizando como variables dependientes los tres factores que se han interpretado como tamaño (Segundo Componente Principal Variables Básicas, Primer Componente 8 variables, y Primer Componente 6 variables) y como variable independiente la media geométrica de las seis variables básicas (SkGeoM). Los resultados se describen a continuación.

| | n | p | R² |
|----------------------------|----------|-----------|----------------------|
| log SkGgeoM-2º PCvb | 258 | 1,75E-203 | 0,973 |
| log SkGeoM-1erPC 8v | 158 | 5,68E-102 | 0,947 |
| log SkGeoM-1erPC 6v | 160 | 1,41E-134 | 0,968 |

Tabla 10.- Estadísticos correspondientes a las regresiones simples: variable independiente el logaritmo de la media geométrica de las seis variables básicas (log SkGeoM) y variables dependientes: 2º Componente Principal Variables Básicas (2º PCvb); 1º Componente Principal 8 variables (1º PC8v); 1º Componente Principal 6 variables (1º PC6v). Leyenda: n : número de observaciones; p : nivel de significación; R² : coeficiente de determinación

Como puede comprobarse en la Tabla 10 tanto los valores del nivel de significación como los coeficientes de determinación son muy altos dando cuenta de una gran proporción de varianza de la variable dependiente que se explica en función de la variable independiente. Esto es, se puede decir que este caso, todas estas parejas variables, al hacer referencia a las dimensiones globales del organismo, su significado es prácticamente el mismo. De tal forma que si la media geométrica de las variables básicas dan cuenta de las dimensiones globales del cráneo, los tres componentes usados como variables dependientes también.

Cuando la variable dependiente es el primer componente principal de ocho variables (1er PC8v), en él sólo participan tres de las variables que conforman la variable que da cuenta de las dimensiones globales de los cráneos (SkGeoM), y por tanto cinco de ellas son nuevas. Los resultados, tanto del nivel de significación como del coeficiente de determinación bajan, aunque sólo en 0,026. Mientras, al utilizar como variable dependiente el primer componente de seis variables en el que se comparten cuatro variables y otras dos son nuevas, los valores del nivel de significación y el coeficiente de determinación se incrementan respecto al anterior.

Otra cuestión que parece interesante es explorar si la interpretación de factores cambian al excluir los individuos fósiles. Para comprobar si existe alguna alteración importante en los valores de los factores de carga y en la consecuente proyección de los puntos en el espacio multivariante se han realizado dos regresiones en las que se han usado como variables independientes los dos primeros componentes del análisis de las variables básicas cuando se han incorporado todos los individuos [PCvb (Total)] y como variables dependientes las mismas variables cuando en el análisis se han sustraído a los Homínidos [PCvb (Actuales)]. La respuesta a la luz de los resultados (Fig. 4; Tabla 11) parece elocuente. Tanto el nivel de significación como el coeficiente de determinación apuntan a que no se ven afectados. De forma tal que también se puede inferir que los parámetros resultantes de la relación entre las variables básicas de los grandes simios y los humanos anatómicamente modernos es la misma se incorporen o no Homínidos a los análisis. Este resultado aclara varios aspectos que podrían argumentarse respecto a los resultados obtenidos con el ACP. En primer lugar, como el sentido del factor forma (como un ordenación de los individuos desde simios antropomorfos a humanos

anat6micamente modernos) no cambia con la inclusi6n de los f6siles, la posici6n en este gradiente de un ejemplar f6sil en particular, es independiente de la de otros ejemplares f6siles incluidos en el an6lisis, o de si se incluyen o no. Otro aspecto es el que se deriva del hecho de que la matrices de correlaci6n pueden verse afectadas por el n6mero relativo de individuos de los distintos grupos analizados si los ejemplares de cada grupo presentan relaciones distintas entre las variables. Si los f6siles ocupasen posiciones extremas en el espacio multivariante, el incluir m6s ejemplares de una especie extinta que de otra, podr6a hacer que dicha matriz de correlaci6n variase y con ella la interpretaci6n de los factores. Dado que los f6siles ocupan posiciones intermedias, este fen6meno tampoco no va a constituir un problema.

| | n | p | R ² | b |
|--------------------------------------|-----|---|----------------|-------|
| 1er PCvb (Total)-1er PCvb (Actuales) | 238 | 0 | 1 | 0,971 |
| 2º PCvb (Total)-2º PCvb (Actuales) | 238 | 0 | 1 | 1,024 |

Tabla 11.- Estad6sticos correspondientes a las regresiones simples: variable independiente el primer y el segundo componente de las seis variables b6sicas para las especies actuales. Variables dependientes: el primer y el segundo componente de las seis variables b6sicas para toda la muestra. Leyenda: n : n6mero de observaciones; p : nivel de significaci6n; R² : coeficiente de determinaci6n

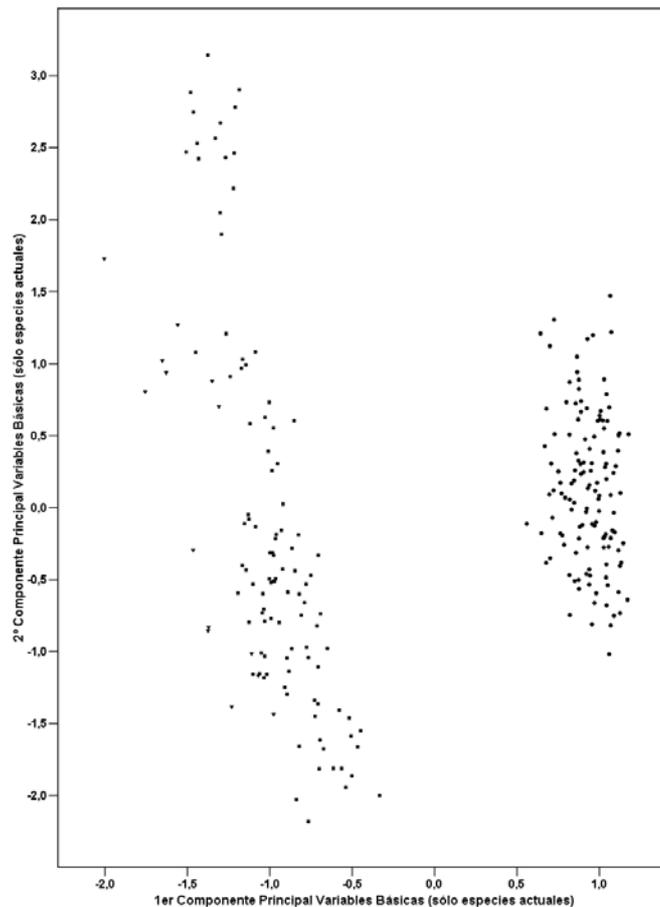


Fig. 4.- Diagrama de dispersi6n 1^{er} y 2^º Componente Principal 6 Variables usando s6lo las especies actuales.

3.4.- Regresiones simples

Variable independiente

1^{er} PC variables básicas

En este apartado se presentan los resultados obtenidos al efectuar regresiones en las que la variable independiente es el primer componente principal del análisis en el que están implicadas las variables básicas y la variable dependiente es la anchura mínima de la fosa temporal. Como se ha dicho, tal componente corresponde a un vector que representa un gradiente en el que a la izquierda se sitúan los individuos de menor neurocráneo y mayor cara, y a la derecha los de mayor neurocráneo y menor cara.

| Total | n | <i>p</i> | R ² | F | d.t. (x) | d.t. (y) | b | d.t. (b) | a | d.t. (a) |
|-------------------------------|-----|------------------|----------------|--------|----------|----------|---------|----------|--------|----------|
| 1er PC VB-log TemFMinB | 258 | 8,72E-116 | 0,871 | 1726,4 | 1 | 0,094 | -0,0877 | 0,0021 | 2,0466 | 0,0021 |
| AMH | n | <i>p</i> | R ² | F | d.t. (x) | d.t. (y) | b | d.t. (b) | a | d.t. (a) |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 119 | 2,47E-03 | 0,076 | 9,6 | 0,1326 | 0,0283 | -0,0587 | 0,0190 | 2,0209 | 0,0190 |
| Pánidos | n | <i>p</i> | R ² | F | d.t. (x) | d.t. (y) | b | d.t. (b) | a | d.t. (a) |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 105 | 7,97E-29 | 0,702 | 242,5 | 0,2504 | 0,0555 | -0,1857 | 0,0119 | 1,9465 | 0,0118 |
| Homínidos | n | <i>p</i> | R ² | F | d.t. (x) | d.t. (y) | b | d.t. (b) | a | d.t. (a) |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 20 | 1,88E-09 | 0,872 | 122,1 | 0,5298 | 0,0774 | -0,1364 | 0,0123 | 2,0601 | 0,0065 |
| Homo | n | <i>p</i> | R ² | F | d.t. (x) | d.t. (y) | b | d.t. (b) | a | d.t. (a) |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 15 | 7,24E-05 | 0,715 | 32,5 | 0,3217 | 0,0343 | -0,0900 | 0,0158 | 2,0398 | 0,0073 |

Tabla 1.- Regresiones simples variable independiente primer componente principal variables básicas (1^{er} PC VB) Leyenda: n : número de observaciones; R² : coeficiente de determinación; *p* : nivel de significación; F : valor del estadístico F de Snedecor; b : pendiente; e.t. (b) = error típico de la pendiente; a : constante; e.t. (a) : error típico de la constante. En negrita, pendientes que son significativamente diferentes de 0 (*p* < 0,05)

| Total/Pánidos | t | <i>p</i> | -t _{0,95} | t _{0,95} |
|-------------------------------|----------------|------------------|--------------------|-------------------|
| 1er PC VB-log TemFMinB | 43,2342 | 2,21E-144 | -1,9666 | 1,9666 |
| Total/Homínidos | t | <i>p</i> | -t _{0,95} | t _{0,95} |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 72,0303 | 4,41E-180 | -1,9687 | 1,9687 |
| Total/Homo | t | <i>p</i> | -t _{0,95} | t _{0,95} |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 52,8712 | 3,94E-144 | -1,9688 | 1,9688 |
| Pánidos/Homínidos | t | <i>p</i> | -t _{0,95} | t _{0,95} |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 6,5113 | 1,78E-09 | -1,9798 | 1,9798 |
| Pánidos/Homo | t | <i>p</i> | -t _{0,95} | t _{0,95} |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 3,1643 | 1,99E-03 | -1,9806 | 1,9806 |
| Homínidos/Homo | t | <i>p</i> | -t _{0,95} | t _{0,95} |
| 1er PC VB-log TemFMinB | 3,4033 | 1,85E-03 | -2,0395 | 2,0395 |

Tabla 3.- Prueba t para evaluar si las pendientes son significativamente diferentes entre sí (*p* < 0,05) Leyenda: t = valor de la t de Student; *p* = nivel de significación; -t_{0,95} = valor negativo mínimo de t para que la significación sea *p* < 0,05; t_{0,95} = valor positivo mínimo de t para que la significación sea *p* < 0,05; en negrita, pares de pendientes que son significativamente distintas de entre sí (*p* < 0,05)

1^{er} PC VB-log TempFMinB

En este apartado se evalúa la relación entre el primer componente principal de las variables básicas y la anchura mínima de la fosa temporal. Los resultados se detallan a continuación. A grandes rasgos, la recta de regresión y el intervalo de confianza de Total son cortados transversalmente por la recta de regresión y el intervalo de confianza de Pánidos de arriba hacia abajo y de izquierda a derecha (Fig. 1). Las pendientes de Total, AMH y Pánidos resultan significativamente distintas de cero (Tabla 1; $p < 0,05$), aunque el escaso valor del coeficiente de determinación de AMH (Tabla 1; $R^2 = 0,07$) da cuenta de la débil relación existente entre ambas variables. Por su parte, Total alcanza un valor de 0,87, y Pánidos desciende hasta 0,7 (Tabla 1).

Entre sí, e incluyendo las pendientes de Homínidos y Homo, todas las pendientes son significativamente distintas de la isometría (Tabla 2; $p < 0,05$) destacando que, hasta el momento, es el primer caso en el que la comparación entre las pendientes de Homínidos y Homo arroja un resultado positivo (ver cap. 2.1, Tabla 16).

La dispersión en el espacio bivalente (Fig. 1) revela las siguientes peculiaridades. Si tomamos como referencia la recta de regresión de Total, se observa que gran parte los individuos que presentan mayores anchuras mínimas de la fosa temporal en relación al primer componente de las variables básicas son los representantes de Póngidos de mayor porte. Igualmente ocurre con KNM-ER 406, OH 5, AL 444-2, Obercassel 1, San Teodoro III y Barma Grande 2. Sorprende que dos de estos *H. sapiens* del Paleolítico Superior europeo – Obercassel 1 y San Teodoro III– presenten valores relativos de la anchura mínima de la fosa temporal mayores que OH 5 y AL 444-2, siendo sólo superados por KNM-ER 406. Por el contrario, sólo tres Pánidos y un AMH se proyectan por debajo del límite inferior del intervalo de confianza de Total. Ningún miembro de Homínidos presenta una anchura mínima relativa de la fosa temporal tan baja como para no alcanzar el límite inferior del intervalo de confianza de Total. Tampoco ningún Homínido se proyecta dentro del intervalo de confianza de la recta de Pánidos y parece percibirse una tendencia a que *P. pygmaeus* presente un menor valor en la variable independiente respecto a la dependiente.

Dentro de los Hominidos el individuo que presenta una, nada sorprendente, mayor anchura mínima de la fosa temporal es KNM-ER 406. La posición de Obercassel 1 y San Teodoro III denotaría la misma tendencia, algo atemperada, en *H. sapiens*. OH 5 y, sobre todo, AL 444-2 se acercan al límite superior del intervalo de confianza de Total. Algo similar le ocurre a Barma Grande 2. El resto de los Homínidos caen dentro del intervalo de confianza de Total. TM-266-01-060-1 es entre ellos el que más se aproxima al límite superior del intervalo de confianza, y en valores absolutos y relativos se acerca a AL 444-2. A cierta distancia absoluta y relativa se sitúa el último representantes de los Homínidos no *Homo*, Sts 5 que se encamina

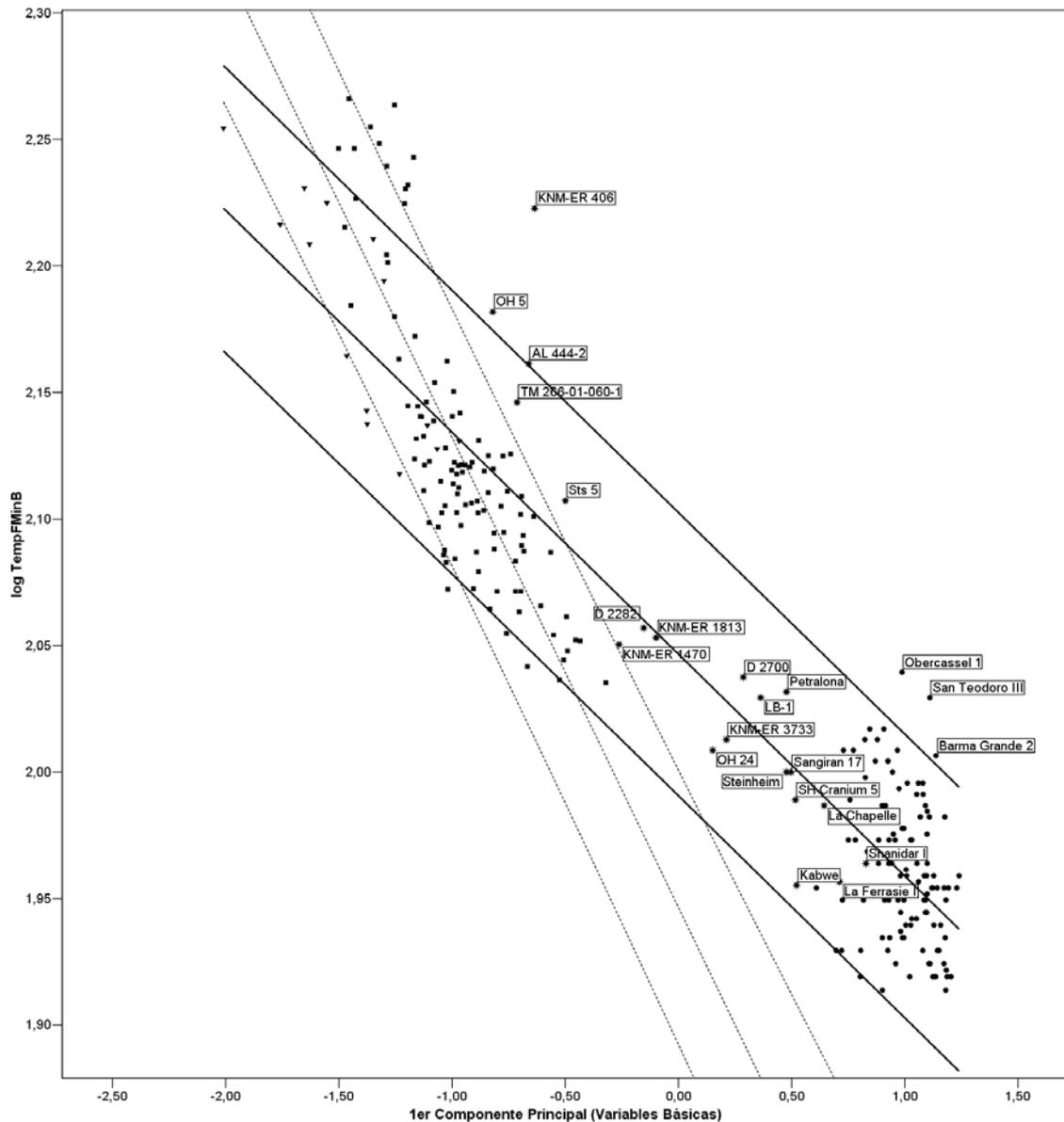


Fig. 1.- Diagrama de dispersión 1er Componente Principal (Variables Básicas)-log TempFMinB. (Total). Leyenda: triángulos: Pongo; cuadrados: Pánidos; círculos: AMH; estrellas: Homínidos. Línea discontinua: recta de regresión e intervalo de confianza de Pánidos; Línea continua: recta de regresión e intervalo de confianza de Total.

hacia la recta de regresión. Los representantes más antiguos de *Homo* tienden a situarse bien cerca de la recta de regresión (D 2282, KNM-ER 1813), bien con un valor relativo de la anchura mínima de la fosa temporal ligeramente bajo (KNM-ER 1470, OH 24 y KNM-ER 3733). La excepción se produce por D 2700 que se sitúa suavemente por encima de la recta de regresión. Salvo Petralona y LB-1, los representantes de *Homo* del Pleistoceno Medio y Superior no AMH se sitúan también por debajo de la recta de regresión. De todos ellos, el que menor valor relativo de la anchura mínima de la fosa temporal presenta es Kabwe, seguido de La Ferrassie I. El resto, Sangiran 17, SH Cranium 5, Steinheim, La Chapelle-aux-Saints y Shanidar I se ajustan bastante bien a la recta de regresión.

Como ya se ha comentado con anterioridad, esta es la única regresión en la que las pendientes de Homínidos y Homo son significativamente distintas entre sí (Tabla 2; $p < 0,05$), lo cual implica que, a pesar de compartir ambos grupos la mayoría de los individuos –quince– las diferencias son tan grandes que se reflejan en los valores de las respectivas pendientes. Ambas son significativamente distintas de cero ($p < 0,001$) y los coeficientes de determinación alcanzan 0,87 y 0,72 respectivamente (Tabla 1).

El diagrama de dispersión para los grupos Homínidos y Homo (Fig. 2) indica que KNM-ER 406 sea el único individuo que supera el límite superior del intervalo de confianza de Homínidos, mientras que AL 444-2 y OH 5 rebasan ligeramente la recta de regresión. De manera similar a cuando la referencia era Total, los más antiguos representantes del género *Homo* se sitúan por debajo de la recta de regresión de Homínidos, salvo D 2700. Mientras que los correspondientes al Pleistoceno Medio y Superior se acercan bastante a la recta de regresión con la excepción de Petralona que se aproxima al límite superior, y Kabwe que desciende hacia el límite inferior. Si el elemento de comparación es ahora la recta de regresión y el intervalo de confianza de Homo, KNM-ER 406, por mucho, y AL 444-2 y OH 5, por poco, son los únicos que se proyectan encima del límite superior de su intervalo de confianza. TM-266-01-060-1 cae cerca del límite superior del intervalo de confianza de Homo, y Sts 5 presenta una proyección intermedia entre la recta y el citado límite. Petralona por su parte cae sobre el límite superior, siendo el representante de Homo con un mayor valor relativo en la anchura mínima de la fosa temporal respecto al primer componente principal de las variables básicas. D 2700 y LB-1 se sitúan en una posición intermedia entre el límite superior del intervalo de confianza y su recta de regresión. El único Homo que excede, aunque por escaso margen, el límite inferior del intervalo de confianza es Kabwe. El resto se articula en torno a la pendiente.

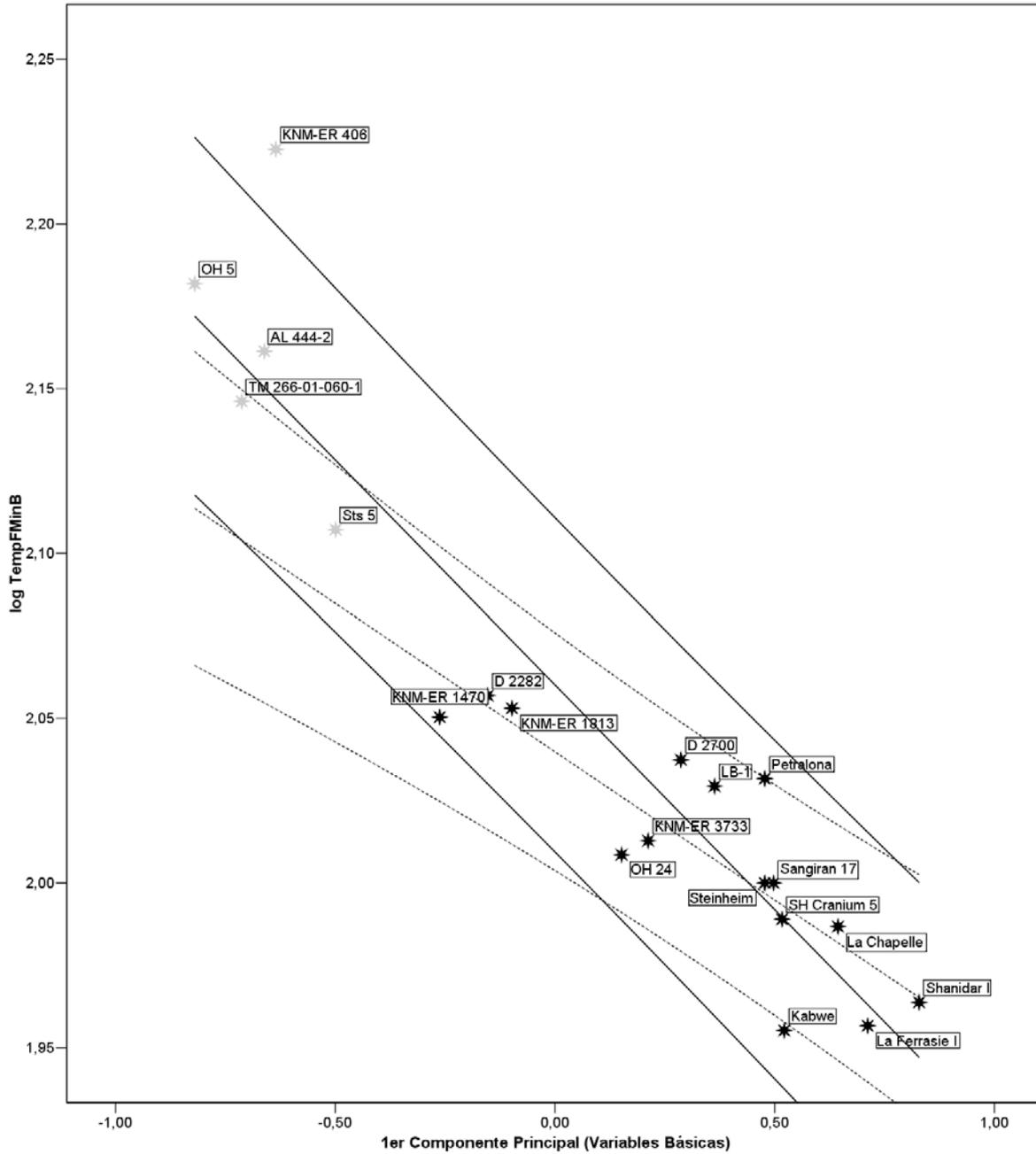


Fig. 2.- Diagrama de dispersión 1er Componente Principal (Variables Básicas)-log TempFMinB (Homínidos). Leyenda, estrellas grises: Homínidos no Homo; estrellas negras: Homo; líneas continuas: recta de regresión e intervalo de confianza de Homo; líneas discontinuas: recta de regresión e intervalo de confianza de Homínidos.

3.5.- Foramen Temporal

Regresiones simples

Análisis de Componentes Principales

Quizás uno de los aspectos que han sido poco explorados desde un punto de vista morfométrico sea las posibles relaciones entre el aparato masticador y el neurocráneo. Así, en un reciente trabajo, Aiello y Dean (2002) apuntaban la posibilidad de la existencia de una relación entre la anchura máxima del foramen temporal (TempFMaxW) y la expansión del tamaño del cerebro. Esta sección tiene como objetivo explorar las relaciones métricas existentes entre la fosa temporal, el área de la dentición postcanina, y el volumen endocraneal de los Homínidos fósiles. Como variable que da cuenta de la anchura de la fosa temporal se usará la anchura máxima del foramen temporal y la suma de las áreas del P3', P4', M1' y M2' como medida de la dentición postcanina.

Existe una conexión indirecta entre el neurocráneo y el aparato masticador puesto que el origen de los músculos temporales, responsables del movimiento de adducción mandibular, se produce en los parietales y en los frontales. Aquí sólo se atenderán las cuestiones morfométricas puesto que los aspectos morfológicos de la relación entre la masticación y el neurocráneo en Homínidos han sido profusamente tratados en diferentes trabajos (p. ej: Tobias, 1967; DeBrul, 1977; DeBrul, 1979; DeBrul 1980; Rak, 1983; Kimbel *et al.* 2004). Por tanto en el presente estudio se tratará de vislumbrar la significación estadística de las relaciones. A partir de aquí se tratará de inferir su significado dentro del marco paleobiológico de los homínidos.

Para este análisis se cuenta con treinta y ocho individuos pertenecientes a quince especies cuando la variable independiente es la anchura máxima del foramen temporal y treinta y seis individuos correspondientes a catorce especies cuando en la variable dependiente es la anchura mínima de la fosa temporal (Tabla 1). Con el objetivo de normalizar las distribuciones, las variables se han transformado logarítmicamente (Smith, 1980; Plavcan, 1993).

Aunque Rak, define fosa temporal como “el espacio entre el arco cigomático y la pared medial de la fosa temporal” (Rak, 1983:27, nota 2) la distancia restante entre la anchura bicigomática (BiZygB) y la anchura mínima frontal (MinFrB) se puede considerar una buena dimensión de la misma.

Dado que la fuerza ejercida por cualquier músculo es proporcional a su sección, el área de la foramen temporal (TempFA) será un indicador general de la fuerza ejercida por el músculo temporal dado que por esta cavidad ha de pasar para insertarse en el proceso coronoides de la mandíbula (Demes & Creel, 1988; Thomason, 1991; Christiensen & Adolfssen, 2005). Ahora bien, para tener una medida de la fuerza de entrada en la mandíbula se utiliza el momento de la fuerza del temporal (MFT) que se halla multiplicando el área de la fosa temporal por el momento del brazo temporal (MAT). MAT se mide entre el límite anterior del cóndilo al punto más alto de la apófisis coronoides de la mandíbula, la anchura de la fosa

temporal (TempFW) como la sustracción entre la anchura bicigomática y la anchura de la constricción postorbital, y la longitud del cigoma como la cuerda entre la inserción muscular más anterior del masetero y el tubérculo del cigoma (Plavcan, 2002).

Ahora bien, queda por ver si la anchura máxima del foramen temporal da una buena idea de la fuerza que puede ejercer los músculos temporales, dado que el área del foramen viene determinado también por la longitud de dicho foramen. Para evaluar la relación entre el MFT y la TempFW se ha realizado una regresión usando ésta como variable independiente y aquélla como variable dependiente. La muestra consta de trescientas veintinueve observaciones, ciento sesenta y cinco especies, subespecies y poblaciones de primates antropoides divididas en machos y hembras (salvo *Daubentonia madagascarensis*). A la variable MFT se le ha hallado la raíz cúbica.

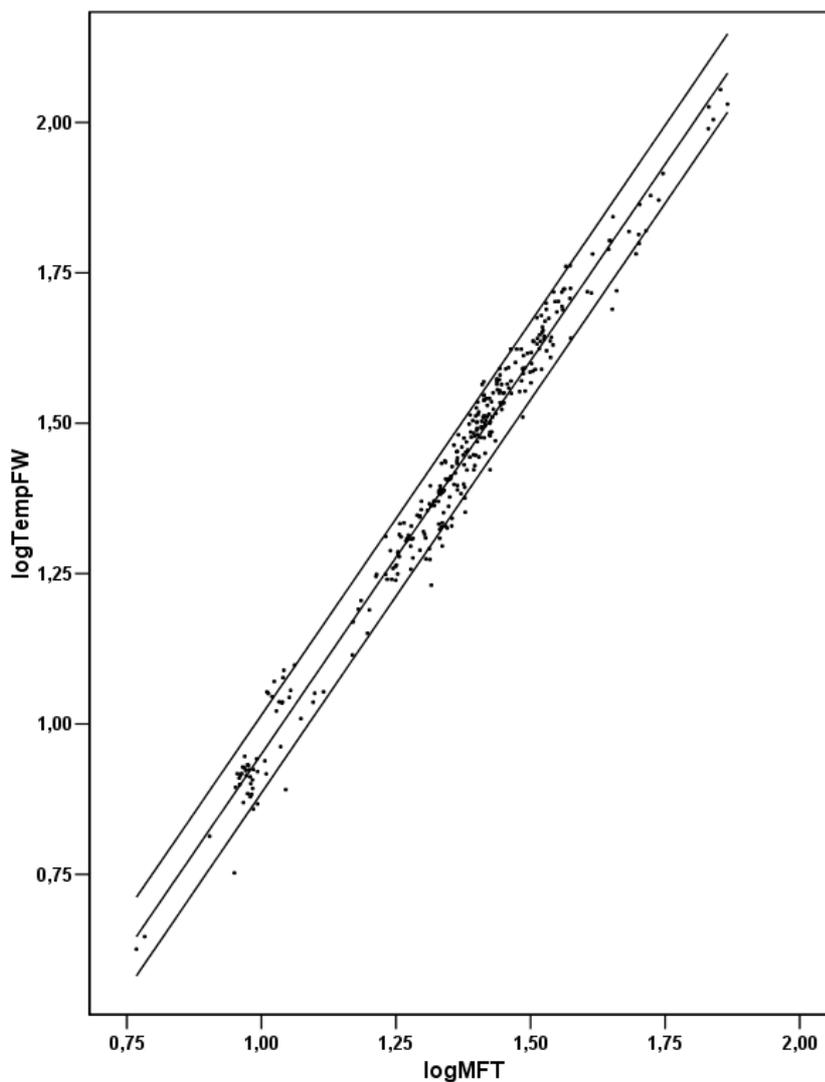


Fig. 1.- Diagrama de dispersión log MFT-log TempFW (Primates antropoides)

La prueba t para evaluar si la pendiente es significativamente distinta de cero ($p < 0,05$) arroja un resultado positivo puesto que $p = 1,91E-271$. La correlación es muy alta ($R^2 = 0,98$). La pendiente es significativamente menor de la esperada para la isometría ($b = 0,7479$; $p < 0,001$); la tendencia alométrica negativa indica que el momento de la fuerza temporal crece a la potencia 0,75 de la anchura del foramen temporal, acorde con el principio de similitud elástica (McMahon & Bonner, 1983).

Teniendo en cuenta los antecedentes en la familia Hominidae (Rak, 1983) y en el orden Chiroptera (Nogueira *et al.*, 2005) y a la luz de estos resultados, se puede convenir que la anchura del foramen temporal es una buena medida para dar cuenta de la fuerza de entrada en la mandíbula ejercida por el músculo temporal, y por tanto, parece justificado el uso de aquélla como dimensión de ésta.

Como puede comprobarse (Tabla 1) todas las regresiones presentan pendientes que son significativamente distintas de uno ($p < 0,001$) y los coeficientes de determinación oscilan entre 0,6 y 0,74, correspondiendo 0,65 cuando la variable independiente es la máxima anchura de la fosa temporal (Individuos), 0,6 cuando es la mínima anchura de la fosa temporal (Individuos), 0,66 cuando deriva de la máxima anchura temporal (Especies) y 0,74 cuando se obtiene a partir de la mínima anchura temporal (Especies). Cabe destacar que todas las pendientes presentan signo negativo. O lo que es lo mismo, las dimensiones del foramen temporal disminuyen a medida que aumenta el volumen endocraneal.

| | n | p | R ² | F | d.t. (x) | d.t. (y) | b | d.t. (b) | a | d.t. (a) |
|--------------------|----|----------|----------------|------|----------|----------|---------|----------|--------|----------|
| Especies | | | | | | | | | | |
| logEV-log PostCanA | 16 | 3,65E-05 | 0,7154 | 35,2 | 0,0674 | 0,0551 | -0,6925 | 0,1167 | 2,0425 | 0,1131 |
| log EV-log TempFW | 15 | 1,32E-04 | 0,6875 | 28,6 | 0,0727 | 0,1423 | -1,6222 | 0,3033 | 3,3044 | 0,2930 |
| Individuos | | | | | | | | | | |
| log EV-log TempFW | 38 | 1,26E-9 | 0,6255 | 63,5 | 0,0749 | 0,1519 | -1,6047 | 0,2014 | 3,2858 | 0,2015 |

Tabla 1.- Estadísticos de las regresiones usando como variable independiente el logaritmo del volumen endocraneal y como variables independientes el logaritmo del área de la dentición postcanina y el logaritmo de la anchura del foramen temporal. Leyenda, n: número de observaciones; p: nivel de significación; R²: coeficiente de determinación; F: valor del estadístico F de Snedecor; d.t. (x): desviación típica de la variable independiente; d.t. (y): desviación típica de la variable dependiente; b: pendiente; d.t. (b): desviación típica de la pendiente; a: constante; d.t. (a): desviación típica de la constante

Para evaluar si las pendientes son significativamente distintas a una proporcionalidad inversa se han realizados pruebas t de Student ($p < 0,05$). En el caso de la anchura del foramen temporal la tendencia es menor de la esperada según una proporcionalidad inversa en el caso de Especies ($p < 0,01$; Tabla 2) aunque que para Individuos no se puede descartar ($p > 0,05$; Tabla 2), si bien el valor de p se acerca mucho al nivel mínimo de significación

establecido. En cuanto al área de la dentición postcanina, la pendiente es estadísticamente distinta de la esperada según una proporcionalidad inversa ($p < 0,02$; Tabla 2).

| | t | p | -t _{0,025} | t _{0,025} |
|--------------------|--------|--------|---------------------|--------------------|
| Especies | | | | |
| logEV-log PostCanA | 2,6346 | 0,0196 | -2,1448 | 2,1448 |
| log EV-log TempFW | 2,9218 | 0,0060 | -2,0281 | 2,0281 |
| Individuos | | | | |
| logEV-log TempFW | 2,0513 | 0,0610 | -2,1604 | 2,1604 |

Tabla 2.- Prueba t para evaluar si las pendientes son significativamente distintas de la proporcionalidad inversa ($b = -1$) ($p < 0,05$). Leyenda, t: valor de la t de Student; p: nivel de significación; t_{0,025}: límite inferior de t según la hipótesis nula con una confianza del 95%; t_{0,975}: límite superior de t según la hipótesis nula con una confianza del 95%

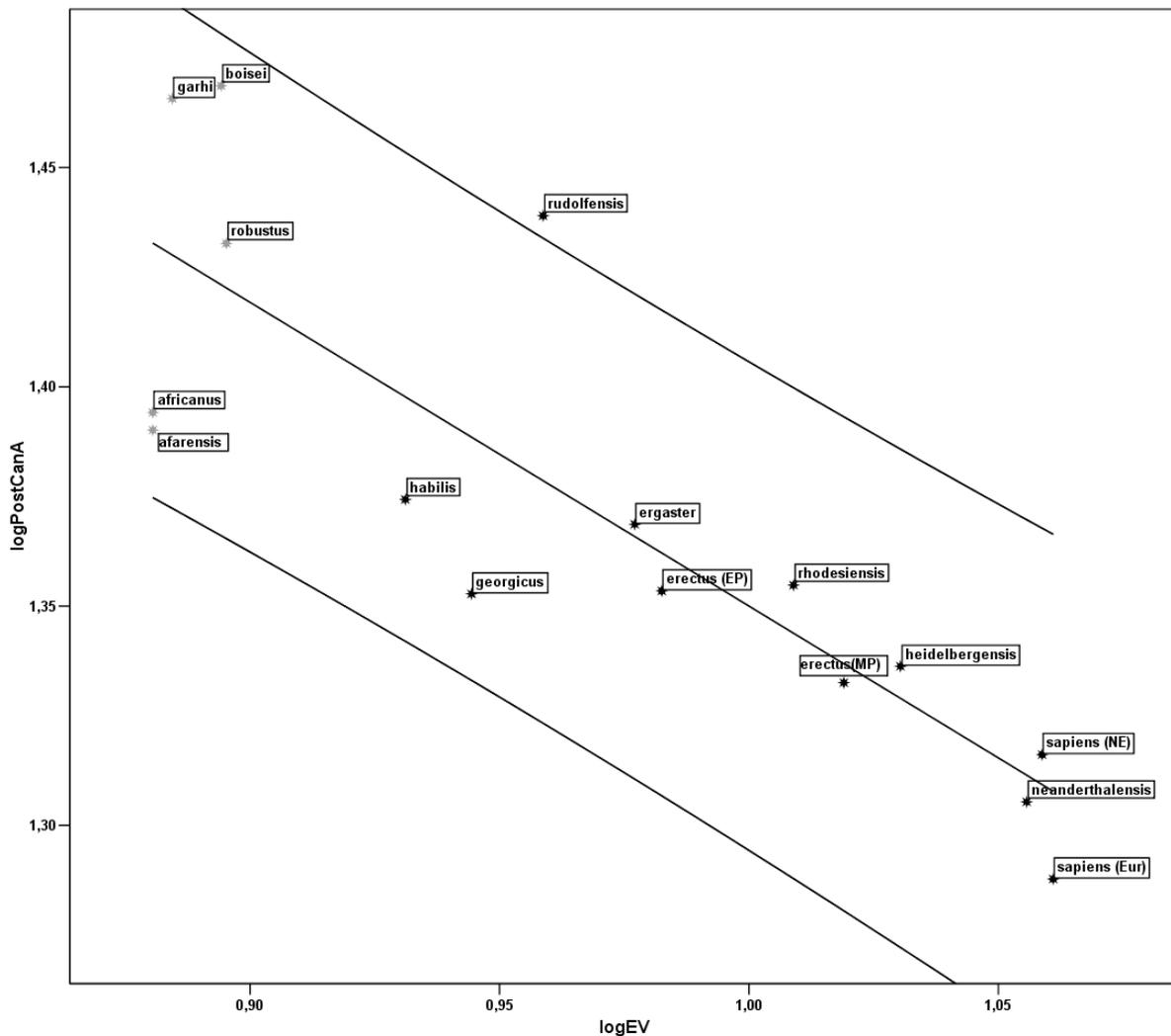


Fig. 1.- Diagrama de dispersión logEV-logPostCanA (Homínidos). Leyenda, estrellas grises: *Australopithecus*; estrellas negras: *Homo*; línea continua: recta de regresión e intervalo de confianza de Homínidos; erectus (EP): *H. erectus* Pleistoceno Inferior; erectus (MP): *H. erectus* Pleistoceno Medio; sapiens (NE): *H. sapiens* Pleistoceno Próximo Oriente; sapiens (Eur): *H. sapiens* Pleistoceno Europa.

El diagrama de dispersión (Fig. 1) revela la tendencia general ya apuntada por los estadísticos de la regresión, es decir, el área de la dentición desciende a medida que aumenta el volumen endocraneal de manera significativa. La especie que presenta una mayor área de la dentición postcanina en relación con su volumen endocraneal es *H. rudolfensis* (representada por dos individuos, uno para el volumen endocraneal –KNM-ER 1470– y otro para el área de la dentición postcanina –KNM-ER 1590–), una especie que presenta similitudes en el aparato masticador con los australopitecinos robustos, consideradas homoplasias por Wood (1992) y Lieberman *et al.* (1996). De hecho, es la única especie cuyos valores le hacen proyectarse fuera del intervalo de confianza de Homínidos. Por su parte, en términos absolutos del área de la dentición postcanina sólo se ve superado por *A. boisei* y *A. garhi*. En términos relativos son estas dos especies las que presentan los siguientes mayores valores del área de la dentición. *A. robustus* también se sitúa por encima de la recta de regresión, aunque no muy alejado de ella. Los australopitecinos gráciles se sitúan por debajo de la recta de regresión con *A. afarensis* ligeramente por debajo de *A. africanus*.

Los primeros representantes del género *Homo* exhiben una gran variabilidad, y si exceptuamos a *H. rudolfensis* parece producirse un hiato entre los australopitecinos gráciles y los primeros representantes del género *Homo*. A la ya reseñada posición de *H. rudolfensis* se añaden *H. habilis*, que presenta una dentición postcanina relativamente pequeña para su volumen endocraneal y similar a la que presentan los australopitecinos gráciles; *H. georgicus* cae en una posición aún más cercana al límite inferior del intervalo de confianza; *H. ergaster* por su parte se proyecta ligeramente por encima de la recta de regresión dando cuenta de las mayores dimensiones de la dentición postcanina de entre las especies más tempranas de *Homo*. En cuanto a *H. erectus* del Pleistoceno Inferior se sitúa cerca de la recta de regresión, mostrando un área de la dentición similar a la de *H. georgicus* aunque diferenciándose de éstos en su mayor volumen endocraneal.

Las especies de *Homo* del Pleistoceno Medio presentan, en líneas generales, una hipotrofia en el área de la dentición y una hipertrofia en el volumen endocraneal respecto a las especies de *Homo* precedentes. Ahora bien, un examen más detallado pone de manifiesto que *H. rhodesiensis* ostenta un área de la dentición relativamente grande si se compara, sobre todo, con *H. erectus* del Pleistoceno Medio. En términos absolutos, *H. rhodesiensis* exhibe un área de la dentición similar a la de *H. georgicus* y *H. erectus* del Pleistoceno Inferior, aunque los supera en el volumen endocraneal. *H. erectus* del Pleistoceno Medio se sitúa por debajo de la recta de regresión y *H. heidelbergensis* ligeramente por debajo de la misma.

Entre las especies de *Homo* características del Pleistoceno Medio, y neandertales y humanos anatómicamente modernos, parece existir un hiato. Los humanos anatómicamente modernos del Pleistoceno del Próximo Oriente son los que presentan una mayor área de la dentición respecto al volumen endocraneal, proyectándose por encima de la recta de regresión.

Mientras, los neandertales caen por debajo de la misma, y los humanos anatómicamente modernos del Pleistoceno europeo se acercan aun más al límite inferior del intervalo de confianza.

Cuando la variable dependiente es la anchura del foramen temporal (Fig. 2) el escenario resulta, a grandes rasgos, similar a la distribución anterior aunque con diferencias que a continuación se describen. Las especies que presentan una mayor anchura del foramen temporal son *A. boisei* y *A. afarensis*, situándose ambas cerca del límite superior del intervalo de confianza. *A. robustus* se proyecta muy cerca de la pendiente, mientras que *A. africanus* cae bien por debajo de la misma. Entre estas cuatro especies puede observarse una *stasis* en las dimensiones del volumen endocraneal y una importante variación en las dimensiones de la fosa temporal. Por su parte, *S. tchadensis* presenta valores absolutos en la anchura del foramen temporal también pequeños para lo que se esperaría en un homínido con su volumen endocraneal.

Los primeros representantes del género *Homo* muestran de nuevo una gran variabilidad siendo *H. rudolfensis* el que mayor dimensión presenta en la anchura del foramen temporal en relación al volumen endocraneal, con *H. georgicus* y *H. ergaster* rondando la recta de regresión y *H. habilis* como la especie homínida que presenta el menor valor relativo de la anchura del foramen temporal.

Las especies del género *Homo* típicas del Pleistoceno Medio, presentan igualmente cierta variabilidad, por el efecto producido por *H. erectus* (representado por Sangiran 17), el cual alcanza valores relativos de la anchura del foramen temporal muy altos si se compara con *H. heidelbergensis* y *H. rhodesiensis* (Kabwe). La diferencia entre éstas y aquélla estriba en un descenso dramático de la anchura de la fosa temporal y un moderado aumento en el volumen endocraneal.

El mismo fenómeno puede extenderse a las dos especies restantes, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. Así, los humanos anatómicamente modernos del Pleistoceno del Próximo Oriente exhiben una anchura del foramen temporal elevado para su volumen endocraneal (el segundo más elevado en términos absolutos) si se comparan con los neandertales y los humanos anatómicamente modernos del Pleistoceno europeo, ambos situados por debajo de la recta de regresión.

Si el diagrama de dispersión da cuenta de las proyecciones de los individuos (Fig. 3) se puede evaluar la variabilidad intrínseca a cada una de las especies. *S. tchadensis*, al estar representado sólo por un individuo (TM-266-01-060-1) no varía sustancialmente su proyección respecto al diagrama que daba cuenta de las proyecciones de las especies. Con AL 444-2 ocu-

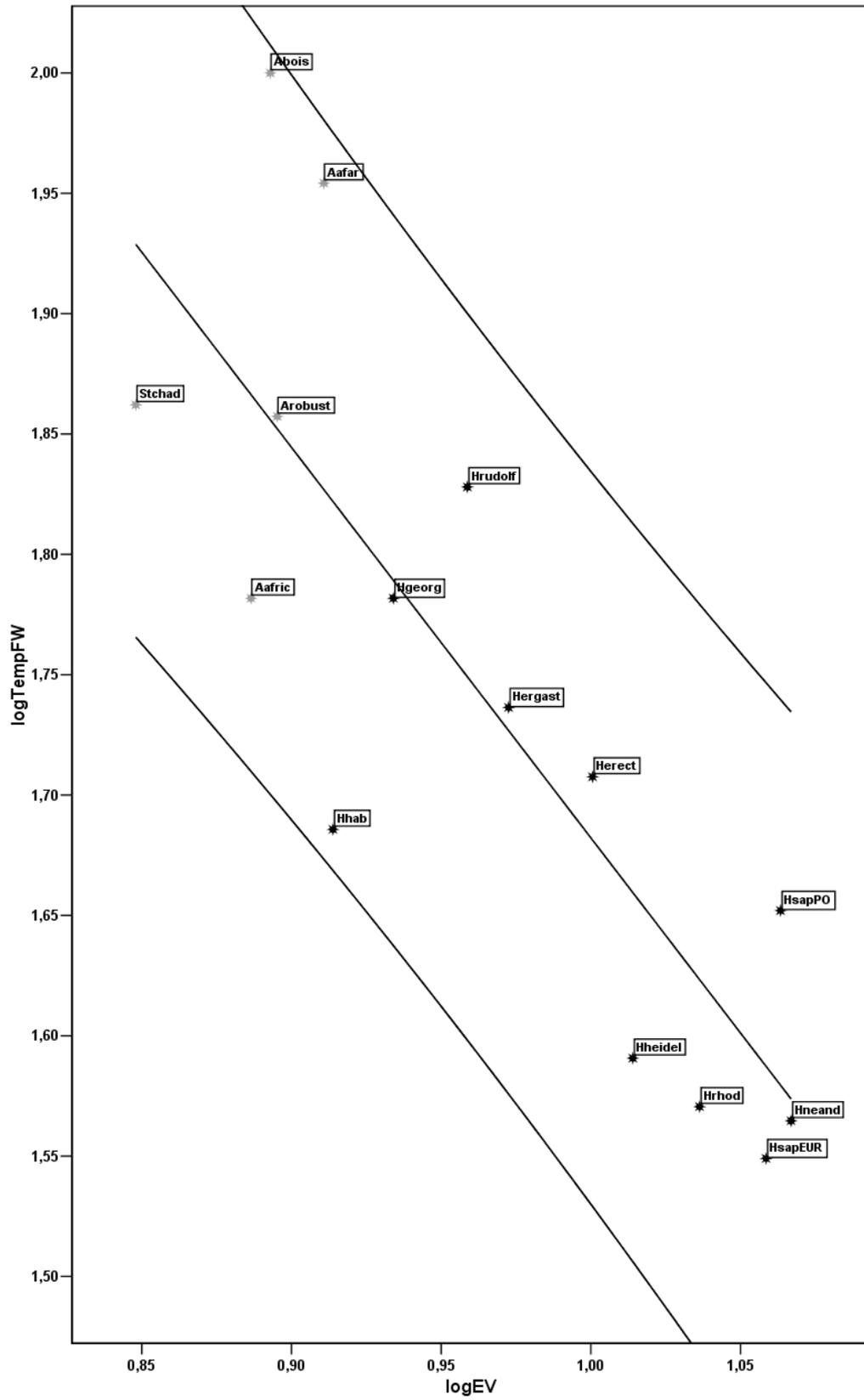


Fig. 2.- Diagrama de dispersión logEV-logTempF (Especies). Leyenda, ver Fig.1

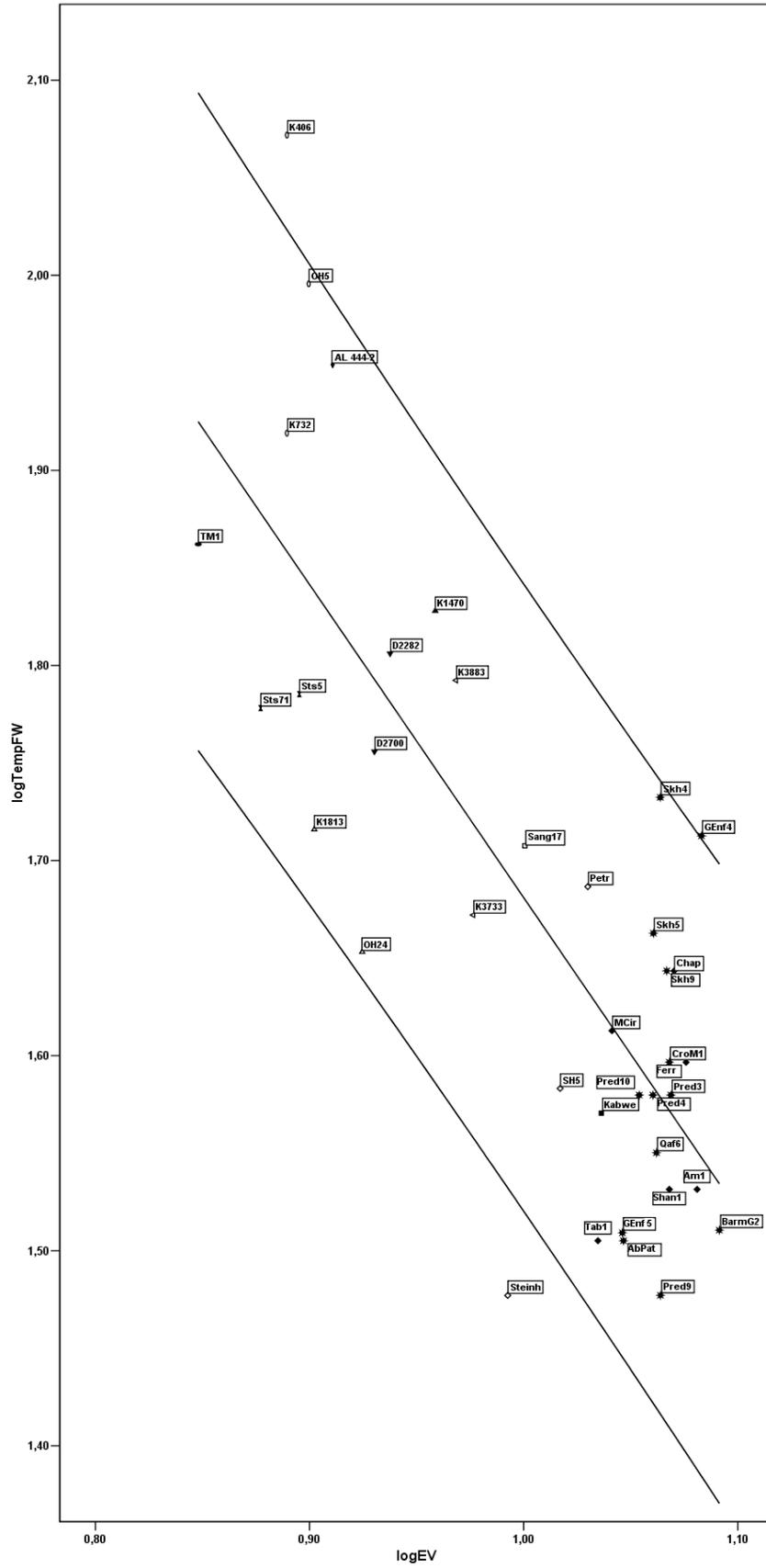


Fig. 3.- Diagrama de dispersión $\log\text{EV}-\log\text{TempF}$ (Individuos)

re prácticamente igual. *A. africanus* está representando por Sts 5 y Sts 71, y ambos adoptan proyecciones parecidas. Los que sí presentan una gran variabilidad son los tres representantes de *A. boisei*. KNM-ER 732 (hembra putativa) es la que presenta una anchura del foramen temporal más pequeño en términos absolutos y también relativos respecto al volumen endocraneal. Mientras, OH 5 se sitúa cerca del límite superior del intervalo de confianza, KNM-ER 406 muestra las mayores anchuras totales y relativas del foramen temporal. Los individuos confirman la tendencia prevista cuando se analizaban las especies de Hominidae distintas de *Homo*, una gran variabilidad en las dimensiones de la fosa temporal acompañando a una cierta estaticidad en el volumen endocraneal.

Los primeros representantes del género *Homo* se alejan de los australopitecinos, salvo de los dos representantes de *A. africanus*. En líneas generales se observa algo parecido a lo visto para los australopitecinos aunque con una variabilidad más acentuada. De todos los individuos el que presenta una mayor dimensión de la fosa temporal respecto al volumen endocraneal es KNM-ER 1470, y por ello se proyecta por encima de la recta de regresión. Además, es el miembro de *Homo* que presenta una mayor anchura absoluta del foramen temporal. KNM-ER 1813 se proyecta bien por debajo de la recta de regresión y OH 24 resulta ser el individuo que presenta, si exceptuamos a Steinheim, el menor valor relativo de la anchura de la fosa temporal. Entre medias de los dos representantes de *H. habilis* (s.s.) y *H. rudolfensis*, se proyectan los dos cráneos procedentes del yacimiento georgiano de Dmanisi, D 2282 proyectado por encima de la recta de regresión y, por tanto, más cerca de KNM-ER 1470, y D 2700 por debajo de la misma aunque la distancia entre ambos es nítidamente inferior a la establecida, por ejemplo, entre KNM-ER 1813 y KNM-ER 1470. Por lo que respecta a los dos individuos correspondientes a la especie *H. ergaster* presentan más diferencias en la anchura de la fosa temporal que en el volumen endocraneal. De hecho, KNM-ER 3733 presenta una anchura de la fosa temporal relativamente pequeña para su volumen endocraneal, mientras que KNM-ER 3883 se eleva en su posición para superar con creces la recta de regresión.

Por lo que respecta a las especies características del Pleistoceno Medio, Sangiran 17 presenta una anchura del foramen temporal algo elevado para lo que se esperaría de un homínido de su volumen endocraneal contrastando con Kabwe, el cual no alcanza la recta de regresión. Los tres representantes de la especie *H. heidelbergensis* despliegan una gran variabilidad centrada, de nuevo, en la anchura de la fosa temporal. Petralona es, de los tres, el que presenta la mayor anchura relativa en dicha variable, aunque no por ello abandona las inmediaciones de la recta de regresión. Steinheim, por el contrario, es el individuo que presenta el menor valor relativo y absoluto en la anchura del foramen temporal proyectándose por debajo del límite inferior del intervalo de confianza. Los valores de SH Cranium 5 lo sitúan en una posición intermedia.

Neandertales y humanos anatómicamente modernos del Pleistoceno son las especies que están representados por un mayor número de individuos. De nuevo destaca, sobre todo entre los humanos anatómicamente modernos, la enorme variabilidad presente en la anchura de la fosa temporal. Aun siendo considerable el rango de variación presente en neandertales, con Tabun 1 como el que presenta la menor anchura del foramen temporal y La Chapelle-aux-Saints en el lado opuesto, los humanos anatómicamente modernos los superan. Es Grotte des Enfants 4 el que presenta el mayor valor relativo, superior incluso a OH 5, y Predmosti 9 que presenta el menor. Entre medias se despliegan toda una serie de individuos de diferentes cronologías y/o procedencia, con una tendencia a que los humanos anatómicamente modernos del Próximo Oriente presenten mayores valores relativos en la anchura del foramen temporal – de hecho el individuo que presenta el mayor valor absoluto en la anchura de la fosa temporal es Skhul 4– respecto a sus homónimos europeos.

La regresión usando como variable independiente el primer componente principal de las variables básicas y como variable dependiente la anchura del foramen temporal proporciona una pendiente que es significativamente distinta de cero ($n = 20$; $p = 1,72E-07$) y un coeficiente de determinación que se eleva hasta 0,79. El signo de la pendiente da cuenta de una relación negativa ($b = -0,272$), lo cual se muestra claramente en el diagrama de dispersión (Fig. 3a). En él se muestra una tendencia general a que cuanto menor sea el valor del primer componente principal de las variables básicas, esto es, cuanto mayores sean las dimensiones del esplacocráneo y menores las del neurocráneo, mayores son los valores que alcanza la anchura del foramen temporal, lo cual, está de acuerdo con los resultados anteriormente obtenidos. Los menores valores en la variable independiente y mayores en la dependiente corresponden a los australopitecinos robustos (KNM-ER 406 –el único que excede el límite superior del intervalo de confianza de Homínidos– y OH 5) y al único representante de *A. afarensis* (AL 444-2) aunque en términos relativos, AL 444-2 y OH 5 se ven superados por una pléyade de representantes del género *Homo* (D 2700, Sangiran 17, Petralona, La Chapelle-aux-Saints). Cerca de la recta, es decir, con valores en la variable dependiente que son similares a los que se esperan en función de la variable dependiente se hallan KNM-ER 1470, D 2282, LB-1 –algo superior a lo esperado–, KNM-ER 3733 –algo menor a lo esperado– y Shanidar 1. Los individuos que presentan un valor de la anchura del foramen temporal menor a lo esperado para su valor en el primer componente de las variables básicas son TM-266-01-060-1, Sts 5, OH 24, SH Cranium 5, Kabwe, y sobre todo, Steinheim, el único individuo que no alcanza el límite inferior del intervalo de confianza de Homínidos.

Para finalizar este apartado, se presentan dos análisis de componentes principales (Individuos y Especies) en los que se han incluido las siguientes variables transformadas logartímicamente: la anchura y la longitud del neurocráneo, la anchura bicigomática, la máxima anchura del foramen temporal, la anchura mínima de la fosa temporal y el volumen

endocraneal. Estos análisis no vienen sino a confirmar los resultados previamente obtenidos a través de los análisis bivariantes.

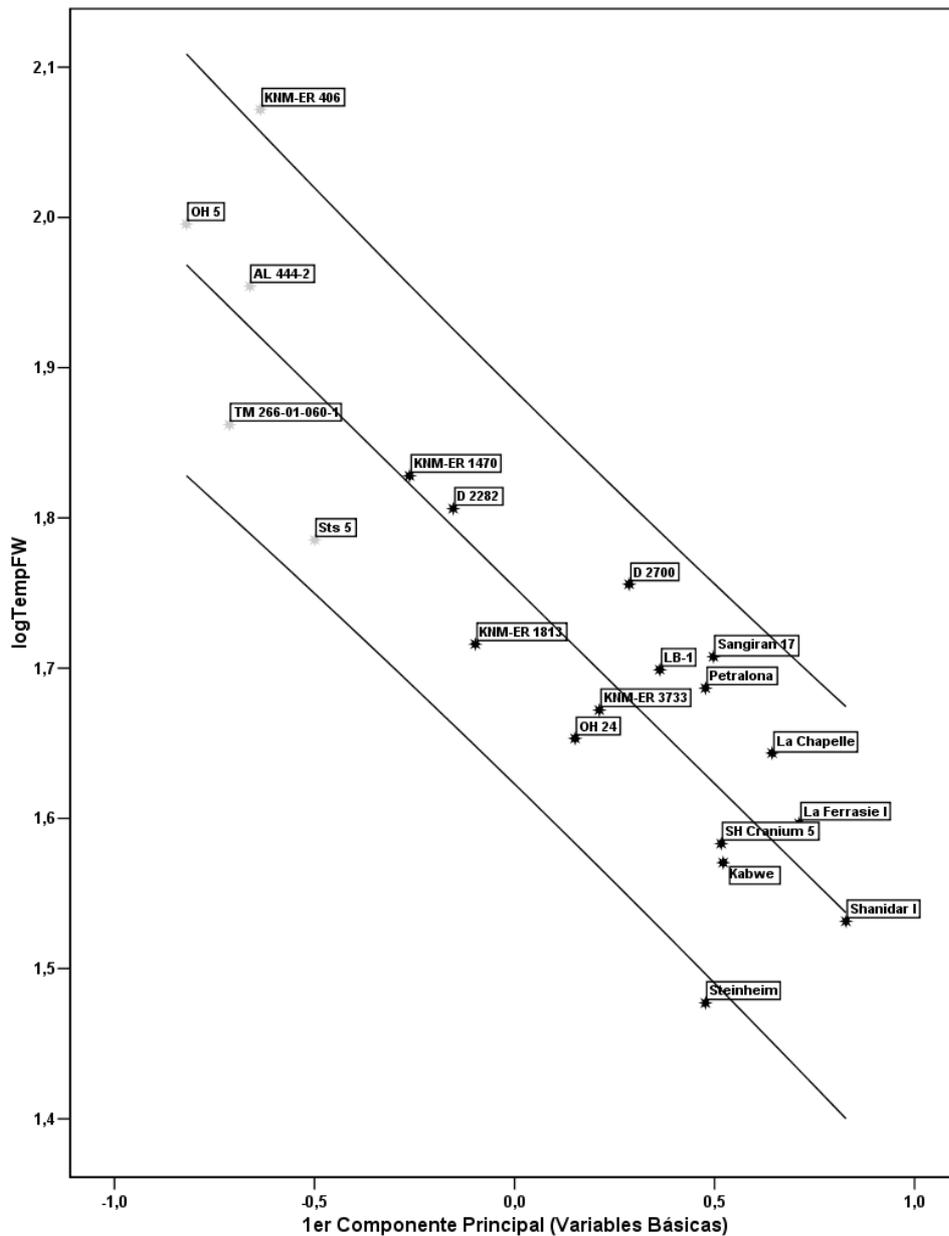


Fig. 3a.- Diagrama de dispersión 1er PC (Variables Básicas)-log TempFW. Leyenda, ver Fig. 1

| | Inicial | Extracción |
|--------------|---------|--------------|
| logNSkB | 1,000 | 0,957 |
| logMinFrB | 1,000 | 0,958 |
| logBiZygB | 1,000 | 0,979 |
| logEndcVol | 1,000 | 0,945 |
| logTempFMaxW | 1,000 | 0,956 |
| logTempFMinW | 1,000 | 0,846 |

Tabla 3.- Análisis de Componentes Principales Neurocráneo-Temporal-Volumen Endocraneal (Individuos). Comunalidades

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|---------------|---------------------------|------------------|---------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 4,205 | 70,084 | 70,084 | 4,205 | 70,084 | 70,084 |
| 2 | 1,436 | 23,928 | 94,012 | 1,436 | 23,928 | 94,012 |
| 3 | ,218 | 3,638 | 97,650 | | | |
| 4 | ,067 | 1,123 | 98,773 | | | |
| 5 | ,064 | 1,074 | 99,847 | | | |
| 6 | ,009 | ,153 | 100,000 | | | |

Tabla 4.- Análisis de Componentes Principales Neurocráneo-Temporal-Volumen Endocraneal (Individuos). Varianza Total Explicada

Cuando la muestra es Individuos, las comunalidades son altas para dos componentes extraídos, siendo el menor valor el correspondiente a la anchura mínima de la fosa temporal con 0,85 (Tabla 3)

La varianza explicada por los dos primeros componentes (Tabla 4) asciende al 94,0% del total, correspondiendo al primer componente el 70,1% y al segundo componente el 23,9%.

En cuanto a la matriz de componentes (Tabla 5), en el primero de ellos todas las variables, salvo la anchura bicigomática (0,05) participan con factores de carga muy altos aunque divididos en dos grupos en función del signo. Los que presentan factores de carga positivos, que son la anchura del neurocráneo, la anchura mínima frontal y el volumen endocraneal, y los que presentan factores de carga negativos, que corresponden con la anchura máxima del foramen temporal y la anchura mínima de la fosa temporal. Es decir, este primer componente se puede interpretar como un vector de forma en el que en un extremo se situarían los individuos con menores valores de la anchura y longitud del neurocráneo, del volumen endocraneal, y con mayores valores en las anchuras máxima del foramen temporal y mínima de la fosa temporal. Por su parte en el segundo componente la variables que, con diferencia, más participa es la anchura bicigomática (0,99) seguida por la anchura máxima de la fosa temporal (0,44) y la longitud del neurocráneo (0,36). Esto es, se infiere que este vector representa un gradiente en el que en un extremo se situarían los individuos con mayores valores, fundamentalmente, en la anchura bicigomática y en el opuesto los que presentan menores dimensiones en dicha variable.

| | Componente | |
|--------------|---------------|--------------|
| | 1 | 2 |
| logNSkB | 0,911 | 0,356 |
| logMinFrB | 0,962 | 0,177 |
| logBiZygB | 0,046 | 0,988 |
| logEndcVol | 0,966 | 0,112 |
| logTempFMaxW | -0,871 | 0,444 |
| logTempFMinW | -0,869 | 0,301 |

Tabla 5.- Análisis de Componentes Principales Neurocráneo-Temporal-Volumen Endocraneal (Individuos). Factores de carga de las variables en los componentes principales

En el diagrama de dispersión de los dos primeros componentes principales (Fig. 4) revela como los Homínidos pertenecientes a géneros distintos de *Homo* se proyectan, en el primer componente a la izquierda, dando cuenta de sus mayores dimensiones en las variables relacionadas con la musculatura temporal y de sus menores valores en las variables relacionadas con el neurocráneo, y se distribuyen en el primer componente por este orden: TM-266-01-060-1, KNM-ER 406, KNM-ER 732, Sts 5, Sts 71, OH 5 y AL 444-2. Dentro de *Homo*, sus representantes más tempranos presentan un amplio rango, alcanzando valores en el primer componente principal que los sitúan inmediatamente a la derecha de los Homínidos no *Homo*, dando cuenta de un incremento en el volumen endocraneal y en las variables relacionadas con el neurocráneo y una disminución en las dimensiones vinculadas a la musculatura temporal. De izquierda a derecha, los *Homo* tempranos se ordenan de la siguiente manera: KNM-ER 1813, D 2282, D 2700, KNM-ER 1470, KNM-ER 3883 y KNM-ER 3733. En este primer componente destaca la posición del primero de los representantes de *H. habilis* (s.s.) casi idéntica a AL 444-2. Dentro de los humanos del Pleistoceno Medio sobresale la relativa homogeneidad de la muestra. Todos se sitúan más a la derecha que los humanos precedentes en el tiempo, y muy cercanos o compartiendo el rango de los neandertales y los humanos anatómicamente modernos. De izquierda a derecha se ordenan de la siguiente forma: Sangiran 17, Steinheim, Petralona, SH Cranium 5 y Kabwe. Entre los neandertales los extremos están representados por La Chapelle-aux-Saints, que presenta el menor valor en este componente, y La Ferrasie I que representa el neandertal cuyos valores en las dimensiones del neurocráneo son mayores y menores las que representan a la musculatura temporal. Los *H. sapiens* presentan una notable variabilidad, sobre todo teniendo en cuenta que se trata de una especie, oscilando entre Skhul IV –el que se proyecta más a la izquierda– y Predmost IX.

El segundo componente, aquel en el que la mayor presencia corresponde a la anchura bicigomática, dibuja un escenario más heterogéneo, dando cuenta de una mayor diversidad dentro de la familia Hominidae. De abajo hacia arriba, los Homínidos no *Homo* se disponen como sigue: Sts 5, Sts 71, TM-266-01-060-1, KNM-ER 732, y a mucha distancia, AL 444-2, OH 5 y KNM-ER 406. Los representantes de *Homo* más tempranos van desde KNM-ER 1813 –el

que menor valor tiene en este componente– hasta KNM-ER 3883, pasando, en este orden, por OH 24, D 2700, D 2282, KNM-ER 3733 y KNM-ER 1470. Los humanos del Pleistoceno Medio también presenta una notable variabilidad en el segundo componente siendo Steinheim el que sitúa más abajo en la gráfica seguido por Kabwe, SH Cranium 5, Sangiran 17 y Petralona. Los neandertales también presentan una gran variabilidad y ocupan buena parte del eje y del espacio multivariante con los extremos en Tabun I (parte inferior) y La Chapelle-aux-Saints (parte superior). Por último los humanos anatómicamente modernos, y al igual que ocurre con el primer componente, destacan por su heterogeneidad, siendo su rango sólo superado por el conjunto de los Homínidos no *Homo*.

Si la muestra se limita a las especies (catorce) los resultados no difieren sustancialmente aunque se producen algunas variaciones a tener en cuenta. Las comunalidades (Tabla 6) son muy altas para dos componentes extraídos siendo la variable que presenta el valor inferior la anchura mínima de la fosa temporal (0,9).

| | Inicial | Extracción |
|--------------|---------|--------------|
| logNSkB | 1,000 | 0,966 |
| logMinFrB | 1,000 | 0,962 |
| logBiZygB | 1,000 | 0,985 |
| logEndcVol | 1,000 | 0,965 |
| logTempFMaxW | 1,000 | 0,970 |
| logTempFMinW | 1,000 | 0,897 |

Tabla 6.- Análisis de Componentes Principales Neurocráneo-Temporal-Volumen Endocraneal (Especies). Comunalidades

Los dos primeros componentes explican el 95,7% de la varianza total, correspondiendo al primero el 73,9% del total, y al segundo el 21,9% (Tabla 7)

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|--------------|---------------------------|------------------|--------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 4,43 | 73,86 | 73,86 | 4,43 | 73,86 | 73,86 |
| 2 | 1,31 | 21,89 | 95,76 | 1,31 | 21,89 | 95,76 |
| 3 | 0,14 | 2,33 | 98,09 | | | |
| 4 | 0,07 | 1,18 | 99,27 | | | |
| 5 | 0,04 | 0,64 | 99,91 | | | |
| 6 | 0,01 | 0,09 | 100,00 | | | |

Tabla 7.- Análisis de Componentes Principales Neurocráneo-Temporal-Volumen Endocraneal (Especies). Varianza Total Explicada

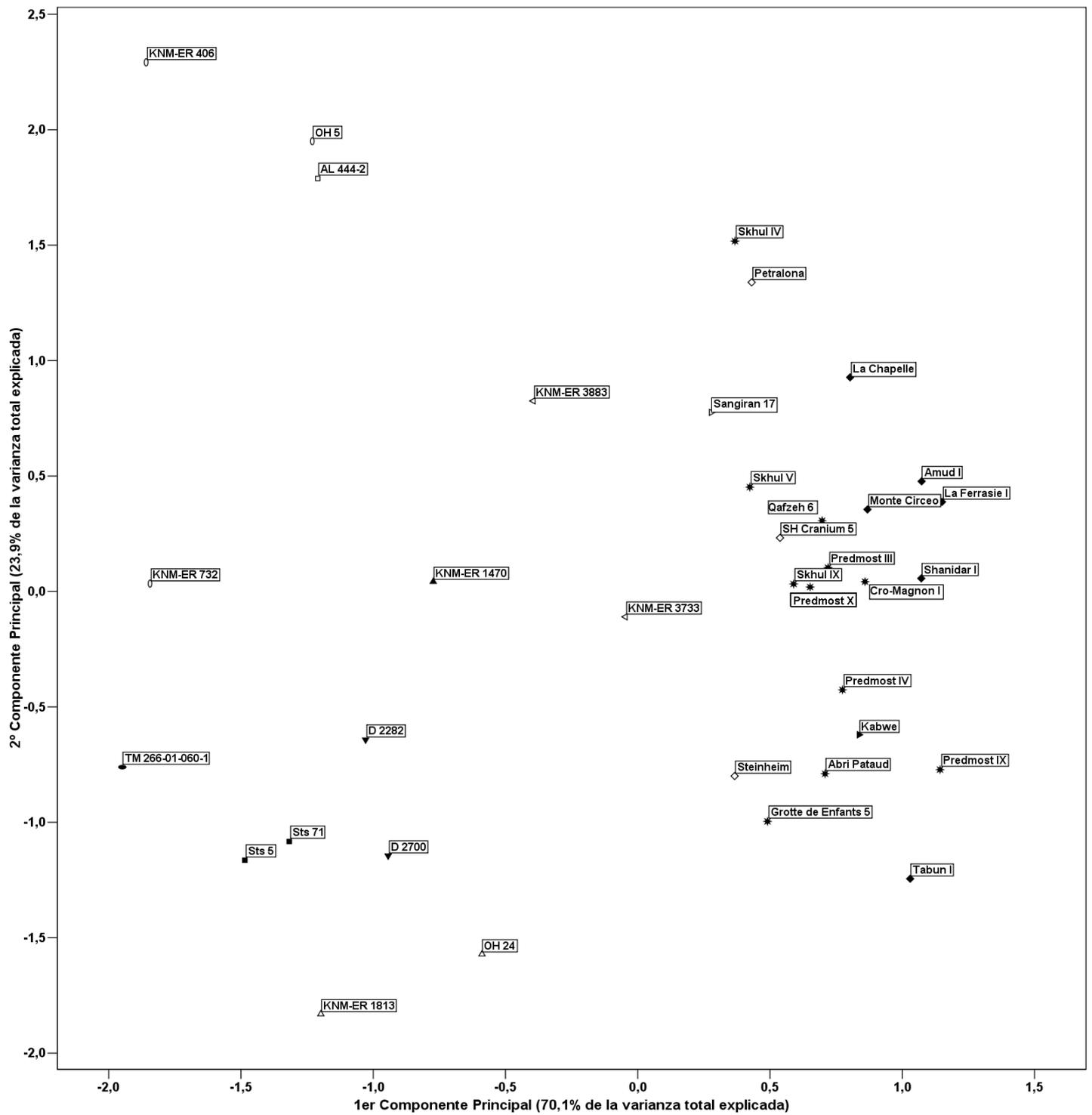


Fig. 4.- Diagrama de dispersión 1er y 2º componentes principales Neurocráneo-Temporal-Volumen Endocraneal (Individuos). Leyenda, ver Fig. 1

En cuanto a los factores de carga (Tabla 8), en el primer componente vuelven a participar todas las variables con factores de carga muy altos salvo la anchura bicigomática (-0,153) y de nuevo hay variables que presentan signo positivo (las anchuras del neurocráneo y la mínima frontal, y el volumen endocraneal), y otras cuyo signo es negativo (las anchuras máxima del foramen temporal y la mínima de la fosa temporal). Este vector puede interpretarse, nuevamente, como un gradiente de forma en el que en un extremo se situarían las especies que presentan mayor valor en las variables relacionadas con la musculatura temporal y menores en las variables del neurocráneo, y en el otro las especies con mayores dimensiones en el neurocráneo y menores en la musculatura temporal. El segundo componente principal está dominado por la influencia de la anchura bicigomática (0,98) seguido a notable distancia por la anchura máxima del foramen temporal (0,38) y la anchura del neurocráneo (0,36), lo cual permite interpretar este componente en función, fundamentalmente, de las dimensiones de la anchura bicigomática.

| | Componente | |
|--------------|---------------|--------------|
| | 1 | 2 |
| logNSkB | 0,917 | 0,355 |
| logMinFrB | 0,970 | 0,146 |
| logBiZygB | -0,153 | 0,981 |
| logEndcVol | 0,965 | 0,184 |
| logTempFMaxW | -0,908 | 0,381 |
| logTempFMinW | -0,934 | 0,159 |

Tabla 8.- Análisis de Componentes Principales Neurocráneo-Temporal-Volumen Endocraneal (Especies). Factores de carga de las variables en los componentes principales

El diagrama de dispersión de los dos primeros componentes de Especies (Fig. 6) revela un escenario parecido al proporcionado por Individuos aunque con diferencias destacables debidas a las diferencias en los valores de los factores de carga. Entre las semejanzas destaca que los Homínidos no *Homo* se sitúan en el primer componente más a la izquierda dando cuenta de un mayor desarrollo de la musculatura temporal paralelo a sus menores dimensiones del neurocráneo. Sin embargo, ahora es *A. afarensis* el que se proyecta más a la izquierda seguido por *S. tchadensis*, *A. boisei* y *A. africanus*. Los humanos más tempranos siguen el siguiente orden de izquierda a derecha: *H. georgicus*, *H. habilis*, *H. rudolfensis* y *H. ergaster*. También de derecha a izquierda, los humanos del Pleistoceno Medio se ordenan como sigue: *H. erectus*, *H. heidelbergensis* y *H. rhodesiensis*. Mientras los dos grupos de *H. sapiens* preceden a *H. neanderthalensis*, el cual exhibe las mayores dimensiones en las variables neurocraneales y las menores en las medidas relacionadas con la musculatura temporal.

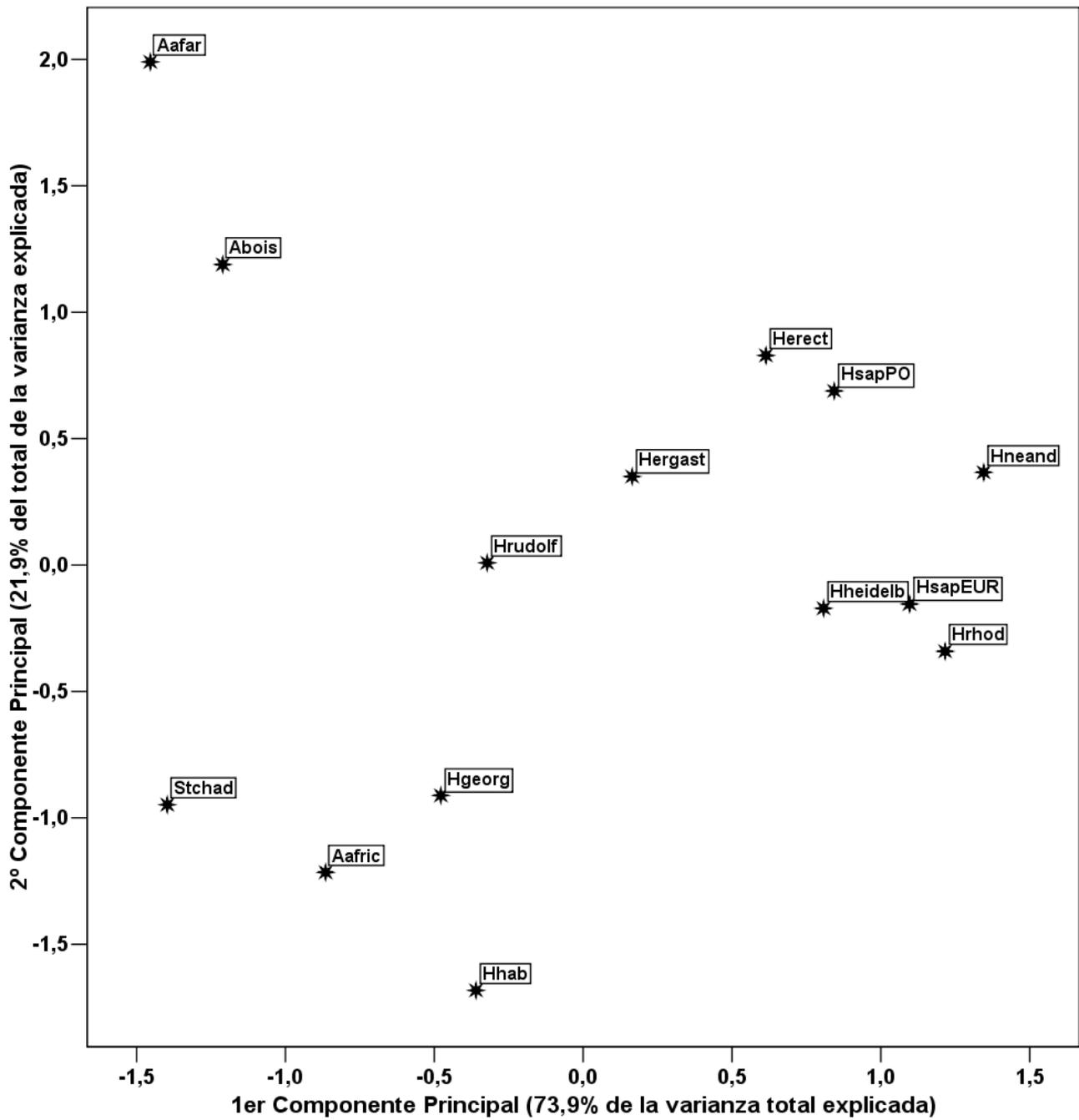


Fig. 6.- Diagrama de dispersión 1er y 2º componentes principales Neurocráneo-Temporal-Volumen Endocraneal (Especies)

En el segundo componente también se perciben algunas diferencias respecto al análisis anterior. Dentro de los Homínidos no *Homo* es de nuevo *A. africanus* el que presenta un menor valor seguido por *S. tchadensis*, *A. boisei* y *A. afarensis*. Entre los primeros representantes de *Homo* es *H. habilis* el que obtiene menor valor (es dentro de la familia Hominidae el que menor valor detenta), seguido por *H. georgicus*, *H. rudolfensis* (a cierta distancia del anterior) y *H. ergaster*. Los humanos de Pleistoceno Medio se proyectan en la zona intermedia del eje y con *H. rhodesiensis* como la especie con menor valor en el segundo componente seguido por *H. heidelbergensis* y *H. erectus*. Los neandertales, por su parte, se proyectan en una posición intermedia entre los dos grupos de humanos anatómicamente modernos, siendo los pertenecientes a la muestra del Próximo Oriente los que presentan un mayor valor en el segundo componente siendo superados –dentro de *Homo*– por *H. erectus*.

3.6.- Análisis de Componentes Principales (ACP)

Variables Relativizadas (SkL y BiZygB)

El principal objetivo que se persigue a la hora de relativizar las variables es evitar el efecto del tamaño. Las variables que se han elegido para relativizar son aquellas que dan cuenta de las máximas dimensiones del cráneo en sentido anteroposterior, la longitud total del cráneo (SkL), y en sentido mediolateral, la anchura bicigomática (BiZygB).

Análisis de Componentes Principales (variables relativizadas SkL)

Cuando las variables son relativizadas respecto a la longitud total del cráneo los resultados son los que se comentan a continuación. Las comunalidades (Tabla 1) son muy altas para todas las variables, correspondiendo el menor valor $-0,83-$ a la anchura superior de la cara relativa a la longitud total del cráneo.

| | Inicial | Extracción |
|-------------|---------|--------------|
| NSkL/SkL | 1,000 | 0,939 |
| NSkH/SkL | 1,000 | 0,920 |
| NSkB/SkL | 1,000 | 0,932 |
| SupFacH/SkL | 1,000 | 0,825 |
| SupFacL/SkL | 1,000 | 0,929 |
| BiZygB/SkL | 1,000 | 0,952 |

Tabla 1.- Análisis de Componentes Principales, variables básicas relativizadas respecto a la longitud del cráneo (dos componentes extraídos). Comunalidades

El primer componente principal explica un 71,4% de la varianza y el segundo un 20,2, acumulando entre ambos un 91,6% de la varianza total explicada (Tabla 2).

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|-------------|---------------------------|------------------|-------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 4,28 | 71,40 | 71,40 | 4,28 | 71,40 | 71,40 |
| 2 | 1,21 | 20,22 | 91,62 | 1,21 | 20,22 | 91,62 |
| 3 | 0,26 | 4,25 | 95,87 | | | |
| 4 | 0,13 | 2,23 | 98,09 | | | |
| 5 | 0,08 | 1,37 | 99,46 | | | |
| 6 | 0,03 | 0,54 | 100,00 | | | |

Tabla 2.- Análisis de Componentes Principales, variables básicas relativizadas respecto a la longitud del cráneo. (dos componentes extraídos) Varianza Total Explicada

En el primer componente participan cinco de las seis variables con factores de carga muy altos, aunque en dos grupos, uno en el que los factores de carga son positivos (NSkL/SkL, NSkB/SkL y NSkH/SkL) y otro en el que son negativos (SupFH/SkL y SupFL/SkL). La variable que no participa en este componente es BiZygB/SkL, la cual presenta un factor de carga ínfimo ($-0,04$; Tabla 3). En este primer componente los individuos se ordenarían siguiendo un gradiente en el que en el extremo izquierdo se situarían los individuos que presentan mayores

dimensiones relativas de las variables del neurocráneo y menores de las medidas relativas de la altura y la longitud superior de la cara, y en el extremo izquierdo, los que presentan menores dimensiones relativas del neurocráneo y mayores en las dos variables del viscerocráneo antes aludidas.

| | Componente | |
|------------|---------------|--------------|
| | 1 | 2 |
| NSkL/SkL | 0,966 | 0,076 |
| NSkH/SkL | 0,950 | 0,134 |
| NSkB/SkL | 0,916 | 0,306 |
| SupFH/SkL | -0,841 | 0,343 |
| SupFL/SkL | -0,949 | 0,165 |
| BiZygB/SkL | -0,037 | 0,975 |

Tabla 3.- Análisis de Componentes Principales, variables básicas relativizadas respecto a la longitud del cráneo (dos componentes extraídos). Factores de carga de las variables en los componentes principales

El segundo componente principal cuenta con la participación masiva de la anchura bicigomática relativizada, y a muy lejana distancia con el aporte de la anchura del neurocráneo y la altura superior de la cara –ambas también relativizadas– (Tabla 3). En este componente los individuos se distribuyen siguiendo una gradiente en la que en el extremo inferior tendríamos a los que presentan anchuras bicigomáticas relativas pequeñas, y en el superior los que detentan grandes anchuras bicigomáticas relativas a la longitud total del cráneo.

El diagrama de dispersión de los dos primeros componentes (Fig. 1) muestra una situación parecida a la proporcionada por el análisis de componentes principales con las variables básicas (ver, 3.3. Fig. 1). Es decir, los grandes simios agrupados a la izquierda, los humanos anatómicamente modernos a la derecha, y, de nuevo, se produce un hiato que es ocupado por un buen número de representantes del grupo Homínidos.

Los grandes simios muestran un comportamiento bastante homogéneo en el primer componente. Aunque parece existir una pequeña gradación en la que, de izquierda a derecha se proyectarían sucesivamente *P. pygmaeus*, seguido por *G. g. gorilla*, las tres subespecies de *P. troglodytes* *P. troglodytes*, y por último, *P. paniscus*. Es decir, dentro de los grandes simios antropomorfos, los orangutanes tendrían las mayores dimensiones (relativas) de la cara y menores del neurocráneo, mientras que los bonobos presentarían la tendencia contraria. Eso sí, nuevamente sin solapamiento con los humanos anatómicamente modernos. Éstos, por su parte, muestran también una gran homogeneidad. El segundo componente, en el que la variable que más cuenta es la relativización de la anchura bicigomática respecto a la longitud

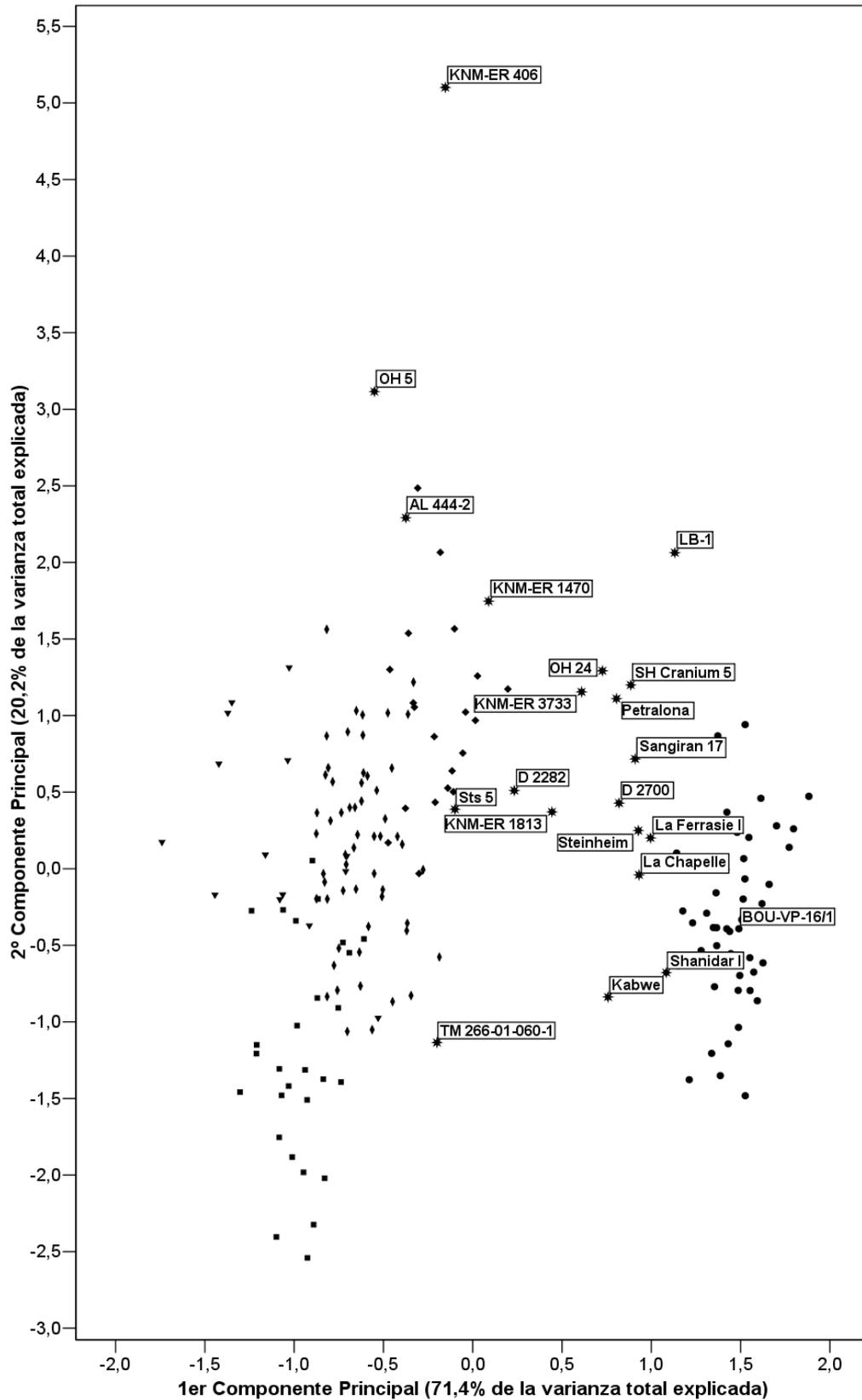


Fig. 1.- Diagrama de dispersión 1er Componente Principal–2ºComponente Principal, variables relativizadas respecto a la longitud del cráneo (SkL). Leyenda, círculos: AMH; estrellas: Homínidos; cuadrados invertidos: *P. paniscus*; rombos: *P. troglodytes*; cuadrados: *G. g. gorilla*; triángulos invertidos: *P. pygmaeus*

del cráneo, los gorilas (machos) son los que se proyectan más bajos, dando cuenta de una anchura bicigomática relativamente pequeña para su longitud del cráneo, en posición intermedia se situaría *P. troglodytes* y *P. pygmaeus*, y en la parte más alta de este segundo componente se situarían los representantes de *P. paniscus*, los cuales presentan, en general, las mayores anchuras bicigomáticas en relación a la longitud del cráneo entre las especies de grandes simios.

Los humanos anatómicamente modernos forman en el primer componente un grupo muy homogéneo, produciéndose las mayores diferencias –como sucede también con los grandes simios antropomorfos– en el segundo componente.

Los Homínidos ocupan, en ambos componentes, una parte considerable del morfoespacio. A grandes rasgos, en el primer componente los miembros del grupo Homínidos correspondientes a géneros distintos de *Homo* se agrupan con, o cerca de, los grandes simios antropomorfos produciéndose cierta tendencia temporal de izquierda a derecha; en el segundo componente, destaca que los australopitecinos más robustos se separan al caer en la parte más alta de la gráfica.

TM-266-01-060-1 se proyecta en el primer componente junto con *P. troglodytes* y *P. paniscus*, mientras que en el segundo componente se acerca a *G. g. gorilla*. AL 444-2 se proyecta ligeramente a la izquierda respecto al representante de *S. tchadensis* aunque sin abandonar el rango del género *Pan*, sin embargo en el segundo componente alcanza un valor alto, dando cuenta de una anchura bicigomática grande en relación con la longitud de su cráneo. Sts 5 ocupa en el primer componente un lugar cercano a *P. paniscus* mientras que la puntuación en el segundo componente lo sitúa entre TM-266-01-060-1 y AL 444-2. Por su parte, los dos representantes de *A. boisei*, KNM-ER 406 y OH 5, se proyectan en el primer componente en un sentido parecido y dentro del rango presentado por los representantes del género *Pan*. Sin embargo, en el segundo componente muestran una nítida separación, sobre todo KNM-ER 406, respecto al resto puesto que presentan las mayores anchuras bicigomáticas relativas a la longitud del neurocráneo entre todos los miembros de Homínidos.

Dentro del género *Homo*, KNM-ER 1470 se acerca en el primer componente a los grandes simios, concretamente a *P. paniscus*. En el segundo componente alcanza el segundo mayor valor dando cuenta de una anchura bicigomática relativa considerable. Los dos representantes de *H. habilis* (s.s.), OH 24 y KNM-ER 1813, ocupan posiciones similares en el primer componente, aunque en el segundo componente las diferencias se amplían por la mayor anchura bicigomática relativa de OH 24. Con los representantes de Dmanisi, D 2700 y D 2282, ocurre justo lo contrario, las diferencias se centran en el primer componente, proyectándose el segundo cerca de *P. paniscus*. Mientras, D 2700 se acerca

considerablemente a AMH. D 2282 presenta, pues, un neurocráneo pequeño y una cara grande – en relación con la longitud del cráneo– cuando se compara con D 2700. De hecho, D 2282 es la especie de *Homo* que obtiene en el primer componente, el segundo valor más bajo, sólo por detrás KNM-ER 1470. Mientras, D 2700 se acerca a los valores conseguidos por humanos del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior no AMH, superando incluso a Petralona. KNM-ER 3733 adopta una puntuación en el primer componente que lo llevan a proyectarse entre KNM-ER 1813 y OH 24 y próximo en el segundo al representante olduvayense de *H. habilis* (s.s.).

Los humanos del Pleistoceno Medio no AMH presentan una gran homogeneidad en las puntuaciones del primer componente, proyectándose más cerca de AMH que las formas que le precedieron en el tiempo. En el segundo componente la variabilidad se incrementa considerablemente. Kabwe es el que presenta una menor anchura bicigomática relativa a la longitud del cráneo y SH Cranium 5 el que detenta la mayor. En medio, y de menor a mayor, se proyectan Steinheim, Sangiran 17 y Petralona.

La muestra de humanos del Pleistoceno Superior no AMH está compuesta por dos especies, *H. neanderthalensis* y *H. floresiensis*. En general son los que más se acercan a los humanos anatómicamente modernos en el primer componente y, para el caso de los neandertales, también en el segundo. Al igual que ocurre con los humanos del Pleistoceno Medio no AMH, las diferencias se centran en el segundo componente en el que Shanidar I presenta la anchura bicigomática más pequeña en relación a la longitud del cráneo mientras que LB-1 es el que alcanza la mayor puntuación a gran distancia de los otros dos representantes de *H. neanderthalensis*, La Chapelle-aux-Saints y La Ferrassie I. El único representante de AMH que hunde sus raíces en el Pleistoceno Medio, alcanza valores en ambos componentes que lo proyectan junto con los humanos anatómicamente modernos actuales.

Análisis de Componentes Principales (variables relativizadas BiZygB)

Cuando la variable utilizada para relativizar es la anchura bicigomática, los resultados son los que seguidamente se detallan. Las comunalidades (Tabla 4) son altas para todas las

| | Inicial | Extracción |
|--------------|----------------|-------------------|
| SkL/BiZygB | 1,000 | 0,964 |
| NSkL/BiZygB | 1,000 | 0,952 |
| NSkH/BiZygB | 1,000 | 0,929 |
| NSkB/BiZygB | 1,000 | 0,909 |
| SupFH/BiZygB | 1,000 | 0,827 |
| SupFL/BiZygB | 1,000 | 0,932 |

Tabla 4.- Análisis de Componentes Principales, variables básicas relativizadas respecto a la anchura bicigomática (dos componentes extraídos). Comunalidades

variables originales correspondiendo el menor valor a la altura superior relativa de la cara con 0,83.

La varianza explicada por los dos primeros componentes (Tabla 5) se eleva hasta el 91,9%. El primer componente principal explica el 69,29% y el segundo participa con el 22,6%.

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|-------------|---------------------------|------------------|-------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 4,16 | 69,29 | 69,29 | 4,16 | 69,29 | 69,29 |
| 2 | 1,36 | 22,58 | 91,87 | 1,36 | 22,58 | 91,87 |
| 3 | 0,26 | 4,39 | 96,26 | | | |
| 4 | 0,13 | 2,09 | 98,35 | | | |
| 5 | 0,07 | 1,23 | 99,58 | | | |
| 6 | 0,03 | 0,42 | 100,00 | | | |

Tabla 5.- Análisis de Componentes Principales, variables básicas relativizadas respecto a la anchura bicigomática (dos componentes extraídos). Varianza Total Explicada

| | Componente | |
|--------------|---------------|--------------|
| | 1 | 2 |
| SkL/BiZygB | 0,036 | 0,981 |
| NSkL/BiZygB | 0,918 | 0,329 |
| NSkH/BiZygB | 0,945 | 0,188 |
| NSkB/BiZygB | 0,949 | 0,085 |
| SupFH/BiZygB | -0,824 | 0,386 |
| SupFL/BiZygB | -0,916 | 0,304 |

Tabla 6.- Análisis de Componentes Principales, variables básicas relativizadas respecto a la anchura bicigomática (dos componentes extraídos). Factores de carga de las variables en los componentes principales

Los factores de carga del primer componente (Tabla 6) ponen de manifiesto las enormes similitudes entre este análisis y el anterior en el que las variables se relativizaron respecto a la longitud del cráneo (Tabla 3). De hecho, el segundo componente vuelve a dar cuenta de la relación entre la anchura bicigomática. En el primer componente principal participan las restantes variables de la siguiente forma: tres presentan factores de carga altos y positivos (NSkL/BiZygB, NSkH/BiZygB, NSkB/BiZygB), mientras que las dos restantes (SupFH/BiZygB, SupFL/BiZygB) presentan también valores altos aunque negativos, es decir, una tendencia también semejante a la vista cuando las variables se relativizaron respecto a la longitud del cráneo.

Para evaluar la relación entre los dos primeros componentes cuando las variables se relativizan, se presenta un diagrama de dispersión donde la variable independiente es el primer

componente de las variables relativizadas respecto a la longitud del cráneo, y la independiente corresponde al primer componente de las variables relativizadas respecto a la anchura bicigomática. La prueba t para evaluar si la pendiente es significativamente distinta de cero arroja un valor p de $2,74E-232$ y el coeficiente de determinación alcanza $0,997$. En cuanto a la pendiente, el valor de la misma es $0,997$. Todos estos resultados se visualizan en el diagrama de dispersión entre estas dos variables (Fig.2).

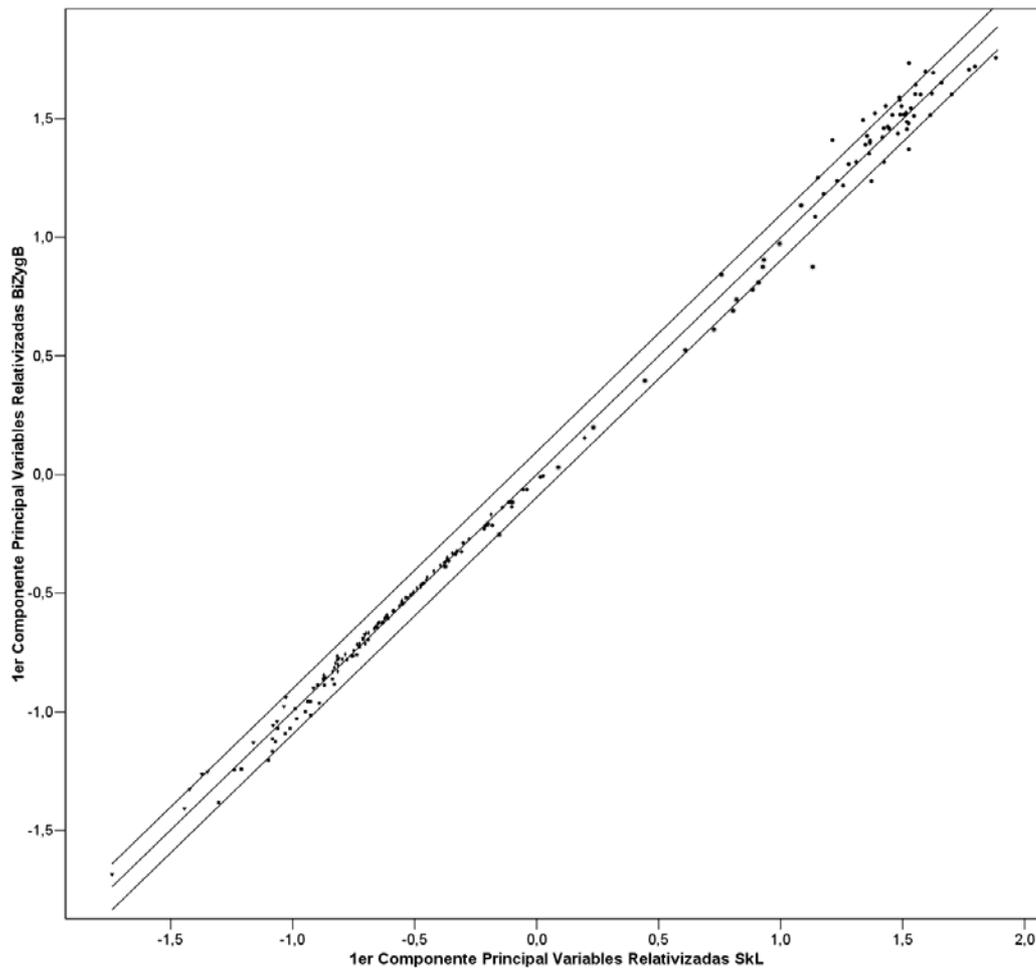


Fig. 2.- Diagrama de dispersión 1er Componente Principal Variables Relativizadas respecto a la longitud del cráneo (SkL)–1er Componente Principal, variables relativizadas respecto a la anchura bicigomática (BiZygB)

Los factores de carga del segundo componente ponen de manifiesto que la variable original que participa de forma más evidente en este vector es la longitud relativa del cráneo respecto a la anchura bicigomática ($0,981$) seguido a gran distancia por la altura relativa de la cara, la longitud relativa de la misma y la longitud relativa del neurocráneo (Tabla 6). En este componente sí se aprecian algunas diferencias respecto al análisis anterior. Así, la longitud relativa del neurocráneo cuenta con una carga de $0,33$ cuando se relativiza respecto a la anchura bicigomática y $0,08$ cuando es la longitud del cráneo. Algo similar ocurre con la longitud superior relativa de la cara, pasando de tener una carga de $0,17$ en el primer análisis a

0,30 en el segundo. Por su parte, la anchura relativa del neurocráneo pasa de participar con 0,09 en el primer análisis a 0,31 en el segundo. De cualquier forma, este segundo componente se puede interpretar como un gradiente en el cual los valores más pequeños corresponden a aquellos individuos que poseen una longitud del cráneo pequeña respecto a la anchura bicigomática y los mayores a los que detentan longitudes del cráneo grandes en relación a la anchura bicigomática. Justo la tendencia contraria a la vislumbrada a partir del primer análisis.

Con el objetivo de comprobar la relación entre los segundos componentes de los análisis de componentes principales de las variables relativizadas. La prueba t para evaluar si la pendiente es significativamente diferente de cero proporciona un valor del nivel de significación muy alto ($8,24E-79$) y el coeficiente de determinación también es considerable (0,85) aunque refleja una mayor dispersión que la vista para los dos primeros componentes, fruto de un incremento de la variabilidad respecto a cuando las variables eran los primeros componentes principales fruto de la mayor participación en este vector de las longitudes relativas del neurocráneo y la cara, y de la anchura relativa del neurocráneo. La pendiente es negativa, y también isométrica ($-0,922$). El diagrama de dispersión (Fig.3) ilustra lo anteriormente expuesto.

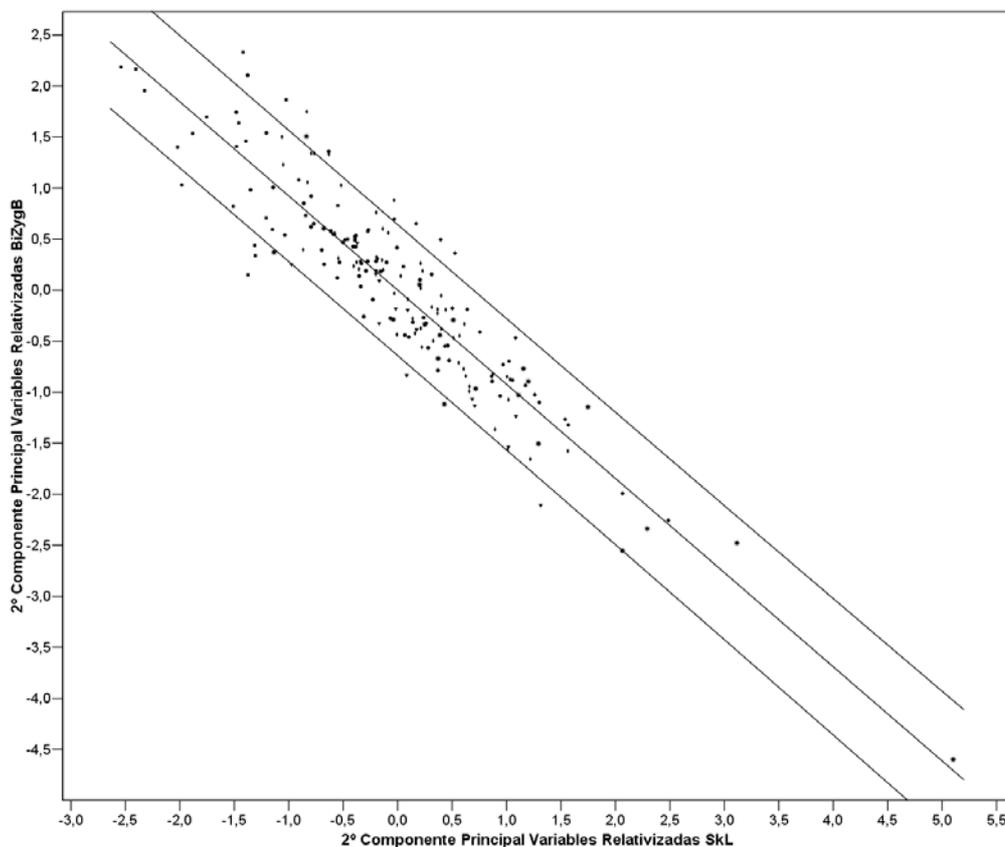


Fig. 3.- Diagrama de dispersión 2º Componente Principal Variables Relativizadas respecto a la longitud del cráneo (SkL)–2º Componente Principal, variables relativizadas respecto a la anchura bicigomática (BiZygB)

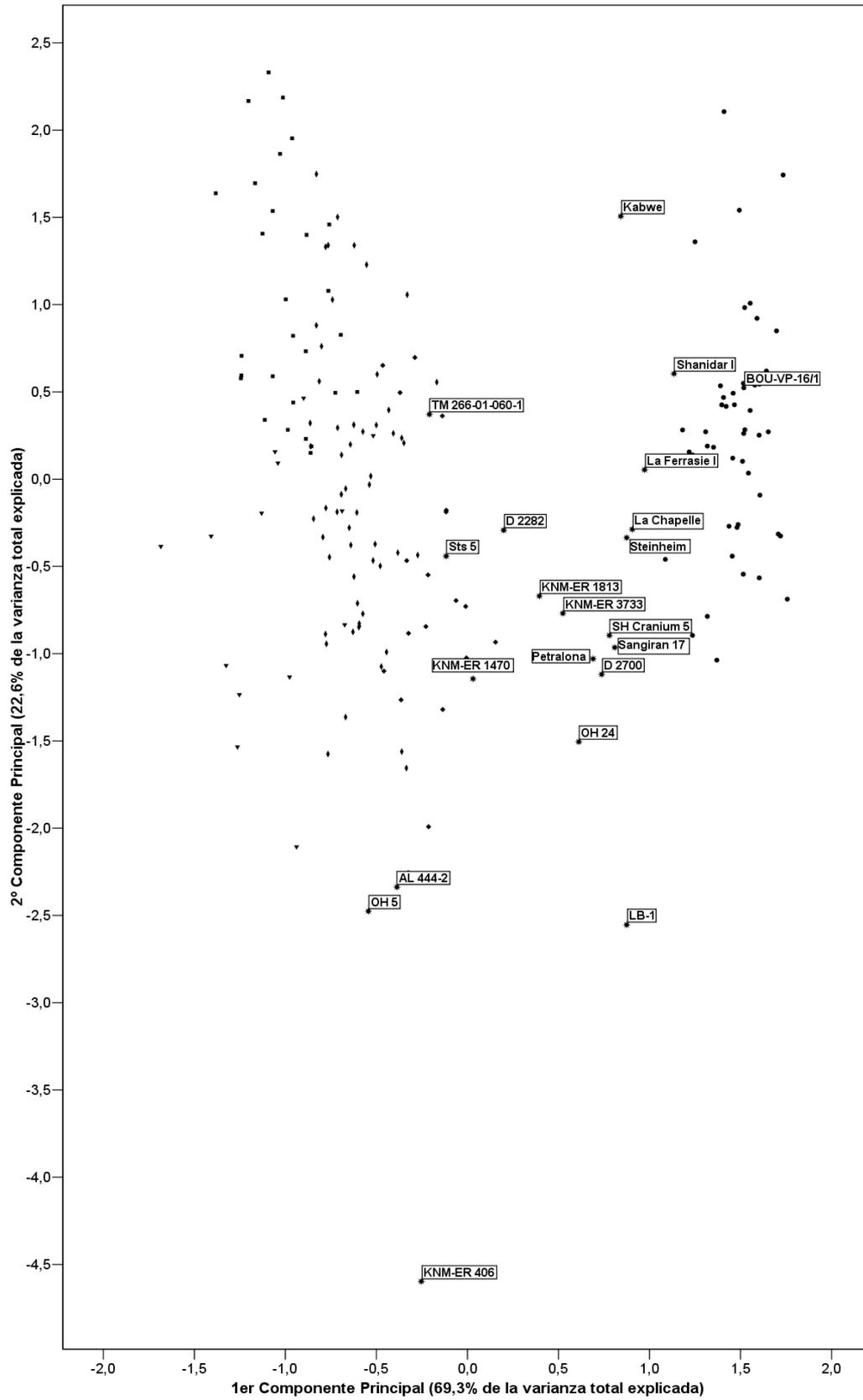


Fig. 4.- Diagrama de dispersión 1er Componente Principal–2ºComponente Principal, variables relativizadas respecto a la anchura bicigomática (BiZygB)

Como los dos primeros componentes son muy parecidos, la atención se centrará en las diferencias apreciadas en el segundo componente. A grandes rasgos tenemos una distribución muy parecida a la observada cuando la variable de referencia era la longitud del cráneo sólo que ahora la parte más baja del morfoespacio está ocupada por los individuos que presentan una menor longitud del cráneo en relación a la anchura bicigomática.

Los Homínidos representantes de géneros diferentes de *Homo* ocupan una posición parecida en el primer componente. Y aunque en el segundo KNM-ER 406, OH 5 y AL 444-2 se proyectan en el espacio inferior del diagrama el significado es el mismo que en el primer análisis, es decir, que presentan longitudes del cráneo pequeñas respecto a la anchura bicigomática. TM-266-01-060-1 y Sts 5 se proyectan de forma similar a como lo hacían en el análisis anterior.

Donde se aprecian mayores diferencias es en los representantes del género *Homo*. El individuo que presenta una menor puntuación en el segundo componente es LB-1, seguido por OH 24 el cual supera a KNM-ER 1470. Éste individuo se proyecta alcanza una puntuación en el segundo componente muy parecido a D 2700, aunque están bien separados en el primero. KNM-ER 1813 se sitúa algo por encima de KNM-ER 3733 en el segundo componente.

Los humanos del Pleistoceno Medio no AMH se ordenan en el segundo componente, y de abajo hacia arriba de la siguiente forma: Petralona, Sangiran 17, SH Cranium 5, Steinheim y Kabwe, éste último a considerable distancia.

Los humanos del Pleistoceno Superior no AMH presentan a LB-1 como el humano que presenta el menor valor en el segundo factor y a considerable distancia los individuos atribuidos a *H. neanderthalensis*. La Chapelle-aux-Saints, La Ferrasie I y Shanidar se ordenan en este orden, de abajo hacia arriba, en el segundo componente.

Por su parte, BOU-VP-16/1 vuelve a proyectarse dentro del rango de los humanos anatómicamente modernos actuales.

3.7.- Análisis de Componentes Principales (ACP)

Residuos usando como variables independientes

log SkL y log BiZygB

Cuando se realiza el análisis de componentes principales introduciendo los residuos derivados de las regresiones usando como variable independiente el logaritmo de la longitud del cráneo y como variables independientes los logaritmos de la longitud, la altura y la anchura del neurocráneo, la altura y longitud superiores de la cara, y la anchura bicigomática, los resultados son los que a continuación se detallan.

En primer lugar se presenta una tabla (Tabla 1) en la que se resumen las significaciones de cada una de las regresiones a partir de las cuales se han obtenido los residuos.

| | <i>p</i> | R ² | b |
|----------------------|-----------------|----------------|--------------|
| log SkL/log NSkL | 8,66E-17 | 0,295 | 0,666 |
| log SkL/log NSkH | 0,0025 | 0,046 | 0,264 |
| log SkL/log NSkB | 0,2838 | 0,006 | 0,082 |
| log SkL/log SupFH | 8,25E-40 | 0,577 | 1,003 |
| log SkL/log SupFL | 2,23E-31 | 0,499 | 1,100 |
| log SkL/log BiZygB | 2,74E-66 | 0,775 | 0,770 |
| log BiZygB/log SkL | 2,74E-66 | 0,775 | 1,006 |
| log BiZygB/log NSkL | 2,94E-10 | 0,122 | 0,540 |
| log BiZygB/log NSkH | 0,344 | 0,003 | 0,098 |
| log BiZygB/log NSkB | 0,446 | 0,002 | 0,065 |
| log BiZygB/log SupFH | 7,90E-38 | 0,423 | 1,076 |
| log BiZygB/log SupFL | 6,37E-34 | 0,412 | 1,276 |

Tabla 1.- Estadísticos de las regresiones usando como variables independientes log SKL y log BiZygB.
Leyenda, *p*: nivel de significación; R²: coeficiente de determinación; b: pendiente

La prueba t para evaluar si las pendientes son significativamente distintas de cero ($p < 0,05$) determina que siendo la variable independiente el logaritmo de la longitud del cráneo sólo cuando la variable dependiente es el logaritmo de la anchura neurocraneal, el nivel de significación no alcanza el valor mínimo considerado. Si la variable independiente es la anchura bicigomática, entonces se eleva a dos el número de pendientes que no llegan a $p < 0,05$ (Tabla 1). En estos casos, los residuos en vez de ser la diferencia entre lo esperado, según la ecuación de regresión, y lo observado, es la diferencia entre la media y lo observado.

Análisis de Componentes Principales (Residuos variable independiente log SKL)

Las comunalidades del análisis de componentes principales utilizando los residuos derivados de las regresiones usando, como variable independiente la longitud del cráneo y como variables dependientes la longitud, la altura y la anchura del neurocráneo, la altura y la

longitud superiores de la cara, y la anchura bicigomática (Tabla 2) son muy altas en todas las variables y para dos componentes extraídos, perteneciendo el menor valor a los residuos de la regresión entre el logaritmo de la longitud del cráneo y el logaritmo de la altura superior de la cara (0,82).

| | Inicial | Extracción |
|------------------------|---------|--------------|
| Res log NSkL/log SkL | 1,000 | 0,910 |
| Res log NSkH/log SkL | 1,000 | 0,917 |
| Res log NSkB/log SkL | 1,000 | 0,924 |
| Res log SupFH/log SkL | 1,000 | 0,819 |
| Res log SupFL/log SkL | 1,000 | 0,946 |
| Res log BiZygB/log SkL | 1,000 | 0,983 |

Tabla 2.- Análisis de componentes principales. Residuos log SkL (dos componentes extraídos).
Comunalidades

La varianza total explicada por los dos primeros componentes asciende a 91,7%, correspondiendo al primer componente el 74,8% y al segundo un 16,8% (Tabla 2).

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|-------------|---------------------------|------------------|-------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 4,49 | 74,82 | 74,82 | 4,49 | 74,82 | 74,82 |
| 2 | 1,01 | 16,84 | 91,66 | 1,01 | 16,84 | 91,66 |
| 3 | 0,24 | 4,01 | 95,66 | | | |
| 4 | 0,14 | 2,36 | 98,02 | | | |
| 5 | 0,07 | 1,24 | 99,25 | | | |
| 6 | 0,05 | 0,75 | 100,00 | | | |

Tabla 3.- Análisis de componentes principales. Residuos log SkL (dos componentes extraídos).
Varianza Total Explicada

En el primer componente participan todas las variables con valores muy altos salvo los residuos derivados de la regresión entre la longitud del cráneo y la anchura bicigomática (– 0,26; Tabla 4). El resto de variables se vuelve a dividir en las que presentan factores de carga positivos (Res log SkL/log NSkL, Res log SkL/log NSkH, Res log SkL/log NSkB) y los que presentan factores de carga negativos (Res log SkL/log SupFH, Res log SkL/log SupFL), de forma tal que las observaciones se ordenan siguiendo un gradiente en el que en un extremo se situarían los individuos que a igualdad en el valor de la longitud del cráneo poseen mayores neurocráneos y menores dimensiones de la cara, y en el otro los que ostentan menores neurocráneos y mayores valores en el esplancocráneo. En el segundo componente la variable original que más participa es Res log SkL/log BiZygB (0,96) seguida muy de lejos por Res log SkL/log NSkB con 0,22. Por tanto, en este componente las observaciones se estructuran según un gradiente en el que en un límite se situarían los individuos con mayores anchuras

bicigomáticas, para un mismo valor de la longitud del cráneo, y en el otro, los que poseen menores anchuras bicigomáticas.

| | Componente | |
|------------------------|---------------|--------------|
| | 1 | 2 |
| Res log NSkL/log SkL | 0,945 | 0,133 |
| Res log NSkH/log SkL | 0,954 | 0,081 |
| Res log NSkB/log SkL | 0,935 | 0,222 |
| Res log SupFH/log SkL | -0,892 | 0,153 |
| Res log SupFL/log SkL | -0,972 | 0,022 |
| Res log BiZygB/log SkL | -0,265 | 0,955 |

Tabla 4.- Análisis de componentes principales. Residuos log SkL (dos componentes extraídos). Factores de carga de las variables en los componentes principales

El diagrama de dispersión de los dos primeros componentes principales (Fig. 1) pone de manifiesto, de nuevo, la separación morfológica entre póngidos y humanos anatómicamente modernos en el primer componente, siguiendo un gradiente en el que a la izquierda se sitúan los individuos que presentan los valores más bajos en los residuos del neurocráneo y más altos en los residuos del esplacnocráneo. Los individuos pertenecientes a especies de Homínidos distintas de *Homo* presentan una gran homogeneidad en el primer componente, y se ordenan de izquierda a derecha de la siguiente forma: OH 5, KNM-ER 406, AL 444-2 y Sts 5, y TM-266-01-060-1. Las especies de *Homo* diferentes de AMH presentan la mayor heterogeneidad entre todos los géneros representados. En el segundo componente las diferencias se maximizan lo cual implica un amplio rango para sólo cinco individuos. El Homínido no *Homo* que presenta un menor valor en segundo es TM-266-01-060-1 seguido por Sts 5, el cual ocupa un lugar intermedio entre aquél y AL 444-2. El representante de *A. afarensis* se sitúa a una discreta distancia de OH 5 (*A. boisei*) el cual, a su vez, presenta un valor bajo si se compara con KNM-ER 406. Éste presenta un valor entre la anchura bicigomática esperada y la observada exageradamente alta.

A diferencia de los Homínidos no *Homo* que se proyectan bien dentro de los grandes simios antropomorfos, no existe casi solapamiento –solo un dos grandes simios antropomorfos obtienen un valor superior a KNM-ER 1470- entre aquéllos y *Homo* no AMH. Lo que se sí se percibe es un mayor rango en el primer componente respecto a Homínidos no *Homo*, revelando una mayor diversidad morfológica, en la relación entre el neurocráneo y el esplacnocráneo. Así, el individuo que presenta una un menor valor en el primer componente (presentando un neurocráneo

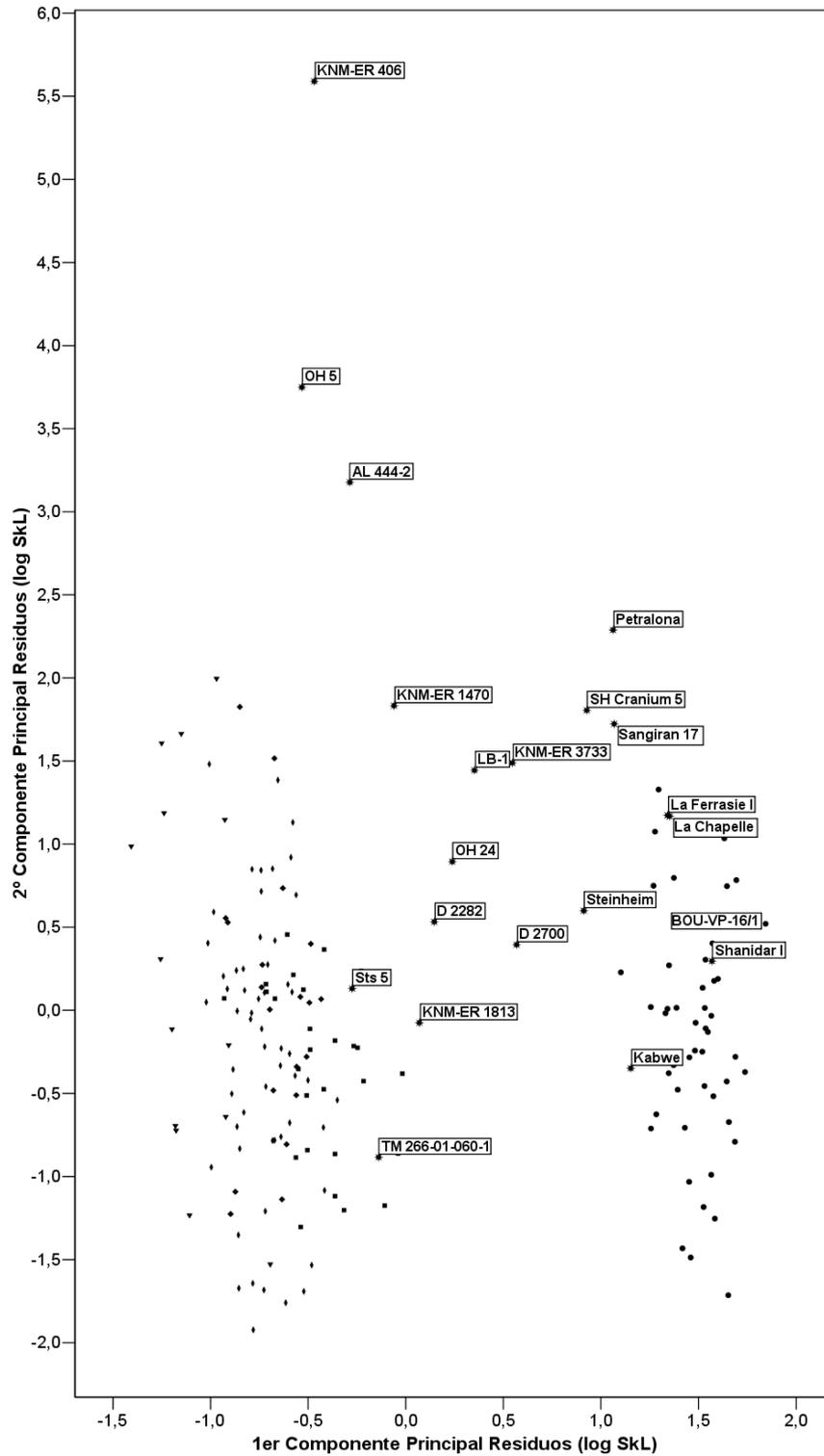


Fig. 1.- Diagrama de dispersión 1er Componente Principal Residuos log SkL-2º Componente Principal Residuos log SkL. Leyenda, círculos: AMH; estrellas: Homínidos; cuadrados invertidos: *P. paniscus*; rombos: *P. troglodytes*; cuadrados: *G. g. gorilla*; triángulos invertidos: *P. pygmaeus*

pequeño y un esplanocráneo cuando las variables originales da cuenta de la diferencia entre lo esperado y lo observado) es KNM-ER 1470, el representante de *Homo* más antiguo de todos los incluidos, seguido a no mucha distancia por KNM-ER 1813, D 2282 y OH 24. LB-1 se proyecta entre éste y KNM-ER 3733, el cual presenta una valor para este vector muy similar a KNM-ER 3733. Entre los humanos del Pleistoceno Medio diferentes de AMH, el que presenta un menor valor en el primer componente es Steinheim, seguido por SH Cranium 5, Petralona, Sangiran 17 y Kabwe, el que más se acerca a AMH. Los neandertales por su parte, ocupan las posiciones más a la derecha entre los Homínidos distintos de AMH en este primer componente, sobre todo Shanidar I, aunque tampoco son desdeñables las posiciones ocupadas por La Ferrasie I y La Chapelle-aux-Saints. Ahora bien, en el segundo componente, como viene siendo norma, la dispersión es mucho mayor dando cuenta de la gran variabilidad, fundamentalmente, de los residuos obtenidos cuando la variable dependiente es el logaritmo de la longitud del cráneo y la independiente la anchura bicigomática. Recordar que en este segundo componente AMH presenta también una enorme variabilidad a pesar de tratarse de una única especie. Así, Petralona es el individuo que presenta un mayor valor para la diferencia entre lo esperado y lo observado en la anchura bicigomática relativa a la longitud del cráneo, mientras que el que presenta un menor valor es Kabwe. Entre medio, y de mayor a menor valor en este segundo componente, se sitúan SH Cranium 5, Sangiran 17, La Ferrasie I y La Chapelle-aux-Saints, Shanidar y Steinheim. Por último BOU-VP-16/1 es el humano anatómicamente moderno que se sitúa más a la derecha en el primer componente, mientras que en el segundo se coloca bien dentro del rango de los humanos anatómicamente modernos actuales de la muestra de La Torrecilla (España).

Análisis de Componentes Principales (Residuos variable independiente log BiZygB)

Cuando los residuos obtenidos son procedentes del uso el logaritmo de la anchura bicigomática como variable independiente, los resultados son los que seguidamente se detallan. Las comunalidades son también altas para dos componentes extraídos (Tabla 5) correspondiendo el menor valor (0,84) a los residuos derivados de la regresión entre el logaritmo de la anchura bicigomática (x) y el logaritmo de la altura superior de la cara (y).

| | Inicial | Extracción |
|--------------------------|----------------|-------------------|
| Res log SkL/log BiZygB | 1,000 | 0,968 |
| Res log NSkL/log BiZygB | 1,000 | 0,931 |
| Res log NSkH/log BiZygB | 1,000 | 0,922 |
| Res log NSkB/log BiZygB | 1,000 | 0,916 |
| Res log SupFH/log BiZygB | 1,000 | 0,837 |
| Res log SupFL/log BiZyg | 1,000 | 0,946 |

Tabla 5.- Análisis de componentes principales. Residuos log BiZygB (dos componentes extraídos)
Comunalidades

La suma de la varianza explicada por los dos primeros componentes alcanza el 92,0% del total, correspondiendo al primer componente el 69,2% y al segundo el 22,8% (Tabla 6)

| Componente | Autovalores iniciales | | | Sumas de las saturaciones | | |
|------------|-----------------------|------------------|-------------|---------------------------|------------------|-------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 4,15 | 69,15 | 69,15 | 4,15 | 69,15 | 69,15 |
| 2 | 1,37 | 22,84 | 91,99 | 1,37 | 22,84 | 91,99 |
| 3 | 0,24 | 3,95 | 95,94 | | | |
| 4 | 0,13 | 2,14 | 98,08 | | | |
| 5 | 0,08 | 1,28 | 99,36 | | | |
| 6 | 0,04 | 0,64 | 100,00 | | | |

Tabla 6.- Análisis de componentes principales. Residuos log BiZygB (dos componentes extraídos)
Varianza Total Explicada

En el primero de los componentes principales destaca, de nuevo, que la variable que menos participa en la conformación del vector es los residuos de la regresión en la que están implicadas la anchura bicigomática y la longitud del cráneo (Tabla 7). Ahora bien, el valor del factor de carga en este segundo caso es sensiblemente menor al obtenido cuando la variable independiente era el logaritmo de la longitud del cráneo (Tablas 4 y 7). Por su parte, el resto de variables mantiene la misma tendencia que la observada en el análisis previo. Es decir, los residuos derivados del uso como variables dependientes del logaritmo de las variables del neurocráneo presentan factores de carga positivos y altos, mientras que las variables relacionados con las dimensiones del esplanocráneo alcanzan también valores altos aunque con signo negativo.

| | Componente | |
|---------------------------|---------------|--------------|
| | 1 | 2 |
| Res log SkL/log BiZygB | 0,075 | 0,981 |
| Res log NSkL/log BiZygB | 0,899 | 0,350 |
| Res log NSkH/log BiZygB | 0,942 | 0,186 |
| Res log NSkB/log BiZygB | 0,956 | 0,044 |
| Res log SupFH/ log BiZygB | -0,824 | 0,398 |
| Res /log SupFL/log BiZygB | -0,925 | 0,300 |

Tabla 7.- Análisis de componentes principales. Residuos log BiZygB (dos componentes extraídos)
Factores de carga de las variables en los componentes principales

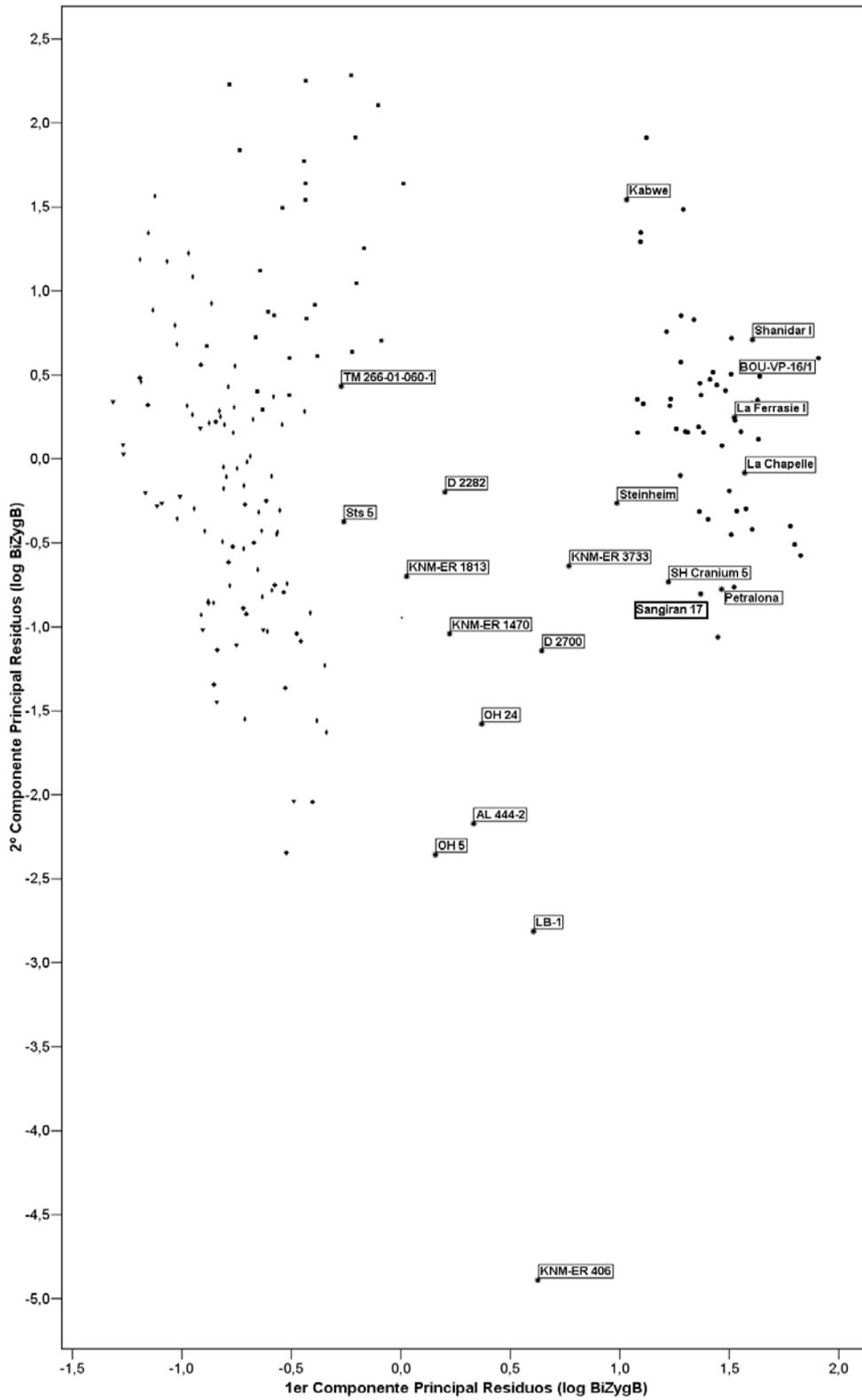


Fig. 2.- Diagrama de dispersión 1^{er} Componente Principal Residuos log BiZygB-2º Componente Principal Residuos log BiZygB. Leyenda, ver Fig. 1

La representación en el diagrama de dispersión de los dos primeros componentes principales (Fig. 2) pone de manifiesto, otra vez, la diáfana separación entre los humanos anatómicamente modernos y los grandes simios antropomorfos en el primer componente. De tal forma que éstos presentan, en relación con las tendencias marcadas por las pendientes o las medias, neurocráneos pequeños y caras grandes. Mientras los humanos anatómicamente modernos reflejan la tendencia contraria. Entre medio, y de forma reiterada, se sitúan buena parte de los Homínidos distintos de AMH. Ahora bien, a diferencia de lo previsto en el análisis de componentes principales de los residuos cuando la variable independiente era el logaritmo de la longitud del cráneo, los Homínidos distintos de *Homo* y éstos se mezclan, bosquejando un escenario menos diáfano (y menos resolutivo) para establecer inferencias filogenéticas. Así, KNM-ER 406 se acercaría más a las características de AMH que KNM-ER 1813, D 2282, KNM-ER 1470 y OH 24, y muy cerca de LB-1 (la única intrusión dentro de *Homo* temprano) y D 2700.

Ahora bien, lo que parece emerger en este primer componente es una tendencia a que los representantes del género *Homo* excluyendo a AMH se ordenen de izquierda a derecha siguiendo, al margen del gradiente propio del vector, un sentido cronológico. Así, a los primeros representantes de *Homo* les correspondería el orden del párrafo anterior, seguido por KNM-ER 3733. *Homo* del Pleistoceno Medio se proyectan inmediatamente después hacia la izquierda con Steinheim, Kabwe, SH Cranium 5, Sangiran y Petralona, mientras que los individuos pertenecientes a *H. neanderthalensis* son los humanos no AMH que más a la izquierda caen.

En el segundo componente ocurre algo similar a lo visto en el segundo componente anterior, aunque las posiciones se invierten. En la parte inferior se proyectan los individuos que presentan –fundamentalmente– residuos negativos derivados de la regresión entre la anchura bicigomática y la longitud del neurocráneo y en la parte superior los individuos que presentan las mayores diferencias positivas entre lo esperado y lo observado en esa misma regresión. Entre los Homínidos no *Homo* el sentido de las proyecciones no varía sustancialmente. No obstante, se percibe de nuevo cierta “homogeneización” que se centra en los representantes más tardíos de *Homo* no AMH (Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior) los cuales se entremezclan más con los humanos anatómicamente modernos actuales que en el análisis previo. Atendiendo a este vector, el individuo perteneciente al género *Homo* que presenta un menor valor es LB-1, y el que ostenta el mayor es Kabwe. Respecto al anterior análisis cabría destacar que LB-1, OH 24 y D 2700 presentan valores más bajos que KNM-ER 1470, lo cual se debe, desde el punto de vista estadístico, al efecto de las variaciones producidas en los valores de los factores de carga como ya se comentó anteriormente.

4.- DISCUSIÓN

A la luz de los resultados obtenidos son numerosos y diversos los temas susceptibles de ser tratados. Ahora bien, a fin de estructurarlos en lo posible, serán tres las cuestiones que discutidas a lo largo de las próximas páginas:

1. Discusión de *Sahelanthropus tchadensis* a la luz de los análisis morfométricos
2. Afinidades fenéticas de *A. afarensis*
3. Variabilidad y afinidades fenéticas del género *Homo* en el tránsito Plioceno-Pleistoceno africano y euroasiático

4.1. Discusión de *Sahelanthropus tchadensis* a la luz de los análisis morfométricos

El hecho de contar con una especie que puede ser considerada “candidata” a ocupar la base del linaje de Hominidae abre interesantes perspectivas acerca del momento en el cual se produjo la divergencia, así como de sus causas y consecuencias.

Los hallazgos de los últimos años (Haile-Selassie, 2001; Haile-Selassie *et al.*, 2004; Senut *et al.*, 2001; Pickford, 2001; Pickford *et al.*, 2002; Brunet *et al.*, 2002; Zollikofer *et al.*, 2005; Brunet *et al.*, 2005) permiten añadir a esta discusión general las importantes evidencias que suponen el contar con fósiles correspondientes los periodos inmediatamente posteriores a cuando se estima que se produciría la separación de los linajes que conducen a los géneros *Homo* y *Pan*. Efectivamente, desde la década de los sesenta del siglo pasado, la bioquímica y la biología molecular han tratado, en primer lugar de establecer cuál es la especie de primate actual más cercana a *Homo* (Goodman *et al.*, 1960; Goodman *et al.*, 1962; Goodman 1963) para en un segundo momento inferir cuál fue el momento en el cual tuvo lugar la divergencia (Sarich & Wilson, 1967a; Sarich & Wilson 1967b; Read, 1975; Chaline *et al.*, 1991; Horai *et al.*, 1995; Chaline *et al.*, 1996; Ruvolo, 1997; Kumar & Hedges, 1998; Chen & Li, 2001; para una visión crítica del funcionamiento del reloj molecular ver Rodríguez-Trelles *et al.* 2002). En líneas generales, las diversas propuestas para tal evento abarcan un amplio rango temporal, desde un momento temprano, en el Mioceno hace 9,2 Ma, hasta hace 2,3 Ma en el último tramo del Plioceno (Cela Conde & Ayala, 2001). Las evidencias paleoantropológicas (citadas arriba) e incluso las evidencias arqueológicas (Semaw *et al.*, 1997) permiten descartar el periodo más moderno y sugieren poner el énfasis en el intervalo por debajo de 5 Ma. En estas fechas encontramos las siguientes especies: *A. ramidus kadabba* (5,2-5,8 Ma; Haile-Selassie, 2001), *O. tugenensis* (6 Ma; Senut *et al.*, 2001) y *S. tchadensis* (6-7 Ma; Brunet *et al.*, 2002). De todos ellos, la única especie que presenta un cráneo suficientemente completo y con una buena reconstrucción virtual (Zollikofer *et al.*, 2005), es *S. tchadensis*, y por tanto, ha sido el único que ha podido incluirse en este trabajo. A la luz de los resultados presentados en esta tesis *S. tchadensis* presentaría las siguientes características craneométricas.

1. Una serie de variables en las que TM-266-01-060-1 no comparte las tendencias de ni de los grupos Pánidos ni AMH (longitud total del cráneo; anchura biporiónica)

2. Un conjunto en las que entra dentro del rango de Pánidos (altura del neurocráneo; basio-nasio; longitud superior de la cara; anchura bicigomática; longitud del paladar; área del paladar; anchura máxima del foramen temporal; anchura bucolingual del canino superior; anchura mesiodistal del primer molar superior)
3. Un grupo compartido con Pánidos y AMH (anchura supramastoidea; anchura superior de la cara; anchura biorbital; anchura de la órbita ocular; altura de la órbita ocular; área de la órbita ocular; anchura de la nariz; anchura del paladar)
4. La longitud del neurocráneo, la única en la que tendencia es compartida exclusivamente con AMH.

TM-266-01-060-1 presenta un cráneo largo (Cap. 3.1, Figs. 2 y 3) y ancho a nivel de los porios (Cap. 3.1, Figs. 20 y 21), en relación a la dimensión global de su cráneo si lo comparamos con los Póngidos africanos y con cualquiera de las especies de Homínidos extintas. Ambas características son coherentes con la descripción que Brunet y colaboradores realizaron del holotipo de *S. tchadensis* el cual tiene un neurocráneo y largo estrecho, con una gran apófisis mastoidea y un gran desarrollo de las crestas supramastoideas (Brunet *et al.* 2002). La proyección que TM-266-01-060-1 adopta en el espacio bivariante cuando la variable independiente es la media geométrica de las variables básicas y la variable dependiente es la anchura supramastoidea (Cap. 2.1, Figs. 14 y 15), lo acerca a las tendencias de Póngidos, AMH y Homínidos. Ahora bien, cuando la variable independiente es la anchura del neurocráneo, se vislumbra el desarrollo en sentido lateral de las crestas supramastoideas en comparación con el resto de Homínidos (Fig. 1). En cierto sentido, este hecho nos da cuenta del desarrollo de la musculatura temporal en la parte central del cráneo (Brunet *et al.* 2002). La anchura del foramen temporal, grande para el tamaño global del cráneo (Cap 2.1, Figs. 52 y 53) permite dos inferencias: una, indirecta, la notable anchura del músculo masetero; otra, directa, un gran desarrollo mesiodistal del músculo temporal. Y al menos en el segundo caso se ha comprobado, en este trabajo, su alta correlación con la fuerza que puede ejercer dicho músculo para el conjunto de los primates antropoides (Cap. 3.5. Fig. 1). La fosa temporal también es larga (Brunet *et al.*, 2002) de tal manera que indica que el músculo alojado sería ancho y largo, lo cual tiene una interpretación en clave biomecánica.

La longitud de este músculo parece estar relacionada con la “apertura grande” (*large gape*) de la boca mientras que el desarrollo de la sección de la parte anterior del mismo, así como la sección del masetero, se relacionan con la “apertura pequeña” (*small gape*) (Lucas, 1982; Ravosa, 1990; Lucas 2004) lo cual, en el caso de los homínidos se vincula con un mayor requerimiento en la función masticatoria (Tobias, 1967; Wolpoff, 1974; Kimbel *et al.*, 1984; Kimbel & Rak, 1985). Aunque otras variables como son la orientación de las fibras, el ángulo formado por el origen y la inserción de los músculos, ángulo gonial (Ravosa, 1990) etc., también cuentan, no van a ser discutidas en el presente trabajo. Por tanto, nos encontramos ante un organismo que retendría –suponiendo que el ancestro común se pareciera a alguna de

las especies de pánidos actuales– la “apertura grande” que se relaciona fundamentalmente con la distancia mínima para que los caninos superiores e inferiores se separen (Lucas, 1982). A este fin, sería necesario disponer de la altura de la corona del canino superior de este organismo. Ahora bien, la única dimensión de los caninos superiores publicada para TM-266-01-060-1, la anchura bucolingual, pasa por ser la medida que, en términos relativos, produce un mayor solapamiento entre *Pan* y AMH (Cap. 3.1, Fig. 56), lo cual impide aclarar a que grupo se acerca más. Ahora bien, por lo estimado a partir de las fotografías (Fig. 3), *S. tchadensis* parece presentar una altura de la corona del canino superior (C'H aprox. 12,2–14,2 mm) sensiblemente inferior a las reflejadas por las medias de los machos de *Pan troglodytes* (21,72 mm; Plavcan & van Schaik, 1997) y *P. paniscus* (15,6 mm; Plavcan & van Schaik, 1997).

Por otra parte, la anchura anterior de la fosa temporal implicaría un gran desarrollo en sección de la musculatura temporal, relacionado con la fuerza de masticación ejercida por la dentición postcanina, la cual junto con las dimensiones del masetero deducidas de la anchura máxima del foramen temporal, podría estar reflejando también una dieta compuesta por alimentos fibrosos y/o abrasivos que necesitan de procesos de masticación muy recurrentes. Si la mandíbula tiene la gran altura sugerida para la rama mandibular de TM 266-02-154-1 (Brunet *et al.*, 2002), el momento del brazo del músculo masetero debía ser elevado, resultado de una optimización en el aumento de la potencia masticatoria para unas dimensiones del músculo dadas (Ravosa, 1990). La descripción de los contextos geológico y paleontológico del yacimiento de Toros-Menalla sugieren que *S. tchadensis* viviría cerca de un lago con presencia de bosque galería y no lejos de un desierto arenoso (Vignaud *et al.*, 2002) introducen la posibilidad de una morfología compatible con una especie adaptada a un medio xerófilo, en el cual los recursos serían predominantemente duros, abrasivos y con un bajo contenido energético. Asimismo, las dimensiones del grosor del esmalte dental –intermedio entre chimpancés y los australopitecinos– (Brunet *et al.*, 2005) también parecen apuntar a una especie en cuya dieta tendrían más presencia alimentos duros y abrasivos que la de los grandes simios antropomorfos actuales. De cualquier forma, el grosor del esmalte poco puede aportar desde el punto de vista de las relaciones filogenéticas puesto que no existe consenso sobre si los hominoideos del Mioceno, y más concretamente el ancestro común entre pánidos y homínidos, presentarían un esmalte dental grueso o delgado.

El cráneo de *S. tchadensis* se ha descrito como largo y bajo (Brunet *et al.*, 2002; Guy *et al.*, 2005). Según los resultados de este trabajo, la altura relativa del neurocráneo de TM-266-01-060-1 es la más baja entre los homínidos fósiles cuando las tendencias alométricas estudiadas son las correspondientes a Póngidos y AMH (Cap. 2.1, Fig. 6). Pero cuando se tiene en cuenta la tendencia alométrica de Homínidos, TM-266-01-060-1 presenta una altura del cráneo relativa mayor que OH 5 (Cap. 2.1, Fig. 7). Respecto a la anchura del neurocráneo, resulta ser el individuo de la familia Hominidae que presenta una menor dimensión relativa de esta variable sea cual fuere la tendencia analizada (Cap. 2.1, Figs. 8 y 9). Como se ha

independientes la longitud del cráneo y la longitud del neurocráneo y como variable dependiente la longitud de la cara, en ambos casos, son varios los homínidos fósiles que lo superan en términos relativos (Fig. 2 y 3).

En el caso de la altura de la cara (Cap. 3.1, Fig.22) también destaca el alejamiento de *S. tchadensis* del patrón del grupo Póngidos al presentar una dimensión en esta variable sensiblemente inferior al exhibido por los grandes simios del viejo mundo que tiene su mismo tamaño global de cráneo, lo cual es coherente con lo propuesto por Guy *et al.* (2005).

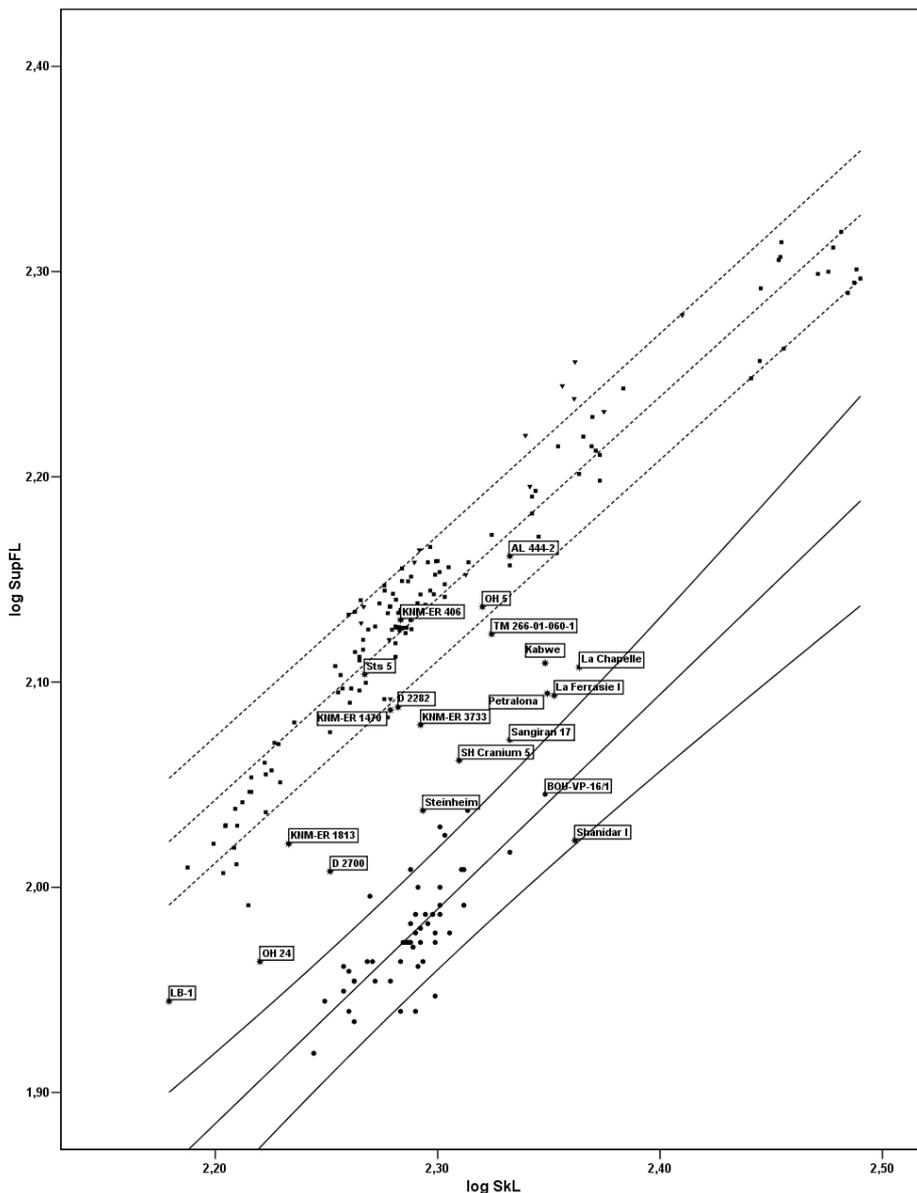


Fig. 2.- Diagrama de dispersión log SkL-log SupFL (Todos). Leyenda, ver Fig. 1

De cualquier manera, y si atendemos a la relación existente entre la longitud del neurocráneo y la longitud de la cara (Fig. 3) se percibe un alejamiento del patrón resultante

para el grupo Póngidos y asumible con el presentado por los primeros representantes de la familia Hominidae.

La anchura bicigomática es similar en términos absolutos a la que exhiben homínidos muy posteriores tales como OH 24 y D 2700, siendo ampliamente superado por los representantes del género *Australopithecus*, salvo Sts 5 (Cap. 3.1, Figs. 30 y 31). Aunque cuando es relacionada con la anchura del neurocráneo, de nuevo, alcanza el menor valor relativo entre todos los homínidos (Cap. 3.2 , Fig. 3) dando cuenta del espacio libre para el acomodo de los músculos temporales.

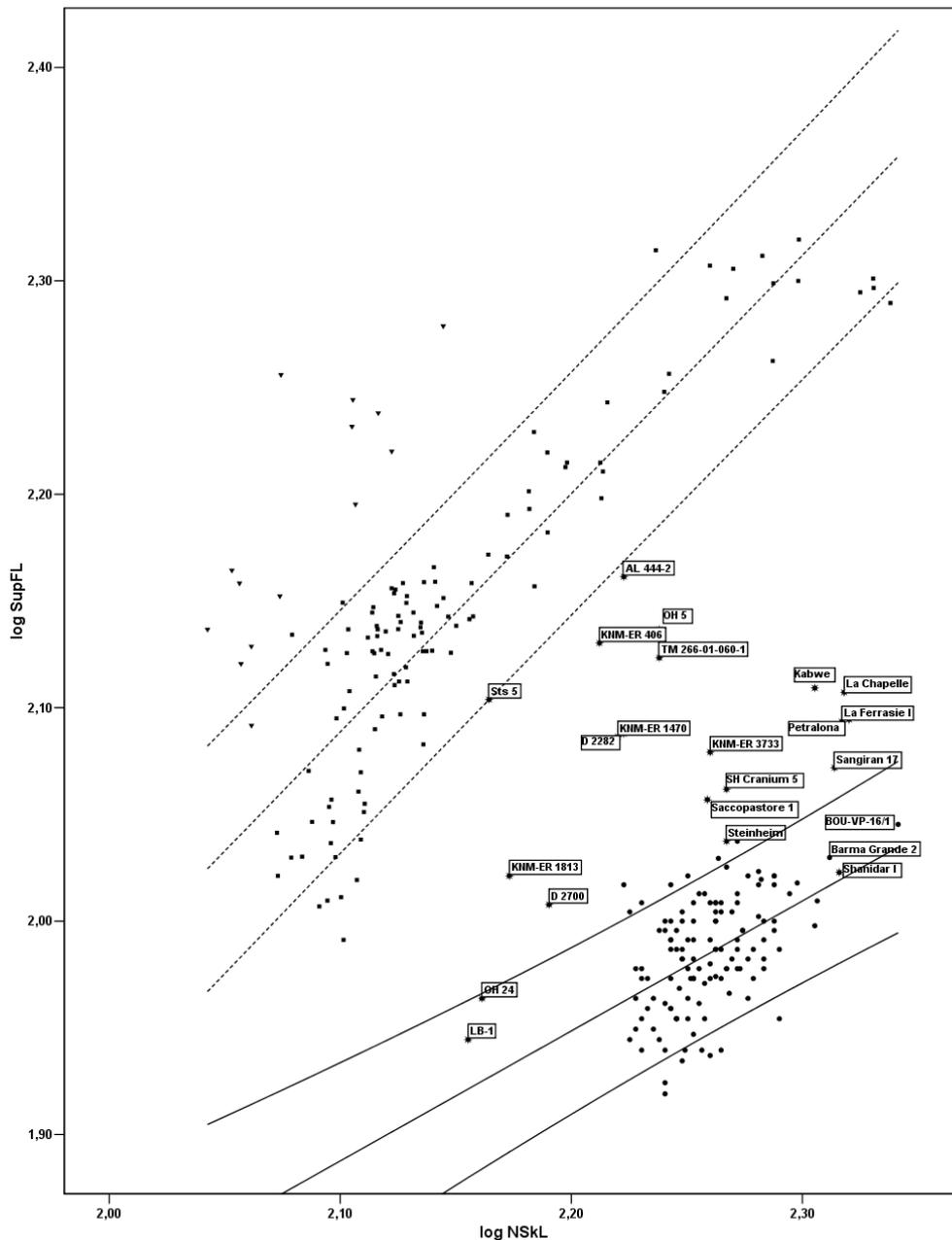


Fig. 3.- Diagrama de dispersión log NSKL-log SupFL (Todos). Leyenda, ver Fig. 1

Quizás una de las características que más se ha utilizado para argumentar la inclusión dentro de Hominidae de este individuo sea, junto con el tipo de desgaste del canino superior (Brunet *et al.* 2002; Brunet *et al.* 2005) y la locomoción bípeda (Brunet *et al.* 2002; Guy *et al.*, 2005; Zollikofer *et al.*, 2005) sea el ortognatismo derivado de su morfología facial (Brunet *et al.*, 2002). Como variable que da cuenta del prognatismo se ha propuesto, en este trabajo, la sustracción de la longitud del neurocráneo a la longitud total del cráneo. Cuando se relaciona la dimensión total del cráneo con aquella, TM-266-01-060-1 presenta una proyección que lo aleja del patrón visto para Póngidos (Cap. 3.1, Fig. 52), lo cual es, de nuevo, coherente con lo expuesto por el equipo que describió a esta especie (Brunet *et al.*, 2002) y con los resultados del estudio morfológico que Guy y colaboradores han realizado (Guy *et al.*, 2005). Igualmente, el Índice de Prognatismo (ProgIndex, ver apartado dedicado a *A. afarensis*, Fig. 6) muestra una posición de TM-266-01-060-1 intermedia entre los pánidos y “australopitecinos graciles”, y los primeros representantes de *Homo*. Sin embargo, desde el punto de vista de la parsimonia, este hecho supone un problema puesto que si se asume, que el ancestro común entre pánidos y homínidos presentaría un prognatismo similar a cualquiera de las especies del género *Pan* actuales, habría que explicar por qué tras la pérdida de prognatismo vista en *S. tchadensis*, la tendencia se revierte para volver a organismos que presentarían un prognatismo facial mayor. Una de las claves podría estar en los aspectos biomecánicos de la masticación, acompañado de una reducción en la dentición anterior, fundamentalmente en los caninos.

La anchura de la órbita ocular de *S. tchadensis* es la que se esperaría de un individuo incluido en el grupo Póngidos con su tamaño global del cráneo (Cap. 3.1, Fig. 34). Sin embargo, si lo comparamos con los australopitecinos, presenta una órbita ocular relativamente ancha. De hecho, es el homínido no *Homo* que despliega la mayor órbita ocular en tamaños absoluto y relativo (Cap. 3.1, Fig. 35).

El paladar de *S. tchadensis* se ha descrito como pequeño, estrecho y con forma de U (Brunet *et al.* 2002) En este sentido se comporta la anchura maxiloalveolar. La dimensión de esta variable se encuentra en términos absolutos entre las más bajas de entre los homínidos (Cap. 3.1., Fig. 44), sobre todo cuando se compara, de nuevo, con los australopitecinos (Cap. 3.1, Fig. 45). Sin embargo, cuando la variable dependiente es la anchura del paladar, *S. tchadensis* presenta un valor relativamente alto si lo comparamos con los representantes del género *Australopithecus* (Figs. 46-47). Esto puede ser debido a la tendencia exhibida por los australopitecinos hacia la megadoncia (McHenry, 1984; McHenry, 1988). Ahora bien, lo que sí parece claro es que el paladar de *S. tchadensis* es largo para su tamaño global del cráneo (Figs. 48-49). En términos absolutos sólo es superado por OH 5, aunque en términos relativos el paladar de TM-266-01-060-1 es muy largo para ser de un homínido, asemejándose al de un representante del grupo Póngidos de su tamaño. Lo expuesto en este párrafo se resumen en el

área del paladar, donde TM-266-01-060-1 alcanza el mayor valor relativo entre todos los homínidos (Cap. 3.1, Figs. 50-51).

Uno de los aspectos que más debate ha generado es el estatus filogenético de esta especie. Brunet *et al.* (2002) no dudan de la presencia de autapomorfías que los diferencian de los grandes simios antropomorfos actuales en combinación con caracteres plesiomórficos (Brunet *et al.*, 2002). Lo cual es coherente con el estatus filogenético para el que han argumentado sus descubridores (el primer homínido). No obstante, no todo el mundo está de acuerdo. Así, Wolpoff *et al.* (2002) respondieron a la presentación, descripción y definición de la nueva argumentando que “no parece ser un bípedo obligado” (Wolpoff *et al.*, 2002:581) fundamentalmente porque el ángulo que forma el plano nucal con el plano de Frankfurt es plano, largo y formando un ángulo de 55° (Wolpoff *et al.*, 2002). Ahora bien, si este es uno de los principales argumentos esgrimidos para invalidar la propuesta de Brunet *et al.* (2002), la reconstrucción virtual de Zollikofer *et al.* (2005) resulta decisiva: al margen de otras evidencias, el ángulo formado por el plano nucal en relación con el plano de Frankfurt es de 36° lo cual sitúa a *S. tchadensis* dentro del intervalo de Hominidae y fuera del que presenta *Pan* (Zollikofer *et al.*, 2005). Quizás la peculiar morfología de la región occipital de *S. tchadensis* esté relacionada bien con el ancestro común entre *Pan* y Hominidae, bien con los requerimientos musculares para mantener equilibrado un cráneo largo en un individuo bípedo (Bramble & Lieberman, 2004), bien con ambas. De confirmarse que se trata del legado filogenético presente en el ancestro común entre los actuales representantes del género *Pan* y los homínidos, podría plantearse la posibilidad de que la región occipital de *Pan* y Hominidae haya evolucionado de forma paralela (homoplasia o analogía) a partir de una morfología más parecida a la que presentan los actuales miembros del género *Gorilla*.

Por otra parte, Ahern (2005) ha propuesto, basándose en la situación del foramen mágnum, que no existen pruebas concluyentes para considerar que *S. tchadensis* forma parte de Hominidae (Ahern, 2005), aunque tal afirmación se hizo sobre las fotografías publicadas en 2002 (Brunet *et al.*, 2002) las cuales reflejan el alto grado de deformación presente en dicho cráneo.

Al margen de los argumentos anatómicos y morfométricos esgrimidos a favor de la consideración homínida de TM-266-01-060-1, fundamentalmente por parte del equipo descubridor de los fósiles, los resultados expuestos hasta el momento avalan la existencia de diferencias morfométricas, sobre todo en la región del viscerocráneo, que propenden hacia relaciones presentes en especies que se incluyen en Hominidae.

En los diferentes análisis de componentes principales usando las variables brutas (Cap. 3.3) TM-266-01-060-1 se proyecta bien dentro del rango del género *Pan* con dimensiones globales del cráneo grandes. Cuando se incorporan las que se han denominado

variables básicas (Cap. 3.3, Fig. 1), en el primer componente tiende hacia la derecha, compartiendo espacio con los representantes de *A. afarensis* y *A. boisei*, dando cuenta de una relación entre las variables neurocraneales y las variables faciales muy similar al valor de la media de *Pan paniscus* y dentro del rango de los chimpancés comunes, aunque con una ligera tendencia a situarse hacia la derecha, es decir, hacia la que presentan los individuos que claramente se incluyen dentro de la familia Hominidae (Fig. 5). En el segundo componente (el vector relacionado con el tamaño) no alcanza los valores dispensados por las hembras de *G. g. gorilla*, de las cuales también se distingue en el primer componente principal (Fig.4). Si comparamos a TM-266-01-060-1 con OH 5, estaría más justificada la inclusión de éste en Pánidos que la de aquél. Cuando los análisis de componentes principales se centran en las denominadas 8 variables, y 6 variables, esta interpretación tampoco varía (Cap. 3.3, Figs. 2 y 3).

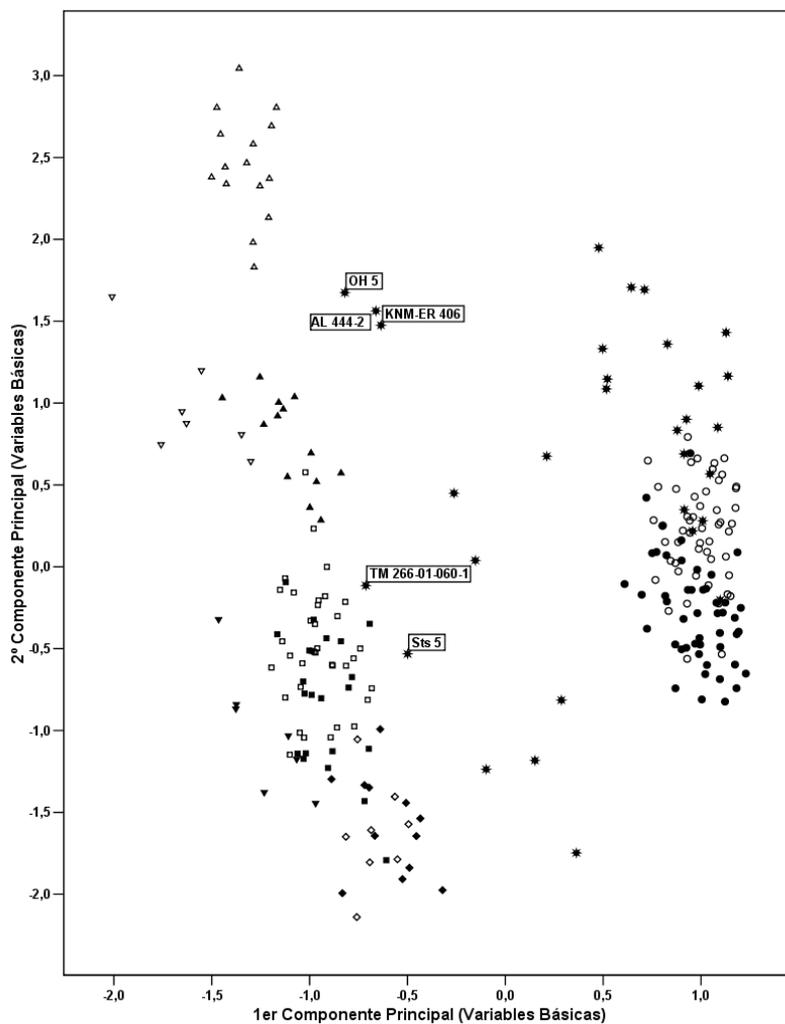


Fig. 4.- Diagrama de dispersión 1er Componente Principal (Variables Básicas)-2º Componente Principal (Variables Básicas). Leyenda: círculos rellenos: AMH actuales (hembras); círculos vacíos: AMH actuales (machos); cuadrados verticales rellenos: *P. paniscus* (hembras); cuadrados verticales vacíos: *P. paniscus* (machos); cuadrados horizontales rellenos: *P. troglodytes* (hembras); cuadrados horizontales vacíos: *P. troglodytes* (machos); triángulos rellenos: *G. g. gorilla* (hembras); triángulos vacíos: *G. g. gorilla* (machos); triángulos invertidos rellenos: *P. pygmaeus* (hembras); triángulos invertidos vacíos: *P. pygmaeus* (machos); esrellas: homínidos fósiles incluyendo AMH del Pleistoceno

Tampoco la situación cambia considerablemente ni cuando las variables incluidas en los análisis de componentes principales se relativizan (Cap. 3.6) ni cuando se utilizan los residuos resultantes de las regresiones usando como variables independientes los logaritmos de la longitud total del cráneo y de la anchura bicigomática (Cap. 3.7). Si las variables se relativizan respecto a la longitud del neurocráneo, se observa como en el primer componente principal TM-266-01-060-1 se sitúa en el rango de distribución de *P. troglodytes* y *P. paniscus* nuevamente separado de *G. g. gorilla* y en el segundo se proyecta entre chimpancés (Cap. 3.6, Fig. 1). Si las variables se relativizan respecto a la anchura bicigomática la situación de *S. tchadensis* es ciertamente semejante a la descrita anteriormente. Destaca el hecho del alejamiento en el segundo componente de TM-266-01-060-1 respecto a las especies que le sucedieron en el tiempo. Esto se debe a que los australopitecinos sufren un progresivo acortamiento del cráneo en relación a la anchura bicigomática relacionado, posiblemente, con una mejora biomecánica en la masticación (Rak, 1983; Demes & Creel, 1988; para neandertales ver, Spencer & Demes, 1993).

Si atendemos a los resultados cuando las variables son los residuos originados por las regresiones usando como variables independientes la longitud total del cráneo (Cap. 3.7, Fig. 1) y la anchura bicigomática (Cap. 3.7, Fig. 2) *S. tchadensis* se proyecta en ambos casos cerca de *G. g. gorilla* aunque también con *P. troglodytes*, sobre todo en el primer componente.

Lo que sí parece claro, a la luz del análisis morfométrico presentado en esta tesis es que *S. tchadensis* presenta suficientes diferencias con los gorilas como para ser considerado una hembra de un ancestro de esta especie. Las mayores afinidades morfométricas acercan a *S. tchadensis* a los chimpancés comunes y más concretamente a los machos en tanto a tamaño y a los bonobos en cuanto a forma. En resumen, *S. tchadensis* no adopta posiciones razonablemente compatibles con la condición de gorila hembra (Fig. 5).

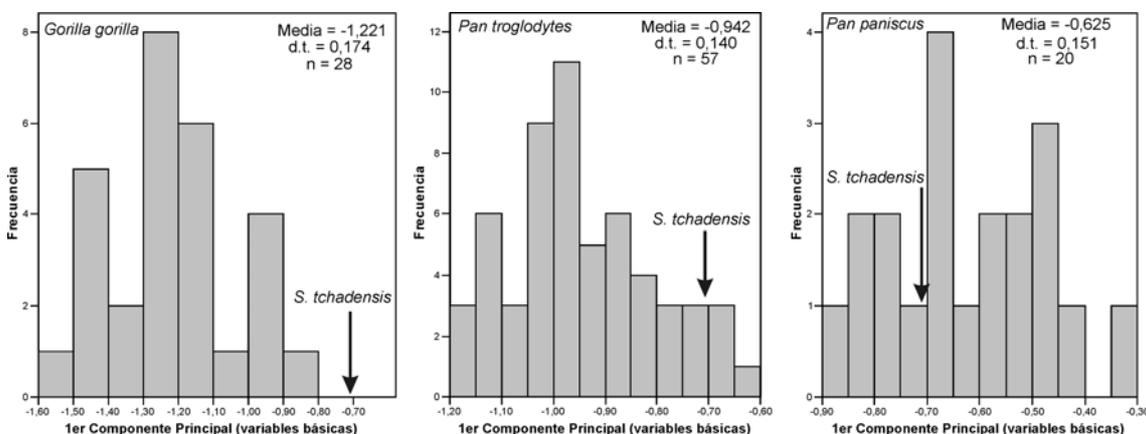


Fig. 5.- Histogramas correspondientes a las puntuaciones de *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes* y *Pan paniscus* en 1er Componente Principal (Variables Básicas)

La cuestión de qué especie del género *Pan* se parecería más el último ancestro común entre homínidos y chimpancés (en sentido genérico) ha generado, desde finales de la década de los setenta del siglo pasado, un intenso debate entre partidarios de *P. paniscus* (Zilhman *et al.*, 1978; Susman, 1987; Savage-Rumbaugh, 1994; Zilhman, 1996), los que se decantan por *P. troglodytes* (Goodall & Hamburg, 1974; Stanford, 1996) y los que piensan que las diferencias entre *P. troglodytes* y *P. paniscus* se deben al efecto de la alometría y que por tanto no hay evidencias morfométricas para decantarse por una u otra especie (Corrucini & McHenry, 1979; McHenry & Corrucini, 1981).

Cuando dos especies cercanas actuales presentan características comunes con las de un antecesor no compartido por ambas, si no conocemos la morfología del ancestro común, dichas características se tienden a considerar plesiomorfías, presuponiendo que también estaría presente en el último ancestro común. Ahora bien, las similitudes y diferencias deben establecerse si procede, teniendo en cuenta, como ya se ha visto, que algunos caracteres varían de morfología con el tamaño (alometrías). Es decir, dos estados de una variable pueden estar próximos entre sí y estar alejados de un tercero, pero al enfrentarlos al tamaño puede ocurrir que uno de los primeros y este último caigan en la misma recta y no el otro. En un trabajo ya clásico sobre las relaciones filogenéticas entre las especies pertenecientes a Hominoidea, Creel (1986) advirtió de las potenciales similitudes entre gibones y humanos anatómicamente modernos derivadas de los métodos utilizados en cladística cuantitativa. Ahora bien, si se relativiza frente al tamaño, entonces la interpretación difiere sensiblemente puesto que el parecido se genera por convergencia evolutiva (homoplasia): el pequeño tamaño para *Hylobates*, y la pedomorfía en *H. sapiens* (Creel, 1986). No obstante, y aún en el caso de compartir el proceso de neotenzación, tampoco significa que estuviera presente en el ancestro común –y por tanto se trate del mejor modelo– porque han podido evolucionar paralelamente a partir de un ancestro común distinto. En el caso de los homínidos y pánidos, es posible que el proceso de neotenzación haya ocurrido paralelamente y por tanto deban ser consideradas analogías en vez de homologías. Pero, ¿qué nos puede aportar TM-266-01-060-1? En primer lugar este fósil se aleja de *Gorilla*, situándose entre *Pan* y *Homo*, lo que da cierta base al argumento de que podría considerarse un antecesor común de ambos o bien propiamente un miembro de la familia Hominidae. En ambos casos, el antecesor común a las dos anteriores géneros estaría más cercano morfológicamente a *Pan* que a *Homo*, tal como se ha asumido clásicamente por parte de los distintos paleoantropólogos. En relación a cual de las especies de *Pan* actuales estaría más cercana, depende del criterio utilizado, si atendemos a la forma, parece situarse más próximo a los bonobos, si por el contrario atendemos al tamaño, se asemeja más a los chimpancés.

Una de las cuestiones básicas en este debate sobre el ancestro común de pánidos y homínidos se relaciona con la paleobiología de los homínidos. Más concretamente con la herencia etológica legada del último ancestro común al primer representante de los homínidos

que se pretende rastrear en las dos especies de primates actuales más cercanas molecularmente a los humanos anatómicamente modernos. A pesar de tener cierta validez, no debemos pensar en los chimpancés (sea cual sea su especie) como especies que han permanecido “fossilizadas” morfológica y sobre todo etológicamente una vez se produjo la divergencia con la línea que conduce a *Homo* y que, por tanto, conforman un perfecto banco comparativo. Entre otras razones porque los chimpancés presentarán sus propias diferencias respecto al ancestro común. De cualquier forma, esto no debe convertirse en un impedimento metodológico, sino en un aviso para intentar minimizar posibles errores interpretativos de los que la mayoría no estamos exentos. Valgan como ejemplos de lo anteriormente expuesto los títulos de los trabajos de los defensores de cada una de las propuestas. Dependiendo de la concepción que cada cual tenga de la condición humana allá se instalará en la búsqueda de los argumentos que mejor se acomoden a sus ideas.

La conducta, como se ha apuntado, tampoco fosiliza pero hay determinados elementos del registro fósil que indirectamente pueden permitir inferencias sobre ella, como aquellos relacionados con el dimorfismo sexual (mediante la estimación de la masa corporal de machos y hembras con elementos del esqueleto postcraneal; por ejemplo McHenry, 1988; McHenry, 1991; Reno *et al.*, 2004) y otros aspectos de su biología deducidos a partir del análisis de la dentición (tamaño de los caninos, por ejemplo). Un caso paradigmático lo constituye Zihlman (1985), proponiendo la presencia de dos especies para la muestra de Hadar. De este modo trata de solventar el dilema del dimorfismo en *A. afarensis*. Si el morfotipo “bonobo” fuese el que caracteriza al antecesor común de *Pan* y Hominidae, *A. afarensis*, la especie que de manera mayoritaria se ha considerado como mejor candidata para ser directa antecesora de *Homo*, también debería presentar un dimorfismo bajo

Ahora bien, tratar de inferir cuestiones sobre la conducta de los homínidos a partir de la comparación con *Pan* podría resultar fútil, entre otras razones porque aun suponiendo que el antepasado común se pareciese a cualquiera de sus especies actuales, éstas presentan una notable plasticidad en sus conductas –algo compartido con otras especies de primates (McGrew, 1998)– en función de las “tradiciones” de cada grupo (Whiten *et al.*, 1999). Los elementos presentados en esta discusión basados en los resultados de la presente investigación, aconsejan ser prudentes a la hora de hacer inferencias sobre la paleobiología de los primeros homínidos tomando como referencia a nuestros parientes más cercanos.

Si atendemos al tamaño y tomando como referencia a *S. tchadensis*, *P. paniscus* sería una especie más derivada de un ancestro común más similar a los actuales *P. troglodytes*. Si lo hacemos respecto a la forma, concluiríamos lo contrario. En las tendencias en las que *P. paniscus* propende hacia los homínidos (p. ej. en las regresiones establecidas entre el logaritmo de la dimensión global del cráneo y del área del paladar, Fig. 6) *S. tchadensis* tiende a mostrar residuos del mismo signo que de chimpancés y opuestos al de los bonobos. Cuando

la variable independiente es el logaritmo de la longitud del neurocráneo y la variable dependiente es la longitud de la cara, sí que comparte más similitudes con los bonobos al tener la cara relativamente corta respecto al neurocráneo (Figs. 2). No obstante, esta tendencia es mucho más acusada en TM-266-01-060-1 que en *P. paniscus*. Sea como fuere, el conjunto de los datos analizados no permite bosquejar un escenario claro para decidir cual de las especies de *Pan* es más derivada. Por tanto cualquier analogía etológica que pueda establecerse para los primeros homínidos debe tener en cuenta este matiz.

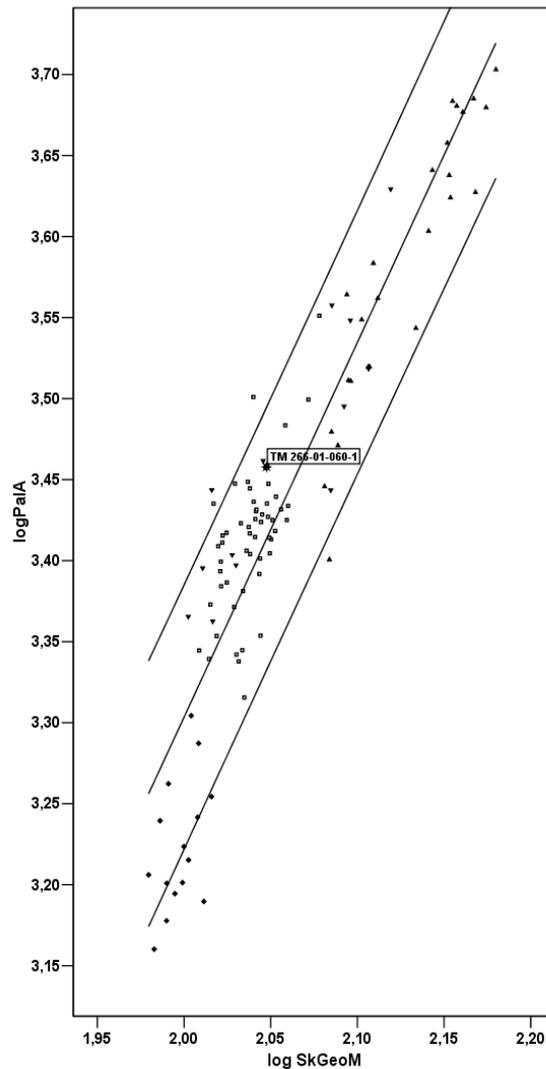


Fig. 6.- Diagrama de dispersión log PalA sobre log SkGeoM . Leyenda: cuadrados verticales rellenos: *P. paniscus*; cuadrados horizontales vacios: *P. troglodytes*; triángulos rellenos: *G. g. gorilla*; triángulos invertidos rellenos: *P. pygmaeus*; estrella: *S. tchadensis*

No creemos en la existencia de fórmulas que permitan desenlazar los nudos gordianos de la evolución, aún menos si se trata de cuestiones relacionadas con el comportamiento. Empero, y aunque de una manera muy preliminar, existen características morfológicas que pueden ayudar a trazar líneas paleoetológicas. Entre ellas cabe destacar, por estar presente en TM-266-01-060-1, el tamaño y la forma de los caninos, cuya variabilidad se pone en relación por un lado, con los conflictos intrasexuales e intersexuales, y por otro, con los contextos

ecológicos de las diferentes especies de primates (Leutenegger & Kelley, 1977; Harvey *et al.*, 1978; Jungers, 1978; Smith, 1981; Lucas, 1982; Smith, 1984; Lucas *et al.*, 1986; Kay *et al.*, 1988; Greenfield & Washburn, 1991; Greenfield, 1992; Plavcan & van Schaik, 1992; Plavcan, 1993; Plavcan & van Schaik, 1994; Kappeler, 1996; Plavcan, 1997; Plavcan & van Schaik, 1997; Plavcan, 1998; Plavcan, 2000; Plavcan, 2001). Sea como fuere, ni el tamaño bruto, ni el dimorfismo sexual de los caninos son los mejores indicadores del comportamiento *per se*, puesto que existen ejemplos, dentro de propios homínidos, de especies aparentemente muy dimórficas en el tamaño corporal, y/o otras estructuras corporales, con escasas diferencias métricas en los caninos entre machos y hembras, éstas son *A. africanus*, *A. robustus* y *A. boisei* (McHenry, 1988; McHenry, 1992; Plavcan & van Schaik, 1997; Lockwood, 1999; Elton *et al.*, 2002; ver también las diferencias entre los machos putativos de *A. boisei* –OH5 y KNM-ER 406– y la hembra putativa de esta misma especie –KNM-ER 732– en el Cap. Figs. 3 y 4). De cualquier forma, si como se ha propuesto TM-266-01-060-1 es un macho putativo (Brunet *et al.*, 2002) y se compara su canino con el de los machos de *P. paniscus* y *P. troglodytes*, se observan diferencias en tanto en el tamaño (ver arriba) como en la forma de los mismos, y que parecen indicar un notable descenso en el dimorfismo sexual de los caninos, acompañado de las disimilitudes morfológicas en el esplancocráneo previamente comentadas. Aunque tal descenso en las diferencias de tamaño entre los caninos de los machos y de las hembras no implica necesariamente que otras variables, quizás más relevantes como la masa corporal también adopten la misma tendencia (para el caso de *Australopithecus*, ver Leutenegger & Shell, 1987).

Plavcan y van Schaik (1997) indican que el dimorfismo sexual es un pobre indicador de las relaciones sociales interespecíficas y que en la mayoría de los casos sólo puede discriminar a las especies polígamas de las restantes (Plavcan & van Schaik, 1997). Ahora bien, el hecho de que *S. tchadensis* fuese una especie terrestre con caninos pequeños puede resultar paradójico puesto que parece existir una tendencia a que las especies terrestres presenten un mayor tamaño de los caninos, sobre todo de los machos, y un dimorfismo sexual en la masa corporal mayores que los de las especies arbóreas relacionados, entre otras cuestiones, con la defensa frente a predadores (Harvey *et al.*, 1978). Otras causas como la filogenia (Lucas *et al.*, 1986; Greenfield & Washburn, 1991), el tamaño corporal (Leutenegger & Cheverud, 1982; Leutenegger & Cheverud, 1985), la dieta (Milton 1985; Greenfield, 1992a; Greenfield, 1992b) o la combinación de ellas en diferente grado (Cheverud *et al.*, 1986) pueden haber sido propuestas como causas del dimorfismo sexual. Aunque la posterior revisión de Plavcan & van Schaik (1995) matiza el papel estas relaciones como motores del dimorfismo sexual de los primates. Pero, ¿qué se puede decir de *S. tchadensis*?

Brunet y colaboradores proponen que el desarrollo del torus supraorbital de TM-266-01-060-1 puede ser debido al dimorfismo sexual (Brunet *et al.*, 2002), aunque hoy por hoy estamos lejos de poder evaluarlo. Ahora bien, en *S. tchadensis* se puede rastrear una de las

principales diferencias entre los homínidos y las especies filogenéticamente más cercanas, los antropomorfos africanos, la reducción sobre todo en la altura de los caninos en una fase incipiente del proceso evolutivo de la familia. Lo que sí parece es que el dimorfismo sexual en el tamaño de los caninos es una consecuencia de la selección sexual en el sentido en la que la definió Darwin (1871) afectando no sólo a los machos sino también a las hembras (Plavcan *et al.*, 1995; Plavcan, 1998). En el caso de los machos, los caninos son empleados, fundamentalmente, en exhibiciones más que en confrontaciones directas¹ relacionadas con el estatus y el acceso a las hembras. Por otra parte, parece vincularse más con la intensidad de los envites, en contraposición con la frecuencia, y también con el hecho de establecer o no coaliciones (Plavcan *et al.*, 1995). Si el ejemplar recuperado de *S. tchadensis* se trata de un macho, el descenso en el tamaño de los caninos y por extensión en Hominidae, supone que una de las morfologías que más se relaciona, dentro de los primates, con la intensidad de las conductas agresivas ve limitada su capacidad de acción. Esto no significa un encaminamiento hacia conductas que pudieran considerarse desde un punto de vista actual como “pacíficas”, sino que probablemente vendría acompañado de un cambio en la forma en la que estos organismos regulaban sus conflictos. Si por el contrario fuese una hembra, la cuestión queda abierta.

¹ Para el ejemplo de *Papio cynocephalus* ver Drews (1996) donde se propone que sólo el diez por ciento de los encuentros entre machos de esta especie implican enfrentamientos directos de los cuales, sólo el diez por ciento, es decir, un uno por ciento del total, provocan heridas.

4.2. Afinidades fenéticas de *A. afarensis*

El nacimiento de *A. afarensis* resultó problemático (Lewin, 1997). Los distintos debates que aún hoy día continúan, dan cuenta de la importancia de este taxón en el contexto de la evolución humana, pudiéndose considerar un nítido ejemplo del aforismo propuesto por lo primatóloga D. Haraway: Todo lo que importa, cambia (Haraway, 1995). Muchas de las cuitas científicas surgidas en los debates sobre el estatus de esta especie pueden tener como origen la consideración de *A. afarensis* como una especie directamente emparentada con el linaje humano, con la cual, la humanidad debe compartir no sólo tendencias morfológicas sino también conductas.

Nombrar una especie eleva a quienes tienen esa capacidad y oportunidad a un lugar destacado dentro de su disciplina. Y la paleoantropología no es ajena; todo lo contrario. Máxime cuando esa especie es una seria candidata para convertirse en ancestro de toda la humanidad posterior.

Una de las cuestiones que más ha ocupado a parte de los paleoantropólogos a lo largo de las últimas décadas ha sido el estatus filogenético de *A. afarensis*. Por un lado, el asentado clan Leakey abogaba, siguiendo la senda trazada por el patriarca Louis (Leakey, 1966), por su descarte como representante directo de la línea evolutiva que conduce posteriormente a *Homo*. Por otro, un grupo de investigadores encabezados por T.D. White y D.C. Johanson (Johanson & White, 1979) que representaban a una incipiente, aunque pujante, generación de paleoantropólogos que se han afanado a lo largo de los últimos cuarenta años por defender el lugar privilegiado de *A. afarensis*.

El hallazgo y publicación del cráneo AL 444-2 (Kimbel *et al.*, 1994), el más completo de entre las evidencias recuperadas de *A. afarensis*, permite contar con un nuevo y fundamental actor, mientras que su estado de preservación permite su inclusión en una serie de análisis que añadir al magnífico trabajo que sus investigadores han llevado a cabo y que se ha plasmado en una reciente monografía (Kimbel *et al.*, 2004).

Al margen de las investigaciones específicas sobre *A. afarensis*, prácticamente no existe revisión o puesta al día sobre el estado de la cuestión acerca del proceso de hominización que no aborde la problemática del estatus filogenético de esta especie por lo que la cantidad de información al respecto es ingente. Este trabajo no pretende ser una exhaustiva revisión de la bibliografía generada por este tema, entre otras razones porque multitud de investigaciones a pequeña escala (p.ej., McHenry & Corruccini, 1980) de forma directa o indirecta, en la mayoría de los casos, tratan de avalar ambas propuestas generales: la que considera a *A. afarensis* como el tronco común de todas las especies de *Homo*; la que trata de demostrar que *A. afarensis* no corresponde a la especie a partir de la cual se desarrollarían las

autapomorfías que distinguen a *Homo* de los restantes géneros incluidos en Hominidae. Asimismo, la descripción y definición de nuevas especies, más o menos, contemporáneas a *A. afarensis* (*A. anamensis*, Leakey *et al.*, 1995; *Kenyanthropus platyops*, Leakey *et al.*, 2001) implican también el lugar que *A. afarensis* ocupa dentro del esquema de la evolución humana.

Desde el momento en el que se publicó la descripción de *A. afarensis* (Johanson *et al.*, 1978) se ha producido una revitalización de las hipótesis sobre la filogenia de los homínidos tempranos. Éstas, en un primer momento, se pueden agrupar en dos tendencias interpretativas:

1. aquéllos que optaron por situar a *A. afarensis* como el ancestro común de todos los homínidos posteriores y consideraron que *A. africanus* presentaba una serie de características que los emparentarían con los “australopitecinos robustos” (Johanson & White, 1979; Johanson & White, 1980; McHenry & Corruccini, 1980; White *et al.*, 1981; Johanson *et al.*, 1982; Kimbel *et al.*, 1982; Rak, 1983; Johanson, 1985; Kimbel *et al.*, 1985)
2. los que se decantaron por *A. africanus* porque presenta toda una serie de caracteres compartidos con *Homo* y los australopitecinos robustos, ocupando, por tanto, el lugar predominante previo a la divergencia entre estos dos grupos (*Homo* y “australopitecinos robustos”) (Tobias, 1980; Olson, 1981; Wolpoff, 1983; McHenry, 1984; Skelton *et al.*, 1984; Olson, 1985; Skelton *et al.*, 1986; Wood & Chamberlain, 1986; Chamberlain & Wood, 1987)

Pero cuando el debate estaba en pleno auge, un nuevo actor se incorporó, KNM-WT 17000, holotipo de una nueva especie: *Australopithecus aethiopicus* (Walker *et al.*, 1986; Kimbel *et al.*, 1988)., lo cual produjo un replanteamiento en las relaciones del binomio *A. afarensis*–*A. africanus*.

En un principio, *A. aethiopicus* se consideró el ancestro de *A. boisei* y *A. robustus* (Delson, 1986; Kimbel *et al.*, 1988; Walker & Leakey, 1988; Grine, 1988; Wood 1991; Wood, 1992a; Wood, 1992b). Sin embargo, Wood (1988), Skelton & McHenry (1992) y Lieberman *et al.* (1996) sugirieron que se trata de un linaje distinto al de los “australopitecinos robustos”. De cualquier forma, el hallazgo de KNM-WT 17000 supuso que las propuestas filogenéticas anteriores, como tales, entraran en crisis (Delson, 1986; Walker *et al.*, 1986; Grine, 1988; Kimbel *et al.*, 1988; Walker & Leakey, 1988). Se hizo necesario un replanteamiento que no se hizo esperar.

Así, Chamberlain & Wood (1987) argumentaron que el clado formado por *A. africanus* + “australopitecinos robustos” + *Homo sp.* era un grupo hermano de *H. ergaster* y *H. sapiens*.

Aunque con posterioridad Wood consideró a *A. afarensis* grupo hermano de todos los restantes grupos dentro de Hominidae (Wood, 1988; Wood, 1991). En 1992 *A. africanus* pasó a formar parte de un clado junto a los “australopitecinos robustos”, y este grupo (*A. africanus* + “australopitecinos robustos”) un grupo hermano de *Homo* (Wood, 1992a), aunque este mismo autor, y en este mismo año, argumentó para establecer que *A. africanus* era un grupo hermano de *Homo* (Wood, 1992b). También fue considerada grupo hermano de los clados formados por *Homo* y los “australopitecinos robustos” (Wood, 1988; Skelton & McHenry, 1992; Strait *et al.*, 1997; Wood & Richmond, 2000). Por su parte los resultados obtenidos por Lieberman y colaboradores (1996) situaban a *A. africanus* en el mismo clado que “1470 group”, “1813 group” y *H. erectus* (Lieberman *et al.*, 1996).

Cuatro de los trabajos más recientes sobre la filogenia de la familia Hominidae llegan a similares conclusiones usando diferentes metodologías. Para Strait y colaboradores (1997), Wood y Collard (1999), y Wood y Richmond (2000). *A. afarensis* sería el grupo hermano de las restantes especies pertenecientes a Hominidae, y *A. africanus* el grupo hermano de todas las especies de homínidos salvo *A. afarensis* (Figs. 7 y 9). Mientras, para Cela-Conde & Ayala (2003) *A. afarensis* ocuparía el lugar central en la evolución humana mientras que *A. africanus* estaría directamente emparentado únicamente con los “australopitecinos robustos” (Fig. 8).

De ellos, sólo el trabajo de Conde y Ayala (2003) introduce en su discusión, por razones obvias, las últimas incorporaciones a Hominidae: tanto especies precedentes (*S. tchadensis*, Brunet *et al.*, 2002; *O. tugenensis*; Senut *et al.*, 2001; *Australopithecus ramidus*, White *et al.*, 1994; *Ardipithecus ramidus*, White *et al.*, 1995; *Australopithecus anamensis*, Leakey *et al.*, 1995), contemporáneas; (*Australopithecus barhelghazali*, Brunet *et al.*, 1995; *Kenyanthropus platyops*, Leakey *et al.*, 2001) y posteriores (*A. garhi*, Asfaw *et al.*, 1999).

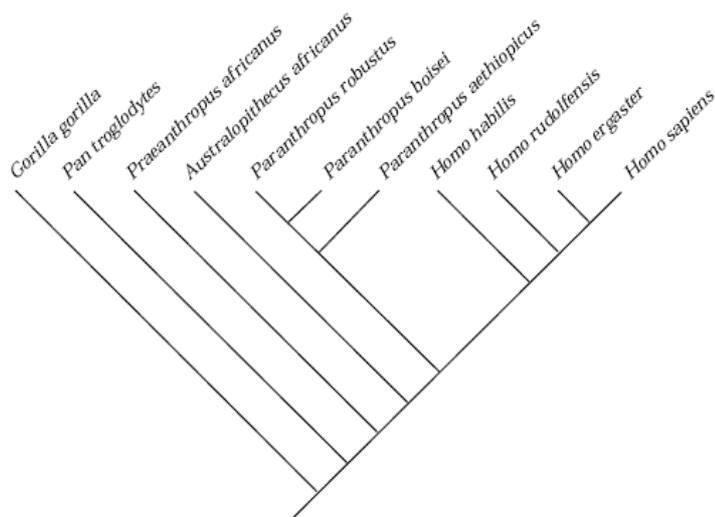


Fig. 7.- Cladograma producido por el análisis VARIABLE=INTERMEDIATE and IRREVERSIBLE (Strait *et al.*, 1997)

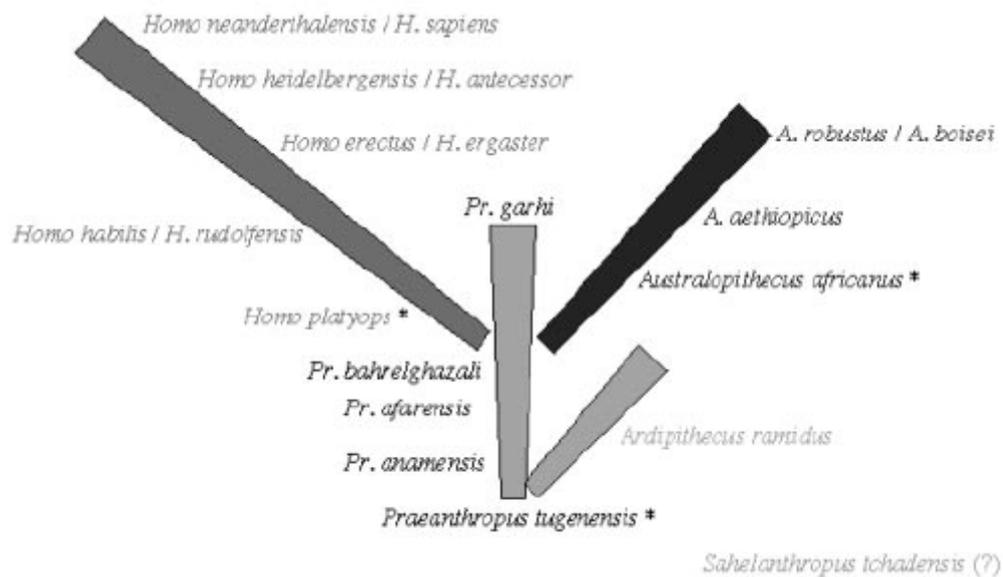


Fig. 8.- Filogenia basada en “genus as single adaptive zone” (Cela-Conde & Ayala, 2003)

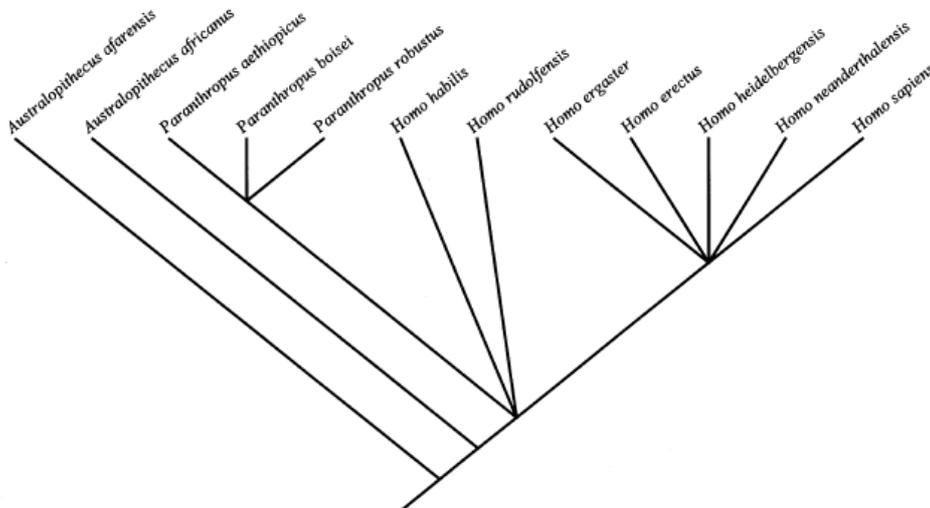


Fig. 9.- Cladograma de consenso de la evolución de los homínidos. (Wood & Collard, 1999; Wood & Richmond, 2000)

Aunque muy interesante y sin duda dan para una extensa discusión, la aplicación de métodos cladísticos para afinar en la posición filogenética *A. afarensis* no son el objeto de la presente investigación. El aporte de elementos de discusión que se pretende aquí está fundamentados en los resultados de índole morfométrica, que serán encaminados a vislumbrar las afinidades fenéticas de esta especie con a *A. africanus*, *P. boisei* y los representantes más tempranos de *Homo*.

Los resultados de los análisis de componentes principales resumen de forma muy coherente los obtenidos en los análisis bivariantes. Básicamente éstos pueden resumirse en que *A. afarensis* presenta una mayor afinidad con los representantes de los “australopitecinos robustos” que con cualquier otro. No obstante, comparte muchas de las tendencias analizadas con *A. africanus*, aunque en menor medida que con los anteriores. Por último, también presenta puntualmente alguna afinidad con los representantes más tempranos del género *Homo*, (por ejemplo en la anchura del paladar), no obstante esta afinidad con *Homo* no es especialmente distintiva de *A. afarensis*, siendo menor que la que muestran otros Homínidos del Plioceno, en especial *A. africanus*.

Esto se pone especialmente de en los tres análisis en los cuales las variables introducidas no han sido relativizadas de una u otra manera, AL 444-2 ocupa, tanto en los vectores que se han interpretado como forma, como en los vectores que se han interpretado como tamaño, un lugar en el espacio multidimensional muy cercano a los dos representantes de *A. boisei* (Cap. 3.3, Figs. 1-3).

Destaca en los componentes relacionados con el tamaño que tanto *A. afarensis* como *A. boisei* se sitúan en una posición cercana a los representantes de Póngidos más grandes, concretamente entre los machos y las hembras de *G. g. gorilla*. Cuando el análisis de componentes principales se efectúa con las variables básicas (Cap. 3.3, Fig. 1, Tabla 3), se colocan más cerca de los machos, dando cuenta de una dimensión global del cráneo bastante considerable. Ahora bien, en los dos restantes análisis de componentes principales (ACP seis variables y ACP ocho variables) las variables que presentan mayores factores de carga son otras (Cap. 3.3, Figs. 2 y 3, Tablas 6 y 9) y en ambos casos se sitúan más cerca de las hembras de gorila. Sería interesante poder relacionar esos dos componentes con la masa corporal para analizar si en esta especie un cráneo de las dimensiones similares a la de un gorila se corresponde con la masa de éste. Si dimorfismo sexual aumenta con el tamaño (Leutteneger & Cheverud, 1982; Leutteneger & Cheverud, 1985) se podría apuntar que AL 444-2, OH 5 y KNM-ER 406 contarían entre las especies homínidas más dimórficas (McHenry, 1991).

Tampoco los análisis de componentes principales con las variables relativizadas y con los residuos aportan mucho más porque en el primer componente siguen mostrando la misma homogeneidad que en el análisis con las variables básicas, generándose la variabilidad en el segundo componente que, en este caso, no está relacionado con el tamaño sino con la relación entre la anchura bicigomática y la longitud total del cráneo, variable que, como ya se expuso con anterioridad, puede estar relacionada con la capacidad biomecánica de la masticación.

En general el eplacocráneo de *A. afarensis* se ha descrito y definido como más prognato que *A. africanus* y *A. boisei* (Kimbel *et al.*, 2004), aunque respecto a la primera de las

especies la diferencia no es muy grande [Índice de Prognatismo medido como el tanto por ciento de paladar que se extiende anteriormente al plano coronal de sellon: *A. afarensis* = 55%, *A. africanus* = 54%, *A. boisei* = 43% (Rak, 1983)]. Sin embargo, cuando esta medida corresponde a Sts 5 el índice de prognatismo se eleva hasta el 68%, mientras que Sts 71 desciende hasta el 43% con AL 444-2 en una situación intermedia (55%) (Kimbel et al., 2004). Para este trabajo se ha tomado como medida del prognatismo la regresión entre la longitud total del cráneo y la longitud del neurocráneo, la cual también se puede expresar como el índice obtenido de dividir la longitud total del cráneo por la longitud del neurocráneo, lo cual nos da una dimensión de la proyección de la cara respecto al neurocráneo (ProgIndex: Tabla 1; Fig. 11). Tanto en la regresión (Cap. 3.2, Fig. 1), como en la Tabla 1 y en el diagrama de cajas (Fig. 11) se puede observar como AL 444-2 se encuentra en una posición muy cercana a los dos representantes de *A. africanus*, (Kimbel et al., 1984, llegaron a una conclusión parecida a partir del AL 333 *composite*) mientras que respecto a *A. boisei*, y *H. rudolfensis* y *H. habilis*, las diferencias se acusan. De cualquier forma, el prognatismo varía en función de cual sea la medida para su estima (Bilsborough & Wood, 1988), de la variabilidad intraespecífica (para el caso de *A. africanus* ver, Tobias, 1967, y Bilsborough & Wood, 1988) y también de la tendencia alométrica elegida (este estudio). No obstante, y según los resultados de este trabajo, tampoco comparte AL 444-2 el patrón del género *Pan*, ya que sólo se solapa con los individuos menos prognatos de *P. paniscus* (Fig. 11)

Si tenemos en cuenta la medida que se ha denominado longitud del hocico (SnL) como variable dependiente y la dimensión global del cráneo como independiente, AL 444-2 presenta el hocico más largo en términos relativos, y también absolutos, seguido a no mucha distancia de Sts 5, y con los *A. boisei* a cierta distancia y en posición intermedia entre *A. afarensis* y los primeros representantes del género *Homo* africanos (Cap. 3.1, Figs. 54 y 55).

La altura de la cara relativa a la dimensión global del cráneo de AL 444-2 se encuentra entre las mayores cuando las tendencias analizadas son las derivadas de los grupos AMH y Póngidos, siendo sólo superado por OH 5 y KNM-ER 1470 (Cap. 3.1, Fig. 22) aunque si se tienen en cuenta los patrones alométricos de Homínidos y *Homo*, resulta ser, junto con OH 5,

| Especie | Individuo | ProgIndex |
|------------------------------|------------------|------------------|
| <i>A. afarensis</i> | AL 444-2 | 127,8 |
| <i>A. africanus</i> | Sts 5 | 126,7 |
| | Sts 71 | 127,1 |
| <i>A. boisei</i> | KNM-ER 406 | 117,8 |
| | OH 5 | 120,8 |
| <i>H. rudolfensis</i> | KNM-ER 1470 | 114,5 |
| <i>H. habilis</i> | OH 24 | 114,8 |
| | KNM-ER 1813 | 114,5 |

Tabla 1.- Índice de Prognatismo [(SkL/NSkL)*100]

los únicos que exceden el intervalo de confianza de Homo (Cap. 3.1, Fig. 23). La cara de AL 444-2 es alta si se compara con los representantes de *H. habilis* (s.s.) y Sts 5, aunque respecto a este último las diferencias son sensiblemente menores. De cualquier forma, esta medida de la altura de la cara no es considerada óptima por estar afectada por el grado de prognatismo, el cual determina la posición de prostio (Kimbel *et al.*, 2004). Ahora bien, en términos relativos los resultados usando la altura superior de la cara definida por Martín y Saller (1957), no discrepan sobremanera de los derivados de medir la altura de la cara entre el plano alveolar y el plano supraglabelar (Rak, 1983; Kimbel *et al.*, 2004).

La longitud de la cara que presenta AL 444-2 es, en términos absolutos, la mayor de todos los homínidos incluidos en este trabajo. Sin embargo, en relación a la dimensión total del cráneo se ve superada por la que despliegan Sts 5 y TM-266-01-060-1 (Cap. 3.1, Fig. 24). Sin embargo, cuando se analizan las tendencias de Homínidos y Homo sólo es superado por *S. tchadensis* (Cap. 3.1, Fig. 25). Junto con el resto de individuos pertenecientes a géneros de homínidos distintos de *Homo* se proyectan por encima del intervalo de confianza del grupo Homo, a considerable distancia de OH 24, moderándose cuando se trata de KNM-ER 1813 y KNM-ER 1470.

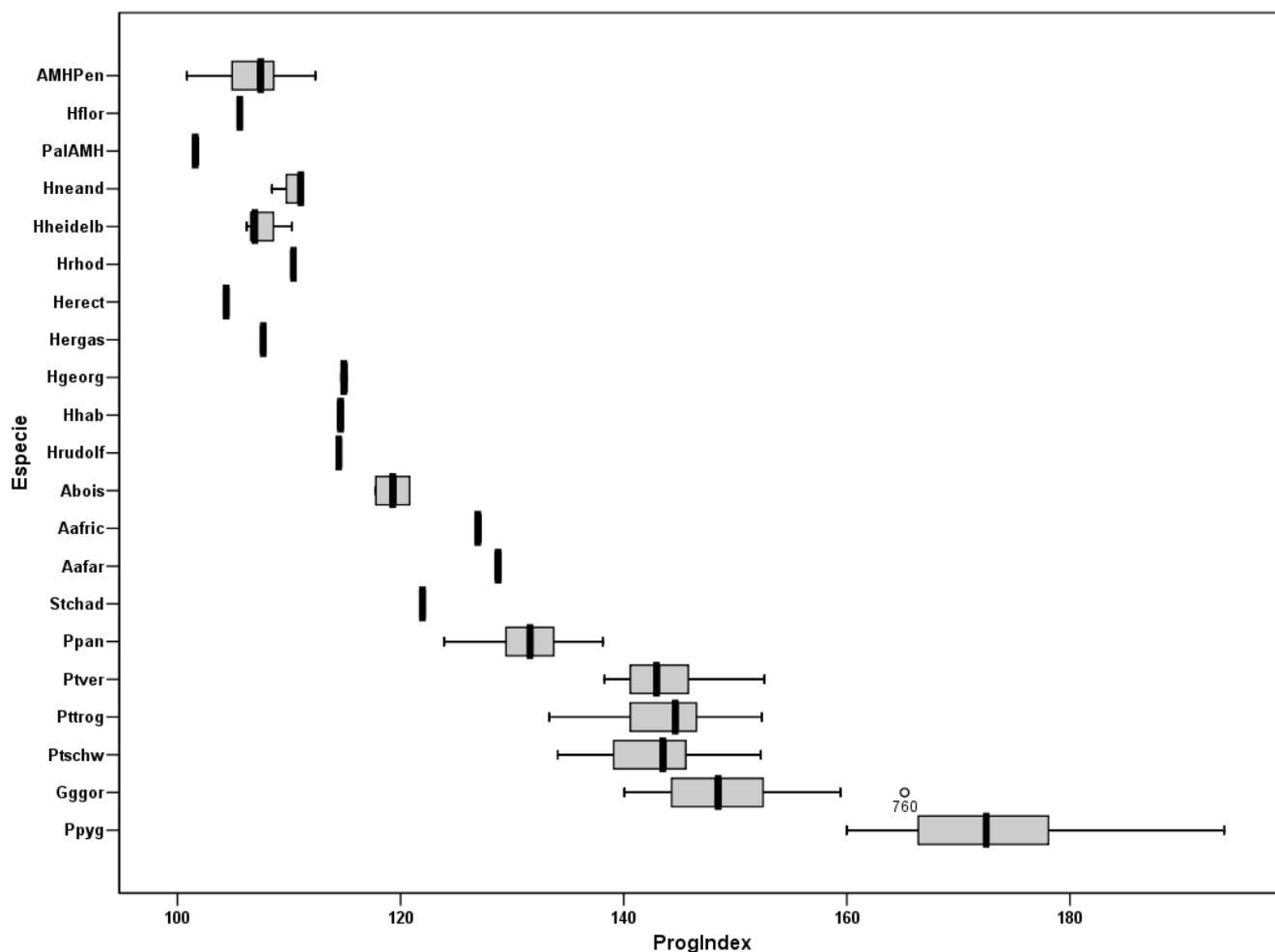


Fig. 10.- Índice de Prognatismo $[(SkL/NSkL)*100]$

Existen evidentes diferencias morfológicas en la arcada dental de los australopitecinos “gráciles” y “robustos”, puesto que éstos presentan una alineación de la dentición anterior que confiere a la misma una forma trapezoidal; por el contrario, aquéllos, presentan una curvatura en la dentición anterior presente también en los primeros representantes del género *Homo* (Rak, 1983). Por otra parte, el paladar interno de *A. afarensis* se ha descrito como largo y relativamente estrecho formando una parábola que recuerda a SK 847, OH 13, OH 24 y KNM-ER 1813, al estrecharse desde el punto de máxima amplitud, situado entre el P3' y P4', hasta los M3' (Clark, 1977; Rak, 1983). Esta morfología lo alejaría del patrón exhibido por *A. africanus*, *A. robustus* y *A. boisei*, cuya línea dental se mantiene recta salvo para algunos especímenes de *A. africanus* (Rak, 1983). En cierta forma, esta descripción es coherente con los resultados métricos aquí expuestos, porque es en las dimensiones del paladar donde más se acercan *A. afarensis* y los primeros representantes africanos del género *Homo*. Sin embargo, las comparaciones con *A. boisei* deben ser tomadas con cautela dada la gran diferencia que presentan OH 5, muy cercano a AL 444-2, y KNM-ER 406. Por lo que respecta a Sts 5, las diferencias métricas son grandes en términos absolutos aunque no sucede lo mismo

cuando se trata de medidas relativas. De cualquier forma, tampoco la morfología de *A. africanus* muestra una tendencia clara que permita afirmar que se acerca más a uno u otro taxón (Rak, 1983).

AL 444-2 presenta una fosa temporal ancha a juzgar por los resultados que aquí se presentan. En términos absolutos, la anchura mínima de la fosa temporal es la tercera de entre todos los homínidos analizados, por detrás de KNM-ER 406 y OH 5, y cerca de TM-266-01-060-1 (Cap. 3.1, Fig. 52). De hecho, una de las características morfológicas que separan bien a los géneros de homínidos distintos de *Homo* de éste es, precisamente, que presentan una destacada anchura mínima de la fosa temporal en relación al tamaño de su cráneo (Cap. 3.1, Fig. 53). Por tanto, tenemos que AL 444-2 presenta una fosa temporal grande, lo cual se relaciona con sus arcos cigomáticos considerados como largos, masivos e inmensos (Kimbel *et al.*, 2004). El alargamiento de la fosa corresponde a la tendencia vista en los Hominoideos (Kimbel *et al.*, 2004), lo cual podría relacionarse, posiblemente, la longitud de la cara y con el tamaño de los caninos (entre los más grandes de todo el registro de Hominidae). Este carácter ha sido utilizado, entre otros argumentos, para considerar que *A. afarensis* no sería el ancestro directo de *Homo* (McHenry & Skelton, 1985). Es más estrecha que las que presenta *A. boisei*, aunque posiblemente sea a la especie a la que más se acerque en términos relativos, dando cuenta, igualmente de un gran desarrollo de la parte anterior del músculo temporal que le conferiría una notable fuerza que contribuyen a los movimientos adductores de la mandíbula. Por tanto, *A. afarensis* parece retener parte de la capacidad para el *large gape* unida a una importante disposición para el *small gape*, aunque sin llegar a la extremada concentración de fuerza que durante la masticación “pequeña” ejercieron los *A. boisei* (Demes & Creel, 1988), lo cual se refleja también en las dimensiones del área del M1', muy superiores en términos absolutos y relativos para OH 5, y en términos relativos para KNM-ER 1813 (Cap. 3.1, Fig. 61). Las diferencia entre OH 5 y AL 444-2 proviene de la anchura bucolingual del M1' (Cap. 3.1, Fig. 59), mientras que la longitud mesiodistal de este mismo diente es muy parecida en términos absolutos y relativos (Cap. Fig. 60).

Tanto si *A. afarensis* fuese una especie poco dimórfica (Lovejoy, 1981; Reno *et al.*, 2003²; Reno *et al.*, 2005) como si bajo la apariencia de *A. afarensis* cabe la posibilidad de que se oculten dos especies (Johanson & Taieb, 1976; Zihlman, 1985; Richmond & Jungers, 1995),

² De cualquier forma, la propuesta de Reno *et al.* (2003) ha sido contestada por Plavcan *et al.* (2005) y al margen de las interesantes críticas que en este trabajo se hacen, desde aquí se añade que la forma en la cual obtienen las diferentes estimaciones del diámetro de la cabeza del fémur es cuestionable. El uso de las estimaciones directas a partir de un individuo, denominado *template specimen*, por medio de reglas de tres simples (Reno *et al.*, 2003; Reno *et al.*, 2005). Esta metodología asume una relación isométrica entre el diámetro de la cabeza del fémur y el resto de medidas. Además, en cuanto a capacidad predictiva no puede competir en robustez con las regresiones ajustadas mediante mínimos cuadrados para estimar una variable dependiente a partir de otra independiente. Por otra parte, y a pesar de que Reno y colaboradores afirman que el diámetro de la cabeza del fémur no es un correlato de la masa corporal (Reno *et al.*, 2005) su validez como una de las mejores variables para estimar la masa corporal en homínidos es ampliamente conocida (p. ej. Ruff *et al.*, 1991; McHenry, 1992; Auerbach & Ruff, 2004).

aumentaría el sustento para confirmar que las mayores afinidades morfométricas y morfológicas, aunque éstas en menor medida por la naturaleza de este trabajo, de *A. afarensis* se corresponden con *A. boisei*. Empero, éstas no son las propuestas mayoritariamente aceptadas por la comunidad paleoantropológica que define a *A. afarensis* como una especie que exhibe un grado de dimorfismo en la masa corporal intermedio entre los actuales chimpancés y gorilas (Johanson & White, 1979; McHenry, 1991; McHenry, 1992; Lockwood *et al.*, 1996).

Los resultados aquí obtenidos vienen a indicar que las diferencias no sólo afectan al tamaño sino que también a las relaciones alométricas, y en ese sentido también AL 444-2 muestra mayores afinidades con KNM-ER 406 y, sobre todo, con OH 5 que con cualquiera de los restantes individuos usados en este trabajo. Una serie de recientes trabajos vienen a apoyar esta idea alcanzada desde un estudio craneo-odontométrico. Desde el campo de la paleoneurología³ (Falk & Conroy, 1983; Conroy *et al.*, 1990; Falk *et al.*, 1995; Falk & Gage, 1998; Falk *et al.*, 2000) y desde la morfometría del esqueleto postcraneal (McHenry & Berger, 1998), llegan a la conclusión de que *A. afarensis* se alejaría del patrón exhibido por los primeros representantes de *Homo*.

Por otra parte, Lockwood y colaboradores (2000) realizaron un análisis de la tendencia temporal de la mandíbulas y dientes en *A. afarensis* y vislumbraron que no se trataba de caracteres estáticos sino que se apreciaba una tendencia hacia un incremento en el tamaño y la robustez del corpus mandibular. Este aumento no vino acompañado de un incremento del tamaño de la dentición, ni de una variación morfológica de la mandíbula (Lockwood *et al.*, 2000). Para estos autores, la segunda parte de la conclusión es considerada un argumento para proponer que *A. afarensis* no prefigura el patrón morfológico o funcional asociado a *A. aethiopicus* o *A. boisei* (Lockwood *et al.*, 2000) y por tanto, estas especies estarían alejadas filogenéticamente de *A. afarensis*. La alternativa sería pues, que *A. afarensis* estuviese vinculada directamente con *Homo*. Sin embargo, de ser así, hay dos dudas aún por resolver: de una parte, la morfología de los taxones que vivieron durante el intervalo temporal entre el último registro de *A. afarensis* y las primeras evidencias de australopitecinos “robustos” y *Homo*; de otra, que un incremento en la robustez en las mandíbulas, e indirectamente en el cráneo, tampoco es una característica de los primeros representantes de *Homo*. De hecho, como muestra los diferentes análisis de componentes principales, los australopitecinos se alejan de los primeros representantes de *Homo* en los componentes que dan cuenta de la relación opuesta que existe entre las variables vinculadas al neurocráneo y las ligadas al esplanocráneo, a la vez que se produce una disminución en una de las morfologías que más tienen que ver con el tamaño y los movimientos de la mandíbula, la fosa temporal.

³ Estos estudios, sin embargo, no incluyen a AL 444-2.

Para revelar las afinidades fenéticas de AL 444-2 se presenta un dendograma en el cual se han introducido nueve variables métricas lineales brutas: longitud del cráneo, longitud, anchura y altura del neurocráneo, altura y longitud de la cara, anchura bicigomática, anchura del foramen temporal y longitud del hocico (Fig. 12). Se ha usado como medida el coseno del ángulo y como método la vinculación intergrupos. El resultado es similar, en cuanto a la mayor proximidad fenética de AL 444-2, al obtenido por Guy y colaboradores (2005) (Fig. 13) y a lo expresado con anterioridad, correspondiendo las mayores afinidades fenéticas del individuo de *A. afarensis* incluido en este estudio con los australopitecinos robustos del este de África.

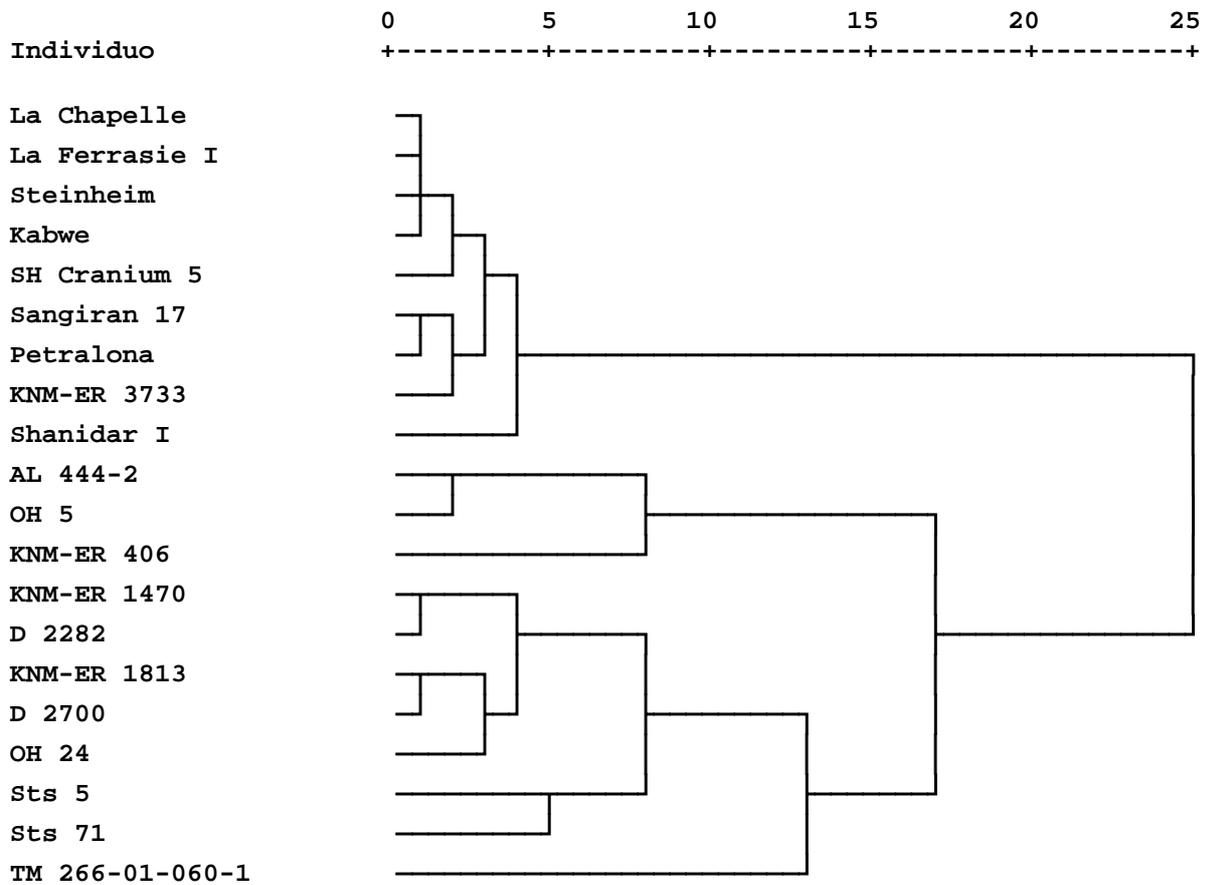


Fig. 12.- Análisis de conglomerados jerárquicos para evaluar las afinidades fenéticas del grupo Homínidos (este estudio)

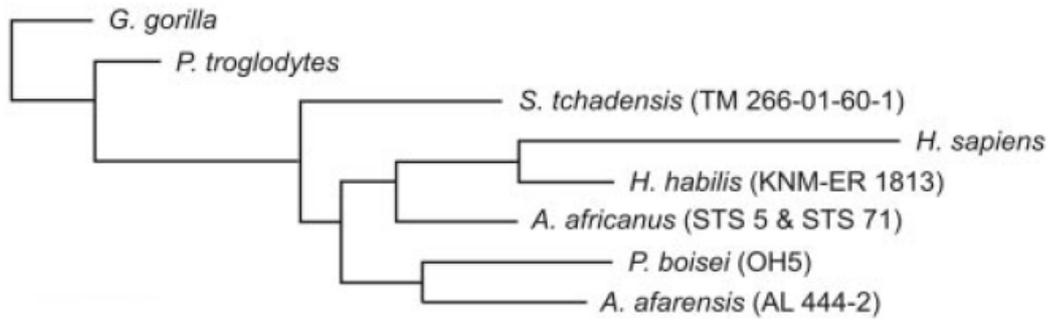


Fig. 13.- Análisis de afinidades fenéticas (Guy *et al.*, 2005)

La presencia de KNM-WT 40000, su cronología contemporánea a *A. afarensis* (Leakey *et al.*, 2001) y su aparente parecido morfológico con KNM-ER 1470 (Lieberman, 2001; Cela-Conde & Ayala, 2003) abre nuevas posibilidades interpretativas puesto que podría ser un buen candidato desde los puntos de vista cronológico y morfológico para convertirse en el punto de partida del sendero que conduce a *Homo* (Cela-Conde & Ayala, 2003) y pasar a *A. afarensis* a la “zona adaptativa” *Australopithecus*.

4.3. Variabilidad y afinidades fenéticas del género *Homo* en el tránsito Plioceno-Pleistoceno africano y euroasiático

Uno de los temas que ha sufrido un cambio más drástico a lo en los últimos quince años ha sido la cuestión de la primera dispersión de homínidos hacia Eurasia. El año 1995 supuso un punto de inflexión al “ponerse sobre la mesa” las primeras evidencias de una colonización temprana de Eurasia contrariamente a lo previamente sugerido (< 500ka; Roebroeks & van Kolfschoten, 1994). Al margen de los polémicos hallazgos en Venta Micena, centrado fundamentalmente en el fragmento craneal VM-0 (Gibert & Palmqvist, 1995; aunque para una revisión crítica sobre la “humanidad” de VM-0 ver Palmqvist, 1997; Martínez-Navarro, 2002), a lo largo de estos años se han producido una serie de hallazgos que han contribuido a poner en crisis la hipótesis de la “cronología corta” (*short chronology*) en todo el continente euroasiático, corredor levantino, norte de África y la actual Indonesia (p.ej. MontePoggiolo: Peretto, 1992; ‘Ubeidiya: Bar-Yosef & Goren-Inbar, 1993; Bar Yosef, 1994; Sangiran: Swisher III *et al.*, 1994; Atapuerca: Carbonell *et al.*, 1995a; Carbonell *et al.*, 1995b; Parés & Pérez-González, 1995; Parés *et al.*, 2006; Ceprano: Ascenzi *et al.*, 1996; Manzi *et al.*, 2001; Orce: Martínez-Navarro *et al.*, 1997; Oms *et al.*, 2000; Palmqvist *et al.*, 2005; Dmanisi: Gabunia & Vekua, 1995; Gabunia *et al.*, 2000; Erk el-Ahmar: Ron & Levi, 2000; Ain Hanech: Sahnouni *et al.*, 2002; Majuangou: Zhu *et al.*, 2004). No obstante, este caudal de información proporciona evidencias que no permiten, según algunos autores, considerar un poblamiento continuo de, al menos, la zona occidental de Eurasia (Dennell & Roebroeks, 1996; Roebroeks, 2001; Dennell, 2003). Otros hallazgos igualmente antiguos, o más, sin embargo, no cuentan con el apoyo suficientes para ser consideradas evidencias de una ocupación pre-Bruhnes, sobre todo en el subcontinente indio y China (Riwat: Rendell *et al.*, 1987; Pabbi Hills: Hurcombe & Dennell, 1992; Yiron: Ronen, 1991; Longgupo: Wanpo *et al.*, 1995).

Una vez superado el problema inicial de cuándo, la investigación se ha centrado en el por qué. ¿Cuáles fueron las causas de la primera salida de los homínidos hacia Eurasia? Tres son las principales hipótesis que se han propuesto a tal efecto, y aunque todas consiguen un enfoque amplio, cada una enfatiza un aspecto:

1. las que subrayan los cambios culturales acontecidos en el tránsito Plio-pleistoceno (Carbonell *et al.*, 1999; Carbonell & Rodríguez, en prensa)
2. las que se centran en aspectos más globales (ecológicos) (Arribas & Palmqvist, 1999)
3. las que destacan los cambios morfológicos producidos en el tránsito Plio-pleistoceno (Antón *et al.*, 2002).
4. los que piensan que el corredor levantino hasta el Cáucaso estaba integrado en misma unidad ecológica que el este africano (Tchernov, 1992)

Carbonell et al. (1999) proponen que en el tránsito entre el Plioceno y el Pleistoceno africano concurren una serie de circunstancias para que se originara el Modo 2 de talla, conviviendo con el Modo 1. Parten de la siguiente premisa: el mayor control de los recursos por parte de los innovadores se contraponen al aprovechamiento más oportunista y las estrategias menos elaboradas por parte de los grupos que conservaban el Modo 1. La presión demográfica ejercida por los portadores del Modo 2, paralela a un incremento de la optimización en el aprovechamiento de los recursos, supuso un desplazamiento competitivo que empujó a los portadores del Modo 1 a salir de lo que sería su hábitat primario.

Arribas y Palmqvist (1999) vinculan la primera dispersión de homínidos fuera de África con un evento de dispersión faunística mayor en la que estaría presente la especie de macairodontino *Megantotherium whitei*, la cual estaría adaptada a comer sólo los tejidos más blandos de sus presas. La pervivencia en Eurasia del Modo 1 (aunque ver, Yamei et al., 2000) sería una consecuencia de las condiciones en las que *M. whitei* abandonaría los cadáveres, de los cuales esta especie de macairodontino consumiría sólo las vísceras y paquetes musculares más delicados, y de la forma en la que los homínidos a continuación explotarían dichos recursos en competencia con las hienas. La primera evidencia africana de cambio tecnopológico del Modo 1 al Modo 2 se produce en Konso Gardula (1,5 Ma, Asfaw et al., 1992) mientras que en Eurasia no se generaliza hasta un millón de años después (Venosa: Belli et al. 1991; Lefèvre et al. 1994; Abbeville: Tuffreau & Antoine, 1995). Ambas coincidiendo con la extinción de *M. whitei* (Arribas & Palmqvist, 1999).

Antón et al. (2002) ofrecen una visión que, bajo nuestro punto de vista, recalca tres cuestiones morfológicas que debieron estar presentes en los homínidos que primero se dispersaron y que actuarían como catalizadores de la primera salida de África: el tamaño, la forma corporal, y el volumen endocraneal. Parten de la siguiente premisa: los organismos que desarrollan una estrategia ecológica de la r presentan mayores posibilidades de dispersarse frente a especies afines que despliegan una estrategia de la K (p.ej. monos vs. homínidos). Por tanto, debieron acontecer una serie de cambios para que un organismo con estrategia de la K tuviese más posibilidades de éxito. Un incremento en el volumen endocraneal y en la masa corporal, que permitiría un mejor aprovechamiento de los recursos, junto a un bipedismo mucho más efectivo que el presentado por los primeros representantes del género *Homo* supondrían un aumento del *home range* y el incremento en la calidad de la dieta (*Dietary Quality*). Paralelamente, se detecta una extensión de los espacios herbáceos y un aumento de los herbívoros, importantes para organismos cuyas características requieren una dieta de alta calidad (Aiello & Wheeler, 1995) y cuya morfología craneodental está limitada (Wood & Richmond, 2002; este estudio).

Paralelamente se han desarrollado investigaciones basadas en simulaciones informáticas aunque con diferentes enfoques (Mithen & Reed, 2002; Nikitas & Nikita, 2005).

Mithen & Reed (2002) llegan a las siguientes conclusiones: a pesar de la naturaleza intermitente (Bar-Yosef, 1998; Bar-Yosef, 2000; Dennell, 2003) y contingente de la primera dispersión, ésta debió ocurrir antes de 1,7 Ma (Gabunia et al., 2000); la probabilidad de que el contingente humano alcanzara el sureste asiático previamente a 1,6 Ma es baja (Swisher III et al., 1994) a no ser que se tratara de una ruta costera, algo que no está avalado por las evidencias paleoantropológicas y/o arqueológicas; sin embargo, la probabilidad de que los humanos hollaran Europa occidental antes de 1,5 Ma es apoyada por las simulaciones, y por el registro paleontológico (Arribas & Palmqvist, 1999) y arqueológico (Oms et al., 2000; Parés et al., 2006).

Nikitas & Nikita (2005) no se preguntan por qué los homínidos se dispersaron, sino cuál era la probabilidad de tal dispersión concluyendo que la colonización de Indonesia hace más de 1,6 Ma y la del oeste euroasiático con anterioridad a 1 Ma serían hartamente improbables si los grupos fueran menores de trescientos individuos y el movimiento no fuera continuo. De cualquier forma, si los grupos hubiesen sido pequeños y con una alta movilidad, entonces la probabilidad de dispersión en la parte occidental de Eurasia en torno a 1 Ma (Martínez-Navarro et al., 1997; Oms et al., 2000; Parés et al., 2006) sería diez veces superior que la de la llegada de homínidos al sureste asiático alrededor de 1,6 Ma.

Por su parte la genética también ha participado en este debate. Templeton (2002) encuentra una explicación genética tanto a la primera dispersión (1,7 Ma) como a la diferencia cronológica entre el origen del Modo 2 en África y su implantación en Eurasia, coincidiendo este último con un recurrente flujo genético entre las poblaciones africanas y euroasiáticas. Por su parte, Curnoe & Thorne (2003) a partir de estudios con ADN mitocondrial (mtDNA) plantean que cada evento de especiación se produce, como norma general alrededor de 2Ma y que la divergencia de *H. sapiens* aconteció hace 1,7 Ma, justo cuando los primeros homínidos se dispersan (Curnoe & Thorne, 2003).

La adscripción taxonómica de la especie que se dispersó en este primer evento ha sufrido cambios a lo largo de los últimos años. En un principio se propuso que tal especie, basándose en las afinidades fenéticas de la mandíbula D 2600, sería *H. erectus* (Gabunia & Vekua, 1995). Posteriormente, y a partir de un pormenorizado análisis morfométrico y morfológico de la misma mandíbula y su dentición, ha sido asignado a *Homo sp. ind. (cf. ergaster)* (Rosas & Bermúdez de Castro, 1998) poniendo de manifiesto su afinidad con las especies africanas; la incorporación de los cráneos de Dmanisi D 2280 y D 2282 no hizo sino ahondar en esta idea, proponiéndose en base a las mayores afinidades fenéticas de los mismos con *H. ergaster*, y que a partir de entonces se denominaran *H. ex gr. ergaster* (Gabunia et al., 2000); sorprendentemente, cuando se describió el cráneo D 2700, la muestra de Dmanisi pasó a considerarse *H. erectus = ergaster* aunque culminan su exposición diciendo: "Ahora parece que más probable que los primeros humanos en dispersarse desde la tierra

natal en África fuese similar en grado a *H. habilis (sensu stricto)* (Vekua *et al.*, 2002: 88); con la descripción de la muy robusta mandíbula D 2600, los homínidos de Dmanisi pasaron a ser denominados *H. georgicus* (Gabounia *et al.*, 2002) correspondiendo a D 2600 ser el holotipo; tras un intensivo estudio morfométrico y morfológico lo que antes era una especie, pasó al grado de subespecie *H. erectus georgicus* (Rightmire *et al.*, 2006); por último, a partir de un estudio morfométrico tomando cuatro variables neurocraneales, nuevamente se retoma la denominación de *H. georgicus*, si bien se destacan las afinidades con *H. habilis* (de Lumley & Lordkipanidze, en prensa).

A la luz de los resultados de la presente tesis no se puede plantear una propuesta taxonómica concreta para los fósiles de Dmanisi, pero sí se discuten sus afinidades morfológicas con otros homínidos mediante argumentos morfométricos. Los resultados obtenidos en la presente tesis indican que las mayores afinidades entre los individuos de Dmanisi corresponden a D 2700- *H. habilis* (s.s.) y D 2282-*H. rudolfensis* (Fig. 12).

En los análisis de componentes principales (variables brutas) se puede observar como la mayor cercanía corresponde a las parejas aludidas anteriormente. Cuando en el análisis de componentes principales las variables introducidas son las denominadas variables básicas, para D 2700 las mayores afinidades morfológicas (1er PC) lo vinculan con KNM-ER 3733.

Por otra parte D 2282 se proyecta en el morfoespacio en un punto similar a KNM-ER 1813 cuando se trata del componente principal que da cuenta de la relación entre las variables neurocraneales y las vinculadas al esplacocráneo, mientras que en el componente principal que da cuenta del tamaño global del cráneo cae cerca de KNM-ER 1470 (Cap. 3.3, Fig. 1).

Sin embargo, destaca la distancia que se produce en el primer componente entre los dos cráneos de Dmanisi, con D 2700 exhibiendo una relación entre neurocráneo y cara más próxima a la presentada por los humanos anatómicamente modernos que D 2282. Esto quizás pueda ser debido a que D 2700 es un individuo subadulto [el M3' está parcialmente erupcionado (Gabunia *et al.*, 2002) y los huesos esfenoides y occipital no están completamente fusionados (Rightmire *et al.*, 2006)] y por tanto es posible que las dimensiones de su cara reflejen, más que las del neurocráneo, su estado de desarrollo ontogenético. Algo similar ocurre cuando el análisis de componentes principales es el denominado 6 variables, aunque en esta caso se acentúa la proximidad de D 2700 a OH 24 en detrimento de KNM-ER 3733 (Cap. 3.3, Fig. 3).

En términos absolutos D 2700 se describe teniendo un neurocráneo pequeño con un tamaño similar al que presenta la media de *H. habilis* (s.s.) (Gabunia *et al.*, 2002), y grande respecto a KNM-ER 1813 (Rightmire *et al.*, 2006) lo cual se corrobora, en parte, con los resultados aquí obtenidos (Cap. 3.1, Figs. 4-9). D 2282 y D 2700 disponen de longitudes de los

cráneos que, en términos relativos, son muy similares a las que presentan los representantes de *Homo* contemporáneos, salvo KNM-ER 1470 cuyo cráneo es relativamente corto (Cap. 3.1, Figs. 4 y 5). Sin embargo, la longitud del cráneo en relación a la dimensión global del mismo D 2700 se acerca tanto a los *H. habilis* (s.s.) como a KNM-ER 3733. En el caso de la altura relativa del neurocráneo supera al único representante de *H. ergaster* incluido en este trabajo (Cap. 3.1, Figs. 6 y 7). En cierto sentido, la altura del neurocráneo de D 2700 es baja y aplanada, característica que también se percibe en *H. erectus* (s.s.) (Rightmire et al., 2006) aunque si se compara con sus contemporáneos no puede decirse lo mismo.

Por su parte, D 2282 ha sido descrito como un cráneo bajo en vista lateral (Gabunia et al., 2000; Rightmire et al., 2006), lo cual se confirma en este trabajo. D 2282 adopta una posición relativa de la altura del neurocráneo baja (Gabunia et al., 2000), e intermedia entre *H. habilis* (s.s.) y D 2700, el cual, como se ha comentado anteriormente, despliega una altura neurocraneal relativa alta, pudiéndose considerar similar a la proporcionada por Sangiran 17 (Cap. 3.1, Figs. 6 y 7). La anchura del neurocráneo de D 2282 es relativamente pequeña incluso cuando se compara con KNM-ER 3733, y no sólo con Sangiran 17 como proponen Gabunia et al., (2000) (Cap. 3.1, Figs. 8 y 9). No sucede lo mismo con D 2700 que exhibe una anchura relativa del cráneo similar a la presentada por KNM-ER 3733 cuando las tendencias analizadas son Homínidos y Homo (Cap. 3.1, Fig. 9) si bien es sensiblemente menor cuando las tendencias analizadas son las correspondientes a los grupos Póngidos y AMH (Cap. 3.1, Fig. 8). Por lo tanto, la adscripción taxonómica de este individuo tomando como referencia esta variable, dependerá del énfasis dado a la comparación con uno u otro grupo.

La anchura biastérica relativa a la dimensión global del cráneo es, en ambos casos, sensiblemente inferior a la que presentan tanto KNM-ER 3733 como Sangiran 17 cuando las tendencias analizadas son Póngidos y AMH, y sobre todo se acusa en D 2282 (Gabunia et al., 2000), aunque sin llegar a los muy bajos valores que detentan OH 24 y KNM-ER 1813 (Cap. 3.1, Fig. 12). Sin embargo, cuando las tendencias analizadas son las de Homínidos y Homo, D 2700 presenta una anchura biastérica similar a la de KNM-ER 3733, en consonancia con lo propuesto por Vekua et al., (2002) y Rightmire et al., (2006) (Cap. 3.1, Fig. 13).

En general, D 2700 presenta un cráneo pequeño aunque en términos relativos algunas de sus dimensiones se acercan a individuos muy posteriores en el tiempo, exhibiendo una mayor gracilidad si se compara con D 2282. Como ya se ha dicho, tales diferencias pueden deberse también a los efectos del pequeño tamaño del cráneo D 2700 que puede corresponder a unas etapas relativamente tempranas del desarrollo ontogenético, y dado que el linaje de *Homo* es claramente pedomórfico, los individuos en un estado ontogenético menos avanzado, tienden a parecerse a los adultos de especies posteriores en algunas de sus características. Por otro lado, también podría estar relacionado con el sexo de los individuos (Rightmire et al., 2006) o una combinación de ambas.

De éstas hipótesis, la que parece más fácil de descartar para el caso del neurocráneo, quizás sea el diferente grado de desarrollo de ambos individuos, a la luz de lo que han propuesto algunos autores. Así, Lee (2005) propone que a lo sumo habría que añadir un siete por ciento, como máximo, para que D2700 alcanzara la madurez en el desarrollo del volumen endocraneal (Lee, 2005), mientras que Righthmire y colaboradores incluso piensan que el volumen endocraneal de D2700 correspondería al de su madurez (Righthmire *et al.*, 2006).

La anchura biporiónica de D 2700 pasa por ser una de las mayores en términos relativos entre los homínidos incluidos en este análisis, superando con creces las proyecciones de los humanos tempranos africanos, incluido KNM-ER 3733, salvo KNM-ER 1470, y algo más discretamente la exhibida por Sangiran 17 (Cap. 3.1, Figs. 20 y 21).

El perfil de la cara, en vista lateral, de D 2700 se ha descrito como similar al que presenta KNM-ER 1813, aunque el clivus nasoalveolar es más plano (Gabunia *et al.*, 2002), y que tanto D 2700 como D 2282 presentan caras moderadamente proyectadas, frente a la cara comparativamente plana de KNM-ER 1470 (Righthmire *et al.*, 2006). En el presente estudio, la medida que se ha tomado como representativa del prognatismo (ProgIndex), es muy similar entre los individuos pertenecientes a *H. habilis*, *H. rudolfensis* y *H. georgicus*, produciéndose un salto entre estas tres especies y *H. ergaster* y *H. erectus* los cuales exhiben un menor grado de prognatismo (Fig. 10). Tampoco varía la situación cuando la variable estudiada es la longitud relativa del hocico, puesto que los individuos georgianos muestran valores similares a los proporcionados por *H. habilis* (*s.l.*) mientras que se KNM-ER 3733 y Sangiran 17 presentan longitudes de sus respectivos hocicos relativamente pequeños (Cap. 3.1, Fig. 54).

En cuanto a las principales variables faciales en relación a la dimensión del neurocráneo, D 2700 presenta una cara relativamente baja, lo que lo acerca a Sangiran 17 y lo aleja de los representantes tempranos de *Homo* africanos, por su parte D 2282 presenta un patrón compartido con éstos, salvo con KNM-ER 1470, el cual presenta una cara relativamente alta (Cap. Fig. 22 y 23). En cierto sentido, es posible que este efecto sea al que se refieran Righthmire *et al.* (2006) cuando se refieren a que el representante de *H. rudolfensis* presenta una cara más plana que los cráneos de Dmanisi.

Donde de nuevo se aprecian diferencias significativas entre los dos individuos del yacimiento georgiano es en la anchura bicigomaxilar, siendo D 2282 el que se aleja del patrón general del grupo *Homo* al presentar un valor relativo en esta variable sensiblemente inferior al que caracteriza a D 2700; éste por su parte se acerca mucho a los valores relativos que despliegan KNM-ER 1470, OH 24 y KNM-ER 3733 (Cap. 3.1, Figs. 32 y 33).

En cuanto a las dimensiones de la órbita ocular (anchura, altura y área) Gabunia y colaboradores describen las de D 2280 y D 2282 como grandes en relación a *H. habilis* y *H. rudolfensis* (Gabunia *et al.*, 2000). Sin embargo, el único cráneo que presenta las órbitas lo suficientemente bien preservadas es D 2700 (Vekua *et al.*, 2002). Éste presenta unas dimensiones relativas de la órbita ocular semejantes a las de KNM-ER 1470, OH 24 y KNM-ER 1813, siendo superado solamente por KNM-ER 3733 el cual tiene las órbitas oculares más grandes en relación con la dimensión global de su cráneo, mientras que Sangiran 17 se proyecta en una posición intermedia entre ambos (Cap. 3.1, Figs. 34-39).

La altura de la nariz de D 2700 pasa por ser una de las mayores en términos relativos de entre los representantes de *Homo*, adoptando una posición relativa muy similar a KNM-ER 1470; por su parte OH 24, KNM-ER 1813 y KNM-ER 3733 presentan alturas nasales más bajas en términos relativos con Sangiran 17 en una posición intermedia entre éstos y aquéllos (Cap. Figs. 40 y 41). Sin embargo, en la anchura de la apertura nasal KNM-ER 3733 presenta el mayor valor relativo, seguido a buena distancia por D 2700; entre ellos se sitúan OH 24 y D 2282, y a no mucha distancia relativa de ellos, KNM-ER 1470, KNM-ER 1813 y Sangiran 17 (Cap. 3.1, Figs. 42 y 43). Estos resultados entran parcialmente en contradicción con lo expuesto por Gabunia y colaboradores, y Rightmire y colaboradores para quienes D 2700 presenta, comparado con KNM-ER 3733, una apertura piriforme pequeña y estrecha (Vekua *et al.*, 2002; Rightmire *et al.*, 2006) puesto que en términos relativos esta afirmación es válida para la anchura de la misma pero no para la altura.

Una de las cuestiones a tener en cuenta es que las dimensiones faciales, o al menos parte de ellas, pueden estar más afectadas por el grado de inmadurez de D 2700 que, por ejemplo, las dimensiones del neurocráneo. Es muy probable que la tendencia hacia AMH en el primer componente principal de las variables básicas esté sobreestimado y en el segundo se haya infravalorado. Por tanto, se debe considerar la posibilidad de que su posición real de adulto hubiese variado, tendiendo a proyectarse en el espacio multidimensional en el primer componente en un lugar más hacia la derecha, y hacia arriba en el segundo. En general, no puede decirse que D 2700 y D 2282 presenten un patrón claro en las dimensiones faciales que permita encuadrarlos claramente a *H. ergaster*, tal y como proponen Gabunia y colaboradores (Gabunia *et al.*, 2000).

El paladar de D 2700 se ha descrito como poco profundo y similar a KNM-ER 1813 (Gabunia *et al.*, 2002). Si se tiene en cuenta su anchura del paladar relativa a la dimensión global de su cráneo, D 2700 y D 2282 presentan anchuras proporcionalmente grandes, comparables a las que exhiben OH 24, KNM-ER 1813 y KNM-ER 1470, y alejados de Sangiran 17 y, sobre todo, de KNM-ER 3733 cuyas anchuras del paladar son relativamente pequeñas si se cotejan con los cinco individuos anteriormente aludidos (Cap. 3.1, Fig. 46 y 47). Para la anchura maxiloalveolar sólo contamos con la medida de D 2282, el cual presenta una dimensión relativa intermedia entre los mayores valores relativos exhibidos por *H. habilis* (s.s.)

y sobre todo KNM-ER 1470, y KNM-ER 3733 y Sangiran 17 cuyas dimensiones son relativamente bajas (Cap. 3.1, Figs. 44 y 45), discrepando de la propuesta de Gabunia y colaboradores (Gabunia *et al.*, 2000).

La anchura mínima de la fosa temporal en relación a la dimensión global del neurocráneo indica por un lado, un patrón claramente compartido por D 2700 con KNM-ER 1813 (s.s.), *H. ergaster* y *H. erectus*, y por otro que D 2282 y KNM-ER 1470 presentan anchuras mínimas de la fosa temporal algo mayores que los anteriores (Cap. 3.1, Figs. 52 y 53). La anchura del foramen temporal relativa a la dimensión global del cráneo, aunque no alcanza el nivel de significación ($p < 0,05$) para ninguno de los grupos establecidos (Homínidos y *Homo*) revela una cuestión interesante: se produce un salto bastante importante entre los representantes de *H. rudolfensis*, *H. habilis* y *H. georgicus* por un lado, y el resto de especies de *Homo* por otro. De tal forma que los primeros despliegan anchuras del foramen temporal relativamente altos si se comparan con *H. ergaster* y especies sucesivas en el tiempo. También destaca la existencia de una tendencia que parece estar compartida por los primeros *Homo* y los restantes géneros de homínidos. Sin embargo, cuando la variable independiente es el primer componente principal de las variables básicas, la tendencia es compartida por todos los *Homo* y no se aprecian diferencias dignas de mención puesto que se distribuyen bien alrededor de la recta (Cap. 3.5, Fig. 3a).

Poco se ha comentado respecto a la fosa temporal en los diferentes trabajos que han tratado sobre los individuos de Dmanisi, si bien, se ha destacado que la constricción postorbital está muy marcada en D 2282 (Gabunia *et al.*, 2000; Righthire *et al.*, 2006) y menos pronunciada en D 2700 (Righthire *et al.*, 2006, aunque Vekua *et al.*, 2002 proponen que la constricción postorbital es similar a la que presentan *H. habilis*, *H. erectus* (s.l.) y los otros especímenes de Dmanisi). Cuando la variable independiente es el volumen endocraneal D 2282 se encuentra en una posición muy próxima sobre todo a la de KNM-ER 1470 aunque también a la de KNM-ER 3733. Por su parte D 2700 cae en una posición más baja y en términos relativos similar a KNM-ER 3883 (*H. ergaster*) (Cap. 3.5, Fig. 3). A nivel de especie, con la prudencia lógica dado lo exiguo de las muestras que en muchas ocasiones se limitan a un solo individuo, *H. georgicus* se proyecta muy cerca de la pendiente y presenta un valor relativo de la anchura del foramen temporal intermedio entre *H. habilis* (s.s.) y *H. rudolfensis*, y muy similar al desplegado por *H. ergaster* y *H. erectus* (Cap.3.5, Fig. 2). De ser *H. habilis* (s.s.) y *H. rudolfensis* una única especie con un alto grado de dimorfismo sexual (Howell, 1978; White *et al.*, 1983; Johanson *et al.*, 1987; Tobias, 1987; Tobias, 1991; Miller, 1991; Miller, 2000; Lee & Wolpoff, 2005), la posición de *H. habilis* (s.l.) se acercaría a *H. georgicus*.

Los análisis de componentes principales con las variables relativizadas garantizan que, en gran medida, el efecto del tamaño se verá minimizado. Cuando las variables se relativizan al ser divididas por la longitud total del cráneo (Cap. 3.6, Fig. 1), D 2700 y D 2282 muestran, en el

primer componente principal, una distancia entre ellos superior a la existente entre KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813, lo cual podría ser un indicio para poder plantear dos cuestiones: 1) en Dmanisi concurren dos especies; 2) las diferencias entre los individuos de Koobi Fora son intraespecíficas y posiblemente debidas al dimorfismo sexual. Al margen por el momento de esta cuestión, D 2282 se proyecta en el primer componente principal entre KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813; por su parte D 2700 tiende mucho más hacia donde se proyectan los humanos anatómicamente modernos, entre KNM-ER 3733 y Sangiran 17. En el segundo componente principal las diferencias son mínimas entre los especímenes de Georgia y KNM-ER 1813, destacando igualmente las escasas diferencias que muestran entre sí, KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813.

Cuando las variables se relativizan frente a la anchura bicigomática, la situación no varía sustancialmente (Cap. 3.6, Fig. 4). Cuando las se utilizan los residuos derivados de las regresiones usando como variables independientes la longitud total del cráneo y la anchura bicigomática, la situación tampoco cambia (Cap. 3.7, Fig. 1 y 2), salvo por la posición de D 2700 en el segundo de los casos, puesto que su proyección en el espacio multidimensional se acerca más a los *Homo* tempranos africanos. De ser correcta la interpretación que se ha hecho de los segundos componentes principales de las variables básicas es decir, que reflejarían un aumento en el aprovechamiento biomecánico durante la masticación, puede convenirse que KNM-ER 1470 mostraría un mayor grado de optimización biomecánica para la masticación que la mayoría de *Homo* incluidos en este análisis.

A partir de los resultados que en esta tesis se presentan, puede plantearse que las mayores relaciones entre los homínidos presentes en Dmanisi corresponden con dos individuos provenientes del yacimiento de Koobi Fora: KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813. Ciertamente es también, que en algunos aspectos morfométricos y morfológicos también comparte algunas características con otras especies. Ahora bien, lejos de ser luz sobre la discusión taxonómica de los restos georgianos, el parecido con los restos kenianos hace la cuestión más compleja puesto que, en cierta medida, traslada a las puertas de Eurasia el debate sobre el número de especies presentes en Koobi Fora hace alrededor de 1,8 Ma. Además puede implicar que la primera dispersión fue obra de una o más especies. Esto podría ser un problema añadido a los ya tradicionales de la paleoantropología, p. ej. lo fragmentario del registro y que se trata de “nuestros” orígenes. Deberíamos tener en cuenta, como ha propuesto Lieberman que “los huesos y otros aspectos de la morfología pueden proporcionar resultados razonablemente correctos en los análisis filogenéticos de las unidades taxonómicas de alto nivel, pero llega a ser sustancialmente menos fiable en los niveles taxonómicos más bajos, tales como las especie” (Lieberman, 1999:142).

En un reciente artículo, Rightmire y colaboradores proponen una asignación sexual para los individuos de Dmanisi incluidos en esta tesis doctoral: D 2700 un macho putativo en función de las morfologías del torus supraorbital y de la región mastoidea, y por el desarrollo

del torus nugal y D 2282 una hembra putativa en función del moderado desarrollo de los *tori* supraorbital y nugal (Rightmire *et al.*, 2006). Sin embargo Vekua *et al.* (2002) proponen que D 2700 podría ser una hembra aunque presenta unos caninos muy desarrollados.

De ser correctas estas últimas asignaciones, se podría implícitamente estar admitiendo la presencia de dos especies, algo que por otra parte, se contempla como posibilidad en el estudio realizado por Skinner y colaboradores para las mandíbulas D 211 y D 2600 (Skinner *et al.*, en prensa). Otra posibilidad pasaría por un grado de dimorfismo sexual inédito hasta el momento en el género *Homo*. Inédito no tanto por el valor del índice de dimorfismo sexual, cuanto porque los machos serían sensiblemente más pequeños que las hembras, como puede comprobarse a partir de este estudio; no obstante, debido a los errores de muestreo, también se puede argumentar que se ha podido preservar un macho muy pequeño y una hembra muy grande.

Sea como fuere, y a tenor de lo apreciado en los vectores relacionados con el tamaño (Cap. 3.3, Figs. 1 y 3) las diferencias entre D 2282 y D 2700 reflejarían un grado de dimorfismo craneal (para las variables utilizadas) asumible dentro de la variabilidad de *H. sapiens* y *P. troglodytes* (Macaluso Jr. *et al.*, 2004). Tampoco las diferencias en los vectores relacionados con la forma son discrepantes con la variabilidad exhibida por humanos anatómicamente modernos y el resto de especies de grandes simios.

Respecto a la pareja KNM-ER 1470–KNM-ER 1813, los dos especímenes georgianos muestra una diferencia en tamaño menor a la que presenta la pareja de Koobi Fora, proyectándose D 2282 y D 2700 entre ambos. Y en cierto sentido, los cráneos de Dmanisi actúan como puente entre los cráneos africanos. No obstante, la consideración de que existen suficientes diferencias morfológicas y morfométricas entre *H. habilis* y *H. rudolfensis* ha generado un torrente de investigaciones que se han encaminado a sustentar que *H. habilis* y *H. rudolfensis* son especies distintas (Walker & Leakey, 1978; Wood, 1978; Wood, 1985; Stringer, 1986; Chamberlain, 1987; Lieberman *et al.*, 1988; Groves, 1989; Wood, 1991; Wood, 1992a; Wood, 1992b; Wood, 1993; Grine *et al.*, 1996; Donnelly, 1996; Lieberman *et al.*, 1996).

| | Inicial | Extracción |
|------------|---------|------------|
| log NSkL | 1,000 | 0,907 |
| log NSkH | 1,000 | 0,925 |
| log NSkB | 1,000 | 0,909 |
| log SupFH | 1,000 | 0,883 |
| log SupFL | 1,000 | 0,884 |
| logTempFW | 1,000 | 0,932 |
| log BiZygB | 1,000 | 0,894 |

Tabla 2.- Análisis de Componentes Principales. Variables básicas y log TempFW (Homínidos).
Comunalidades

| Componente | Autovalores iniciales | | |
|------------|-----------------------|---------------------|-------------|
| | Total | % de la varianza | % acumulado |
| 1 | 3,844 | 54,916 | 54,916 |
| 2 | 2,490 | 35,569 | 90,485 |

Tabla 3.- Análisis de Componentes Principales. Variables básicas y log TempFW (Homínidos). Varianza
Total Explicada

| | Componente | |
|------------|------------|--------|
| | 1 | 2 |
| log NSkL | 0,895 | -0,326 |
| log NSkH | 0,815 | -0,511 |
| log NSkB | 0,756 | -0,580 |
| log SupFH | 0,812 | 0,473 |
| log SupFL | 0,678 | 0,652 |
| logTempFW | -0,130 | 0,958 |
| log BiZygB | 0,829 | 0,456 |

Tabla 4 .- Análisis de Componentes Principales. Variables básicas y log TempFW (Homínidos). Matriz
de Componentes

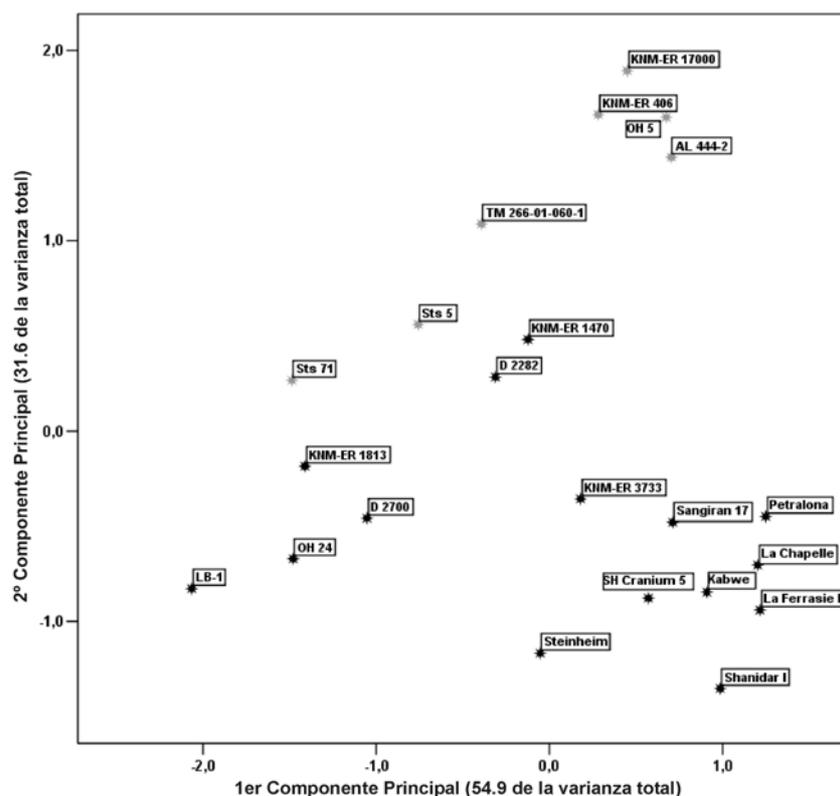


Fig 14.- Análisis de Componentes Principales. Variables básicas y log TempFW (Homínidos). Matriz de Componentes

El considerar a la población de Dmanisi perteneciente a *H. habilis* (s.l.) contribuiría a moderar el debate en torno al grado de diferencia mostrado por KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813. Como se puede comprobar en el siguiente análisis de componentes principales (Tablas 2-4; Fig. 14) en función de las variables introducidas se producen dos grupos claramente delimitados; por un lado, los homínidos de géneros distintos a *Homo*, *H. habilis* (s.l.), *H. rudolfensis*, *H. georgicus* y *H. floresiensis*; por otro, las restantes especies de *Homo*. Una de las cuestiones que más poderosamente llaman la atención es que para el primer contingente existe una correlación entre el primer y el segundo componente principal, mientras que para el segundo no.

Este análisis permite confirmar, al menos para las siete variables consideradas, la mayor cercanía de los individuos georgianos a los humanos más tempranos del este africano, participando aquéllos no sólo de una posición cercana en el espacio multivariante sino también de la misma tendencia compartida, a su vez, con los otros géneros pertenecientes a Hominidae, es decir, los australopitecinos. El primer componente principal representaría un vector de tamaño en el que todas las variables participarían de forma activa salvo la anchura del foramen temporal cuyo factor de carga (-0,13) resulta bastante marginal (Tabla 4). En el segundo, sin embargo, es esta variable la que presenta el factor de carga más alto (0,96). Mientras, el resto de variables, obtienen puntuaciones más bajas y se agrupan en aquellas que

presentan factores de carga positivos, las relacionadas con el viscerocráneo y la musculatura masticatoria, las que obtienen factores de carga de signo negativo, las relacionadas con el neurocráneo, y una variable neutra, la longitud máxima del cráneo. Es decir, para los representantes de Hominidae que no han alcanzado el grado “erectus” cuanto mayor sea la dimensión del cráneo, mayores son las dimensiones del esplacnocráneo y el foramen temporal mientras que para los representantes de *H. ergaster* y especies posteriores en el tiempo, salvo *H. floresiensis*, parece constatarse que la dimensión global del cráneo se desvincula de ese mayor tamaño en la cara y de la musculatura temporal.

Los resultados obtenidos en este último análisis para *H. rudolfensis* y *H. habilis* vendrían a ser coherentes con la propuesta filogenética de Wood y Collard (1999) en la que estos dos taxones deberían pasar a formar parte del género *Australopithecus* (Wood & Collard, 1999). Aunque esto implicaría un aumento de la parafilia dentro del género *Australopithecus* (Cela-Conde & Ayala, 2003). La cuestión al socaire de estos resultados sería: ¿los primeros homínidos en dispersarse pertenecerían al género *Australopithecus*?

Basándonos en este análisis no podemos confirmar una de las hipótesis que más éxito ha tenido en las últimas décadas: la “hipótesis de la dieta” (*Dietary Hypothesis*; Robinson, 1954a) en la que se abogaba por una diferenciación morfológica y ecológica entre los “australopitecinos robustos”, especialistas en alimentos duros, y los primeros representantes del género *Homo*, organismos considerados más generalistas. Robinson (1954b) y Rak (1983), entre otros, enfatizaron el rol que debieron jugar determinadas características morfológicas presentes en la cara de los “australopitecinos robustos” (pilares anteriores, arcos cigomáticos muy desarrollados orientados anteriormente, márgenes inferolaterales de la órbita ocular redondeados, posición anterior de las raíces de los arcos cigomáticos, toro supraorbital en pendiente, arcos cigomáticos desarrollados y paladar grueso) para evitar las cargas producidas durante la masticación de elementos duros. Con otro enfoque distinto, nuestros resultados indican que el tamaño del neurocráneo y la cara siguen la misma relación tanto en australopitecinos gráciles como en los robustos, cambiando de lógica a partir de *H. ergaster*.

Este cambio percibido en *H. ergaster* (Fig. 12) podría ser considerado como un cambio hacia una dieta menos generalista. Wood y Richmond (2004) proponen que, a partir de la revisión de un amplio espectro de evidencias, no existen argumentos para sostener que los “australopitecinos robustos” sean más estenotópicos dietéticamente que los primeros representantes del género *Homo*. Proponen que *H. ergaster* presenta rasgos autapomórficos, que se resumen en un incremento craneal y una reducción facial y dental (Wood & Richmond, 2004) que implicarían un descenso dentro del grado de “generalismo” (p. ej. mayor imposibilidad para comer alimentos duros; en caso de ingerir alimentos abrasivos un desgaste más rápido dentro de los límites funcionales de los dientes; aunque para una argumentación contraria ver, Ungar *et al.*, 2006). En el caso de los “australopitecinos robustos” el hecho de

tener un aparato masticador poderoso no impide que en sus estrategias alimenticias tuvieran cabida los alimentos menos duros y/o abrasivos, como así parece que pudo haber sucedido (Sponheimer & Lee-Thorpe, 1999; Backwell & D'Errico, 2001; Wood & Richmond, 2004, Sponheimer *et al.*, 2005).

En principio parece contradictorio que individuos que presentan un incremento en el volumen endocraneal respecto al de especies precedentes, se reduzca también la musculatura temporal, como este último análisis pone de manifiesto. Porque a igual masa corporal⁴ un mayor volumen endocraneal implica unas necesidades metabólicas mayores dado que el cerebro es un gran consumidor de energía (10 veces más de lo que le correspondería a su masa). Uno de los trabajos que mayor éxito ha tenido en la interpretación de los cambios somáticos que debieron operar ante el aumento del neocórtex es el que en 1995 presentaron Aiello y Wheeler. En él se sustentaba que el aumento del volumen endocraneal se debió ver acompañado de un descenso en la longitud del tubo digestivo que acortara los tiempos de digestión y por consiguiente redujera la tasa metabólica basal de estos organismos (Aiello & Wheeler, 1995). Por tanto, parece que debió operar un cambio en la dieta hacia una mayor presencia de alimentos con alto contenido energético y/o con una mayor preparación extrasomática. Ambas causas implicarían un previsible menor uso del aparato masticador. Como se deriva de los resultados de este trabajo, el salto en la relación entre el tamaño y la fuerza ejercida por los músculos temporales parece situarse entre *H. habilis* (*s.l.*) y *H. ergaster* (Fig. 14).

En fechas relativamente próximas a la aparición de *H. ergaster* tienen lugar dos importantes innovaciones culturales, una que cuenta con evidencias más sólidas, la presencia del complejo tecnopológico denominado Modo 2 (Asfaw *et al.*, 1992) y otra, que dispone de un sustento arqueográfico menor, el uso del fuego (Bellomo, 1994).

De cualquier modo, desde aquí se propone que la primera dispersión, fuese obra de una especie distinta a *H. ergaster* (de Lumley & Lordkipanidze, en prensa), y anterior a los cambios detectados en la arquitectura craneal, y a las novedosas adquisiciones culturales. La pervivencia del Modo 1 en Eurasia ha contado con dos hipótesis principales, como ya se ha comentado anteriormente. Arribas y Palmqvist (1999) destacan que la diacronía de los eventos de reemplazamiento tecnopológico coinciden con la desaparición de *M. whitei* en África (1,5 Ma) y en Eurasia (600Ma) (Arribas y Palmqvist, 1999), mientras que Carbonell y colaboradores (1999) resaltan la competencia entre grupos decantada a favor de los usuarios del Modo 2 que expulsarían a los menos evolucionados. Ahora bien, las dataciones de Dmanisi (Gabunia *et al.*

⁴ Existen muy pocos individuos de las especies más tempranas de *Homo* a los que se pueda estimar la masa corporal. De cualquier forma un test ANOVA (prueba *post-hoc* Bonferroni) para evaluar si las medias de *H. habilis* (*s.l.*) y *H. ergaster* son significativamente distintas ha arrojado un resultado negativo ($p > 0,05$). Las masas corporales, estimadas a partir del diámetro de la cabeza del fémur y de la anchura bi-iliaca, han sido tomadas de Ruff *et al.* (1998).

2000) parecen avalar la hipótesis de una salida de África previa al desarrollo del estadio tecnopológico Modo 2. Sin caer en la asignación de “una especie/un modo de tecnopológico”, parece que *H. ergaster* es responsable del Modo 2 puesto que la presencia más reciente de *H. habilis* es 1,67Ma (Kimbel, 1995; White, 1995) y la de *H. rudolfensis* 1,6 Ma (Wood, 1991). Por tanto, si como parece plausible desde el punto de vista de la craneometría, fue *H. habilis* (*s.l.*) la especie implicada en la primera dispersión, aquí podría estar una de las claves de por qué el estadio tecnopológico que ocupa Eurasia en los inicios de la presencia humana sea el Modo 1. Asimismo, también se minimiza la importancia de la encefalización y la mayor masa corporal enfatizadas por Antón y colaboradores (2002) como catalizadores de la primera dispersión, puesto que para estos mismos autores, tales características estarían presentes en *H. erectus* (*s.l.*) pero no en *H. habilis* (*s.l.*) (Antón *et al.*, 2002). Y si como propone Templeton (2002) se detecta una segunda dispersión en un momento en torno a 840-420ka. y que este contingente, que se mezclaría con las poblaciones autóctonas, portaría el Modo 2 (Templeton, 2002), parece necesaria una ampliación de la hipótesis que relaciona los reemplazamientos tecnopológicos y evoluciones locales vinculadas a cambios ecológicos locales (Arribas & Palmqvist, 1999). Una ampliación de la hipótesis que incluyera la posibilidad de la llegada de un nuevo contingente de origen africano, los portadores del Modo 2, que igualmente podrían formar parte de una dispersión faunística mayor.

5.- CONCLUSIONES

A la luz de los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral se pueden extraer las siguientes conclusiones:

1. Los distintos métodos (bivariantes y multivariantes) utilizando variables métricas clásicas permiten una adecuada caracterización de las poblaciones de actuales y extintas, siendo no obstante fundamental, utilizar variables no correlacionadas de manera lógica. Las denominadas variables básicas permiten una adecuada caracterización de las semejanzas y similitudes de los aspectos generales de la forma y el tamaño de los individuos analizados en el presente trabajo.
2. Atender a la variabilidad intraespecífica de las especies actuales de referencia resulta esencial para situar las especies extintas en un contexto adecuado.
3. Los estudios alométricos han contribuido a evaluar los tres casos de especies extintas analizadas desde una perspectiva amplia, teniendo como referentes las tendencias presentes en cada uno de los grupos establecidos. Esto ha permitido obtener unos resultados en cierta forma distintos y complementarios a los derivados de la anatomía comparada y de la morfometría con una base univariante.
4. Las relaciones entre las variables métricas correspondientes a la cara y al neurocráneo, como muestran los análisis de componentes principales, definen un gradiente morfológico (desde los simios antropomorfos a los humanos anatómicamente modernos) donde se sitúan las sucesivas especies de homínidos.
5. La relativización de las variables métricas a fin de independizarlas del tamaño añaden información complementaria y relevante a la derivada del uso de las variables brutas transformadas logarítmicamente.
6. *S. tchadensis* muestra diferencias suficientemente significativas con los representantes de Pongidae. No obstante, las mayores afinidades corresponden con los representantes de *P. troglodytes* atendiendo al tamaño y con *P. paniscus* en relación a la forma, alejándose de manera apreciable de *G. gorilla*. Esto da fuerza a la hipótesis de que filogenéticamente está situado en algún punto posterior a la divergencia entre *Gorilla* y *Pan*.
7. Suponiendo que el ancestro común entre los actuales chimpancés y Hominidae presentase una morfología craneal parecida a aquéllos (tal como parecen indicar las afinidades fenéticas de *S. tchadensis* con *Pan* y *Homo*), restaría por explicar un carácter autapomórfico presente en *S. tchadensis* y ausente en *A. afarensis* y *A. africanus*: el descenso en el grado de prognatismo facial que presenta el fósil centroafricano.
8. De todas las variables neurocraneales analizadas, incluyendo el volumen endocraneal, la única en la que *S. tchadensis* muestra una clara diferencia respecto a la tendencia exhibida por los actuales representantes de los géneros *Pan* y *Gorilla* es la longitud del neurocráneo siendo un reflejo del desarrollo anterior del torus supraorbital y posterior de la cresta nugal.

9. *A. afarensis* presenta notables afinidades fenéticas con los representantes de *A. boisei*, alejándose de los patrones alométricos exhibidos por los representantes del género *Homo*.
10. Las mayores similitudes desde el punto de vista morfométrico de los denominados *H. georgicus* corresponden con KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813 (*H. habilis sensu lato*). Mostrando un notable alejamiento respecto a KNM-ER 3733 (*H. ergaster*) y en especial a Sangiran 17 (*H. erectus*).
11. Los análisis de componentes principales revelan un cambio brusco en la arquitectura craneal entre *H. habilis sensu lato* y *H. ergaster*, previa a la primera dispersión hacia Eurasia, siendo la relación entre el tamaño de la cara y el del neurocráneo de este último más cercana a la mostrada por *H. sapiens*.

6.- BIBLIOGRAFÍA

- Aiello, L.C. (2000) Body size and energy requirements. *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution* (ed. by S. Jones, R. Martin & D.Pilbeam), pp. 41-44. Cambridge University Press, Cambridge.
- Aiello, L.C. & Wood, B.A. (1994) Cranial variables as predictor of hominine body mass. *American Journal of Physical Anthropology*, 95, 409-426.
- Aiello, L. & Dean, C. (2002) *An introduction to human evolutionary anatomy*. Academic Press, San Diego.
- Aiello, L.C. (1992) Allometry and the analysis of size and shape in human evolution. *Journal of Human Evolution*, 22, 127-147.
- Aiello, L.C. & Wheeler, P. (1995) The expensive tissue hypothesis: The brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology*, 36, 199-221.
- Antón, S.C., Leonard, W.R. & Robertson, M.L. (2002) An ecomorphological model of the initial hominid dispersal from Africa. *Journal of Human Evolution*, 43, 773-785.
- Arribas, A. & Palmqvist, P. (1999) On the ecological connection between sabre-tooths and hominids: faunal dispersal events in the Lower Pleistocene and a review of the evidence for the first human arrival in Europe. *Journal of Archaeological Science*, 26, 571-585.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Lorenzo, C. & Gracia, A. (1997) The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution*, 33, 219-281.
- Ascenzi, A., Diddittu, I., Cassoli, F.F., Segre, A.G. & Segrenaldini, E. (1996) A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy. *Journal of Human Evolution*, 31, 409-423.
- Asfaw, B., Beyene, Y., Suwa, G., Walter, R.C., White, T.D.W.G. & Yemane, T. (1992) The earliest Acheulean from Konso-Gardula. *Nature*, 360, 732-735.
- 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, 629-635.
- Backwell, L.R. & D'Errico, F. (2001) Evidence of termite foraging by Swartkrans early hominids. *PNAS*, 98, 1358-1363.
- Bar-Yosef, O. & Goren-Inbar, N. (1993) The lithic assemblage of 'Ubeidiya. A Lower Paleolithic site in the Jordan Valley. Qedem. *Monographs of the Institute of Archaeology. The Hebrew University of Jerusalem*, 34, 1-266.
- Bar-Yosef, O. (1994) The Lower Paleolithic of the Near East. *Journal of World Archaeology*, 8, 211-265.
- Bar-Yosef, O. (1998) Early colonizations and cultural continuities in the Lower Palaeolithic of western Asia. *Early Human Behaviour in Global Context* (ed. by M.D. Petraglia and R. Korisettar), pp. 221-279. Routledge, London.
- Bar-Yosef, O. (2000) Early human dispersals: the unexplored constraint of Africa diseases. *Early Humans at the Gates of Europe* (ed. by D. Lordkipanidze, O. Bar-Yosef and M. Otte), ERAUL 92, Liege.
- Belli, G., Belluomini, G., Cassoli, P.F., Cecchi, S., Cucarzi, M., Delitala, L., Fornaciari, G., Mallegni, F., Piperno, M., Segre, A.G. & Segre-Naldini, E. (1991) Découverte d'un fémur humain achéuléen a Notarchirico (Venosa, Basilicate). *L'Anthropologie*, 95, 47-88.
- Bellomo, R.V. (1994) Methods of determining early hominid behavioral activities associated with the controlled use of fire at FxJj 20 Main, Koobi Fora, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 27, 173-195.

- Bermúdez de Castro, J.M. (1993) The Atapuerca dental remains. New evidence (1997-1991 excavations) and interpretations. *Journal of Human Evolution*, 24, 339-371.
- Blumenberg, B. (1985) Biometrical studies upon hominoid teeth: the coefficient of variation, sexual dimorphism and questions of phylogenetic relationship. *Biosystems*, 28, 149-184.
- Blumenberg, B. & Lloyd, B.T. (1983) *Australopithecus* and the origin of the genus *Homo*: aspects of biometry and systematics with accompanying catalog of tooth metric data. *Biosystems*, 16, 127-167.
- Brabant, H. (1970) La denture humaine au Paléolithique Supérieur d'Europe. *L'homme de Cro-Magnon* (ed. by G. Camps and G. Olivier), pp. 99-119. Centre de Recherches Anthropologiques, Préhistoriques et Ethnographiques, Paris.
- Bramble, D.M. & Lieberman, D.E. (2004) Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature*, 432, 345-352.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M.J., Soejono, R.P., Jatmiko, Wayhu Saptomo, E. & Awe Bue, R. (2004) A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 431, 1055-1061.
- Broom R.A., & Robinson, J.T. (1952) *Swartkrans ape-man*, *Paranthropus crassidens*. Transvaal Museum Memoir, no. 6.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., McKaye, H.T., Likius, A., Ahomta, D., Beauvilain, A., Blonel, C., Bocherens, H., Boiserie, J.R., De Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Einsenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geradss, D., Lehmann, 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, 145-151.
- Brunet, M., Guy, F., Pibeam, D., Lieberman, D.E., Likius, A., Mackaye, H.T., Ponce de León, M.S., Zollikofer, C.P.E. & Vignaud, P. (2005) New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature*, 434, 752-755.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Díez, J.C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M. & Rodríguez, X.P. (1995a) Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca TD-6 (Spain). *Science*, 269, 826-830.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Rodríguez, X.P. & Sala, R. (1995b) The first human settlement of Europe. *Journal of Anthropological Research*, 51, 107-114.
- Carbonell, E. & Rodríguez, X.P. (en prensa) The first human settlement of Mediterranean Europe. *C. R. Palevol*.
- Cela-Conde, C.J. & Ayala, F. (2003) Genera of the human lineage. *PNAS*, 100, 7684-7689.
- Chaline, J., Durand, A., Marchand, D., Dambicourt Malasse, A. & Dehayes, M.J. (1996) Chromosomes and the origins of apes and australopithecines. *Human Evolution*, 11, 43-60.
- Chaline, J., Dutrillaux, B., Couturier, J., Durand, A. & Marchand, D. (1991) Un modèle chromosomique et paléobiologique d'évolution des Primates supérieurs. *Geobios*, 24, 105-110.
- Chamberlain, A. & Wood, B.A. (1987) Early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 16, 119-133.
- Chamberlain, A.T. (1987) *A Taxonomic review and phylogenetic analysis of Homo habilis*. Ph. D. Thesis. University of Liverpool.

- Chen, F.-C. & Li, W.-H. (2001) Genomic divergences between humans and other hominoids and the effective population size of the common ancestor of humans and chimpanzees. *American Journal of Human Genetics*, 68, 444-456.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M. & Leutenegger, W. (1986) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analysis: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, 38, 1335-1351.
- Christiansen, P. & Adolfssen, J.S. (2005) Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mamalia, Carnivora). *Journal of Zoology*, 266, 133-151.
- Cole, T.M. & Smith, F.H. (1987) An odontometric assessment of variability in *Australopithecus afarensis*. *Human Evolution*, 2, 221-234.
- Conroy, G.C., Vannier, M.W. & Tobias, Phillip V. (1990) Endocranial features of *Australopithecus africanus* revealed by 2- and 3-D computed tomography. *Science*, 247, 838-839.
- Coppens, Y. (1994) East side story: the origin of humankind. *Scientific American*, 270, 88-95.
- Curnoe, D. & Thorne, A. (2003) Number of ancestral human species: a molecular perspective. *Homo*, 53, 201-224.
- Damuth, J. & McFadden, B.J. (1990) Introduction: body size and its estimation. *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications* (ed. by J. Damuth and B.J. McFadden), pp. 1-10. Cambridge University Press, Cambridge.
- Day, M.H., Leakey, & M.D., Olson, T.R. (1980) On the status of *Australopithecus afarensis*. *Science*, 207, 1102-1103.
- de Lumley, M.-A. & Lordkipanidze, D. (en prensa) L'Homme de Dmanissi (*Homo georgicus*), il a 1.810.000 ans. *C. R. Palevol*.
- DeBrul, E.L. (1977) Early hominid feeding mechanisms. *American Journal of Physical Anthropology*, 47, 305-320.
- DeBrul, E.L. (1979) Origin and adaptation of the hominid jaw joint. *The Temporomandibular Joint* (ed. by B.G. Sarnat and D.M. Laskin), pp. 5-34. Thomas, Springfield, Illinois.
- DeBrul, E.L. (1980) *Sacher's Oral Anatomy*. Mosby, St. Louis.
- Delson, E. (1986) Human phylogeny revised again. *Nature*, 322, 496-497.
- Dennell, R.W. & Roebroeks, W. (1996) The earliest colonisation of Europe: the short chronology revisited. *Antiquity*, 70, 535-542.
- Dennell, R. (2003) Dispersal and colonisation, long and short chronologies: how continuous is the Early Plesitocene record for hominids outside East Africa? *Journal of Human Evolution*, 45, 421-430.
- Donnelly, S.M. (1996) How different are KNM-ER 1470 and KNM-ER 1813? A multivariate comparison using randomization methods. *American Journal of Physical Anthropology*, Suppl. 22, 99.
- Eliade, M. (1998) *Lo sagrado y lo profano*. Paidós, Barcelona.
- Elton, S., Bishop, L.C. & Wood, B. (2001) Comparative context of Plio-Pleistocene hominin brain evolution. *Journal of Human Evolution*, 41, 1-27.
- Falk, D. & Conroy, G.C. (1983) The cranial venous sinus system in *Australopithecus afarensis*. *Nature*, 306, 779-781.
- Falk, D. & Gage, T. (1998) Radiators are cool: a reponse to Braga&Boesch's published paper and reply.

Journal of Human Evolution, 35 , 307-312.

- Falk, D., Gage, T.B., Dudek, B. & Olson, T.R. (1995) Did more than one species of hominid coexist before 3.0 ma?: evidence from blood and teeth. *Journal of Human Evolution*, 29, 591-600.
- Falk, D., Redmond, J.C., Guyer, J., Conroy, G.C., Recheis, W., Weber, G.W. & Seidler, H. (2000) Early hominid brain evolution: a new look at old endocasts. *Journal of Human Evolution*, 38, 695-717.
- Gabounia, L., de Lumley, M.-A., Vekua, A., Lordkipanidze, D. & de Lumley, H. (2002) Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanisi (Transcaucasie, Géorgie). *C. R. Palevol.* 1-11.
- Gabunia, L., Antón, S.C., Lordkipanidze, D., Vekua, A., Justus, A. & Swisher III, C.C. (2001) Dmanisi and dispersal. *Evolutionary Anthropology*, 10, 158-170.
- Gabunia, L. & Vekua, A. (1995) A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature*, 373, 509-512.
- Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher III, C.C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Antón, S.C., Bosinski, G., Joris, O., de Lumley, M.-A., Majsuradze, G. & Mouskhelishvili, A. (2000) Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. *Science*, 288, 1019-1025.
- Gibert, J. (1986) El yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada): su importancia, acción antropológica y características paleoantropológicas del fragmento de cráneo de *Homo sp.* *Homenaje a Luis Siret (1934-1984)*. *Actas del Congreso "Homenaje a Luis Siret, Cuevas de Almanzora, Junio 1984"* (ed. by O. Arteaga), pp. 37-49. Dirección General de Bellas Artes de la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, Madrid.
- Gibert, J. & Palmqvist, P. (1995) Fractal analysis of the Orce skull sutures. *Journal of Human Evolution*, 28, 561-575.
- Gingerich, P.D., Smith, B.H. & Rosenberg, K. (1982) Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology*, 58, 81-100.
- Goodman, M. (1962) Evolution of the immunologic species specificity of human serum proteins. *Human Biology*, 34, 104-150.
- Goodman, M. (1963) Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins. *Classification and Human Evolution* (ed. by L.S. Washburn), pp. 204-234. Aldine, Chicago.
- Goodman, M., Poulik, E. & Poulik, M.D. (1960) Variations in the serum specificities of higher primates detected by two-dimensional starch-gel electrophoresis. *Nature*, 188, 78-79.
- Gould, S.J. (2003) *La falsa medida del hombre*. Crítica, Barcelona.
- Greenfield, L.O. (1992) A nonadaptive dental trait. *International Journal of Primatology*, 13, 631-657.
- Greenfield, L.O. & Washburn, A. (1991) Polimorphic aspects of male anthropoid canines. *American Journal of Physical Anthropology*, 84, 17-34.
- Greenfield, L.O. (1992) Relative canine size, behavior and diet in male ceboids. *Journal of Human Evolution*, 23, 469-480.
- Greenfield, L.G. & Washburn, A. (1991) Polimorphic aspects of male anthropoid canines. *American Journal of Physical Anthropology*, 84, 17-34.
- Grine, F.E. (1988) Evolutionary History of the "robust" australopithecines: a summary and historical perspective. *Evolutionary history of the "robust" australopithecines* (ed. by F.E. Grine), pp. 509-520. Aldine de Gruyter, New York.

- 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, 189-225.
- Groves, C.P. (1989) *A theory of human and primate evolution*. Oxford University Press, New York.
- Guy, F., Lieberman, D.E., Pilbeam, D., Ponce de León, M., Likius, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Zollikofer, C. & Brunet, M. (2005) Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. *PNAS*, 102, 18836-18841.
- Haile-Selassie, Y. (2001) Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 178-181.
- Haile-Selassie, Y., Suwa, G. & White, T.D. (2004) Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution. *Science*, 303, 1503-1505.
- Haraway, D.J. (1995) *Ciencia, cyborgs y mujeres: La reinención de la naturaleza*. Cátedra, Madrid.
- Hartwig-Scherer, S. & Martin, R.D. (1992) Allometry and prediction in hominoids: a solution to the problem of intervening variables. *American Journal of Physical Anthropology*, 88, 37-57.
- Harvey, P. H., Kavanaugh, M. & Clutton-Brock, T.H. (1978) Sexual dimorphism in primate teeth. *Journal of Zoology*, 186, 475-485.
- Holloway, R.L. & Yuan, M.S. (2004) Endocranial morphology of A.L. 444-2. *The skull of Australopithecus afarensis* (ed. by W.H. Kimbel, Y. Rak and D.C. Johanson), pp. 123-135. Oxford University Press, New York.
- Horai, S., Hayasaka, K., Kondo, R., Tsugane, K. & Takahata, N. (1995) Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *PNAS*, 92, 532-536.
- Howell, F.C. (1960) European and northwest African Middle Pleistocene hominids. *Current Anthropology*, 1, 195-232.
- Howell, W.W. (1978) *Hominidae. Evolution of African mammals* (ed. by V.J. Maglio and H.B.S. Cooke), pp. 154-258. Harvard University Press, Cambridge.
- Hunt, K. & Vitzthum, V.J. (1986) Dental metric assessment of the Omo Fossils: implication for the phylogenetic position of *Australopithecus africanus*. *American Journal of Physical Anthropology* 71, 141-155.
- Hurcombe, L. & Dennell, R.W. (1992) A pre-Acheulean in the Pabbi Hills, northern Pakistan? *South Asian archaeology 1989 (Proceedings of the International Conference of South African Archaeologists in Western Europe, Paris, July 1989)* (ed. by C. Jarrige), pp. 133-136. Prehistory Press, Madison.
- Jerison, H.J. (1955) Brain to body ratios and the evolution of intelligence. *Science*, 121, 447-449.
- Jerison, H.J. (1973) *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, London.
- Johanson, D.C. (1985) The most primitive *Australopithecus*. *Hominid Evolution. Past, Present and Future* (ed. by P.V. Tobias), pp. 203-212. Alan R. Liss, New York.
- Johanson, D.C., Massao, J.T., Eck, G.G., White, T.D., Walter, R.C., Kimbel, W.H., Asfaw, B., Manega, B., Ndessokia, P. & Suwa, G. (1987) New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, 327, 205-209.
- Johanson, D.C. & Taieb, M. (1976) Plio-Pleistocene hominid discoveries in Hadar, Ethiopia. *Nature*, 260, 293-297.
- 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.
- Johanson, D.C., White, T.D. & Coppens, Y. (1982) Dental remains from the Hadar Formation, Ethiopia: 1974-1977 collections. *American Journal of Physical Anthropology*, 57, 545-603.
- Johanson, D.C. & White, T.D. (1980) On the status of *Australopithecus afarensis*. *Science*, 207, 1104-1105.
- Jungers, W.J. (1990) Problems and methods in reconstructing body size in fossil primates. *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (ed. by J. Damuth and B.J. McFadden), pp. 103-118. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jungers, W.L. (1978) On canine reduction in early hominids. *Current Anthropology*, 19, 155-156.
- Kappeler, P.M. (1996) Intrasexual selection and phylogenetic constraints in the evolution of sexual canine dimorphism in strepsirrhine primates. *Journal of Evolutionary Biology*, 9, 43-65.
- Kay, R., Plavcan, J., Glander, K. & Wright, P. (1988a) Sexual selection and canine dimorphism in New World Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 77, 385-397.
- Kay, R.F., Plavcan, J.M., Glander, K.E. & Wright, P.C. (1988b) Sexual selection and canine dimorphism in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 77, 385-397.
- Kimbel, W.H. (1995) Hominid speciation and Pliocene climate change. *Paleoclimate and Evolution, with Special Emphasis on Human Origins* (ed. by E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge and L.H. Burckle), pp. 425-437. Yale University Press, New Haven.
- Kimbel, W.H. & Rak, Y. (1985) Functional morphology of the asterionic region in extant hominoids and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 65, 31-54.
- Kimbel, W.H. & White, T.D. (1988) A revised reconstruction of the adult skull of *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 17, 545-550.
- Kimbel, W.H., White, T.D. & Johanson, D.C. (1982) Cranial morphology of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 337-388.
- Kimbel, W.H., White, T.D. & Johanson, D.C. (1984) Cranial morphology of *Australopithecus afarensis*: a comparative study based on a composite reconstruction of the adult skull. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 337-388.
- Kimbel, W.H., White, T.D. & Johanson, D.C. (1988) Implications of KNM-WT 17000 for the evolution of "robust" *Australopithecus*. *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines* (ed. by F.E. Grine), pp. 259-268. Aldine de Gruyter, New York.
- Kimbel, W.H. (1988) Identification of a partial cranium of *Australopithecus afarensis* from Koobi Fora Formation, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 17, 647-656.
- Kimbel, W.H., Johanson, D.C. & Rak, Y. (1994) The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar Ethiopia. *Nature*, 368, 449-451.
- Kimbel, W.H., Rak, Y. & Johanson, D.C. (2004) *The skull of Australopithecus afarensis*. Oxford University Press, New York.
- 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? *Ancestors: The Hard Evidence* (ed. by Eric Delson), pp. 120-137. Alan R. Liss, New York.
- Kumar, B. & Hedges, B. (1998) A molecular time scale for vertebrate evolution. *Nature*, 392, 917-920.

- Langbroek, M. & Roebroeks, W. (2000) Extraterrestrial evidence on the age of the hominids from Java. *Journal of Human Evolution*, 38, 595-600.
- Leakey, L.S.B. (1966) *Homo habilis*, *Homo erectus* and the australopithecines. *Nature*, 209, 1279-1281.
- Leakey, M.D. & Hay, R.L. (1979) Pliocene footprints in the Laetolil Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature*, 278, 317-323.
- Leakey, M.D., Hay, R.L., Curtis, G.H., Drake, R.E., Jackes, M.K. & White, T.D. (1976) Fossil hominids from the Laetolil Beds. *Nature*, 262, 460-466.
- Leakey, M.G., Spoor, F., Brown, F.H., Cathago, P.N., Kiarie, C., Leakey, L.N. & McDougall, I. (2001) New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature*, 410, 433-440.
- Leakey, M.G., Feibel, C.S., McDougall, I. & Walker, A. (1995) New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376, 565-571.
- Leakey, R.E.F. & Walker, A. (1980) On the status of *Australopithecus afarensis*. *Science*, 1103.
- Lee, S.-H. (2005) Is variation in the cranial capacity of the Dmanisi sample too high to be from a single species? *American Journal of Physical Anthropology*, 127, 263-266.
- Lefevre, D., Raynal, J.-P., Vernet, G., Pilleyre, T., Piperno, M., Sanzelle, S., Fain, J., Miallier, D. & Montret, M. (1994) Sédimentation, volcanisme et présence humaine dans le bassin de Venosa (Basilicata, Italia) au Pléistocène moyen: exemple du site de Notarchirico. *Bull. Soc. Préhist. Franc.*, 91, 103-112.
- Leutenegger, W. & Cheverud, J.M. (1982) Correlates of sexual dimorphism in primates: ecological and size variables. *International Journal of Primatology*, 3, 387-402.
- Leutenegger, W. & Cheverud, J.M. (1985) Sexual dimorphism in primates: the effect of size. *Size and scaling in primate biology* (ed. by W.L. Jungers), pp. 33-50. Plenum Press, New York.
- Leutenegger, W. & Shell, B. (1987) Variability and sexual dimorphism in canine size of *Australopithecus* and extant hominoids. *Journal of Human Evolution*, 16, 359-367.
- Leutenegger, W. & Kelley, J.T. (1977) Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social behavioral, and ecological correlates in anthropoid primates. *Primates*, 18, 117-136.
- Lewin, R. (1997) *Bones on contention: controversies in the search for human origins*. University of Chicago Press. Chicago.
- Lieberman, D.E., Pilbeam, D.R. & Wood, B.A. (1988) A probabilistic approach to the problem of sexual dimorphism in *Homo habilis*: A comparison of KNM-ER 1470 and KNM-ER 1813. *Journal of Human Evolution*, 17, 503-511.
- Lieberman, D.E. (1999) Homology and hominid phylogeny: problems and potential solutions. *Evolutionary Anthropology*, 7, 142-151.
- Lieberman, D.E., McBratney, B.M. & Krovitz, G. (2002) The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*. *PNAS*, 99, 1134-1139.
- Lieberman, D.E., Wood, B.A. & Pilbeam, D.R. (1996) Homoplasy and early *Homo*: an analysis of the evolutionary relationships of *H. habilis sensu stricto* and *H. rudolfensis*. *Journal of Human Evolution*, 30, 97-120.
- Liebermann, D.E. (2001) Another face in our family tree. *Nature*, 410, 419-420.
- Lockwood, C. (1999) Sexual dimorphism in the face of *Australopithecus africanus*. *American Journal of*

Physical Anthropology, 108, 97-127.

- Lockwood, C.A., Richmond, B.G., Jungers, W.L. & Kimbel, W.H. (1996) Randomization procedures and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 31, 537-548.
- Lordkipandidze, D., Vekua, A., Ferring, R., Rightmire, G.P., Agustí, J., Gocha, K., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de León, M.S., Tappen, M. & Zollikofer, C.P.E. (2005) The earliest toothless hominin skull. *Nature*, 434, 717-718.
- Lovejoy, C.O. (1981) The origin of man. *Science*, 211, 341-350.
- Lucas, P.W. (1982) An analysis of the canine tooth size of Old World higher primates in relation to mandibular length and body weight. *Archives of Oral Biology*, 27, 493-496.
- Lucas, P.W., Corlett, R.T. & Luke, D.A. (1986) Sexual dimorphism in tooth size in anthropoids. *Human Evolution*, 1, 23-39.
- Lucas, P.W. (2004) *Dental functional morphology. How teeth work*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Macaluso Jr., P.J., Hopwood, D.E., Kiokus, G., Malit, N., Nevgloski Jr., A.J., McCausland-Gaines, J.B. & Lordkipandidze, D. (2004) Cranial variation among Plio-Pleistocene hominins from Dmanisi. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 129.
- Manzi, G., Mallegni, F. & Ascenzi, A. (2001) A cranium for the earliest Europeans: Phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy. *PNAS*, 98, 10011-10016.
- Martin, R.D. (1981) Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, 293, 57-60.
- Martin, R.D. (1990) Estimating body mass and correlated variables in extinct mammals: travels in the fourth dimension. *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications* (ed. by J. Damuth & B.J. McFadden), pp. 49-68. Cambridge University Press, Cambridge.
- Martínez-Navarro, B. (2002) The skull of Orce: parietal bones or frontal bones? *Journal of Human Evolution*, 43, 265-270.
- McHenry, H.M. (1976) Early hominid body weight and encephalization. *American Journal of Physical Anthropology*, 45, 77-84.
- McHenry, H.M. (1982) The pattern of human evolution: studies on bipedalism, mastication and encephalization. *Annual Review of Anthropology*, 11, 151-173.
- McHenry, H.M. (1984) Relative cheek-tooth size in *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 297-306.
- McHenry, H.M. (1992) Body size and proportions in early hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 87, 407-431.
- McHenry, H.M. (1994) Behavioral ecological implications of early hominid body size. *Journal of Human Evolution*, 27, 77-87.
- McHenry, H.M. & Berger, L.R. (1998) Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus* and the origin of the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 35, 1-22.
- McHenry, H.M. (1988) New estimates of body weights in early hominids and their significance to encephalization and megadontia in "robust" australopithecines. *Evolutionary history of the "robust" australopithecines* (ed. by F.E. Grine), pp. 113-148. Gruyter, New York.

- McHenry, H.M. (1991) Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 20, 21-32.
- McHenry, H.M. & Coffing, K. (2000) *Australopithecus* to *Homo*: transformations in body and mind. *Annual Review of Anthropology*, 29, 125-146.
- McHenry, H.M. & Corruccini, R.S. (1980) On the status of *Australopithecus afarensis*. *Science*, 207, 1103-1104.
- McHenry, H.M. & Skelton, R.R. (1985) Is *Australopithecus africanus* ancestral to *Homo*? *Hominid evolution: past, present and future* (ed. by P.V. Tobias), pp. 221-226. Alan R. Liss Inc., New York.
- McMahon, T.A. & Bonner, J.T. (1983) *On size and life*. W. H. Freeman, New York.
- Miller, J.A. (1991) Does brain size variability provide evidence of multiple species in *Homo habilis*? *American Journal of Physical Anthropology*, 84, 385-398.
- Miller, J.M.A. (2000) Craniofacial variation in *Homo habilis*: An analysis of the evidence for multiple species. *American Journal of Physical Anthropology*, 112, 108-128.
- Milton, K. (1985) Multimale mating and absence of canine tooth dimorphism in woolly spider monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 68, 519-523.
- Mithen, S. & Reed, M. (2002) Stepping out: a computer simulation of hominid dispersal from Africa. *Journal of Human Evolution*, 43, 1-30.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I. & Galindo, J. (2004) *Pierolapithecus catalanicus*, a new Middle Miocene great ape from Spain. *Science*, 306, 1339-1344.
- Neubauer, S., Gunz, P., Mitteroecker, P. & Weber, G.W. (2004) Three-dimensional digital imaging of the partial *Australopithecus africanus* endocranium MLD 37/38. *Can. Assoc. Radiol. J.*, 55, 271-278.
- Nikitas, P. & Nikita, E. (2005) A study of hominin dispersal out of Africa using computer simulations. *Journal of Human Evolution*, 49, 602-617.
- Nogueira, M.R., Monteiro, L.R., Peracchi, A.L. & de Araújo, A.F.B. (2005) Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in the seed-eating bats, genus *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, 266, 355-364.
- 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. *Aspects of human evolution* (ed. by C.B. Stringer), pp. 99-128. Taylor and Francis, London.
- Olson T.R. (1985) Cranial morphology and systematics of the Hadar Formation hominids and "*Australopithecus*" *africanus*. *Ancestors: the hard evidence* (ed. by E.C. Delson), pp. 102-119. Alan R. Lyss, New York.
- Oms, O., Parés, J.M., Martínez-Navarro, B., Agustí, J., Toro, I., Martínez-Fernández, G. & Turq, A. (2000) Early human occupation of Western Europe: Paleomagnetic dates for two paleolithic sites in Spain. *PNAS*, 97, 10666-10670.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B., Toro, I., Espigares, M.P., Ros-Montoya, S., Torregrosa, V. & Pérez-Claros, J.A. (2005) Réévaluation de la présence humaine au Pléistocène inférieur dans le Sud de l'Espagne. *L'Anthropologie*, 109, 411-450.
- Parés, J.M. & Pérez-González, A. (1995) Paleomagnetic age for hominid fossil at Atapuerca archaeological site, Spain. *Science*, 269, 830-832.

- Parés, J.M., Pérez-González, A., Rosas, A., Benito, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. & Huguet, R. (2006) Matuyama-age lithic tools from the Sima del Elefante site, Atapuerca (northern Spain). *Journal of Human Evolution*, 50, 163-169.
- Peña, D. (2002) *Análisis de datos multivariantes*. McGraw Hill, Madrid.
- Peretto, C. (1992) *I primi abitanti della Valle Padana: Monte Poggiolo*. Jaca Book, Milano.
- Pilbeam, D. & Gould, S.J. (1974) Size and scaling in human evolution. *Science*, 186, 892-901.
- Plavcan, J.M. (2000) Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. *Journal of Human Evolution*, 39, 327-344.
- Plavcan, J.M. & van Schaik, C.P. (1997) Interpreting hominid behavior on the basis of sexual dimorphism. *Journal of Human Evolution*, 32, 345-374.
- Plavcan, J.M. (1993) Canine size and shape in male anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 92, 201-216.
- Plavcan, J.M. (1998) Correlated response, competition, and female canine size in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 107, 401-416.
- Plavcan, J.M. (2000) Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. *Journal of Human Evolution*, 39, 327-344.
- Plavcan, J.M. (2001) Sexual dimorphism in primate evolution. *Yearbook of Physical Anthropology*, 44, 25-58.
- Plavcan, J.M. (2003) Scaling relationships between craniofacial sexual dimorphism and body mass dimorphism in primates: implications for the fossil record. *American Journal of Physical Anthropology*, 120, 38-60.
- Plavcan, J.M., Lockwood, C.A., Kimbel, W.H., Lague, M.R. & Harmon, E.H. (2005) Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* revisited: How strong is the case for a human-like pattern of dimorphism. *Journal of Human Evolution*, 48, 312-320.
- Plavcan, J.M. & van Schaik, C.P. (1992) Intrasexual Competition and canine dimorphism in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 87, 461-477.
- Plavcan, J.M. & van Schaik, C.P. (1994) Canine dimorphism. *Evolutionary Anthropology*, 208-214.
- Plavcan, J.M. & van Schaik, C.P. (1997) Intrasexual competition and body weight dimorphism in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 103, 37-68.
- Porter, A.M.W. (1999) The prediction of physique from the skeleton. *International Journal of Osteoarchaeology*, 9, 102-115.
- Radinsky, L. (1967) Relative brain size: a new measure. *Science*, 155, 836-838.
- Rak, Y. (1983) *The australopithecine face*. Academic Press, New York.
- Ravosa, M.J. (1990) Functional assessment of subfamily variation in maxillomandibular morphology among Old World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 82, 199-212.
- Read, D.W. (1975) Primate phylogeny, neutral mutations, and "molecular clocks". *Systematic Zoology*, 24, 209-221.
- Rendell, H.M., Hailwood, E.A. & Dennell, R.W. (1987) Magnetic polarity stratigraphy of Upper Siwalik Sub-Group, Soan Valley, Pakistan: implications for early human occupation of Asia. *Earth and Planetary Science Letters*, 85, 488-496.

- Reno, P.L., Meindl, R.S., McCollum, M.A. & Lovejoy, C.O. (2003) Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans. *PNAS*, 100, 9404-9409.
- Reno, P.L., Miendl, R.S., McCollum, M.A. & Lovejoy, C.O. (2005) The case is unchanged and remains robust: *Australopithecus afarensis* exhibits only moderate skeletal dimorphism. A reply to Plavcan *et al.* (2005). *Journal of Human Evolution* 49, 279-288.
- Reyment, R. (1991) *Multidimensional paleobiology*. Pergamon Press, New York.
- Richmond, B.G. & Strait, D.S. (2000) Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature*, 404, 382-385.
- Richmond, B.G. & Jungers, W.L. (1995) Size variation and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* and living hominoids. *Journal of Human Evolution*, 29, 229-245.
- Rightmire, G.P. (1986) Body size and encephalization in *Homo erectus*. *Anthropos (Brno)*, 23, 139-149.
- Rightmire, G.P. (1990) *The evolution of Homo erectus. Comparative anatomical studies of an extinct human species*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rightmire, P.G., Lordkipanidze, D. & Vekua, A. (2006) Anatomical descriptions, comparative studies and evolutionary significance of the hominin skulls from Dmanisi, Republic of Georgia. *Journal of Human Evolution*, 50, 115-141.
- Riquet, R. (1970) La race de Cro-Magnon: Abus de langage ou réalité objective? *L'Homme de Cro-Magnon. Anthropologie et archéologie* (ed. by G. Camps and G. Olivier), pp. 37-58. Centre de Recherches Anthropologiques, Préhistoriques et Ethnographiques, Paris.
- Robinson, J.T. (1954a) The genera and species of the Australopithecinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 12, 181-200.
- Robinson, J.T. (1954b) Prehominid dentition and hominid evolution. *Evolution*, 8, 324-334.
- Roebroeks, W. & van Kolfschoten, T. (1994) The earliest occupation of Europe: a short chronology. *Antiquity*, 68, 489-503.
- Roebroeks, W. (2001) Hominid behaviour and the earliest occupation of Europe: an exploration. *Journal of Human Evolution*, 41, 437-461.
- Ron, H. & Levi, S. (2001) When did hominids first leave Africa? New high-resolution paleomagnetic evidence from the Erk-El-Ahmar formation, Israel. *Geology*, 29, 887-890.
- Ronen, A. (1991) The Yiron-gravel lithic assemblage: artefacts older than 2.4 My in Israel. *Archäologisches Korrespondenzblatt*, 21, 159-164.
- Rosas, A. & Bemúdez de Castro, J.M. (1998) On the taxonomic affinities of the Dmanisi mandible (Georgia). *American Journal of Physical Anthropology*, 107, 145-162.
- Ruff, C.B., Trinkaus, E. & Holliday, T.W. (1997) Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature*, 387, 173-176.
- Ruvolo, M. (1997) Molecular phylogeny of the hominoids: inferences from multiple independent DNA sequences data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 14, 248-265.
- Sahnouni, M., Hadjouis, D., van der Made, J., Derradi, A.-K., Canals, A., Medig, M., Belahrech, H., Harichane, Z. & Rahbi, M. (2002) Further research at the Oldowan site of Ain Hanech, North-eastern Algeria. *Journal of Human Evolution*, 43, 925-937.
- Sarich, V. & Wilson, A.C. (1967a) Immunological time scale for hominid evolution. *Science*, 158, 1200-

- Sarich, V. & Wilson, A.C. (1967b) Rates of albumin evolution in primates. *PNAS*, 58, 142-148.
- Semaw, S., Renne, P., Harris, J.W.K., Feibel, C.S., Bernor, R.L., Fesseha, N. & Mowbray, K. (1997) 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature*, 385, 333-336.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K. & Coppens, Y. (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, 332, 137-144.
- Simpson, G.G. (1945) The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85, 1-350.
- Skelton, R.R. & McHenry, H.M. (1992) Evolutionary relationships among early hominids. *Journal of Human Evolution*, 23, 309-349.
- Skelton, R.R., McHenry, H.M. & Drawhorn, G.M. (1986) Phylogenetic analysis of early hominids. *Current Anthropology*, 27, 329-340.
- Skelton, R.R. & McHenry, H.M. (1992) Evolutionary relationships among early hominids. *Journal of Human Evolution*, 23, 309-349.
- Skinner, M.M., Gordon, A.D. & Collard, N.J. (en prensa) Mandibular size and shape variation in the hominins at Dmanisi, Republic of Georgia. *Journal of Human Evolution*.
- Smith, R.J. (1981) Interspecific scaling of maxillary canine size and shape in female primates: Relationships to social structure and diet. *Journal of Human Evolution*, 10, 165-173.
- Smith, R. (2002) Estimation of body mass in paleontology. *Journal of Human Evolution*, 43, 271-287.
- Smith, R.J. (1980) Rethinking allometry. *Journal of Theoretical Biology*, 87, 97-111.
- Smith, R.J. (1984) Comparative functional morphology of maximum mandibular opening (gape) in primates. *Food acquisition and processing in primates* (ed. by D.J. Chivers, B.A. Wood and A. Bilsborough), pp. 231-255. Plenum Press, New York.
- Smith, R.J. (1993) Bias in equations used to estimate fossil primate body mass. *Journal of Human Evolution*, 25, 31-41.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1969) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- Spencer, M.A. & Demes, B. (1993) Biomechanical analysis of masticatory system configuration in Neandertals and Inuits. *American Journal of Physical Anthropology*, 91, 1-20.
- Spencer, M.A. (1999) Constraints on masticatory system evolution in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 108, 483-506.
- Sponheimer, M. & Lee-Thorp, J.A. (1999) Isotopic evidence for the diet of an early hominid, *Australopithecus africanus*. *Science*, 283, 368-370.
- Sponheimer, M., Lee-Thorp, J., de Ruiter, D.C.D., Codron, J., Baugh, A.T. & Thackeray, F. (2005) Hominins, sedges, and termites: new carbon isotope data from the Sterkfontein valley and Kruger National Park. *Journal of Human Evolution*, 48, 301-312.
- Strait, D.S., Grine, F.E. & Moniz, M.A. (1997) A reappraisal of early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 32, 17-82.
- Susman, R.L. (1987) Pygmy chimpanzees and common chimpanzees: models for the behavioral ecology

- of the earliest hominids. *The evolution of human behavior: primate models* (ed. by W.G. Kinzey), pp. 72-86. State University of New York Press, Albany.
- Swisher, C.C., Curtis, G.H., Jacob, T., Getty, A.G., Suprijo, A. & Widiarmo, T. (1994) Age of the earliest known hominid in Java. *Science*, 263, 1118-1121.
- Templeton, A.R. (2002) Out of Africa again and again. *Nature*, 416, 45-51.
- Thomason, J.J. (1991) Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 2326-2333.
- Tobias, P.V. (1967) *Olduvai Gorge (Volume 2). The cranium and maxillary dentition of Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tobias, P.V. (1980) "*Australopithecus afarensis*" and *A. africanus*: critique and an alternative hypothesis. *Paleontologia Africana*, 23, 1-17.
- Tobias, P.V. (1987) The brain of *Homo habilis*: A new level of organization in cerebral evolution. *Journal of Human Evolution*, 16, 741-761.
- Tobias, P.V. (1991) *Olduvai Gorge, Vol. 4: The Skulls, Endocasts and Teeth of Homo Habilis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tobias, P.V. (1985) Single characters and the total morphological pattern redefined: the sorting effected by a selection of morphological features of the early hominids. *Ancestors: the hard evidence* (ed. by Eric Delson), pp. 94-101. Alan R. Liss, New York.
- Tuffreau, A. & Antoine, P. (1995) The earliest occupation of Europe: Continental Northwestern Europe. *The earliest occupation of Europe* (ed. by W. Roebroeks and T. van Kolfschoten), pp. 147-163. University of Leiden, Leiden.
- Ungar, P.S., Grine, F.E., Teaford, M.F. & El Zaatari, S. (2006) Dental microwear and diets of African early *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 50, 78-95.
- Vandermeersch, B. (1977) *Les hommes fossiles de Qafzeh (Israël)*. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Vekua, A., Lordkipanidze D., Rightmire, G.P., Agustí, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, G., Ponce de León, M., Tappen, M., Tvalchrelidze, M. & Zollikofer, C. (2002) A New skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science*, 297, 85-88.
- Vignaud, P., Dourson, P., Mackaye, H.T., Likies, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., de Bonis, L., Elsenmann, V., Etienne, M.-E., Geraads, D., Guy, F., Lehmann, T., Lihoreau, F., López-Martínez, N., Mouer-Chauviré, C., Otero, O., Rage, J.-C., Schuster, M., Viriot, L., Zazzo, A. & Brunet, M. (2002) Geology and paleontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature*, 418, 152-155.
- Walker, A., Leakey, R.E., Harris, J.M. & Brown, F.H. (1986) 2.5-Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 322.
- Walker, A. & Leakey, R.E.F. (1978) The hominids of East Turkana. *Scientific American*, 239, 54-66.
- Walker, A.C. & Leakey, R.E.F. (1988) The evolution of *Australopithecus boisei*. *Evolutionary history of the "robust" australopithecines* (ed. by F.E. Grine), pp. 247-258. Aldine de Gruyter, New York.
- Wanpo, H., Ciochon, R., Yumin, G., Larick, R., Qiren, F., Schwarcz, H., Yonge, C., de Vos, J. & Rink, W. (1995) Early *Homo* and associated artefacts from Asia. *Nature*, 378, 275-278.
- White, T.D. (1977) New fossil hominids from Laetolil, Tanzania. *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 197-230.

- White, T.D. (1980) Additional fossil hominids from Laetoli, Tanzania: 1976-1979 specimens. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 487-504a.
- White, T.D. (1995) African omnivores: global climatic change and Plio-Pleistocene hominids and suids. *Paleoclimate and evolution, with special emphasis on human origins* (ed. by E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge and L.H. Burckle), pp. 369-384. Yale University Press, New Haven.
- White, T.D., Johanson, D.C. & Kimbel, W.H. (1981) *Australopithecus africanus*: its phyletic position reconsidered. *South Africa Journal of Sciences*, 77, 445-470.
- White, T.D., Johanson, D.C. & Kimbel, W.H. (1983) *Australopithecus africanus* its phyletic position reconsidered. *New interpretations of apes and human ancestry* (ed. by R.L. Ciochon and R.S. Corrucini), pp. 721-780. Plenum Press, New York.
- White, T.D., Suwa, G., Hart, W.K., Walter, R.C., Woldegabriel, G., de Heinzelin, J., Desmond Clark, J., Asfaw, B. & Vrba, E. (1993) New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. *Nature*, 366, 261-265.
- White, T.D., Asfaw, B., DeGusta, D.G.H., Richards, G., Suwa, G. & Howell, F.C. (2003) Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 423, 742-747.
- White, T.D., Suwa, G. & Asfaw, B. (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 371, 306-312.
- White, T.D., Suwa, G. & Asfaw, B. (1995) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 375, 88.
- 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, 45-68.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W.C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C.E.G., Wrangham, R.W. & Boesch, C. (1999) Culture in chimpanzees. *Nature*, 399, 682-685.
- Wolpoff, M.H. (1974) Sagittal cresting in the South African australopithecines. *American Journal of Physical Anthropology*, 40, 397-408.
- Wolpoff, M.H. (1983) Australopithecines: The unwanted ancestors. *Hominid origins. Inquiries past and present* (ed. by K. Reichs), pp. 109-126. Washington University Press, Washington D.C.
- Wolpoff, M.H., Senut, B., Pickford, M. & Hawks, J. (2002) *Sahelanthropus* or '*Sahelpithecus*'? *Nature*, 419, 581-582.
- Wood, B. (1985) Early *Homo* in Kenya, and its systematic relationships. *Ancestors: the hard evidence* (ed. by E. Delson), pp. 206-214. Alan R. Liss, New York.
- Wood, B.A. (1978) Classification and phylogeny of East African hominids. *Recent advances in primatology* (ed. by D.J. Chivers and K.A. Joysey), pp. 351-372. Academic Press, New York.
- Wood, B.A. (1988) Are "robust" australopithecines a monophyletic group? *Evolutionary history of the "robust" australopithecines* (ed. by F.E. Grine), pp. 269-284. Aldine de Gruyter, New York.
- Wood, B.A. (1992a) Early hominid species and speciation. *Journal of Human Evolution*, 22, 351-365.
- Wood, B.A. (1992b) Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature*, 355, 783-790.
- Wood, B.A. & Chamberlain, A. (1987) The nature and affinities of the "robust" australopithecines: a review. *Journal of Human Evolution*, 16, 625-641.
- Wood, B.A. & Stack, C.G. (1980) Does allometry explain the differences between "gracile" and "robust" australopithecines? *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 55-62.

- Wood, B. Tooth size and shape and their relevance to studies of hominid evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 292, 65-76.
- Wood, B. (1991) *Koobi Fora Research Project 4. Hominid cranial remains*. Clarendon Press, Oxford.
- Wood, B. (1993) Early *Homo*. How many species? *Species, species concepts, and primate evolution* (ed. by William H. Kimbel & Lawrence B. Martin), pp. 485-522. Plenum Press, New York.
- Wood, B. & Aiello, L.C. (1998) Taxonomic and functional implications of mandibular scaling in early hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, 105, 523-538.
- Wood, B. & Collard, M. (1999) The human genus. *Science*, 284, 65-71.
- Wood, B. & Richmond, B.G. (2002) Human evolution: taxonomy and paleobiology. *Journal of Anatomy*, 196, 19-60.
- Wood, B.A. (1992) Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature*, 355, 783-790.
- Yamei, H., Potts, R., Baoyin, Y., Zhengtang, G., Deino, A., Wei, W., Clark, J., Guangmao, X. & Weiwen, H. (2000) Mid-Pleistocene acheulean-like stone technology of the Bose Basin, South China. *Science*, 287, 1622-1626.
- Zhu, R.X., Potts, R., Xie, F., Hoffman, K.A., Deng, C.L., Shi, C.D., Pan, Y.X., Wang, H.Q., Shi, R.P., Wang, Y.C., Shi, G.H. & Wu, N.Q. (2004) New evidence on the earliest human presence at high northern latitudes in northeast Asia. *Nature*, 431, 559-562.
- Zihlman, A.L. (1985) *Australopithecus afarensis*. Two sexes or two species? *Hominid evolution: past, present and future* (ed. by P.V. Tobias), pp. 213-220. Alan R. Liss, New York.
- Zollikofer, C.P.E., Ponce de León, M.S., Lieberman, D.E., Guy, F., Pilbeam, D., Likius, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P. & Brunet, M. (2005) Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature*, 434, 755-759.

| Especie | Individuo | SkL | NSkL | NSkH | bana | BiAstB | NSkB | SupraMastB | glbr | pobr | brl | BiPoB | SupFacH | SupFacL | SupFacB | BiOrbB | BiZygB |
|--|---|------------|-------|-------|-------|--------|-------|------------|-------|-------|-------|-------|---------|---------|---------|--------|--------|
| <i>S. tchadensis</i> | TM 266-01-060-1 | 211,0 | 173,0 | 86,0 | 105,0 | | 92,8 | 128,0 | | | | 124,0 | 79,2 | 132,9 | 102,0 | 91,0 | 132,8 |
| <i>A. afarensis</i> | AL 444-2 | 215,0 | 167,0 | 102,0 | 105,0 | 103,0 | 122,0 | 139,0 | 93,0 | | | 132,0 | 100,0 | 145,0 | | 95,0 | 167,0 |
| <i>A. africanus</i> | Sts 5 | 185,0 | 146,0 | 101,0 | 99,0 | 97,0 | 98,0 | 111,0 | 86,0 | | 76,0 | 95,0 | 77,0 | 127,0 | 94,0 | 83,0 | 126,0 |
| | Sts 71 | 164,0 | 129,0 | 88,0 | | 90,0 | 108,0 | | 73,0 | | 73,0 | 100,0 | 71,0 | 106,0 | 92,0 | 81,0 | 126,0 |
| <i>A. aethiopicus</i> | KNM-ER 17000 | 223,8 | 168,1 | 93,1 | | | 100,0 | 135,0 | | | | 131,0 | 99,0 | 149,4 | | 94,0 | 160,0 |
| <i>A. boisei</i> | KNM-ER 406 | 192,0 | 163,0 | 103,0 | 109,0 | 94,0 | 112,0 | 131,0 | 95,0 | | 80,0 | 126,0 | 88,0 | 135,0 | 115,0 | 100,0 | 179,0 |
| | KNM-ER 732 | | | | | 83,0 | 97,0 | 117,0 | 80,0 | | | 110,0 | 82,0 | | 90,0 | 82,0 | 143,0 |
| | OH 5 | 209,0 | 173,0 | 98,0 | 113,0 | 89,0 | 116,0 | 140,0 | | | 75,0 | 134,0 | 112,0 | 137,0 | 115,0 | 96,0 | 168,0 |
| <i>H. rudolfensis</i> | KNM-ER 1470 | 190,0 | 166,0 | 95,0 | | 112,0 | 126,0 | 138,0 | 91,0 | | 85,0 | 127,0 | 90,0 | 122,0 | 114,0 | 101,0 | 138,3 |
| <i>H. habilis</i> | KNM-ER 1813 | 171,0 | 149,0 | 90,0 | 84,0 | 90,0 | 104,0 | 113,0 | 77,0 | | 68,0 | 100,0 | 66,0 | 105,0 | 100,0 | 86,0 | 117,0 |
| | OH 24 | 166,0 | 145,0 | 89,0 | 71,0 | 90,0 | 118,0 | 120,0 | 89,0 | | 77,0 | 105,0 | 67,0 | 92,0 | 100,0 | 92,0 | 120,0 |
| <i>H. georgicus</i> | D 2700 | 178,5 | 155,0 | 101,5 | | 105,0 | 115,0 | | 95,0 | | 91,0 | 119,0 | 63,0 | 101,8 | | 90,0 | 124,0 |
| | D 2282 | 191,5 | 167,0 | 98,0 | | 103,0 | 116,0 | 135,0 | 81,0 | | 85,0 | | 81,0 | 122,4 | | 96,0 | 130,0 |
| <i>H. ergaster</i> | KNM-ER 3733 | 196,0 | 182,0 | 108,0 | 103,0 | 124,0 | 135,0 | 142,0 | 95,0 | | 79,0 | 121,0 | 83,0 | 120,0 | 119,0 | 104,0 | 138,0 |
| | KNM-ER 3883 | | 182,0 | 100,0 | 101,0 | 121,0 | 134,0 | 139,0 | 101,0 | | 86,0 | 124,0 | | | 120,0 | 108,0 | 150,0 |
| <i>H. erectus</i> | Sangiran 17 | 215,0 | 206,0 | 110,0 | 112,0 | 138,0 | 150,0 | 161,0 | | | 106,0 | 130,0 | 82,0 | 118,0 | 125,0 | 115,0 | 150,0 |
| <i>H. rhodesiensis</i> | Kabwe | 223,0 | 202,0 | 127,0 | 108,0 | | 145,0 | 145,0 | | | | | 87,1 | 128,6 | | 125,0 | 135,2 |
| <i>H. heidelbergensis</i> | Petralona | 223,5 | 209,0 | 128,0 | 110,0 | | 151,0 | 165,0 | | | | | 65,8 | 124,3 | | 126,0 | 158,6 |
| | SH Cranium 5 | 204,0 | 185,0 | 125,0 | 109,0 | 116,5 | 146,5 | 146,0 | | | 104,5 | 120,0 | 85,0 | 115,3 | 129,3 | 113,0 | 144,0 |
| | Steinheim | 196,5 | 185,0 | 110,0 | 98,0 | 107,0 | 132,0 | 132,0 | | | 97,5 | | 74,5 | 109,0 | 117,0 | 106,0 | 132,0 |
| <i>Homo sapiens idaltu</i> | BOU-VP-16/1 | 223,0 | 219,5 | 147,5 | | 117,0 | 155,0 | | 125,0 | | 129,0 | 130,0 | 79,0 | 111,0 | 112,0 | 126,0 | 142,0 |
| <i>H. sapiens</i> Pleistoceno (Próximo Oriente) | Qafzeh 3 | | | | | 121,0 | 147,0 | | | | | | | | 124,0 | | |
| | Qafzeh 6 | | 196,0 | | | 124,0 | 144,5 | | 114,0 | 117,0 | | | 75,0 | | 124,0 | 109,0 | 145,0 |
| | Qafzeh 9 | | 198,0 | | | 111,0 | 140,0 | | 115,0 | 121,0 | 129,0 | 125,0 | 72,0 | | 111,5 | | 130,0 |
| | Skhul IV | | 206,0 | | | 132,0 | 148,0 | | 118,0 | | 122,0 | | 79,0 | | 133,0 | | 160,0 |
| | Skhul V | | 192,0 | | | 122,0 | 143,0 | | 106,0 | | 120,0 | | 73,0 | | 122,0 | | 145,0 |
| | Skhul IX | | 213,0 | | | 120,0 | 145,0 | | 114,0 | | 112,0 | | 74,0 | | 124,0 | | 140,0 |
| <i>H. neanderthalensis</i> | Tabun I | | 183,0 | | | 120,0 | 141,0 | | 96,0 | | 114,0 | | 79,0 | | 113,0 | | 130,0 |
| | Amud I | | 215,0 | 139,0 | | 134,0 | 154,0 | | 120,0 | 121,0 | 112,0 | 139,0 | 89,0 | | | | 149,0 |
| | Shanidar I | 230,0 | 207,0 | 133,0 | | 120,0 | 152,0 | | 109,0 | 116,0 | | 133,0 | 88,0 | 105,4 | | | 144,0 |
| | La Chapelle-aux-Saints | 231,0 | 208,0 | 128,5 | 123,5 | 130,5 | 156,0 | | 110,0 | | 111,0 | 132,0 | 83,0 | 128,0 | 123,5 | | 153,0 |
| | La Ferrasie I | 225,1 | 207,5 | 135,0 | 120,0 | 125,0 | 158,0 | | 116,0 | | 112,0 | | 88,0 | 124,0 | 121,0 | | 148,5 |
| | Spy I | | 200,4 | | | 121,2 | 144,3 | | 102,8 | | 114,9 | | | | 119,4 | | |
| | Spy II | | 200,0 | | | 131,2 | 153,2 | | | | 109,0 | | | | | | |
| | Neanderthaler | | 199,2 | | | | 146,7 | | 117,4 | | 102,9 | | | | 118,8 | | |
| | Monte Circeo | | 204,0 | | | 124,0 | 155,0 | | 117,0 | | 109,0 | 145,0 | 87,0 | | 120,0 | | 147,0 |
| | La Quina 5 | | 203,0 | | | 109,3 | 138,0 | | 106,4 | | 102,9 | | | | 112,5 | | |
| | Saccopastore 1 | | 181,5 | 109,0 | 109,0 | 117,0 | 142,0 | | 142,0 | | | | 86,0 | 114,0 | 118,0 | 103,0 | |
| | Saccopastore 2 | | | | 114,0 | | | | | | | | 87,0 | 117,0 | 120,0 | 116,0 | 140,0 |
| | <i>H. sapiens</i> Pleistoceno (Europa) | Predmost I | | 189,0 | | | | 139,0 | | 107,0 | | 125,0 | | | | | |
| Predmost III | | | 201,5 | 135,0 | | | 143,5 | | 120,0 | 123,0 | 120,0 | | 77,4 | | 116,3 | | 144,0 |
| Predmost IV | | | 191,5 | 136,5 | 104,6 | | 143,5 | | 114,9 | 117,0 | 120,0 | | 67,2 | 104,6 | 106,3 | | 136,0 |
| Predmost IX | | | 185,0 | | | | 140,5 | | 112,0 | 106,5 | 120,0 | | 67,9 | | 114,9 | | 141,0 |

| Especie | Individuo | SkL | NSkL | NSkH | bana | BiAstB | NSkB | SupraMastB | glbr | pobr | brl | BiPoB | SupFacH | SupFacL | SupFacB | BiOrbB | BiZygB |
|------------------------|---------------------|-----|-------|-------|-------|--------|-------|------------|-------|-------|-------|-------|---------|---------|---------|--------|--------|
| | Predmost X | | 185,5 | | | | 144,0 | | 112,0 | | 107,0 | | 66,0 | | 112,2 | | 141,0 |
| | Combe Capelle | | 202,0 | 138,5 | 109,1 | | 134,0 | | 114,9 | 117,5 | 125,0 | | 79,4 | 99,5 | | | 137,0 |
| | Cro-Magnon I | | 202,5 | 132,5 | 101,6 | | 149,5 | | 125,0 | 121,5 | 118,5 | | 70,0 | 102,2 | 114,0 | | 140,5 |
| | Cro-Magnon II | | 192,5 | | | | 138,0 | | 114,7 | 111,0 | 122,0 | | 67,0 | | 109,5 | | |
| | Cro-Magnon III | | 202,5 | | | | 151,5 | | 126,0 | | 121,0 | | | | 110,8 | | |
| | Grotte de Enfants 4 | | 198,0 | | | | 151,0 | | | | 120,1 | | 68,1 | | 124,0 | | 156,0 |
| | Barma Grande | | 190,0 | | | | 136,0 | | 119,3 | | 112,1 | | | | | | 130,0 |
| | Barma Grande 1 | | 211,5 | | | | 134,0 | | | | | | | | | | |
| | Barma Grande 2 | | 205,0 | 158,0 | 113,0 | | 142,0 | | 122,9 | 132,0 | 143,1 | | 72,3 | 107,1 | 119,1 | | 143,5 |
| | Grotte de Enfants 5 | | 191,0 | | | | 131,0 | | 116,1 | | 120,9 | | 59,1 | | 108,6 | | 128,5 |
| | Grotte de Enfants 6 | | 192,0 | | | | 133,0 | | 116,0 | | 127,9 | | 62,3 | | 101,5 | | |
| | Chancelade | | 194,0 | 148,5 | 113,5 | | 137,5 | | 115,5 | 124,0 | 129,0 | | 77,2 | 105,0 | 110,1 | | 138,5 |
| | Obercassel 1 | | 195,0 | 137,5 | 104,1 | | 143,5 | | 118,9 | 113,5 | 113,4 | | 72,0 | 97,0 | 114,0 | | 153,0 |
| | Obercassel 2 | | 182,0 | 134,5 | 95,3 | | 129,5 | | 106,4 | 111,5 | 125,0 | | 66,7 | 86,5 | 101,0 | | 124,0 |
| | Abri Pataud | | 183,0 | 130,0 | 98,0 | | 138,0 | | 111,0 | 117,0 | 107,0 | | 66,0 | 101,0 | | 99,0 | 132,0 |
| | Cap-Blanc | | 186,0 | 138,0 | 104,0 | | 142,0 | | 105,0 | 117,0 | | | 75,0 | 101,0 | | | 138,0 |
| | Saint-Germain | | 185,5 | 125,0 | 91,5 | | 143,0 | | 111,0 | 110,0 | | | 69,0 | 92,5 | | | 134,0 |
| | Mas d'Azil | | 173,0 | 120,5 | | | 132,0 | | | | | | | | | | 132,0 |
| | Duruthy | | 178,0 | | | | 138,0 | | | 109,7 | | | | | | | 136,0 |
| | Laugerie Basse II | | 179,0 | | | | 134,0 | | | | | | | | | | |
| | Laugerie Basse III | | 172,0 | | | | 129,0 | | | | | | | | | | |
| | Laugerie Basse N | | 194,0 | 148,5 | 113,5 | | 137,5 | | 115,5 | 124,0 | | | 77,2 | 105,0 | | | 138,5 |
| | Laugerie Basse I | | 194,0 | | | | 142,0 | | | | | | | | | | 142,0 |
| | Abri Lafaye | | 187,0 | 134,0 | | | 135,0 | | | 114,0 | | | 69,0 | 103,0 | | | 132,0 |
| | Grimaldi I | | 192,0 | 135,5 | 99,0 | | 133,5 | | 116,0 | 124,5 | | | 62,3 | 100,0 | | | 130,0 |
| | Grimaldi II | | 191,0 | 133,5 | 102,0 | | 130,5 | | 116,1 | 114,5 | | | 59,1 | 105,5 | | | 128,5 |
| | Engis | | 197,0 | 146,0 | 102,0 | | 137,0 | | 116,5 | | | | | | | | |
| | Mladec I | | 198,5 | 138,0 | 103,4 | | 142,0 | | 113,9 | 117,5 | | | 70,0 | 104,2 | | | 132,5 |
| | Mladec V | | 206,0 | | | | 149,0 | | | | | | | | | | |
| | Brno I | | 192,0 | | | | 139,0 | | | | | | | | | | |
| | Brno II | | 204,0 | 140,0 | | | 134,0 | | | | | | | | | | |
| | Vestonice I | | 202,5 | | | | 148,0 | | | | | | | | | | |
| | Vestonice II | | 197,0 | | | | 135,0 | | | | | | | | | | |
| | Vestonice III | | 184,0 | 129,0 | | | 130,0 | | | 114,0 | | | | | | | 125,0 |
| | Roc de Sers I | | 185,0 | 129,0 | 101,2 | | 140,5 | | | | | | | | | | |
| | Roc de Sers II | | 187,0 | 138,0 | 104,3 | | 137,0 | | | | | | | | | | |
| | La Placard | | 175,0 | 128,0 | 98,0 | | 140,0 | | | | | | 58,0 | 91,0 | | | |
| | Veyrier II | | 191,0 | | | | 136,0 | | 115,0 | 116,0 | | | | | | | |
| | San Teodoro I | | 197,0 | 143,0 | 103,0 | | 136,0 | | | 131,0 | | | 67,0 | 103,0 | | | 135,0 |
| | San Teodoro II | | 192,0 | 143,0 | 100,0 | | 144,0 | | | 129,0 | | | 66,0 | 95,0 | | | 135,0 |
| | San Teodoro III | | 195,0 | 149,0 | 109,0 | | 134,0 | | | 137,0 | | | 73,0 | 90,0 | | | 141,0 |
| | San Teodoro IV | | 190,0 | 130,0 | | | 146,0 | | | | | | | | | | |
| H. floresiensis | LB-1 | | 143,0 | 89,0 | 81,0 | 97,0 | 110,0 | 113,0 | | | | | 53,0 | 88,0 | | | 117,0 |

| Especie | Individuo | SkL | NSkL | NSkH | bana | BiAstB | NSkB | SupraMastB | glbr | pobr | brl | BiPoB | SupFacH | SupFacL | SupFacB | BiOrbB | BiZygB |
|--------------------------------------|-----------|-------|-------|------|-------|--------|-------|------------|------|------|------|-------|---------|---------|---------|--------|--------|
| <i>Pan paniscus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | 21,0 | 22,0 | 23,0 | 22,0 | 21,0 | 23,0 | 23,0 | 22,0 | 21,0 | 13,0 | 22,0 | 21,0 | 21,0 | 21,0 | 21,0 | 21,0 |
| x(t) | | 163,6 | 124,6 | 86,3 | 90,2 | 75,6 | 96,2 | 108,0 | 66,9 | 80,3 | 63,6 | 98,0 | 75,5 | 109,0 | 89,9 | 78,3 | 114,0 |
| sd(t) | | 4,0 | 3,3 | 2,5 | 3,1 | 3,6 | 4,0 | 3,9 | 3,0 | 2,3 | 4,1 | 3,3 | 4,0 | 5,4 | 4,4 | 3,4 | 6,3 |
| max(t) | | 169,5 | 129,0 | 91,0 | 98,9 | 83,3 | 102,5 | 121,6 | 71,1 | 85,1 | 72,0 | 105,4 | 82,7 | 117,6 | 97,3 | 83,5 | 127,6 |
| min(t) | | 154,0 | 118,2 | 82,0 | 84,8 | 67,6 | 89,5 | 101,7 | 58,7 | 75,9 | 57,2 | 93,0 | 65,9 | 98,0 | 78,2 | 69,8 | 103,7 |
| n(m) | | 9,0 | 10,0 | 11,0 | 10,0 | 10,0 | 11,0 | 11,0 | 10,0 | 10,0 | 7,0 | 10,0 | 9,0 | 9,0 | 10,0 | 10,0 | 9,0 |
| x(m) | | 163,2 | 124,3 | 86,2 | 90,6 | 74,6 | 94,1 | 108,1 | 67,0 | 80,3 | 63,9 | 97,7 | 75,3 | 108,8 | 89,3 | 77,1 | 114,9 |
| sd(m) | | 3,1 | 3,3 | 2,8 | 4,3 | 3,5 | 3,3 | 5,2 | 2,5 | 2,5 | 5,2 | 3,7 | 3,4 | 5,5 | 4,9 | 3,7 | 6,5 |
| max(m) | | 169,2 | 128,5 | 91,0 | 98,9 | 79,8 | 98,5 | 121,6 | 71,1 | 85,1 | 72,0 | 105,4 | 78,9 | 117,4 | 94,4 | 80,7 | 127,6 |
| min(m) | | 158,2 | 118,3 | 82,5 | 84,8 | 67,6 | 89,5 | 101,7 | 62,5 | 77,3 | 57,2 | 94,9 | 69,2 | 98,0 | 78,2 | 69,8 | 103,7 |
| n(f) | | 12,0 | 12,0 | 12,0 | 12,0 | 11,0 | 12,0 | 12,0 | 12,0 | 11,0 | 6,0 | 12,0 | 12,0 | 12,0 | 11,0 | 11,0 | 12,0 |
| x(f) | | 164,0 | 124,9 | 86,5 | 89,8 | 76,4 | 98,1 | 107,9 | 66,9 | 80,3 | 63,2 | 98,2 | 75,6 | 109,1 | 90,4 | 79,5 | 113,4 |
| sd(f) | | 4,6 | 3,4 | 2,2 | 1,9 | 3,6 | 3,8 | 2,3 | 3,5 | 2,4 | 2,9 | 3,0 | 4,6 | 5,5 | 4,0 | 2,8 | 6,4 |
| max(f) | | 169,5 | 129,0 | 89,0 | 92,9 | 83,3 | 102,5 | 111,8 | 70,8 | 83,6 | 66,7 | 103,1 | 82,7 | 117,6 | 97,3 | 83,5 | 126,7 |
| min(f) | | 154,0 | 118,2 | 82,0 | 87,2 | 71,4 | 89,5 | 105,1 | 58,7 | 75,9 | 59,4 | 93,0 | 65,9 | 101,6 | 84,0 | 74,1 | 105,5 |
| <i>P. troglodytes schweinfurthii</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | 25,0 | 25,0 | 24,0 | 24,0 | 17,0 | 25,0 | 25,0 | 25,0 | 25,0 | 18,0 | 25,0 | 25,0 | 24,0 | 25,0 | 25,0 | 23,0 |
| x(t) | | 192,4 | 134,8 | 88,9 | 100,4 | 78,7 | 100,4 | 121,3 | 70,8 | 86,3 | 62,9 | 108,1 | 85,1 | 136,0 | 103,2 | 85,8 | 127,4 |
| sd(t) | | 7,9 | 4,8 | 2,9 | 3,7 | 5,2 | 3,5 | 6,5 | 3,1 | 4,1 | 7,1 | 6,0 | 7,4 | 7,1 | 5,4 | 4,4 | 8,1 |
| max(t) | | 206,0 | 143,5 | 94,8 | 107,7 | 85,0 | 107,2 | 130,8 | 76,6 | 93,0 | 74,7 | 118,0 | 100,1 | 144,2 | 114,6 | 94,7 | 138,4 |
| min(t) | | 172,0 | 124,1 | 83,2 | 91,7 | 66,3 | 92,7 | 106,1 | 65,9 | 77,5 | 50,9 | 95,9 | 67,7 | 120,3 | 95,0 | 78,8 | 109,0 |
| n(m) | | 17,0 | 17,0 | 16,0 | 16,0 | 12,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 11,0 | 17,0 | 17,0 | 16,0 | 17,0 | 17,0 | 16,0 |
| x(m) | | 194,3 | 135,9 | 89,6 | 100,8 | 79,4 | 101,9 | 124,0 | 71,3 | 87,8 | 64,8 | 109,9 | 87,7 | 137,5 | 105,4 | 86,9 | 130,7 |
| sd(m) | | 7,1 | 4,7 | 2,8 | 3,1 | 4,4 | 2,5 | 4,5 | 3,2 | 3,2 | 6,2 | 4,8 | 6,1 | 6,6 | 4,5 | 4,3 | 5,3 |
| max(m) | | 206,0 | 143,5 | 94,8 | 107,7 | 84,8 | 107,2 | 130,8 | 76,6 | 93,0 | 74,7 | 118,0 | 100,1 | 144,2 | 114,6 | 94,7 | 138,4 |
| min(m) | | 180,0 | 125,4 | 83,2 | 96,4 | 69,3 | 97,9 | 115,3 | 66,2 | 79,5 | 54,0 | 98,6 | 76,7 | 124,5 | 95,8 | 78,8 | 120,7 |
| n(f) | | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 5,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 7,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 7,0 |
| x(f) | | 188,1 | 132,5 | 87,5 | 99,7 | 77,0 | 97,1 | 115,7 | 69,8 | 83,1 | 60,1 | 104,3 | 79,5 | 133,1 | 98,5 | 83,3 | 119,7 |
| sd(f) | | 8,3 | 4,5 | 2,7 | 4,8 | 6,8 | 3,1 | 6,8 | 2,9 | 4,0 | 7,9 | 6,9 | 7,1 | 7,6 | 4,0 | 3,9 | 8,4 |
| max(f) | | 199,2 | 138,0 | 91,9 | 103,7 | 85,0 | 101,2 | 125,6 | 75,5 | 87,9 | 72,1 | 115,9 | 90,0 | 144,2 | 105,5 | 89,2 | 130,1 |
| min(f) | | 172,0 | 124,1 | 83,7 | 91,7 | 66,3 | 92,7 | 106,1 | 65,9 | 77,5 | 50,9 | 95,9 | 67,7 | 120,3 | 95,0 | 79,0 | 109,0 |
| <i>P. t. verus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | 16,0 | 14,0 | 16,0 | 16,0 | 15,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 9,0 | 17,0 | 16,0 | 15,0 | 17,0 | 17,0 | 15,0 |
| x(t) | | 187,9 | 131,6 | 88,0 | 99,3 | 78,4 | 97,2 | 120,3 | 70,1 | 85,5 | 57,6 | 106,7 | 82,3 | 133,2 | 102,0 | 89,1 | 125,8 |
| sd(t) | | 6,8 | 5,3 | 4,5 | 3,8 | 3,9 | 3,5 | 4,5 | 4,2 | 3,7 | 4,2 | 3,2 | 4,8 | 6,4 | 4,3 | 3,1 | 4,8 |
| max(t) | | 199,9 | 143,7 | 97,9 | 107,8 | 84,9 | 102,0 | 126,9 | 78,9 | 91,8 | 65,9 | 111,7 | 92,0 | 142,4 | 110,6 | 95,6 | 136,7 |
| min(t) | | 178,5 | 120,0 | 82,4 | 93,5 | 70,3 | 90,5 | 112,9 | 63,5 | 78,9 | 52,8 | 102,2 | 73,1 | 119,0 | 96,2 | 84,4 | 118,0 |
| n(f) | | 6,0 | 3,0 | 6,0 | 6,0 | 5,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 4,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 5,0 |
| x(f) | | 190,8 | 137,0 | 89,5 | 97,5 | 79,8 | 99,5 | 122,3 | 73,7 | 87,9 | 60,7 | 107,5 | 82,7 | 133,9 | 103,3 | 90,3 | 130,9 |
| sd(f) | | 9,2 | 5,9 | 4,9 | 3,3 | 4,1 | 1,6 | 3,6 | 3,5 | 1,7 | 4,3 | 3,2 | 6,2 | 9,2 | 5,1 | 3,7 | 3,4 |
| max(f) | | 199,9 | 143,7 | 97,9 | 102,8 | 84,9 | 101,5 | 126,7 | 78,9 | 90,7 | 65,9 | 111,7 | 92,0 | 142,4 | 110,6 | 95,6 | 136,7 |

| Especie | Individuo | SkL | NSkL | NSkH | bana | BiAstB | NSkB | SupraMastB | glbr | pobr | brl | BiPoB | SupFacH | SupFacL | SupFacB | BiOrbB | BiZygB |
|---------------------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|------------|-------|-------|------|-------|---------|---------|---------|--------|--------|
| min(f) | | 178,5 | 132,8 | 83,8 | 94,2 | 74,4 | 96,5 | 117,1 | 68,9 | 86,3 | 55,5 | 102,2 | 73,1 | 119,0 | 97,3 | 84,6 | 128,3 |
| n(m) | | 10,0 | 11,0 | 10,0 | 10,0 | 10,0 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 5,0 | 11,0 | 10,0 | 9,0 | 11,0 | 11,0 | 10,0 |
| x(m) | | 186,2 | 130,2 | 87,1 | 100,4 | 77,8 | 95,9 | 119,2 | 68,2 | 84,3 | 55,1 | 106,3 | 82,1 | 132,8 | 101,3 | 88,4 | 123,2 |
| sd(m) | | 4,5 | 4,3 | 4,2 | 3,8 | 3,9 | 3,7 | 4,7 | 3,1 | 3,9 | 2,0 | 3,3 | 4,2 | 4,3 | 3,8 | 2,7 | 2,8 |
| max(m) | | 191,8 | 135,1 | 95,8 | 107,8 | 82,0 | 102,0 | 126,9 | 74,8 | 91,8 | 58,1 | 110,8 | 88,6 | 138,1 | 108,3 | 93,3 | 127,1 |
| min(m) | | 179,5 | 120,0 | 82,4 | 93,5 | 70,3 | 90,5 | 112,9 | 63,5 | 78,9 | 52,8 | 102,2 | 75,3 | 125,8 | 96,2 | 84,4 | 118,0 |
| <i>P. t. troglodytes</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | 28,0 | 25,0 | 27,0 | 26,0 | 23,0 | 28,0 | 28,0 | 28,0 | 28,0 | 18,0 | 28,0 | 28,0 | 27,0 | 28,0 | 28,0 | 27,0 |
| x(t) | | 191,5 | 133,4 | 87,5 | 99,2 | 80,2 | 97,8 | 120,1 | 73,7 | 86,0 | 60,9 | 109,0 | 86,7 | 134,8 | 105,4 | 88,7 | 126,6 |
| sd(t) | | 6,3 | 5,2 | 2,8 | 4,2 | 4,6 | 4,0 | 7,8 | 4,7 | 3,5 | 3,9 | 6,8 | 6,7 | 6,6 | 4,8 | 3,8 | 8,5 |
| max(t) | | 211,0 | 145,9 | 92,9 | 108,2 | 91,2 | 105,5 | 136,7 | 82,5 | 94,8 | 67,2 | 123,3 | 98,6 | 148,5 | 115,7 | 100,2 | 150,8 |
| min(t) | | 182,2 | 124,3 | 82,2 | 93,3 | 74,4 | 87,5 | 106,4 | 66,1 | 78,7 | 52,4 | 96,2 | 72,2 | 121,0 | 97,5 | 83,1 | 113,7 |
| n(m) | | 15,0 | 14,0 | 15,0 | 15,0 | 12,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 8,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 14,0 |
| x(m) | | 194,1 | 136,2 | 87,9 | 100,3 | 82,2 | 98,0 | 123,0 | 74,4 | 86,8 | 61,5 | 111,9 | 88,1 | 137,3 | 106,6 | 89,4 | 130,8 |
| sd(m) | | 7,2 | 6,0 | 3,0 | 4,4 | 4,5 | 3,5 | 6,3 | 5,1 | 3,2 | 5,1 | 5,7 | 7,0 | 6,7 | 4,4 | 4,1 | 7,2 |
| max(m) | | 211,0 | 145,9 | 92,9 | 108,2 | 91,2 | 105,5 | 136,7 | 82,5 | 94,8 | 67,2 | 123,3 | 96,7 | 148,5 | 115,7 | 100,2 | 150,8 |
| min(m) | | 182,4 | 124,3 | 82,2 | 93,3 | 75,9 | 92,5 | 116,7 | 66,6 | 82,4 | 52,4 | 103,7 | 72,2 | 123,5 | 98,9 | 84,5 | 122,7 |
| n(f) | | 13,0 | 11,0 | 12,0 | 11,0 | 11,0 | 13,0 | 13,0 | 13,0 | 13,0 | 10,0 | 13,0 | 13,0 | 12,0 | 13,0 | 13,0 | 13,0 |
| x(f) | | 191,1 | 132,1 | 87,5 | 99,1 | 78,6 | 96,8 | 114,7 | 71,8 | 84,4 | 59,9 | 105,1 | 86,1 | 133,9 | 103,6 | 88,1 | 120,7 |
| sd(f) | | 5,5 | 4,0 | 2,7 | 4,1 | 4,3 | 4,4 | 5,5 | 3,3 | 3,3 | 2,5 | 5,8 | 6,6 | 6,7 | 4,8 | 3,4 | 5,4 |
| max(f) | | 201,0 | 138,6 | 90,5 | 108,0 | 90,3 | 103,5 | 124,9 | 76,8 | 90,2 | 63,9 | 115,8 | 98,6 | 142,0 | 113,4 | 94,3 | 132,7 |
| min(f) | | 184,7 | 124,3 | 82,2 | 93,3 | 75,9 | 92,5 | 116,7 | 68,5 | 83,8 | 52,4 | 104,9 | 74,1 | 123,5 | 98,9 | 85,0 | 122,7 |
| <i>Gorilla gorilla gorilla</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | 30,0 | 30,0 | 29,0 | 29,0 | 13,0 | 30,0 | 29,0 | 30,0 | 30,0 | | 30,0 | 29,0 | 29,0 | 30,0 | 30,0 | 30,0 |
| x(t) | | 260,7 | 174,8 | 100,6 | 125,8 | 99,6 | 102,6 | 149,9 | 85,7 | 98,2 | | 130,7 | 113,7 | 178,8 | 125,9 | 106,1 | 159,8 |
| sd(t) | | 34,7 | 22,5 | 4,4 | 9,7 | 5,1 | 3,9 | 18,8 | 9,7 | 6,1 | | 12,2 | 12,6 | 20,7 | 12,5 | 8,8 | 16,8 |
| max(t) | | 309,1 | 217,8 | 108,5 | 141,0 | 113,2 | 114,0 | 195,9 | 108,2 | 116,2 | | 151,6 | 141,9 | 208,6 | 150,1 | 124,1 | 185,0 |
| min(t) | | 215,0 | 148,7 | 92,2 | 109,5 | 94,4 | 95,0 | 124,4 | 64,6 | 89,4 | | 111,8 | 89,0 | 143,5 | 100,9 | 89,6 | 135,2 |
| n(m) | | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 1,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 |
| x(m) | | 293,3 | 193,9 | 103,5 | 133,8 | 113,2 | 102,9 | 164,6 | 93,0 | 101,7 | | 141,6 | 122,5 | 196,6 | 136,8 | 113,3 | 175,3 |
| sd(m) | | 12,0 | 15,3 | 3,1 | 5,3 | | 4,7 | 14,6 | 7,1 | 6,5 | | 6,3 | 9,1 | 9,4 | 5,8 | 5,1 | 6,0 |
| max(m) | | 309,1 | 217,8 | 108,5 | 141,0 | 113,2 | 114,0 | 195,9 | 108,2 | 116,2 | | 151,6 | 141,9 | 208,6 | 150,1 | 124,1 | 185,0 |
| min(m) | | 276,0 | 172,4 | 98,0 | 121,2 | 113,2 | 95,0 | 143,5 | 81,0 | 92,5 | | 131,0 | 110,6 | 177,0 | 125,8 | 104,4 | 163,0 |
| n(f) | | 15,0 | 15,0 | 14,0 | 14,0 | 12,0 | 15,0 | 14,0 | 15,0 | 15,0 | | 15,0 | 14,0 | 14,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 |
| x(f) | | 228,1 | 155,7 | 97,6 | 117,3 | 98,5 | 102,3 | 134,1 | 78,4 | 94,7 | | 119,8 | 104,3 | 159,7 | 115,1 | 98,9 | 144,2 |
| sd(f) | | 8,3 | 5,6 | 3,4 | 4,8 | 3,2 | 3,1 | 4,0 | 5,7 | 2,9 | | 3,9 | 8,4 | 8,4 | 6,0 | 4,6 | 5,4 |
| max(f) | | 241,8 | 164,3 | 101,2 | 123,5 | 104,1 | 107,0 | 138,5 | 85,6 | 101,0 | | 124,3 | 115,7 | 175,0 | 125,3 | 104,4 | 151,7 |
| min(f) | | 215,0 | 148,7 | 92,2 | 109,5 | 94,4 | 97,5 | 124,4 | 64,6 | 89,4 | | 111,8 | 89,0 | 143,5 | 100,9 | 89,6 | 135,2 |
| <i>Pongo pygmaeus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | 14,0 | 14,0 | 14,0 | 14,0 | | 14,0 | 14,0 | 14,0 | 14,0 | | 14,0 | 14,0 | 14,0 | 13,0 | 14,0 | 14,0 |
| x(t) | | 211,7 | 121,7 | 94,9 | 97,0 | | 92,5 | 130,1 | 64,2 | 90,9 | | 114,1 | 97,2 | 155,1 | 92,0 | 80,1 | 144,1 |
| sd(t) | | 22,7 | 9,0 | 5,7 | 9,4 | | 4,9 | 14,5 | 4,9 | 5,6 | | 11,9 | 16,1 | 20,8 | 7,9 | 6,6 | 20,0 |
| max(t) | | 257,0 | 139,5 | 106,0 | 110,0 | | 100,5 | 158,9 | 71,9 | 100,1 | | 132,5 | 131,4 | 190,0 | 105,3 | 93,0 | 173,2 |

| Especie | Individuo | SkL | NSkL | NSkH | bana | BiAstB | NSkB | SupraMastB | glbr | pobr | brl | BiPoB | SupFacH | SupFacL | SupFacB | BiOrbB | BiZygB | |
|------------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|------------|-------|-------|-------|-------|---------|---------|---------|--------|--------|-------|
| min(t) | | 184,3 | 110,3 | 89,0 | 85,7 | | 84,5 | 114,7 | 56,7 | 82,9 | | 96,5 | 75,7 | 123,5 | 78,9 | 70,7 | 118,2 | |
| n(m) | | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 6,0 | 7,0 | 7,0 | |
| x(m) | | 231,3 | 129,2 | 98,4 | 105,5 | | 96,4 | 141,8 | 65,5 | 94,7 | | 124,4 | 109,5 | 173,2 | 98,2 | 84,2 | 162,5 | |
| sd(m) | | 13,0 | 6,3 | 5,8 | 3,4 | | 3,1 | 11,0 | 5,2 | 5,3 | | 6,3 | 11,7 | 10,5 | 4,5 | 5,8 | 6,0 | |
| max(m) | | 257,0 | 139,5 | 106,0 | 110,0 | | 100,5 | 158,9 | 71,9 | 100,1 | | 132,5 | 131,4 | 190,0 | 105,3 | 93,0 | 173,2 | |
| min(m) | | 218,5 | 118,7 | 91,8 | 101,0 | | 92,5 | 124,7 | 57,8 | 87,3 | | 116,1 | 93,9 | 156,8 | 92,2 | 75,2 | 154,4 | |
| n(f) | | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | |
| x(f) | | 192,1 | 114,3 | 91,4 | 88,5 | | 88,6 | 118,4 | 62,9 | 87,2 | | 103,8 | 84,9 | 137,0 | 86,7 | 76,0 | 125,7 | |
| sd(f) | | 7,3 | 2,5 | 2,6 | 3,1 | | 2,4 | 3,5 | 4,7 | 2,8 | | 4,4 | 8,4 | 7,8 | 6,1 | 4,5 | 6,3 | |
| max(f) | | 205,4 | 118,5 | 95,1 | 93,5 | | 91,8 | 124,2 | 70,7 | 92,0 | | 111,0 | 100,2 | 146,0 | 95,8 | 83,2 | 136,5 | |
| min(f) | | 184,3 | 110,3 | 89,0 | 85,7 | | 84,5 | 114,7 | 56,7 | 82,9 | | 96,5 | 75,7 | 123,5 | 78,9 | 70,7 | 118,2 | |
| H. sapiens (Actuales) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| La Torrecilla | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | 51,0 | 90,0 | 89,0 | 89,0 | | 90,0 | 90,0 | 73,0 | 89,0 | 89,0 | 90,0 | 90,0 | 67,0 | 65,0 | 60,0 | 69,0 | 82,0 |
| x(t) | | 194,2 | 180,4 | 132,0 | 98,8 | | 105,7 | 134,0 | 127,7 | 109,4 | 126,3 | 114,6 | 116,6 | 67,7 | 94,7 | 100,7 | 93,9 | 124,0 |
| sd(t) | | 8,4 | 6,8 | 6,4 | 4,6 | | 4,7 | 5,0 | 5,8 | 5,2 | 5,0 | 7,3 | 5,1 | 5,2 | 5,6 | 4,6 | 4,2 | 6,2 |
| max(t) | | 215,0 | 198,0 | 141,0 | 106,0 | | 116,0 | 144,0 | 140,0 | 118,0 | 136,2 | 133,0 | 127,0 | 75,9 | 104,0 | 106,6 | 98,8 | 137,0 |
| min(t) | | 175,5 | 167,0 | 119,0 | 87,0 | | 97,0 | 124,0 | 112,6 | 95,0 | 116,2 | 95,0 | 104,0 | 58,0 | 83,0 | 92,2 | 86,0 | 113,0 |
| n(m) | | 26,0 | 43,0 | 43,0 | 43,0 | | 43,0 | 43,0 | 32,0 | 43,0 | 42,0 | 43,0 | 43,0 | 33,0 | 31,0 | 29,0 | 34,0 | 38,0 |
| x(m) | | 198,8 | 184,5 | 135,3 | 101,4 | | 107,2 | 135,9 | 130,9 | 111,4 | 128,6 | 118,1 | 119,4 | 70,3 | 97,8 | 103,1 | 95,9 | 128,8 |
| sd(m) | | 6,0 | 6,2 | 5,4 | 4,6 | | 4,8 | 5,0 | 6,3 | 4,6 | 4,3 | 6,2 | 5,3 | 4,3 | 4,7 | 4,8 | 4,3 | 5,0 |
| max(m) | | 215,0 | 198,0 | 148,0 | 109,0 | | 118,0 | 146,0 | 145,5 | 121,0 | 136,7 | 133,0 | 131,0 | 79,3 | 109,0 | 113,5 | 103,8 | 138,0 |
| min(m) | | 186,0 | 167,0 | 125,0 | 87,0 | | 97,0 | 127,0 | 112,6 | 102,0 | 121,5 | 105,0 | 107,0 | 64,3 | 87,0 | 94,0 | 86,2 | 114,0 |
| n(f) | | 25,0 | 47,0 | 46,0 | 46,0 | | 47,0 | 47,0 | 41,0 | 46,0 | 47,0 | 47,0 | 47,0 | 34,0 | 34,0 | 31,0 | 35,0 | 44,0 |
| x(f) | | 189,3 | 176,6 | 128,9 | 96,4 | | 104,3 | 132,4 | 125,1 | 107,7 | 124,2 | 111,4 | 114,0 | 65,2 | 91,9 | 98,4 | 91,9 | 119,9 |
| sd(f) | | 7,8 | 4,9 | 5,6 | 3,2 | | 4,1 | 4,4 | 3,8 | 5,1 | 4,7 | 6,7 | 3,4 | 4,7 | 4,9 | 3,0 | 3,1 | 3,5 |
| max(f) | | 205,0 | 187,0 | 140,0 | 105,0 | | 115,0 | 142,0 | 134,0 | 121,0 | 138,2 | 133,0 | 122,0 | 78,0 | 106,0 | 104,2 | 97,5 | 128,0 |
| min(f) | | 175,5 | 169,0 | 119,0 | 90,0 | | 97,0 | 124,0 | 117,0 | 95,0 | 116,2 | 95,0 | 104,0 | 58,0 | 83,0 | 92,2 | 86,0 | 113,0 |
| H. sapiens (Actuales) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Tohoku | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | | 46,0 | 44,0 | 48,0 | | 49,0 | 43,0 | | 44,0 | | 44,0 | 49,0 | 47,0 | 46,0 | | 49,0 | 49,0 |
| x(t) | | | 177,6 | 134,4 | 99,2 | | 105,3 | 136,5 | | 101,2 | | 111,5 | 121,8 | 68,4 | 96,9 | | 95,2 | 126,9 |
| sd(t) | | | 7,1 | 5,3 | 5,4 | | 5,6 | 5,7 | | 4,8 | | 6,8 | 5,9 | 7,3 | 5,3 | | 5,0 | 8,0 |
| max(t) | | | 194,0 | 143,0 | 109,0 | | 118,0 | 152,0 | | 112,0 | | 137,0 | 132,0 | 86,0 | 105,0 | | 105,0 | 142,0 |
| min(t) | | | 164,0 | 121,0 | 85,0 | | 94,0 | 126,0 | | 92,0 | | 97,0 | 106,0 | 52,0 | 81,0 | | 81,0 | 105,0 |
| n(m) | | | 23,0 | 23,0 | 25,0 | | 26,0 | 22,0 | | 23,0 | | 23,0 | 26,0 | 26,0 | 25,0 | | 26,0 | 26,0 |
| x(m) | | | 180,6 | 136,7 | 100,7 | | 105,9 | 138,7 | | 103,7 | | 114,0 | 123,4 | 66,7 | 97,5 | | 95,3 | 129,0 |
| sd(m) | | | 7,0 | 4,3 | 5,8 | | 5,9 | 5,8 | | 4,3 | | 6,9 | 6,3 | 5,6 | 5,7 | | 5,0 | 8,5 |
| max(m) | | | 194,0 | 143,0 | 109,0 | | 118,0 | 152,0 | | 112,0 | | 137,0 | 132,0 | 80,0 | 105,0 | | 103,0 | 140,0 |
| min(m) | | | 164,0 | 126,0 | 85,0 | | 95,0 | 127,0 | | 96,0 | | 102,0 | 106,0 | 52,0 | 81,0 | | 81,0 | 105,0 |
| n(f) | | | 23,0 | 21,0 | 23,0 | | 23,0 | 21,0 | | 21,0 | | 21,0 | 23,0 | 21,0 | 21,0 | | 23,0 | 23,0 |
| x(f) | | | 174,5 | 131,8 | 97,6 | | 104,6 | 134,3 | | 98,5 | | 108,9 | 120,0 | 70,5 | 96,1 | | 95,1 | 124,4 |
| sd(f) | | | 5,8 | 5,1 | 4,6 | | 5,3 | 4,8 | | 3,8 | | 5,7 | 4,9 | 8,6 | 4,8 | | 5,2 | 6,7 |

| Especie | Individuo | SKL | NSkL | NSkH | bana | BiAstB | NSkB | SupraMastB | glbr | pobr | brl | BiPoB | SupFacH | SupFacL | SupFacB | BiOrbB | BiZygB |
|-------------------------------|-----------|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|------------|--------------|------|--------------|--------------|-------------|--------------|---------|--------------|--------------|
| max(f) | | | 184,0 | 142,0 | 108,0 | 115,0 | 144,0 | | 106,0 | | 118,0 | 131,0 | 86,0 | 103,0 | | 105,0 | 142,0 |
| min(f) | | | 164,0 | 121,0 | 88,0 | 94,0 | 126,0 | | 92,0 | | 97,0 | 112,0 | 59,0 | 85,0 | | 82,0 | 112,0 |
| <i>H. sapiens (Australia)</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n(t) | | | 40,0 | 33,0 | 32,0 | 41,0 | 41,0 | | 42,0 | | | | 30,0 | 24,0 | | 35,0 | 11,0 |
| x(t) | | | 194,3 | 140,3 | 104,2 | 111,7 | 136,6 | | 116,2 | | | | 72,4 | 108,3 | | 105,7 | 142,5 |
| sd(t) | | | 8,3 | 5,8 | 4,7 | 5,9 | 4,9 | | 7,2 | | | | 5,2 | 4,7 | | 11,5 | 5,6 |
| max(t) | | | 211,0 | 153,0 | 113,0 | 129,0 | 145,0 | | 134,0 | | | | 82,0 | 120,0 | | 119,0 | 150,0 |
| min(t) | | | 176,0 | 127,0 | 90,0 | 96,0 | 119,0 | | 97,0 | | | | 57,0 | 99,0 | | 45,0 | 134,0 |

| BiMaxB | OB | OH | NasW | NasH | MaxAlvB | PalB | PalL | CBL | CMD | M1BL | M1MD |
|--------|------|------|------|------|---------|------|------|------|------|------|------|
| | 37,5 | 35,0 | 26,0 | | 60,0 | 37,8 | 76,0 | 10,2 | | | 11,2 |
| | 40,0 | 37,0 | 25,0 | 67,0 | 82,0 | 41,0 | 75,0 | 10,4 | 11,5 | 13,5 | 15,0 |
| 106,0 | 34,0 | 29,0 | 26,0 | 47,0 | 66,0 | 30,0 | 69,0 | | | | |
| 96,0 | 34,0 | 31,0 | 24,0 | 47,0 | 77,0 | 38,0 | | | | | |
| | 36,0 | 41,0 | 26,0 | 57,0 | 79,0 | | | | | | |
| 134,0 | 38,0 | 36,0 | 28,0 | 58,0 | 79,0 | 32,0 | 70,0 | | | | |
| 100,0 | 32,0 | 30,0 | 28,0 | | | | | | | | |
| 122,0 | 39,0 | 34,0 | 32,0 | 70,0 | 82,0 | 38,0 | 79,0 | 9,8 | 8,8 | 17,7 | 15,2 |
| 113,0 | 39,5 | 35,0 | 27,0 | 57,0 | 80,0 | 38,0 | | | | | |
| | 33,0 | 30,0 | 23,0 | 42,0 | 65,0 | 35,0 | 60,0 | 8,5 | 8,5 | 13,0 | 12,0 |
| 97,0 | 33,0 | 32,0 | 24,0 | 42,0 | 67,0 | 35,0 | 55,0 | | | | |
| 97,0 | 35,0 | 31,0 | 27,0 | 50,0 | | 37,0 | 55,0 | 9,6 | 11,1 | | |
| 91,0 | | | 28,0 | | 66,0 | 39,0 | 54,0 | | | 13,0 | 12,5 |
| 106,0 | 42,0 | 36,0 | 36,0 | 52,0 | 66,0 | 34,0 | 49,0 | | | | 12,6 |
| 140,0 | 41,0 | 36,0 | | | | | | | | | |
| 124,0 | 43,0 | 36,0 | 30,0 | 61,0 | 66,0 | 39,5 | 55,0 | 9,2 | 9,0 | | |
| 107,0 | 48,0 | 38,0 | 30,0 | 57,0 | | 46,0 | | | | | |
| 120,0 | 44,0 | 34,0 | 37,0 | 68,0 | | 50,0 | | | | | |
| 118,4 | 44,0 | 33,0 | 38,5 | 57,3 | 76,0 | 44,0 | 55,0 | | | | |
| 99,0 | 41,0 | 30,0 | 30,0 | | 68,0 | | | | | | |
| 109,0 | 42,0 | 34,0 | 29,0 | | 75,5 | | | 9,0 | 7,5 | | 11,5 |
| | | | | | | | | | | | |
| | 47,0 | 35,0 | 32,0 | 52,0 | 73,0 | 46,0 | 53,0 | | | | |
| | 42,1 | 29,4 | 30,0 | 54,0 | | | | | | | |
| | 44,0 | 34,0 | 30,0 | 55,0 | | | | | | | |
| | 46,0 | 30,0 | 28,0 | 53,0 | 69,5 | | | | | | |
| | 44,0 | 37,0 | 30,0 | 55,0 | | | | | | | |
| | 42,0 | 33,0 | 34,0 | 58,0 | | | | | | | |
| | 45,0 | 38,0 | 34,0 | 65,0 | 77,0 | | | | | | |
| | 44,0 | 34,0 | 31,0 | 60,0 | | | | | | | |
| | 46,5 | 38,0 | 34,0 | 61,0 | 71,0 | 50,0 | 62,0 | | | | |
| | 43,0 | 37,0 | 34,0 | 62,0 | 75,0 | 52,0 | 52,0 | 9,4 | 6,5 | 8,0 | 11,5 |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 49,0 | 37,0 | 36,0 | 66,0 | | | | | | | |
| | | 38,0 | | | 77,0 | 53,0 | 55,0 | | | | |
| | 49,0 | 38,0 | 31,0 | | 70,0 | 40,0 | 53,0 | | | | |
| 112,0 | 38,5 | 49,0 | 34,0 | | 72,0 | 41,0 | 57,0 | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 46,2 | 30,4 | 26,4 | 59,9 | 68,0 | | | | | | |
| | 41,0 | 28,9 | 28,0 | 48,3 | 58,0 | | | | | | |
| | 42,9 | 26,8 | 27,6 | 48,0 | 70,0 | | | | | | |

| BiMaxB | OB | OH | NasW | NasH | MaxAlvB | PaIB | PaIL | CBL | CMD | M1BL | M1MD |
|--------|------|------|------|------|---------|------|------|-----|-----|------|------|
| | 41,0 | 27,0 | 23,0 | 51,0 | 65,0 | | | | | | |
| | 46,5 | 33,7 | 30,2 | 56,6 | | 38,1 | | | | | |
| | 46,5 | 27,3 | 24,6 | 51,0 | 65,0 | 37,0 | 50,0 | | | | |
| | 42,0 | 30,3 | 25,2 | 51,0 | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 47,8 | 30,6 | 28,3 | 52,2 | | 39,4 | | | | | |
| | | 31,0 | 26,0 | 54,0 | | | | | | | |
| | 48,2 | 31,0 | | | | | | | | | |
| | 44,4 | 30,2 | 26,0 | 51,9 | | 41,1 | | | | | |
| | 38,9 | 29,0 | | | | 33,8 | | | | | |
| | 38,1 | 28,0 | 22,0 | 47,0 | | | | | | | |
| | 39,4 | 32,6 | 26,0 | 58,0 | | 36,0 | 45,0 | | | | |
| | 46,3 | 30,7 | 23,4 | 60,0 | 64,0 | 38,9 | | | | | |
| | 41,2 | 30,4 | 23,4 | 50,2 | 62,0 | 37,5 | | | | | |
| 100,0 | 40,5 | 31,5 | 25,0 | 49,0 | 63,0 | 36,5 | 45,0 | | | | |
| | | | 23,0 | 56,0 | | | | | | | |
| | 40,0 | 31,5 | 22,0 | 54,0 | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 38,0 | 29,5 | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 39,4 | 32,6 | 26,0 | 58,0 | | | | | | | |
| | | | 26,0 | | | | | | | | |
| | 37,0 | 28,5 | 24,0 | 47,0 | | | | 8,7 | | 11,9 | |
| | 38,5 | 26,5 | 24,5 | 48,0 | | | | | | | |
| | 39,3 | 28,5 | 28,0 | 52,0 | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 42,5 | 30,2 | 25,2 | 49,3 | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | | 30,0 | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 36,0 | 26,0 | 23,0 | 42,0 | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 37,0 | 30,0 | 24,0 | 50,0 | | | | | | | |
| | 41,0 | 31,0 | 23,0 | 50,0 | | | | | | | |
| | 40,0 | 29,0 | 25,0 | 56,0 | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | 32,0 | 31,0 | 21,0 | | 52,0 | | | | | | |

| BiMaxB | OB | OH | NasW | NasH | MaxAlvB | PaIb | PaLl | CBL | CMD | M1BL | M1MD |
|--------|------|------|------|------|---------|------|------|------|------|------|------|
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| 15,0 | 22,0 | 21,0 | 21,0 | 21,0 | 10,0 | 17,0 | 19,0 | 21,0 | 23,0 | | |
| 74,5 | 33,8 | 30,6 | 20,4 | 55,6 | 52,7 | 30,9 | 54,7 | 7,8 | 10,0 | | |
| 3,5 | 1,5 | 1,4 | 1,9 | 2,4 | 2,4 | 1,5 | 3,7 | 1,2 | 1,5 | | |
| 79,9 | 36,2 | 32,1 | 23,9 | 60,6 | 56,7 | 33,6 | 60,6 | 10,1 | 12,2 | | |
| 69,0 | 30,8 | 27,6 | 17,0 | 51,5 | 49,7 | 27,9 | 47,8 | 6,1 | 7,9 | | |
| 5,0 | 10,0 | 9,0 | 9,0 | 9,0 | 2,0 | 7,0 | 8,0 | 10,0 | 11,0 | | |
| 75,0 | 33,4 | 30,3 | 20,0 | 56,3 | 50,5 | 30,7 | 53,9 | 8,6 | 10,9 | | |
| 2,8 | 1,3 | 1,7 | 1,4 | 3,0 | 1,1 | 1,5 | 2,4 | 1,1 | 1,2 | | |
| 79,2 | 34,9 | 32,1 | 22,0 | 60,6 | 51,3 | 32,3 | 57,4 | 10,1 | 12,2 | | |
| 72,8 | 30,8 | 27,6 | 17,7 | 51,5 | 49,7 | 27,9 | 51,1 | 6,5 | 8,5 | | |
| 10,0 | 12,0 | 12,0 | 12,0 | 12,0 | 8,0 | 10,0 | 11,0 | 11,0 | 12,0 | | |
| 74,3 | 34,2 | 30,8 | 20,6 | 55,1 | 53,2 | 31,1 | 55,3 | 7,1 | 9,1 | | |
| 4,0 | 1,6 | 1,2 | 2,2 | 1,9 | 2,3 | 1,6 | 4,5 | 0,8 | 1,2 | | |
| 79,9 | 36,2 | 32,1 | 23,9 | 58,1 | 56,7 | 33,6 | 60,6 | 8,8 | 12,2 | | |
| 69,0 | 31,4 | 28,0 | 17,0 | 52,3 | 50,6 | 29,6 | 47,8 | 6,1 | 7,9 | | |
| | | | | | | | | | | | |
| 25,0 | 25,0 | 25,0 | 25,0 | 25,0 | 23,0 | 25,0 | 23,0 | 24,0 | 21,0 | | |
| 86,4 | 36,8 | 33,5 | 26,9 | 59,2 | 60,2 | 36,6 | 71,0 | 10,7 | 13,3 | | |
| 6,2 | 1,7 | 2,0 | 2,9 | 5,2 | 3,0 | 2,7 | 3,5 | 1,6 | 2,5 | | |
| 97,7 | 41,2 | 37,1 | 34,2 | 69,2 | 66,7 | 40,9 | 77,9 | 13,9 | 19,0 | | |
| 70,4 | 32,6 | 27,8 | 22,3 | 49,4 | 53,5 | 28,6 | 63,7 | 8,0 | 10,3 | | |
| 17,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 15,0 | 17,0 | 16,0 | 17,0 | 14,0 | | |
| 88,0 | 37,2 | 33,8 | 26,6 | 61,3 | 60,9 | 36,9 | 71,4 | 11,3 | 14,2 | | |
| 5,2 | 1,7 | 1,7 | 3,1 | 3,6 | 3,0 | 2,4 | 3,7 | 1,6 | 2,5 | | |
| 97,7 | 41,2 | 37,1 | 34,2 | 69,2 | 66,7 | 40,9 | 77,9 | 13,9 | 19,0 | | |
| 79,6 | 35,0 | 31,2 | 22,3 | 54,6 | 54,8 | 30,1 | 63,7 | 8,1 | 11,2 | | |
| 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | | |
| 83,1 | 36,1 | 32,6 | 27,5 | 54,9 | 59,0 | 35,9 | 70,2 | 9,5 | 11,5 | | |
| 7,1 | 1,8 | 2,5 | 2,3 | 5,4 | 3,0 | 3,3 | 3,1 | 0,8 | 1,1 | | |
| 92,1 | 38,1 | 35,7 | 32,2 | 65,9 | 62,9 | 39,0 | 73,9 | 10,4 | 13,8 | | |
| 70,4 | 32,6 | 27,8 | 24,8 | 49,4 | 53,5 | 28,6 | 64,5 | 8,0 | 10,3 | | |
| | | | | | | | | | | | |
| 17,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 17,0 | 15,0 | 14,0 | 14,0 | 13,0 | 13,0 |
| 88,4 | 38,2 | 33,9 | 27,6 | 61,4 | 62,1 | 37,6 | 69,0 | 9,8 | 12,4 | 11,5 | 10,4 |
| 1,9 | 1,6 | 3,1 | 2,7 | 4,2 | 2,1 | 2,2 | 3,4 | 1,6 | 1,9 | 0,5 | 0,5 |
| 91,2 | 41,5 | 41,2 | 32,7 | 75,6 | 65,7 | 41,0 | 73,9 | 13,6 | 16,1 | 12,4 | 11,1 |
| 84,0 | 36,1 | 27,2 | 23,0 | 56,1 | 59,1 | 32,9 | 62,5 | 8,3 | 10,4 | 11,0 | 9,5 |
| 6,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | 5,0 | 4,0 | 4,0 | 5,0 | 5,0 |
| 88,5 | 38,0 | 33,8 | 30,0 | 59,6 | 61,9 | 37,6 | 69,5 | 11,7 | 14,7 | 11,4 | 10,6 |
| 2,5 | 1,7 | 2,7 | 2,7 | 1,8 | 2,8 | 1,2 | 4,0 | 1,8 | 1,6 | 0,6 | 0,4 |
| 90,5 | 40,0 | 36,5 | 32,7 | 60,9 | 65,7 | 38,6 | 72,5 | 13,6 | 16,1 | 12,4 | 11,1 |

| BiMaxB | OB | OH | NasW | NasH | MaxAlvB | PalB | PalL | CBL | CMD | M1BL | M1MD |
|--------|------|------|------|-------|---------|------|-------|------|------|------|------|
| 84,0 | 36,1 | 29,3 | 26,3 | 56,1 | 59,4 | 35,5 | 62,5 | 9,3 | 12,6 | 11,0 | 10,2 |
| 11,0 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 10,0 | 10,0 | 10,0 | 8,0 | 8,0 |
| 88,4 | 38,2 | 34,0 | 26,3 | 62,4 | 62,3 | 37,7 | 68,7 | 9,0 | 11,4 | 11,6 | 10,3 |
| 1,7 | 1,6 | 3,5 | 1,6 | 4,9 | 1,8 | 2,6 | 3,2 | 0,6 | 1,0 | 0,5 | 0,5 |
| 91,2 | 41,5 | 41,2 | 28,3 | 75,6 | 64,8 | 41,0 | 73,9 | 10,1 | 13,7 | 12,3 | 11,0 |
| 86,0 | 36,1 | 27,2 | 23,0 | 57,8 | 59,1 | 32,9 | 63,8 | 8,3 | 10,4 | 11,0 | 9,5 |
| | | | | | | | | | | | |
| 26,0 | 28,0 | 28,0 | 28,0 | 27,0 | 28,0 | 28,0 | 27,0 | 28,0 | 28,0 | 25,0 | 25,0 |
| 85,9 | 36,6 | 34,3 | 26,8 | 62,7 | 60,5 | 37,0 | 69,7 | 10,2 | 12,8 | 11,4 | 10,1 |
| 5,1 | 2,0 | 2,7 | 1,8 | 4,7 | 3,1 | 3,1 | 4,1 | 1,2 | 1,6 | 0,8 | 0,7 |
| 94,7 | 40,9 | 42,6 | 30,9 | 70,1 | 69,9 | 45,2 | 79,3 | 12,8 | 15,3 | 13,3 | 11,4 |
| 75,2 | 34,2 | 29,6 | 24,2 | 54,0 | 56,0 | 32,3 | 64,0 | 7,6 | 10,0 | 9,7 | 8,7 |
| 13,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 14,0 | 15,0 | 15,0 | 14,0 | 14,0 |
| 88,2 | 36,7 | 34,6 | 27,1 | 64,6 | 61,9 | 38,3 | 71,2 | 10,1 | 12,7 | 11,4 | 10,0 |
| 5,1 | 2,1 | 3,3 | 1,8 | 4,9 | 3,1 | 3,2 | 5,2 | 0,9 | 0,7 | 0,9 | 0,6 |
| 94,7 | 40,4 | 42,6 | 30,9 | 70,1 | 69,9 | 45,2 | 79,3 | 12,8 | 15,3 | 13,3 | 11,4 |
| 76,4 | 34,5 | 29,6 | 24,4 | 54,0 | 56,5 | 33,1 | 64,0 | 9,2 | 12,8 | 9,7 | 9,0 |
| 13,0 | 13,0 | 13,0 | 13,0 | 12,0 | 13,0 | 13,0 | 13,0 | 13,0 | 13,0 | 11,0 | 11,0 |
| 84,1 | 36,6 | 34,1 | 26,2 | 61,1 | 60,1 | 37,2 | 69,2 | 9,2 | 11,3 | 11,2 | 10,1 |
| 4,7 | 1,9 | 1,8 | 1,7 | 4,0 | 3,2 | 3,1 | 2,7 | 0,6 | 0,8 | 0,8 | 0,8 |
| 94,5 | 40,9 | 37,4 | 30,9 | 68,0 | 65,7 | 43,9 | 73,2 | 10,0 | 12,4 | 12,0 | 11,2 |
| 76,4 | 34,5 | 31,5 | 24,4 | 56,8 | 56,5 | 33,1 | 64,0 | 9,9 | 13,7 | 9,7 | 9,0 |
| | | | | | | | | | | | |
| 30,0 | 30,0 | 30,0 | 30,0 | 30,0 | 29,0 | 30,0 | 27,0 | 30,0 | 29,0 | 29,0 | 29,0 |
| 117,4 | 45,8 | 42,4 | 34,3 | 97,8 | 71,2 | 39,7 | 94,4 | 14,1 | 17,9 | 15,1 | 14,5 |
| 10,5 | 3,5 | 4,3 | 3,6 | 11,0 | 4,8 | 3,6 | 12,7 | 2,6 | 3,8 | 0,7 | 0,7 |
| 138,0 | 54,4 | 55,6 | 43,4 | 123,2 | 77,4 | 45,7 | 115,1 | 18,9 | 23,5 | 16,5 | 16,0 |
| 101,1 | 40,2 | 33,4 | 29,1 | 78,3 | 58,0 | 30,5 | 77,6 | 10,3 | 13,1 | 13,5 | 13,6 |
| 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 13,0 | 15,0 | 14,0 | 15,0 | 15,0 |
| 126,1 | 48,4 | 44,3 | 36,7 | 105,5 | 74,5 | 42,2 | 105,5 | 16,6 | 21,6 | 15,5 | 14,8 |
| 6,2 | 2,6 | 4,7 | 3,3 | 8,8 | 2,0 | 1,7 | 8,1 | 1,0 | 1,1 | 0,5 | 0,7 |
| 138,0 | 54,4 | 55,6 | 43,4 | 123,2 | 77,4 | 45,7 | 115,1 | 18,9 | 23,5 | 16,5 | 16,0 |
| 117,6 | 44,8 | 36,6 | 30,6 | 92,8 | 70,5 | 39,3 | 84,0 | 14,7 | 19,6 | 14,3 | 14,0 |
| 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | 14,0 | 15,0 | 14,0 | 15,0 | 15,0 | 14,0 | 14,0 |
| 108,6 | 43,2 | 40,5 | 32,0 | 90,1 | 67,6 | 37,3 | 84,1 | 11,7 | 14,5 | 14,8 | 14,2 |
| 5,3 | 2,1 | 2,7 | 2,0 | 6,9 | 4,3 | 3,3 | 5,1 | 0,6 | 1,0 | 0,8 | 0,5 |
| 120,8 | 46,1 | 45,8 | 36,4 | 100,0 | 74,1 | 43,6 | 92,2 | 12,7 | 16,3 | 16,2 | 15,4 |
| 101,1 | 40,2 | 33,4 | 29,1 | 78,3 | 58,0 | 30,5 | 77,6 | 10,3 | 13,1 | 13,5 | 13,6 |
| | | | | | | | | | | | |
| | 14,0 | 14,0 | | | 14,0 | 14,0 | 13,0 | 14,0 | 13,0 | 13,0 | 11,0 |
| | 35,9 | 40,9 | | | 67,3 | 38,4 | 76,5 | 12,4 | 15,0 | 12,9 | 12,4 |
| | 3,1 | 5,5 | | | 5,0 | 3,4 | 8,8 | 2,0 | 3,0 | 0,9 | 0,9 |
| | 40,8 | 50,9 | | | 76,6 | 46,1 | 92,5 | 15,7 | 19,9 | 14,2 | 13,3 |

| BiMaxB | OB | OH | NasW | NasH | MaxAlvB | PalB | PalL | CBL | CMD | M1BL | M1MD | |
|--------|-------|------|------|------|---------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 30,8 | 33,2 | | | 60,2 | 34,5 | 61,6 | 9,6 | 12,1 | 11,8 | 10,9 | |
| | 7,0 | 7,0 | | | 7,0 | 7,0 | 6,0 | 7,0 | 6,0 | 6,0 | 6,0 | |
| | 37,3 | 43,7 | | | 71,2 | 40,3 | 84,3 | 14,1 | 18,1 | 13,7 | 12,9 | |
| | 3,1 | 6,0 | | | 3,3 | 3,5 | 4,9 | 1,0 | 1,0 | 0,5 | 0,3 | |
| | 40,8 | 50,9 | | | 76,6 | 46,1 | 92,5 | 15,7 | 19,9 | 14,2 | 13,2 | |
| | 32,2 | 35,6 | | | 66,3 | 35,5 | 78,1 | 13,0 | 17,1 | 12,9 | 12,4 | |
| | 7,0 | 7,0 | | | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 7,0 | 5,0 | |
| | 34,4 | 38,0 | | | 63,3 | 36,4 | 69,8 | 10,7 | 12,4 | 12,3 | 11,8 | |
| | 2,6 | 3,4 | | | 2,6 | 1,8 | 4,8 | 1,0 | 0,3 | 0,5 | 1,0 | |
| | 39,2 | 43,2 | | | 67,3 | 39,6 | 75,4 | 12,0 | 12,9 | 13,3 | 13,3 | |
| | 30,8 | 33,2 | | | 60,2 | 34,5 | 61,6 | 9,6 | 12,1 | 11,8 | 10,9 | |
| | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | |
| | 52,0 | 80,0 | 79,0 | 71,0 | 72,0 | 46,0 | 49,0 | 53,0 | 59,0 | 50,0 | 44,0 | 40,0 |
| | 89,2 | 41,7 | 32,8 | 24,3 | 50,5 | 59,0 | 35,5 | 44,5 | 8,0 | 7,4 | 11,0 | 10,3 |
| | 5,1 | 2,1 | 1,9 | 2,0 | 3,1 | 3,8 | 2,6 | 3,5 | 0,6 | 0,4 | 0,7 | 0,5 |
| | 100,5 | 45,1 | 38,1 | 29,5 | 57,5 | 62,0 | 38,6 | 51,6 | 8,7 | 8,0 | 12,0 | 11,2 |
| | 79,7 | 36,0 | 29,0 | 19,3 | 42,7 | 51,5 | 30,2 | 38,0 | 6,8 | 6,9 | 9,1 | 8,8 |
| | 26,0 | 39,0 | 40,0 | 38,0 | 38,0 | 19,0 | 22,0 | 28,0 | 26,0 | 20,0 | 18,0 | 16,0 |
| | 91,8 | 42,3 | 33,2 | 24,7 | 51,7 | 61,5 | 36,9 | 45,8 | 8,3 | 7,7 | 11,2 | 10,3 |
| | 5,6 | 2,3 | 2,0 | 2,2 | 3,0 | 2,7 | 2,0 | 2,9 | 0,5 | 0,4 | 0,7 | 0,5 |
| | 103,3 | 46,8 | 39,2 | 29,5 | 57,5 | 66,0 | 40,9 | 51,6 | 9,4 | 8,5 | 12,4 | 11,2 |
| | 79,7 | 37,7 | 29,1 | 19,3 | 45,6 | 57,5 | 34,0 | 41,0 | 7,4 | 6,9 | 9,6 | 9,4 |
| | 26,0 | 41,0 | 39,0 | 33,0 | 34,0 | 27,0 | 27,0 | 25,0 | 33,0 | 30,0 | 26,0 | 24,0 |
| | 86,7 | 41,2 | 32,4 | 23,8 | 49,2 | 57,3 | 34,3 | 43,0 | 7,7 | 7,2 | 10,8 | 10,4 |
| | 3,0 | 1,8 | 1,8 | 1,7 | 2,7 | 3,5 | 2,6 | 3,5 | 0,4 | 0,3 | 0,6 | 0,6 |
| | 92,1 | 45,4 | 36,3 | 27,1 | 54,5 | 68,0 | 38,9 | 52,0 | 8,5 | 7,9 | 12,2 | 11,2 |
| | 80,1 | 36,0 | 29,0 | 21,5 | 42,7 | 51,5 | 30,2 | 38,0 | 6,8 | 6,9 | 9,1 | 8,8 |
| | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | |
| | 49,0 | 49,0 | 49,0 | | 49,0 | | | | 29,0 | | 32,0 | |
| | 94,6 | 40,1 | 33,9 | | 49,9 | | | | 8,2 | | 11,1 | |
| | 6,8 | 2,5 | 2,1 | | 3,7 | | | | 0,4 | | 0,6 | |
| | 109,0 | 44,0 | 40,0 | | 57,0 | | | | 9,2 | | 12,2 | |
| | 78,0 | 33,0 | 30,0 | | 41,0 | | | | 7,4 | | 10,0 | |
| | 26,0 | 26,0 | 26,0 | | 26,0 | | | | 16,0 | | 17,0 | |
| | 95,7 | 40,1 | 34,1 | | 50,6 | | | | 8,4 | | 11,4 | |
| | 7,5 | 2,1 | 2,1 | | 3,9 | | | | 0,4 | | 0,5 | |
| | 109,0 | 43,0 | 40,0 | | 56,0 | | | | 9,1 | | 12,2 | |
| | 78,0 | 35,0 | 31,0 | | 41,0 | | | | 7,7 | | 10,5 | |
| | 23,0 | 23,0 | 23,0 | | 23,0 | | | | 13,0 | | 15,0 | |
| | 93,3 | 40,0 | 33,6 | | 49,2 | | | | 8,1 | | 10,8 | |
| | 5,7 | 2,9 | 2,2 | | 3,5 | | | | 0,5 | | 0,7 | |

| BiMaxB | OB | OH | NasW | NasH | MaxAlvB | PaIB | PaIL | CBL | CMD | M1BL | M1MD |
|--------|------|------|------|------|---------|------|------|------|-----|------|------|
| 104,0 | 44,0 | 37,0 | | 57,0 | | | | 9,2 | | 12,2 | |
| 82,0 | 33,0 | 30,0 | | 45,0 | | | | 7,4 | | 10,0 | |
| | | | | | | | | | | | |
| 25,0 | 34,0 | 38,0 | 36,0 | | 31,0 | | | 30,0 | | 29,0 | |
| 102,0 | 43,6 | 31,4 | 28,6 | | 70,9 | | | 9,5 | | 13,4 | |
| 5,4 | 3,1 | 2,4 | 2,6 | | 3,9 | | | 0,7 | | 0,7 | |
| 117,0 | 50,0 | 36,0 | 32,0 | | 83,0 | | | 11,4 | | 15,1 | |
| 92,0 | 31,0 | 26,0 | 18,0 | | 64,0 | | | 8,2 | | 12,1 | |

| Género | Especie | P3'A | P4'A |
|---|--|--|---|
| <i>Australopithecus</i> n x Fuente | <i>afarensis</i> | 6 103,9 Kimbel et al., 2004 | 11 111,1 Kimbel et al., 2004 |
| <i>Australopithecus</i> n x Fuente | <i>africanus</i> | 17 110,36 Tobias,1967 | 11 117,39 Tobias,1967 |
| <i>Australopithecus</i> n x Fuente | <i>boisei</i> | 11 153,0 Wood, 1991 | 6 197,2 Wood (1991); Suwa et al.(1997) |
| <i>Australopithecus</i> n x Fuente | <i>robustus</i> | 157,9 17 139,6 Tobias, 1967 | 192,3 20 163,2 Tobias, 1967 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>rudolfensis</i> | 101,5 1 141,75 Wood, 1991 | 107,4 1 147,66 Wood, 1991 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>habilis</i> | 8 103,2 Wood, 1991; Kimbel et al., 1997 | 9 108,0 Wood, 1991; Kimbel et al., 1997 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>georgicus</i> | 79,6 1 102,4 Rightmire et al., 2005 | 2 79,6 Gabunia et al., 2000; Rightmire et al., 2005 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>ergaster</i> | 3 111,9 Wood, 1991; Kimbel et al., 1997 | 2 96,4 Wood, 1991; Kimbel et al., 1997 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>erectus (EP)</i> | 5 88,5 Bermúdez de Castro,1993 | 4 92,8 Bermúdez de Castro,1993 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>erectus(MP)</i> | 6 97,44 Bermúdez de Castro,1993 | 11 88,92 Bermúdez de Castro,1993 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>rhodesiensis</i> | 1 102,0 Tobias, 1967 | 1 88,0 Tobias, 1967 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>heidelbergensis</i> | 102,0 11 92,7 Bermúdez de Castro,1993 | 88,0 8 86,5 Bermúdez de Castro,1993 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>neanderthalensis (incluido Krapina)</i> | 28 82,8 Bermúdez de Castro,1993 | 31 73,0 Bermúdez de Castro,1993 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>neanderthalensis(sin Krapina)</i> | 19 76,96 Bermúdez de Castro,1993 | 20 64,61 Bermúdez de Castro,1993 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>sapiens (NE)</i> | 8 79,4 Vandermeersch, 1981 | 8 70,9 Vandermeersch, 1981 |
| <i>Homo</i> n x Fuente | <i>sapiens (Eur)</i> | 21 64,5 Brabant, 1970 | 19 62,4 Brabant, 1970 |

| M1'A | M2'A | MinFrB | BiZygB | EV |
|--|--|---------------------|---------------------|---|
| 6 196,0 Kimbel et al., 2004 | 8 191,9 Kimbel et al., 2004 | 1 77,0 | 1 167,0 | no especificado 438 McHenry & Coffing, 2000 |
| 14 173,88 Tobias,1967 | 16 212,52 Tobias,1967 | 2 65,5 | 2 126,0 | 6 438 Neubauer et al., 2004 |
| 10 227,2 Wood (1991); Suwa et al.(1997) | 8 288,1 Wood (1991); Suwa et al. (1997) | 3 70,5 | 3 142,5 | 10 481,5 Elton et al., 2001 |
| 232,4 16 200,1 Tobias, 1967 | 15 230,6 Tobias, 1967 | 2 63,3 | 2 163,3 | 476 Conroy et al., 2000 |
| 162,6 1 208,71 Wood, 1991 | 1 256,96 Wood, 1991 | 1 70,0 | 1 118,5 | 1 752 Elton et al., 2001 |
| 13 162,4 Wood, 1991; Kimbel et al., 1997 | 8 187,0 Wood, 1991; Kimbel et al., 1997 | 2 71,0 | 2 138,3 | 5 621,4 Elton et al., 2001 |
| 2 166,1 Gabunia et al., 2000; Rightmire et al., 2005 | 2 159,7 Gabunia et al., 2000; Rightmire et al., 2005 | 2 66,5 | 2 127,0 | 3 681 Lee, 2005 |
| 3 167,7 Wood, 1991; Kimbel et al., 1997 | 4 170,1 Wood, 1991; Kimbel et al., 1997 | 2 89,5 | 2 144,0 | 3 853,7 Ruff et al., 1997 |
| 3 155,8 Bermúdez de Castro,1993 | 3 172,2 Bermúdez de Castro,1993 | 1 99,0 | 1 150,0 | 18 886,3 Ruff et al., 1997 |
| 7 140 Bermúdez de Castro,1993 | 8 136,08 Bermúdez de Castro,1993 | | | 16 1140,4 Ruff et al., 1997 |
| 1 172,8 Tobias, 1967 | 1 149,5 Tobias, 1967 | 1 103,9 | 1 138,0 | 6 1063,7 Ruff et al., 1997 |
| 9 139,1 Bermúdez de Castro,1993 | 9 152,1 Bermúdez de Castro,1993 | 3 98,0 | 3 135,2 | 13 1233,4 Ruff et al., 1997 |
| 29 139,6 Bermúdez de Castro,1993 | 29 134,5 Bermúdez de Castro,1993 | | | 17 1453,1 Ruff et al., 1997 |
| 20 132,09 Bermúdez de Castro,1993 | 19 134,4 Bermúdez de Castro,1993 | 6 108,2 | 6 144,9 | 16 1468,9 Ruff et al., 1997 |
| 9 141,5 Vandermeersch, 1981 | 5 137,0 Vandermeersch, 1981 | 102,6 4 102,6 | 147,5 4 147,5 | 6 1500,8 Ruff et al., 1997 |
| 29 129,5 Brabant, 1970 | 23 119,9 Brabant, 1970 | 12 101,2 | 12 136,6 | 31 1524,1 Ruff et al., 1997 |

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera agradecer a mis codirectores de tesis, los doctores Gabriel Martínez Fernández (Universidad de Granada) y Juan Antonio Pérez Claros (Universidad de Málaga) por su paciencia y generosidad a la hora de compartir sus experiencias y sus conocimientos. Aunque resulte tópico, sin ellos esta tesis doctoral no hubiese sido posible. En buena medida, los méritos de este trabajo corresponden a ellos, mientras que los posibles excesos y/o defectos se deben a mi persistencia. Al doctor Gabriel Martínez también quisiera agradecerle sus enseñanzas en el trabajo de campo en aquellas largas y penosas jornadas de trabajo en el yacimiento de Barranco León (Orce).

A María Ruiz le agradezco su amor, presencia, paciencia (a veces no es fácil escuchar a alguien hablando de “monos”), confianza y por ser luz en mi camino. Sin todo ello esta tesis no hubiese sido posible. Además le agradezco que fruto de nuestro amor estemos esperando un hijo (al menos eso es lo que nos ha dicho el ginecólogo).

Mi familia también a jugado un papel fundamental. El mismo orgullo que tienen de mí, lo tengo yo de ellos. Aunque permanezca un tiempo lejos de vosotros, estaremos siempre cerca.

También quisiera agradecer encarecidamente al Dr. Paul Palmqvist. Él ha sido el que me motivó, siendo aún alumno de “Paleoantropología y Evolución Humana”, para que abandonara la “paleopoesía” y trabajara desde un punto de vista científico, mostrándome otros horizontes. Gracias por tener siempre tus puertas abiertas.

Gracias además al doctor Phillip de Souich, del Laboratorio de Antropología Física de la Universidad de Granada, por su generosidad a la hora de compartir su conocimiento y los datos craneométricos individuales de la colección de La Torrecilla. Este agradecimiento es extensible al personal de dicho laboratorio, especialmente al doctor Miguel Botella, y a las doctoras Inmaculada Alemany y Rosa M^a Maroto.

Al doctor Jean Michael Plavcan, Universidad de Arkansas, le agradezco su gentileza al proporcionarme los datos craneométricos correspondientes al orden Primates.

Además quisiera agradecer a mis profesores de la Licenciatura de Historia de la Universidad de Málaga. Especialmente a los doctores Ignacio Marqués por inculcarme su amor a la Prehistoria y transmitirme que la honestidad es el camino, a José Enrique Márquez por invitarme a conocer los caminos de la heterogeneidad y confiar en mí para un proyecto como es el “Centro de Interpretación de la Prehistoria de Andalucía” y Juan Fernández porque de él he aprendido,

entre otras cosas, a trabajar sobre el terreno, agradecimiento que hago extensivo a los doctores José Ferrer y Ana Baldomero.

Al doctor Andrés Adroher por su amistad y por acogerme, y no me refiero sólo al tiempo que viví en su casa. Y gracias muy especiales a Lena Sieg por tantas y tantas cosas.

A Elena Navas porque ha sido una de las personas que más han confiado en mí en los momentos difíciles, y por sus gráficas.

A Jordi Galbany por ser un amigo y mi primatólogo “de cabecera”

A los doctores Christoph Zollikofer y Marcia Ponce de León de la Universidad de Zurich les agradezco que fuesen los primeros en creer en mis ideas y su verdadera amistad.

Al doctor Camilo José Cela Conde por su hospitalidad y generosidad intelectual cuando realicé una estancia en la Universitat de las Illes Balears.

A Carlos Lorenzo, y a todo el equipo del Laboratorio de Arqueología de la Universitat Rovira i Virgili (Tarragona), especialmente al doctor Eudald Carbonell, por sus enseñanzas y por ayudarme a depurar aquello que podría ser de interés en mi investigación.

A mis compañeros del Departamento de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Granada, especialmente a las doctoras Margarita Orfila y Margarita Sánchez. Han sido muchas horas allí, compartiendo alegrías y sinsabores, aunque gracias a vosotros éstos han sido más llevaderos. Al doctor Francisco Carrión por ponerme las cosas claras, y al doctor José Antonio Esquivel por resolverme dudas sobre estadística.

A mis compañeros del Instituto de la Paz y los Conflictos de la Universidad de Granada, especialmente al doctor Francisco Muñoz y a la doctora Rosa Medina por cuidarme desde un punto de vista intelectual y brindarme todo su apoyo.

Al personal de la empresa Espiral Animación del Patrimonio, especialmente a Maribel Rodríguez. Trabajar con vosotros es un placer. Gracias por vuestra confianza.

A los miembros del Departamento de Ecología y Geología de la Universidad de Málaga por acogerme como si fuese un miembro más del mismo, especialmente a su director del Área de Paleontología, el doctor José María González Donoso. A Vanessa Torregrosa por su alegría y porque en los momentos difíciles siempre ha sabido estar.

A mis compañeros de la Banda Municipal de Málaga, especialmente a mis amigos desde la infancia Gustavo Montiel, Josefa Carnero y Mario Fitzsimons. También agradezco a Miguel Domínguez y Carmen Medina su amistad.

A Pilar Ponce, por su paciencia y por el tiempo que le robado.

A los responsables y cuidadores de los museos donde recopilé el banco de datos comparativo: Win van Neer y Win Wendelen del Museo de África Central (Tervuren, Bélgica), Martina Brägger del Instituto y Museo de Antropología de la Universidad de Zurich, y Jacques Cuisin del Museo de Historia Natural de París.