

**PATRONES ONTOGÉNICOS CRANEANOS  
EN LA FILOGENIA DE LOS *HOMININA***

**MÁSTER EN MÉTODOS Y TÉCNICAS AVANZADAS DE  
INVESTIGACIÓN HISTÓRICA, ARTÍSTICA Y GEOGRÁFICA**

TRABAJO DE FIN DE MÁSTER

DR. D. SERGIO RIPOLL LÓPEZ

DEPARTAMENTO DE PREHISTORIA Y ARQUEOLOGÍA

FACULTAD DE GEOGRAFÍA E HISTORIA

UNED

Autor: Raúl García Martins

# ÍNDICE

ÍNDICE.....	2
1. INTRODUCCIÓN.....	3
2. TEMA. OBJETIVOS. HIPÓTESIS DE TRABAJO .....	5
3. ESTADO DE LA CUESTIÓN.....	7
4. MÉTODO.....	12
5. ASPECTOS FILOGÉNICOS Y ONTOGÉNICOS DEL SER HUMANO .....	14
5.1.    Filogenia.....	14
5.1.1. <i>Diferenciación diacrónica</i> .....	14
5.1.2. <i>Factores de la evolución: el cuerpo y el cerebro</i> .....	17
5.1.3. <i>El parto</i> .....	22
5.2.    Ontogenia .....	28
5.2.1. <i>El humano moderno</i> .....	28
5.2.2. <i>El clado de los Hominini</i> .....	33
6. ESTUDIO Y ANÁLISIS DE DATOS .....	43
6.1.    Curvas de crecimiento. Peso, estatura, perímetro craneal y edad. ....	44
6.2.    Curvas de crecimiento en los <i>Hominina</i> .....	48
6.3.    Simulación general.....	50
7. CONCLUSIONES.....	53
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	54

## 1. INTRODUCCIÓN

Desde la consolidación de la Teoría de la Evolución y la aparición de registros fósiles de diferentes especies de homínidos, el estudio de la evolución humana ha presentado una clara tendencia a intentar explicar el desarrollo de la inteligencia superior de esta rama evolutiva y su culminación con la del humano actual. La bipedestación, con la consiguiente liberación de las extremidades superiores, la aparición del pulgar oponible, los cambios en la dieta, entre otros factores han sido profusamente estudiados por los científicos; sin embargo, el factor más relevante, aunque aún está en discusión si el más determinante, en este progreso intelectual evolutivo es el aumento del volumen cerebral en términos generales. Este aumento ha sido constatado con la aparición de cráneos de homínidos extintos y ha despertado el interés de la comunidad científica desde diversos puntos de vista: anatómicos, fisiológicos, psicológicos y de otros ámbitos de estudio.

Se ha constatado no solamente un aumento paulatino en el volumen cerebral a lo largo de la evolución de los *Hominina*, sino un correspondiente incremento en la relación de ese volumen con respecto al tamaño total del individuo, el llamado coeficiente de encefalización, que en términos psicológicos generales suele ir asociado a un desarrollo cognitivo mayor. Este aspecto ha ido siendo confirmado a medida que la cantidad de restos encontrados ha extendido el registro fósil disponible. Por otro lado, es del dominio común el cambio que experimenta el ser humano desde su nacimiento hasta su edad adulta en similares términos a los explicados anteriormente, (estos cambios se remontan al periodo intrauterino, pero éstos no son evidentes para cualquiera, sino exclusivos del ámbito científico); esto es algo conocido desde la medicina pediátrica hasta los estudios artísticos para dibujar retratos. La relación del volumen craneal con respecto al tamaño total del cuerpo va también variando, aunque en este caso en sentido inverso al de la evolución, es decir, va decreciendo con el tiempo. Así pues hay dos diferentes formas en las que la proporción del cráneo y del cuerpo varían, una filogénica y otra ontogénica.

El desarrollo del cráneo humano a lo largo de una serie temporal puede ser considerado desde dos perspectivas: la ontogénica y la filogénica. Uno de los aspectos más interesantes en estas series es el del tamaño del cráneo con respecto al tamaño total del individuo; este fenómeno se comprueba en ambas perspectivas. La ontogenia del ser humano muestra claramente una elevada proporción del tamaño craneal en las primeras

etapas en las que se produce una diferenciación anatómica y funcional en el embrión para dar lugar al feto; a partir de un determinado estadio de desarrollo el ritmo de crecimiento craneal va ralentizándose a medida que la gestación avanza, con lo que la proporción de la cabeza con respecto al tamaño total se va reduciendo, lo que continuará después del nacimiento hasta la etapa adulta. La filogenia, por su parte, ofrece un crecimiento progresivo de la relación del cráneo con respecto al cuerpo, es decir, al contrario que en el caso ontogénico la proporción de la cabeza cada vez es mayor a medida que la evolución va aumentando el volumen craneal.

La cuestión que se presenta es si la velocidad de crecimiento ontogénica en cada especie de los *Hominina* seguiría las mismas pautas que en el humano actual, lo que permitiría identificar la edad de un individuo de cualquiera de estas especies a lo largo de la cadena evolutiva a partir del estudio alométrico de los restos fósiles.

Los métodos actuales de la determinación de la edad en restos antropoides para individuos subadultos se basan en técnicas científicas sobre la dentición y sobre el esqueleto postcraneal. Es posible aplicar métodos basados en el estudio del cráneo para individuos adultos que, sin embargo son más difícilmente aplicables para etapas anteriores del desarrollo. Por ello merece la pena evaluar las conexiones entre los aspectos ontogénicos y filogénicos de los homínidos actuales con vistas a establecer posibles pautas ponderables que permitan establecer relaciones entre el desarrollo de los individuos y la especie a la que pertenecen.

## 2. TEMA. OBJETIVOS. HIPÓTESIS DE TRABAJO

Este estudio se basa en las relaciones entre los aspectos filogénicos y ontogénicos en la línea evolutiva de los homínidos, relativas a las dimensiones craneales. La idea principal se basa en la relación existente entre el volumen craneal de un individuo con respecto a su tamaño corporal total como indicador de la edad. Este proceso es conocido en los primates tanto extinguidos como actuales, aunque las pautas de crecimiento no son equivalentes entre ellos. Por otra parte estas proporciones han ido variando progresivamente en los *Hominina* a lo largo de su evolución, aunque de forma contraria al progreso ontogénico: en la serie temporal filogénica la relación del tamaño craneal respecto del tamaño total es directamente proporcional al tiempo, mientras que en la serie ontogénica lo es inversamente proporcional; en todo caso no son proporciones lineales.

El objetivo principal es poner de relieve la posibilidad de hallar una relación entre el volumen craneal en cualquier punto de la escala filogénica y su edad, merced a un modelo ontogénico. No se trata de considerar o evaluar los factores que han favorecido la evolución de la estructura craneal, ni mucho menos la neuroanatomía evolutiva ni su fisiología; es preciso tener en cuenta que el enfoque se halla sobre los restos óseos y sus características alométricas, con independencia de sus factores de origen y evolución.

Se tratará de postular un modelo matemático basado en el modelo ontológico que sea generalizable a los demás *Hominina*. Para que este modelo sea válido debe existir una correspondencia entre cada edad del individuo y su tamaño volumen craneal, de tal modo que a cada edad corresponda uno y sólo un valor de volumen craneal; sin embargo este modelo aplicado a toda la vida del individuo no es útil desde el momento en que éste alcanza la edad adulta y sus parámetros se estabilizan, por lo que el modelo, aunque válido para cualquier edad no lo es para cualquier cráneo, y será únicamente apropiado para la etapa de crecimiento del espécimen. En este caso será posible establecer una correspondencia biunívoca entre la edad y el volumen, o aplicación biyectiva entre el conjunto de valores de la edad y el conjunto de valores del volumen; dicho de otra forma, cualquier valor de volumen craneal corresponderá a una única edad del individuo. Es obvio que se tratará de un modelo sobre medias poblacionales y sus desviaciones que no pueden explicar la alteración del desarrollo o del crecimiento de un único individuo, por malnutrición, condiciones ambientales, enfermedades adquiridas o genéticas, accidentes u otros factores. Asimismo el estudio se limitará al desarrollo de

individuos nacidos, ya que aunque durante la gestación se reproducen pautas similares a las mencionadas, los restos disponibles son en gran medida de individuos nacidos. No se trata de sustituir a los actuales métodos basados en la dentición o en los huesos postcraneales, sino de aportar un complemento a los estudios de identificación de restos.

La hipótesis de trabajo propondrá la obtención del antedicho modelo matemático con vistas a establecer la edad de desarrollo de los restos craneales; asimismo será apropiado confirmar una relación lineal entre otras variables, además de la edad, usadas con gran frecuencia en estos estudios, como el peso y la altura del individuo, lo que permitirá referir el modelo a cualquiera de estas variables.

### 3. ESTADO DE LA CUESTIÓN

En el siglo XIX, Haeckel publicó sus dibujos de las distintas fases embrionarias de diversos vertebrados (1874) (fig.1); con ellos daba apoyo a la que sería su conocida «ley de la recapitulación» según la cual «[...] la ontogenia no es más que una corta recapitulación de la filogenia»<sup>1</sup> (1866: Bd. 2: 7). Anteriormente, Von Baer (1828) ya había expuesto su idea de la diferenciación por la que los embriones de animales parecían similares en sus primeras fases de crecimiento y tendían a diferenciarse y a desarrollar estructuras especializadas. Desde Gould (1977) la teoría de Haeckel se considera desestimada y se ha reafirmado que sus dibujos eran falsos (Richardson *et al.*, 1997), algo que ya casi un siglo antes había propuesto Sedgwick (1894) por primera vez, quien los consideraba inexactos y tal vez fraudulentos; sin embargo otros autores (Behe, 1998; Wells, 2000) admiten la existencia de un estadio intermedio, lo que mantiene la controversia sobre la validez de algunos de sus argumentos.



**Fig. 1.** Dibujos de Haeckel (8 especies de las 20 originales del libro). El eje horizontal pretende representar estadios equivalentes de desarrollo, la evolución filogénica; el eje vertical, de arriba a abajo, representa la evolución del embrión durante su crecimiento, la evolución ontogénica. Modificados del original en <http://www.genesisnet.info/index.php?Artikel=41305&Sprache=de&l=1>

<sup>1</sup> «[...] die Ontogenie weiter nichts ist als eine kurze Recapitulation der Phylogenie» (trad. del autor).

A pesar de la desvinculación de las teorías de Haeckel de las corrientes de estudio actuales, el mismo Gould (1977) admite la relación entre filogenia y ontogenia, ya que aunque la ley de recapitulación quede absolutamente descartada, considera que la evolución filogénica favorece las oportunidades que se presentan en los procesos ontogénicos:

Los intereses generales de Haeckel se sitúan en otra parte, pero su mecanismo de recapitulación es claro en cualquier caso. Nuevos caracteres son añadidos al final de la ontogenia; la condensación les deja espacio al destruir estadios anteriores. Adición y delección son procesos filogénicos; la ontogenia es una secuencia de estadios bajo su control directo. La ontogenia no tiene un estatus independiente. La filogenia, de hecho, es la causa mecánica de la ontogenia<sup>2</sup> (Gould, 1977: 85).

La interpretación de Gould está en continua reconsideración, así como todas las relaciones entre filogenia y ontogenia, cuestiones que se abordarán con mayor detención en los apartados correspondientes. Lo que queda fuera de cuestión en la actualidad es la existencia de patrones de crecimiento céfalo-caudal y próximo-distal, a partir de los que se sugiere una pauta métrica en función del tiempo de desarrollo, así en el tamaño craneal como en diversos parámetros corporales; sin embargo las relaciones métricas craneales no son un recurso activo actualmente en la determinación de fases de la evolución ontogénica, puesto que los métodos empleados usan otros referentes anatómicos.

A mediados del siglo XX comenzó la preocupación sobre el estudio de restos de individuos inmaduros, ya que el conocimiento del crecimiento y desarrollo de las especies extinguidas era crucial para interpretar correctamente la forma adulta (Thomson, 1945). Posteriormente, Brothwell (1975) sugeriría que para entender la evolución humana sería preciso saber cómo y cuándo había surgido el actual patrón de crecimiento humano. Los restos de individuos subadultos del registro fósil contienen información valiosa necesaria para reconstruir aspectos de ese patrón de crecimiento y de desarrollo de los *Hominina* extintos y para comprender la evolución del patrón de su historia biológica hasta llegar a su forma actual (Wood, 1996; Kuykendall, 2003).

---

<sup>2</sup> «Haeckel's main interests lay elsewhere, but his mechanism for recapitulation is clear nonetheless. New features are added to the end of ontogeny; condensation makes room for them by deleting earlier stages. Addition and deletion are phylogenetic processes; ontogeny is a sequence of stages under their direct control. Ontogeny has no independent status. Phylogeny, indeed, is the mechanical cause of ontogeny» (trad. del autor).

En principio la preocupación inmediata es la determinación del sexo de los restos óseos, ya que éste determinará posteriores cálculos antropométricos y consideraciones antropológicas, como se verá, por ejemplo, en el estudio de las pelvis. El dimorfismo sexual esquelético entre individuos masculinos y femeninos permite una identificación relativamente sencilla (Campillo y Subirá, 2004), merced a la disparidad producida por las hormonas en el desarrollo (Mays y Cox, 2000). Los métodos son muy variados y enfocados a diferentes huesos (Martin y Saller, 1957; Krogman e Isçan, 1986; Vanvark y Schaafoma, 1992; Schwartz, 1995; Alemán *et al.*, 1997; Yoldi *et al.*, 2001; Gibbon *et al.*, 2009); sin embargo los que cuentan con una mayor fiabilidad son el cráneo, la mandíbula y la pelvis (Trujillo-Mederos y Ordóñez, 2012). El cráneo, a pesar de sus diferencias, no es el mejor componente del esqueleto para la determinación sexual, en especial si se encuentra roto o fragmentado (Brothwell, 1981); la mandíbula proporciona bastante información ya que posee características muy marcadas dependientes del sexo (Campillo y Subirá, 2004); la pelvis es claramente la que mayor información sexual proporciona, cuyos detalles serán abordados en el apartado correspondiente. En el caso de subadultos, aun con la estimación de los elementos anteriores, con estudios sobre el cráneo (Walrath *et al.*, 2004), la mandíbula (Schutkowski, 1993; Loth y Henneberg, 2001) y la pelvis (Schutkowski, 1993; Bruzek, 1996; Bruzek *et al.*, 2002), incluso en fetos (Fazekas y Kósa, 1978), la discriminación se basa en esencia en el estudio de las piezas dentales definitivas (Bailit y Hunt, 1964; Ditch y Rose, 1973; Beyer-Olsen y Alexandersen, 1995), entre las que predominan por su mayor relevancia los caninos (Garn *et al.*, 1977; Perzigian, 1976). En cualquier caso, hasta la pubertad las características sexuales no comienzan a marcarse, por lo que los métodos hasta esa situación son menos seguros y fiables (Ubelaker, 1989) y el margen de error es bastante amplio, tanto mayor cuanto más joven fuera el individuo y de forma más notable en las primera y segunda infancias (Bruzek, 1992).

En el caso de la estimación de la edad, al contrario que en la del sexo, los restos subadultos son más fácilmente clasificables que los adultos, ya que en el desarrollo los cambios están pautados durante las fases de crecimiento (Scheuer y Black, 2000). La imprecisión en cuanto a la asignación de una edad determinada en el continuo temporal aconseja la agrupación en intervalos: feto (antes del nacimiento); infantil I (0-3 años); infantil II (3-12 años); juvenil (12-20 años); adulto-joven (20-35 años); adulto-maduro (35-50 años) y adulto-senil (mayor de 50 años); grupos cuya denominación puede

variar, pero cuyos intervalos suelen mantenerse (White y Pieter, 2005). El orden en el desarrollo dental es bastante homogéneo, con ciertas variaciones poblacionales e individuales (Kelley y Larsen, 1981). Así los métodos basados en la dentición se encuentran entre los más importantes como los de Schour y Massler (1941), Van der Lindern y Duterloo (1976), Crétot (1978), Ubelaker (1978) y Holly Smith (1991) todos ellos sobre poblaciones modernas. El estudio de los cráneos se aplica, casi en exclusiva, a los fetos, basado en la mandíbula y en los gérmenes dentales (Garn *et al.*, 1977; Demirjian *et al.*, 1985); en el desarrollo y fusión de los huesos del cráneo (Noback, 1943, 1944; Ohtsuki, 1977, 1980; Weaver, 1979; Scheuer y Black, 2000) y en la aparición y morfología de los puntos de osificación (Noback, 1943, 1944; Garn *et al.*, 1967, 1972; O’Rahilly y Gardner, 1996; Scheuer y Black, 2000). En subadultos y adultos, los estudios se establecen, casi en exclusiva, en base a la dentición y el esqueleto poscraneal. Los variados estudios sobre el cráneo en adultos (Todd *et al.*, 1924, 1925; McKern y Stewart, 1957; Nemeskeri *et al.*, 1960; Meindl y Lovejoy, 1985; Buikstra y Ubelaker, 1994; Herring y Teng, 2000) están puestos en tela de juicio dadas las grandes variabilidades intrapoblacional e interpoblacional (Masset, 1989). El método, ya de por sí de estrecho intervalo, basado en el cierre de la sincondrosis esfenoccipital entre los 18 y los 23 años (Krogman y Isçan, 1986) debe, en cualquier caso, ser combinado con otros más fiables (Acsádi y Nemeskéri, 1970; Meindl y Lovejoy, 1985). A estas dificultades se añade que la determinación de la edad en el instante de la muerte debe incluir la observación morfológica de los restos, el conocimiento de poblaciones de edad conocida y la variabilidad entre poblaciones prehistóricas y recientes documentadas (Ubelaker, 1989).

Los estudios que han abordado los patrones de crecimiento y desarrollo de una especie, a partir de restos craneales y postcraneales han sido escasos (Thompson y Nelson, 2000; Kondo e Ishida, 2003; García-González *et al.*, 2009; Gunz *et al.*, 2010; Martín-González *et al.*, 2012). Tal vez la mayor traba para el estudio del desarrollo sobre restos óseos sea la obtención de muestras adecuadas de esqueletos de sexo, edad y origen biológico conocidos; aún con mayor dificultad en el caso de subadultos, cuyas colecciones son muy escasas y cuya información ha sido obtenida, en la mayoría de los casos, en el laboratorio (Rissech, 2008). La dificultad se amplifica sobremanera para el estudio del desarrollo en individuos de especies extintas debido a la falta de especímenes suficientes; por ello establecer muestras poblacionales resulta sumamente

difícil a partir de restos óseos. En particular los fósiles juveniles son escasos para la mayoría de las especies en el género *Homo* (Krovitz *et al.*, 2003). Mayor reto si cabe representan los restos prenatales no solamente por su enorme escasez, sino también por la excesiva fragmentación de los restos óseos en ejemplares incompletos, la cual los hace pasar desapercibidos en los hallazgos la mayoría de las veces (Trujillo-Mederos y Ordóñez, 2012).

Este escaso registro fósil ha inducido el establecimiento de patrones de desarrollo basado en datos conocidos. En los últimos años han progresado los trabajos sobre el desarrollo de los chimpancés (Pusey, 1978; Goodall, 1986; Hamada *et al.*, 1996; Hamada y Uono, 2002, 2006; Zihlman *et al.*, 2007); asimismo se conocen los patrones de los humanos actuales, por lo que a partir de estos conjuntos se pueden inferir, con las reservas debidas, los de especies extinguidas. La edad de la muerte de los *Hominina* se estima entonces por modelos de los humanos y de los chimpancés. Los primeros (Bromage, 1989; Bogin, 1999; Thompson *et al.*, 2003; Ramírez y Bermúdez, 2004; Bonmatí *et al.*, 2008) asumen que el proceso evolutivo que ha producido esas similitudes es el mismo, cuando cabe la posibilidad de que haya tomado otra vía diferente. Los segundos remiten el patrón de desarrollo al del ancestro común entre ambas especies, lo que entonces conllevaría suponer que aquél no ha sufrido variación desde hace unos siete millones de años. Sin embargo, la asunción de alguno de los modelos es hasta ahora ineludible dada la imposibilidad de obtener modelos de ejemplares vivos de las especies extintas (Goikoetxea y Mateos, 2011).

#### 4. MÉTODO

El estudio, la preparación y las fuentes se basan en literatura científica de reconocida solvencia, presente en las referencias bibliográficas. A partir de ellos se establecen unas condiciones que guían los cálculos, los resultados y las conclusiones.

Con ayuda de métodos estadísticos se estudia la correlación entre los logaritmos de las variables perímetro craneal, masa corporal y altura con el coeficiente de correlación de Pearson. A continuación se establece una regresión múltiple por pasos sucesivos para determinar la importancia relativa de estas variables como predictoras de la edad para con posterioridad calcular las funciones con regresiones logarítmicas. Todos estos procesos se refieren a humanos, que sirven como modelo teórico para el resto de especies. Por último se calcularán y se diseñarán sendas funciones y gráficas aproximadas para los principales *Hominina* con la edad biológica como variable independiente y con el perímetro craneal como variable dependiente.

La medida del cráneo puede ser expresada en función del perímetro craneal (cm), de la masa cerebral (g) o del volumen endocraneal (cm<sup>3</sup>). El método se extiende también a los parámetros de altura y masa corporales dada su marcada correlación con las otras variables, medidos en centímetros (cm) y kilogramos (kg) respectivamente. La edad es medida en diferentes unidades según la escala gráfica adoptada.

Los valores relativos a los niños humanos desde el nacimiento hasta los cinco años provienen de la página web de la OMS, Organización Mundial de la salud, (<http://www.who.int/childgrowth/en/>), que proporciona datos numéricos, gráficos y programas, a los que en adelante nos referiremos como fuente OMS; los datos vienen dados como valores Z y la edad en días. En todos los casos se establece la separación por sexo, si bien para las funciones de las especies extinguidas se adoptará un valor único.

La formación de las funciones y sus gráficas teóricas vendrá dada por el uso de los datos proporcionados por la literatura científica, teniendo presente que muchos datos no son directos sino obtenidos a partir inferencias teóricas de diversos trabajos, dado el inconveniente de la escasez de restos fósiles subadultos.

Estos patrones adoptan por lo general una gráfica cartesiana de aspecto logarítmico al adoptar como variable independiente la edad y como variable dependiente el tamaño ya que comúnmente se pretende conocer cuál es el tamaño craneal a una determinada edad, en pediatría o en estudio de poblaciones, entre otros campos. En el caso de este

trabajo el cálculo es el inverso, ya que se pretende llegar a una edad partiendo de las medidas de restos óseos, por lo que la gráfica tendría un aspecto potencial. En ambos casos la consecución de la edad adulta transformaría la gráfica en una especie de asíntota para el valor máximo del cráneo. Las funciones potenciales permiten una variante interesante, en virtud de las propiedades de los logaritmos, en forma de funciones lineales. Así la función potencial

$$y = ax^b$$

pasa, tras aplicar logaritmos, a

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

que como regresión lineal es ampliamente utilizada en estudios y a cuya gráfica se remite a menudo el presente trabajo.

La variación del tamaño craneal con respecto al tiempo representa la derivada equivalente a la velocidad de desarrollo, es decir la pendiente de la tangente en cada punto, cuyo valor va disminuyendo en este caso a medida que avanza la edad. Al tomar como modelo el periodo comprendido entre el nacimiento y los cinco años de vida se pone en evidencia la fase de mayor velocidad de desarrollo cerebral, y por ende craneal, que poco a poco se va ralentizando.

El periodo prenatal escapa al presente estudio por su difícil calibración y el desconocimiento de los periodos de gestación de los *Hominina* extinguidos, aunque no sería descabellado extrapolarlo a partir de las 40 semanas del ser humano en base a simios actuales de menor periodo y considerar el desarrollo intrauterino desde un patrón extrapolable.

Los cálculos estadísticos están realizados con el programa SPSS en su versión 21, si bien los gráficos de confección propia se han obtenido con el programa *Excel* en su versión de 2007, por presentar un aspecto más detallado y atractivo.

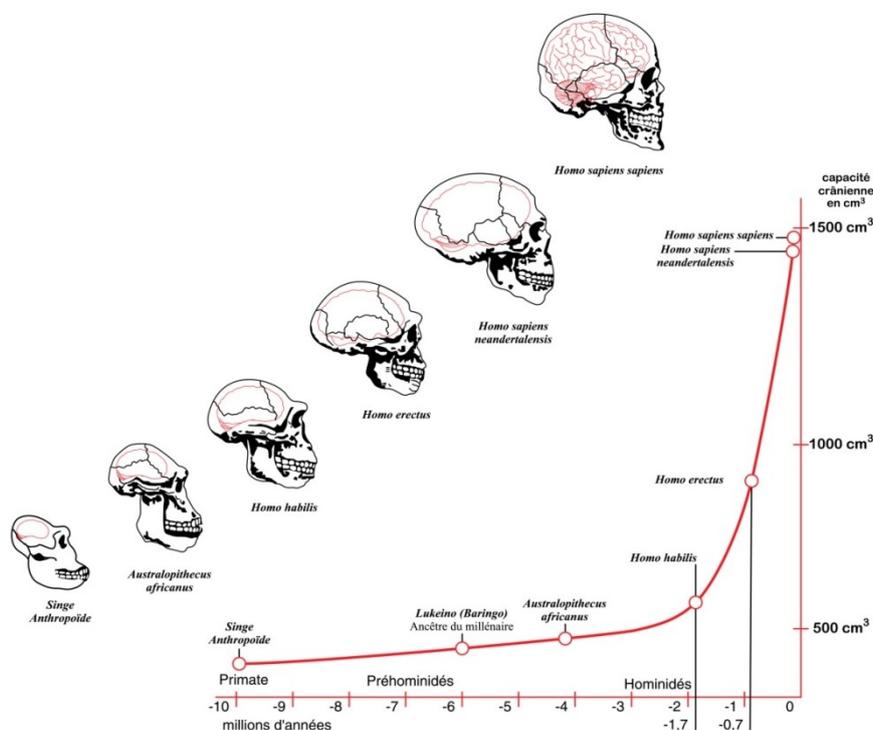
## 5. ASPECTOS FILOGÉNICOS Y ONTOGÉNICOS DEL SER HUMANO

### 5.1. Filogenia

#### 5.1.1. Diferenciación diacrónica

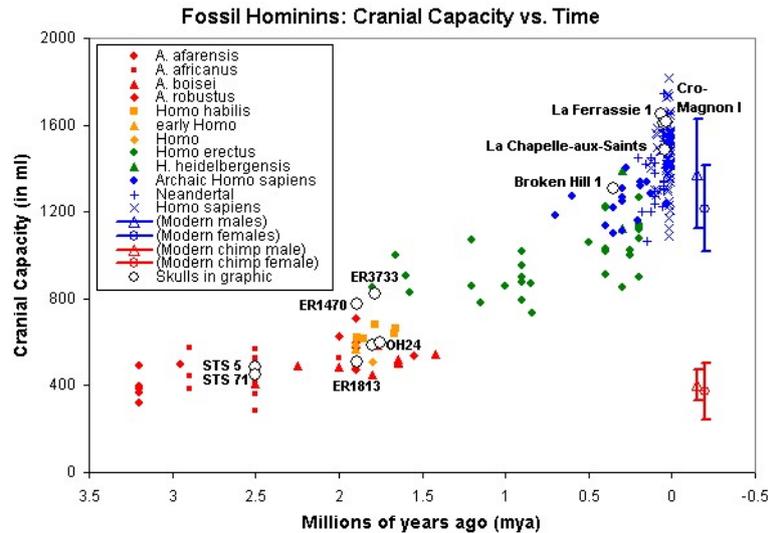
La presente consideración del árbol filogenético del orden de los *Primates*, con una especial atención a la rama de la familia de los *Hominidae*, permite establecer comparaciones entre las diversas especies tanto actuales, que incluyen a chimpancés, gorilas y orangutanes, como extintas, particularmente las de la propia rama evolutiva del ser humano actual, los *Hominina*. Los aspectos abordados, por el propio carácter de este estudio, se refieren a la evolución y estructura del cráneo y a la del resto del cuerpo, así como a la relación entre ambos.

La particularidad de esta evolución, que es evidente como rasgo más llamativo, es el enorme incremento del volumen craneal a lo largo de las series de los *Hominina* con el paso del tiempo (fig. 2). Esta capacidad craneana establece un parámetro representativo del tamaño cerebral; por ello es una de las características de los homínidos en general más ampliamente analizada (Tobias, 1971; Jerison, 1973; Holloway, 1974; Armstrong, 1973; Martin, 1983; Beals *et al.*, 1984; Falk, 1990; Aiello y Wheeler, 1995).



**Fig. 2.** Evolución de la capacidad craneana de los primates antropoides. *Muséum d'Aix-en-Provence*. 2001. [http://www.museum-marseille.org/marseille\\_cerveau\\_evolution.htm](http://www.museum-marseille.org/marseille_cerveau_evolution.htm).

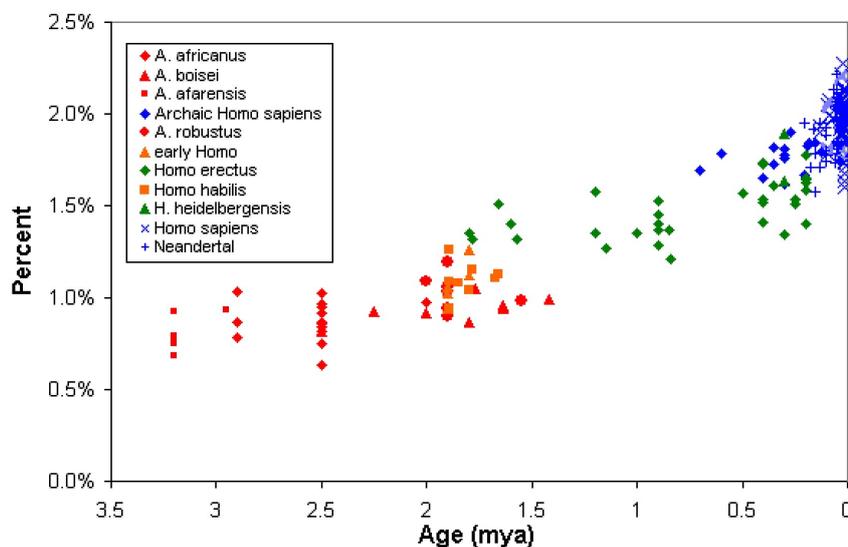
Es posible establecer de forma precisa este incremento a partir de un fichero elaborado por De Miguel y Henneberg (2001), basado en los datos disponibles en la literatura científica para homínidos datados desde 3,2 millones de años hasta 10 mil años. Esta base cuenta con 606 estimaciones referidas a 243 especímenes, entre los que aparecen 75 ejemplares cuyos múltiples valores han sido obtenidos por diferentes métodos o autores (fig. 3).



**Fig. 3.** Gráfico de Nick Matzke, *National Center for Science Education*. Edades y capacidades craneanas (De Miguel y Henneberg, 2001). Capacidad craneana de humanos modernos (McHenry, 1994b). <http://ncse.com/image/fossilhomscranialcapacityvstime-0>.

Es también conveniente en este trabajo considerar el volumen craneal en relación con el tamaño total del cuerpo en términos relativos de capacidad, por lo que se ha recurrido a calcular, a partir de medidas de especies de antigüedades superiores a los 10 mil años, una nueva variable dependiente estimada como la masa cerebral en tanto que porcentaje de la masa corporal. Además de los datos reflejados con anterioridad, los referentes al tamaño corporal figuran en el artículo de los mismos De Miguel y Henneberg (1999); por otra parte, estos datos relativos a la masa total son extrapolaciones sobre las relaciones de la regresión entre la capacidad craneana con respecto al tiempo reflejadas por los antedichos autores (2004). Entonces es posible dibujar una nueva gráfica, aunque sacrificando el máximo rigor estadístico en aras de ofrecer una mejor comprensión por medios visuales del cambio relativo del tamaño craneano con respecto al tamaño total corporal (fig. 4). El siguiente gráfico, publicado por Nick Matzke en 2006 en la página *pandasthumb.org*, ilustra, basándose en los

criterios anteriores, el progresivo incremento en la relación tamaño craneano con respecto al tamaño corporal que ya se intuía en el gráfico anterior del mismo autor. Unas estimaciones más rigurosas son las desarrolladas por Wood (2016) a partir de sus cálculos para obtener los volúmenes endocraneales medios, las masas corporales medias y una encefalización residual como el logaritmo del cociente de encefalización de Jerison (1973) para *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus afarensis*, *Paranthropus aethiopicus*, *Paranthropus boisei*, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus sediba*, *Homo naledi*, *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*.

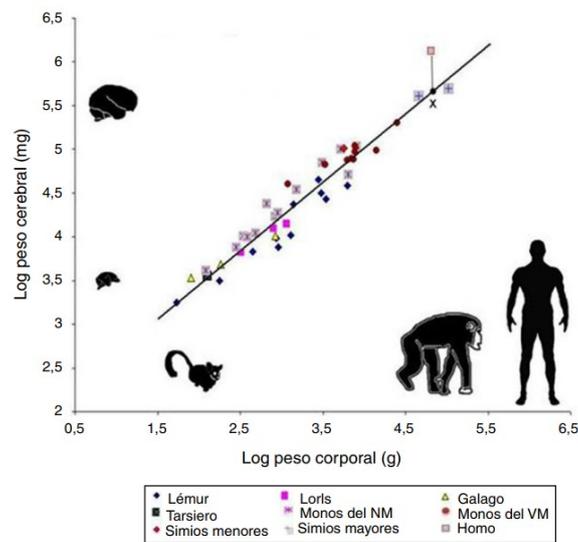


**Fig. 4.** Gráfico de Nick Matzke. *National Center for Science Education*.

<https://pandasthumb.org/archives/2006/10/fun-with-homini-2.html#>

Este coeficiente de encefalización desarrollado por Jerison (1973) se basa en el aparente incremento regular del tamaño cerebral en relación al corporal en mamíferos, por lo que Jerison sugiere la posibilidad de calcular la masa cerebral esperada a partir de su masa corporal así como su capacidad de procesamiento; de ahí propone una ley de tipo potencial, como se puede apreciar en los gráficos anteriores, que ha sido ampliamente aceptada en la literatura científica (Willemet, 2013). El propio Jerison (1973), sin embargo, comprobó que el cerebro del humano actual era siete veces mayor que el correspondiente a un mamífero de su tamaño; incluso tres veces mayor que el de un primate de su mismo tamaño (Marino, 1998). En una escala doble logarítmica, más apropiada para esta comparación que la potencial, se aprecia gráficamente esta

diferencia de proporción (fig. 5); la línea recta, la regresión, muestra la relación entre las masas cerebral y corporal, y aporta un componente predictivo según la ley. Se comprueba que si bien los prosimios se hallan bajo la línea, los antropoides, conforme a lo dicho anteriormente, se encuentran sobre ella. La x (equis) sobre esta línea señala la posición que correspondería al ser humano actual, mientras que el cuadrado superior en dirección vertical sobre este punto, indica su posición real, a tenor de la cual se aprecia la exagerada desproporción con respecto a lo que cabría esperar en una evolución natural normal similar a la del resto de mamíferos (Stephan *et al.*, 1981).



**Fig. 5.** Relación entre la masa cerebral y la corporal en 45 tipos de primates. Modificado de Stephan *et al.* (1981) en Rosales-Reynoso *et al.* (2015).

La importancia de todos los aspectos craneales en el *Homo sapiens*, derivados de los de su propia rama filogenética, ha quedado pues de relieve en el estudio de la evolución; así Delattre y Fenart (1966) llegaron incluso a proponer una definición del género *Homo* basada en el cráneo humano con la ayuda del método vestibular de orientación; a estos estudios anatómicos se remitirán apartados siguientes.

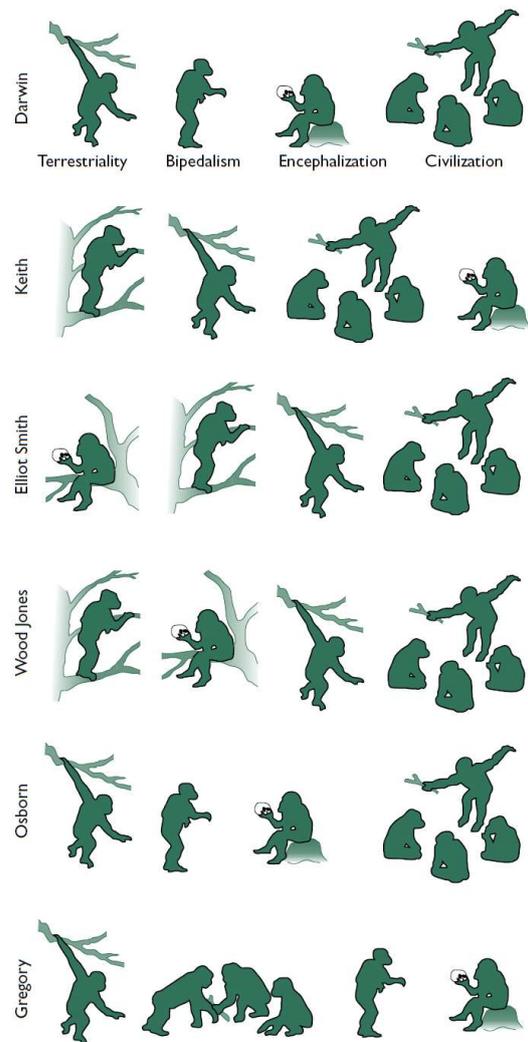
### 5.1.2. Factores de la evolución: el cuerpo y el cerebro

Dos han sido los factores determinantes en la consecución de la configuración estructural del ser humano actual: la locomoción sobre las extremidades inferiores, o bipedestación, y el relativamente sobredimensionado volumen cerebral, o encefalización.

La consecución de una postura erguida supuso numerosos cambios relevantes en la morfología de los *Hominina* cuyos detalles escapan a este estudio, pero cuyos resultados globales se reflejaron en el aumento del tamaño corporal. Asimismo, esta revolución estructural facilitó la liberación de las extremidades superiores de su función locomotriz y su subsiguiente influencia en el desarrollo intelectual.

La secuencia evolutiva desde los orígenes del ser humano parece seguir un sentido narrativo similar al de los cuentos de héroes, que van adquiriendo las sucesivas conquistas hasta su triunfo final; en todo caso existe un patrón común en las diversas teorías que incluye cuatro elementos: terrenalidad, bipedestación, encefalización y civilización (Landau, 1981). A pesar de figurar en todas las teorías sobre los orígenes humanos, los paleoantropólogos no se muestran de acuerdo en cuanto al orden en que sucedieron y en cuanto a su importancia en la evolución (Lewin, 1990; Reader, 1988); sin embargo se puede comprobar que la mayoría sitúa la bipedestación en posición temporal anterior a la encefalización, por lo que la liberación de las manos en este caso antecedería al gran desarrollo cerebral (fig. 6).

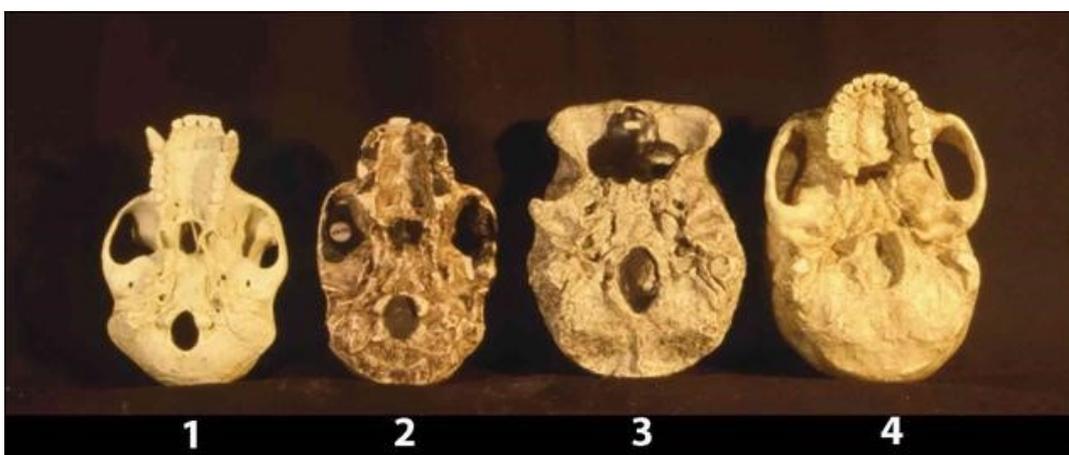
Tras la aparición de la locomoción bípeda, llegaron los cambios en la altura y las proporciones corporales que parecen responder a diversos factores: el desplazamiento de nicho ecológico



**Fig. 6.** Diferentes reconstrucciones de la secuencia de los sucesos en la evolución humana. Los antropólogos aceptan los mismos hitos fundamentales en la evolución humana: terrenalidad, bipedestación, encefalización y civilización, aunque diferentes autoridades sitúan estos pasos en diferente orden. Imagen de Landau (1981) en Lewin y Foley (2004: 19).

debido a un cambio climático (Stulp y Barrett, 2014); la mayor actividad carroñera y depredadora que la de los australopitecinos, con demandas locomotoras y cognitivas más intensas, favorecidas por piernas más largas y una total postura bípeda (Bramble y Lieberman, 2004); la forma más alargada y lineal que habría resultado selectivamente ventajosa para la termorregulación (Ruff, 1993). Así la mayor estatura del *Homo erectus* con respecto de los australopitecinos marca para la mayoría de autores la aparición del género *Homo* en el registro fósil (Graves *et al.*, 2010; Antón y Snodgrass, 2012).

Estas variaciones corporales debidas a la bipedestación y su desplazamiento caudal del centro de gravedad encuentran su reflejo también el cráneo. Así, por ejemplo, se comprueba que la posición del *foramen magnum* en el ser humano es anterior en relación con la de otros primates. Esta posición adelantada es compartida con otros mamíferos bípedos: humanos, roedores bípedos y marsupiales bípedos presentan un *foramen magnum* anterior al de sus correspondientes parientes cercanos. Estas comparaciones sugieren que la bipedestación habitual y la adopción de la postura erguida se hallan asociados con un desplazamiento rostral en la posición del *foramen magnum* en mamíferos (Russo y Kirk, 2013). Esta tendencia al equilibrio se refuerza por la ausencia de cola en humanos, una de cuyas funciones es la de balancear y apoyar la posición en animales bípedos (Hildebrand y Goslow, 1974; Hickman, 1979). La posición ha evolucionado igualmente a lo largo del árbol de los homínidos, así como progresivamente en el clado de los *Hominini* (fig. 7). Esta posición ha ido avanzando en la línea filogénica desde los primeros australopitecos hasta el humano de nuestros días; de igual modo la orientación ha ido desplazándose hasta la posición vertical sobre la columna vertebral (Kimbel *et al.*, 2004; Kimbel y Rak, 2010; Russo y Kirk, 2013).



**Fig. 7.** Desplazamiento rostral de los *foramina magna* en cuatro especies de *Hominini*.  
1-Chimpancé 2- *Australopithecus africanus* 3- *Pithecanthropus erectus* 4- *Homo sapiens*  
(Spencer, 2001) en <https://origins.swau.edu/papers/man/hominid/index.html>

La encefalización hace referencia a la relación del tamaño del cerebro con respecto al tamaño corporal. Esta variación cerebral es representativa para este estudio ya que puede relacionarse directamente con el tamaño cerebral como se ha establecido anteriormente.

El cerebro comenzó a aumentar su tamaño de forma notable en los australopitecos, de tamaño corporal semejante al del chimpancé, cuyo cerebro creció probablemente entre 450 y 515 cm<sup>3</sup> (Holloway *et al.* 2004). Comoquiera que los primeros componentes del género *Homo* (*Homo habilis* y *Homo rudolfensis*) contaban ya con 700 cm<sup>3</sup> de volumen cerebral, la transición hacia *Homo ergaster* y *Homo erectus*, con unos 1000 cm<sup>3</sup>, fue menos drástica (Martín-Loeches *et al.*, 2008).

El fin del Plioceno y el inicio del Pleistoceno suponen la aparición de la rama evolutiva humana, el clado *Homo*. En comparación con los anteriores homínidos el nuevo linaje va a presentar un considerable aumento en los tamaños del cerebro y del cuerpo (Hawks *et al.*, 2000; Relethford, 2000). Los erectinos del Pleistoceno medio alcanzan una media de 66,56 kg, con un elevado grado de heterogeneidad, como muestran los casos del individuo fósil de Gesher Benot Ya'akov (53,4 kg) y el de Boxgrove (86,7 kg). El aumento de la masa corporal es incluso más notable en el grupo de los neandertales, con una media de 72.93 kg y menor variabilidad, con un 10,46% (Serrano, 2012); sin embargo el incremento del tamaño cerebral es más destacable que el cabría esperar por el correspondiente incremento del tamaño corporal (Tobias, 1971; Hawks *et al.*, 2000) y no está relacionado con un cambio medio en éste (Ruff *et al.*, 1997). Indiscutiblemente, este aumento del tamaño cerebral es una de las tendencias más distintivas y significativas en la evolución humana durante el Pleistoceno (Lee y Wolpoff, 2006).

La evolución de los primates no solamente se ha basado en un aumento cerebral global, sino también en cambios morfológicos adaptativos. Se han reconocido tres variaciones principales: una reducción en la importancia relativa del olfato a la par que un aumento en la importancia relativa de la visión y un enorme incremento de la neocorteza (Radinsky, 1975). El aumento de tamaño corporal y el abandono de las actividades nocturnas parecen contarse entre las razones de los cambios sensoriales; los aumentos absoluto y relativo de la neocorteza permitieron más áreas de asociación para procesar la información en los primates con el consiguiente incremento de las posibilidades de transmitir sus genes a las generaciones siguientes. El resultado fue

mayores inteligencia, flexibilidad de comportamiento y capacidad de adaptación a los cambios del entorno (Rosales-Reynoso *et al.* 2015).

Los mecanismos genéticos han tenido un papel preponderante en esta evolución. Entre los principales hallados se hallan: cambios en secuencias proteicas por selección positiva en regiones codificantes de proteínas del genoma; duplicación y delección de genes; cambios por la evolución en regiones no codificantes del genoma (Rosales-Reynoso *et al.*, 2005).

Existen numerosas diferencias entre las secuencias proteicas de humanos y de otros mamíferos en general y de los primates en particular; por ello los cambios en las secuencias proteicas se han enfocado en la identificación de genes que han mostrado selección positiva en comparación con el resto de los primates (Vallender *et al.*, 2008). El caso muy llamativo es el del gen FOXP2, cuya secuencia se conserva en alto grado entre especies y que se diferencia solamente en dos sustituciones no sinónimas entre el chimpancé y el humano; este gen influye en el desarrollo de áreas cerebrales asociadas a la producción y aprendizaje del lenguaje (Haesler *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2001).

La duplicación genera nuevos genes en el genoma a los que la relajación de la restricción evolutiva ofrece la oportunidad de *neofuncionalización* o de *subfuncionalización*. La *neofuncionalización* implica la adquisición de nuevas funciones para uno o ambos genes; la *subfuncionalización*, el reparto de su función ancestral entre ambos (Vallender *et al.*, 2008). La delección de genes puede producir efectos drásticos por lo que es un fenómeno bastante más raro en la evolución. Esta pérdida puede provenir de cambios selectivos a lo largo del tiempo. El ejemplo de pérdida de genes más conocido en la evolución humana es el de la familia de genes referentes de los receptores olfatorios (Young *et al.*, 2002; Gilad *et al.*, 2003; Vallender *et al.*, 2008). Los ratones poseen alrededor de 1200 genes relacionados con las funciones de los receptores olfatorios, mientras que éstos se reducen a unos 350 en el caso de los humanos (Young *et al.*, 2002).

Los cambios en la expresión génica son considerados un factor importante en la conformación del fenotipo humano. Pequeños cambios en elementos regulatorios no codificantes podrían producir un notable efecto en los patrones espaciales y temporales de genes del desarrollo y, por ende, en su reflejo fenotípico (King y Wilson, 1975; Preuss *et al.*, 2004; Khaitovich *et al.*, 2006).

Por otro lado, los mecanismos epigenéticos participan en gran parte en los mecanismos de adaptación; así los individuos se «individualizan» por su interacción con el entorno (Rakic y Kornak, 2001; Prochiantz, 2010). Tanto las formas en que las áreas cerebrales se distribuyen, como los 900 g de materia gris adicionales en el cerebro actual, pueden provenir de esos mecanismos epigenéticos (Laland *et al.* 2010). Los humanos y los chimpancés se diferencian únicamente en un 1,23% de la secuencia genómica (Mikkelsen *et al.*, 2005) y muchas de las diferencias transcripcionales entre ambas especies (Khaitovich *et al.*, 2005) no son en exclusiva cambios genéticos de elementos reguladores, sino también modificaciones epigenéticas en regiones reguladoras (Blekhman *et al.*, 2009).

### 5.1.3. *El parto*

El «dilema obstétrico»<sup>3</sup> propone que en el desarrollo evolutivo hasta el humano actual dos demandas se han enfrentado de forma competitiva: por un lado la pelvis se ha estrechado y deformado para facilitar la bipedestación, por el otro ha mantenido el canal del parto lo suficientemente amplio para permitir el alumbramiento de neonatos con cráneos sobredimensionados (Krogman, 1951; Washburn, 1960; Schultz, 1969; Rosenberg, 1992; Rosenberg y Trevathan, 1995; Wittman y Wall, 2007; Walsh, 2008; Franciscus, 2009; Trevathan, 2011). La pelvis requiere una menor altura y mayor anchura mediolateral para la bipedestación y, por el contrario, una mayor distancia anteroposterior para el parto. En cualquier caso, la adquisición de la postura erguida ha acarreado enormes implicaciones obstétricas por los grandes cambios que ha conllevado en la pelvis (Jordaan, 1976; Stewart, 1984a; Abitbol, 1996a; Lovejoy, 2005), no solamente morfológicos sino también en la orientación (Reynolds, 1931; Abitbol, 1987; Lovejoy, 2005). Estas modificaciones, por presiones evolutivas, han dado lugar a diferencias anatómicas entre los sexos, de forma que la pelvis femenina se ha transformado para facilitar el parto, mientras que la masculina no (Wittman y Wall, 2007), por lo que en los individuos machos la evolución no ha tenido que confrontar el dilema obstétrico.

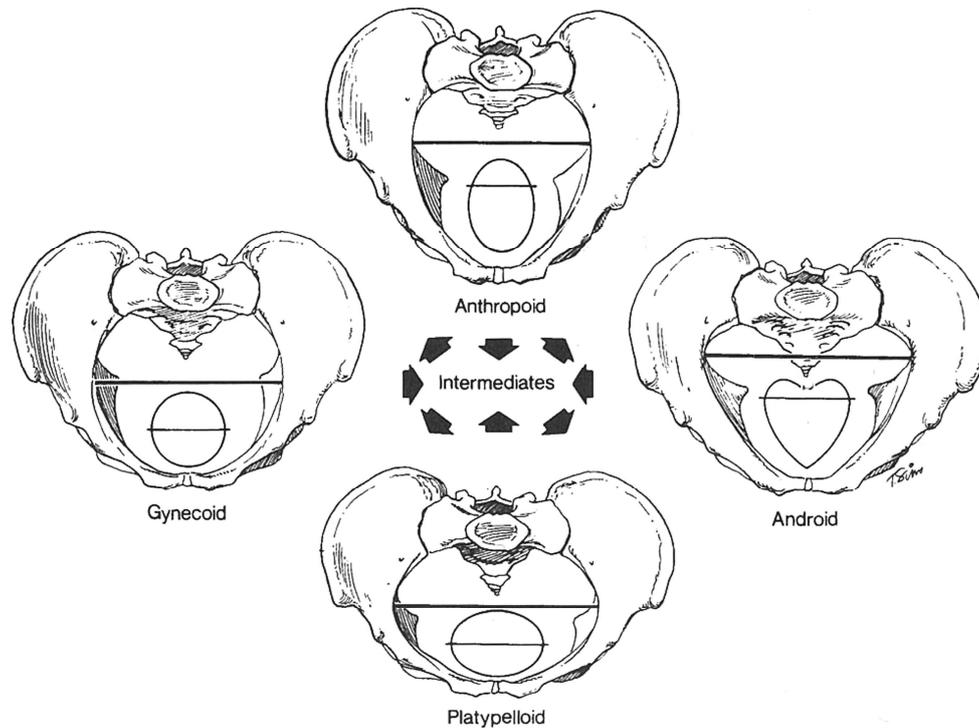
La importancia del parto en relación a la pelvis ha llevado a presentar toda una tipología, desde Weber en 1930<sup>4</sup> hasta Greulich y Thoms en 1938, pasando por Von

---

<sup>3</sup> «*Obstetrical dilemma*» (Washburn, 1960).

<sup>4</sup> Citado en Turner (1886).

Stein (1844)<sup>5</sup> o Turner (1886), todas ellas más o menos cercanas a la más conocida de Caldwell y Moloy (1933). Éstos utilizaron el conocimiento antropológico para corroborar sus tipos. Según la forma de la entrada se podían clasificar en «los tipos ovalado delgado y largo, redondo, plano y cuneiforme»<sup>6</sup>, correspondientes a los tipos antropoide, ginecoide, platipeloide y androide respectivamente (fig. 8). Así establecieron que si bien los cuatro tipos podían presentarse en hembras, era el ginecoide, de características femeninas, con entrada ancha y elíptica, el ideal para el parto; por el contrario, el androide presentaba características masculinas y un deficiente pronóstico para el parto. En el antropoide se verían potenciadas las facilidades animales para el parto, mientras que en el escaso platipeloide aparecerían características marcadamente favorables a la locomoción bípeda (Caldwell y Moloy, 1933; Moore, 1992) y un proceso de nacimiento humano en cierto modo antinatural (Walrath, 2003).



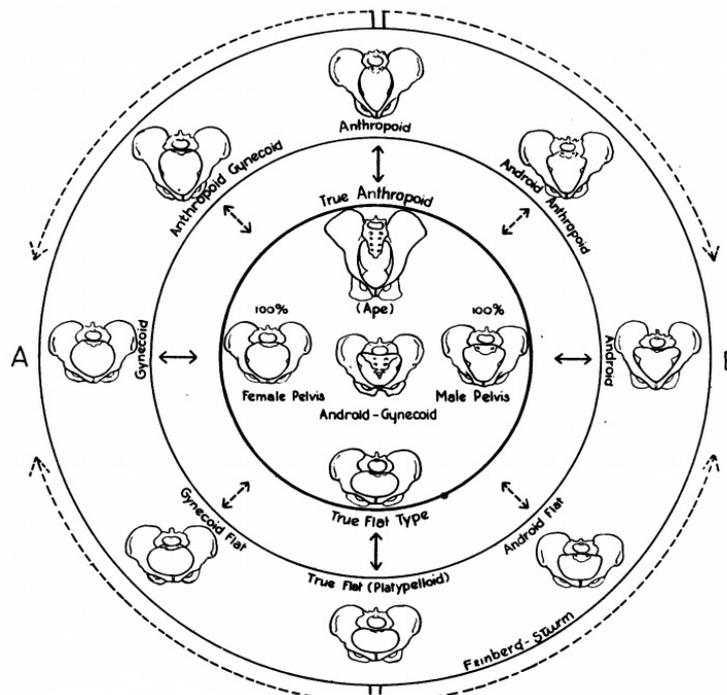
**Fig. 8.** Tipos en las pelvis femeninas según Caldwell y Moloy (Cunningham *et al.*, 1997: 63).

La evolución hacia los distintos tipos seguiría caminos diferentes. La transición horizontal separaría a los individuos en un dimorfismo sexual, no exclusiva por el efecto del parto ya que en ciertos aspectos podría surgir por efectos sobre el tamaño

<sup>5</sup> Citado en Turner (1886).

<sup>6</sup> «[...] *the long narrow oval, the round, the flat and the wedge-shaped types*» (1938: 5) (trad. del autor).

corporal (Tague, 2000) o por una diferenciación sexual secundaria más general (Leutenegger, 1994; Tague, 2005); la transición vertical respondería a una presión evolutiva hacia la bipedestación, desde el tipo antropoide, más cercano a los simios antropoides, hacia el platipeloide, más favorable a la postura erguida (Caldwell y Moley, 1938). Las transiciones entre los modelos producirían toda variedad de tipos intermedios (fig. 9); sin embargo el dilema obstétrico no se revelaría como el único factor en estos procesos, sino que diferentes aspectos de la biología del parto en humanos habrían formado un complejo mosaico a lo largo de ese tiempo (Rosenberg, 1992), como la pérdida de la cola, la dieta, el modo de vida, el clima y otros factores medioambientales durante la evolución (Abitbol, 1996b; Lovejoy, 2005; Dixson, 2009; Ruff, 2010; Grabowski *et al.*, 2011; Lewton, 2011; Tague, 2011; Betti *et al.*, 2013; Kurki, 2013).

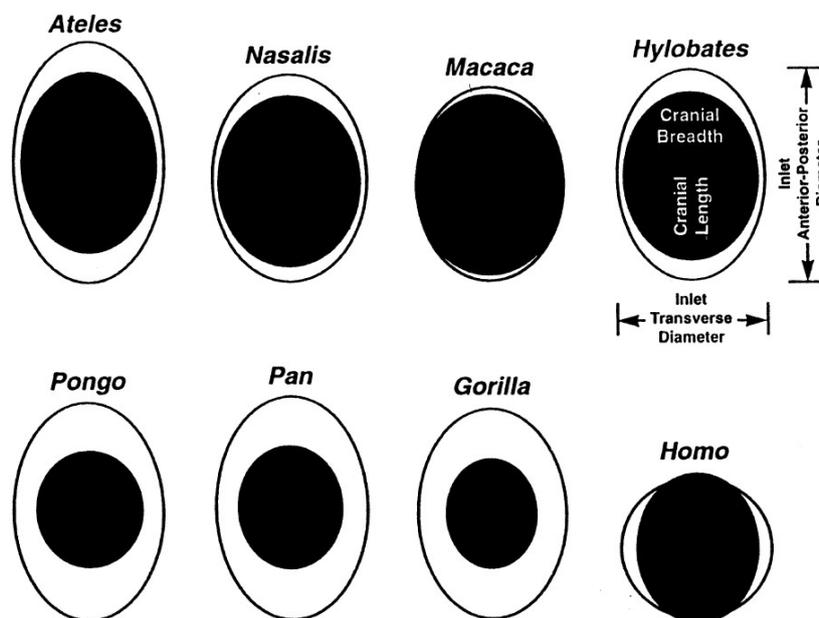


**Fig. 9.** Tipos de pelvis intermedios evolucionados de los tipos generales según las distintas presiones evolutivas (Caldwell y Moley, 1938: 6).

El tamaño craneano del feto en el momento del parto se asocia en primates al tamaño de la pelvis materna (Schultz, 1949; Leutenegger, 1974; Rosenberg, 1992); Ridley, 1995); sin embargo la bipedestación ha dado lugar a la pelvis humana, única entre todos los primates, con mayor anchura transversal, menor longitud anteroposterior y un eje céfalo-caudal relativamente corto (Lovejoy, 2005).

El parto en otros primates es comparativamente sencillo gracias a una pelvis del tipo antropoide, con mayor longitud anteroposterior que transversal en todos los planos, formando un tubo de salida prácticamente recto (Van den Broek, 1914; Washburn, 1942; Schultz, 1949, 1969; Leutenegger, 1974; Abitbol, 1987; Hager, 1989; Tague, 1991, 1992;), que se acomoda perfectamente a unos cráneos de fetos más largos en el diámetro sagital que en el biparietal (Schultz, 1949; Leutenegger, 1974, 1982; Abitbol, 1991). Además la salida a través del canal del parto en escasas ocasiones implica cambios significativos en la orientación del feto (Trevathan, 1987). Por contra en humanos este paso es más complicado y requiere una serie de alteraciones, giros y movimientos de la posición de la cabeza (Baird, 1962; Percival, 1980; Pritchard y Mc-Donald, 1980; Stewart, 1984b; Oxorn, 1986; Cunningham *et al.*, 1997).

En la figura 10 se aprecia que en monos y gibones las dimensiones de las cabezas son sólo ligeramente mayores que las de las pelvis. En los grandes simios las entradas de las pelvis son relativamente espaciaosas. En humanos la longitud craneana es mayor que la dimensión anteroposterior de la pelvis, lo que fuerza que la cabeza tenga que girar para entrar transversalmente en la pelvis (Rosenberg y Trevathan, 2002). Aparentemente la evolución de los *Hominidae* más cercanos a los humanos, carentes de una locomoción bípeda habitual, ha perfeccionado la mecánica del parto.



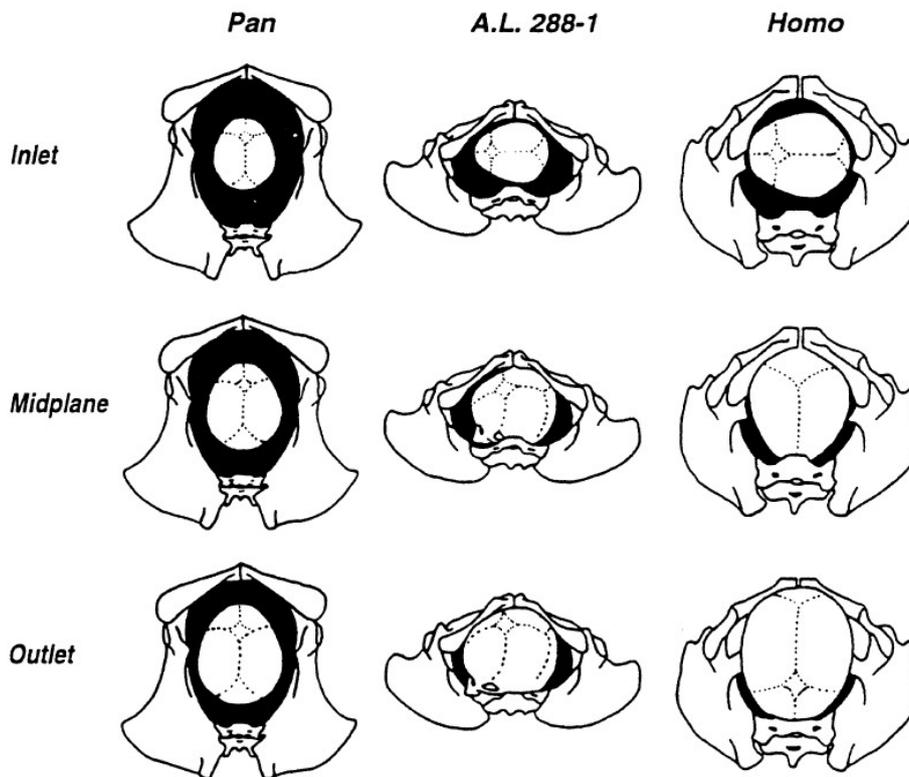
**Fig. 10.** Relación entre el tamaño de la entrada de la pelvis de la madre (curva externa) y el de la cabeza del neonato (área oscura) en primates actuales. El diámetro transversal se ha dibujado constante y las otras dimensiones se han escalado con respecto a éste. Los géneros corresponden, en orden de lectura, a monos araña, monos narigudos, macacos, gibones, orangutanes, chimpancés, gorilas y humanos. Redibujado del clásico de Schultz (1969) en Rosenberg y Trevathan (2002).

Sin abundar en posibles explicaciones y con independencia de los factores originarios, cualesquiera que fueran las causas que llevaron a nuestros ancestros a la bipedestación, esta nueva postura se desarrolló a fuerza de enormes cambios en la forma y la orientación de la pelvis (Reynolds, 1931; Abitbol, 1987; Lovejoy, 2005). En consecuencia estas alteraciones que favorecieron la locomoción bípeda conllevaron considerables implicaciones obstétricas (Jordaan, 1976; Stewart, 1984a; Abitbol, 1996a; Lovejoy, 2005).

Estas modificaciones en la morfología pélvica se muestran con claridad en un ejemplar fósil de *Australopithecus afarensis* de hace unos 3,2 millones de años, designado como A.L. 288-1 y conocido popularmente como Lucy (Ward, 2002). El inusualmente bien conservado esqueleto, que incluye gran parte de la pelvis, representa la evidencia más antigua de los efectos de la bipedestación sobre la arquitectura pélvica, de tipo platipeloide que la diferencia de la estructura del humano actual (Tague y Lovejoy, 1986), y cuya conformación implica grandes variaciones en la obstetricia de las australopitecinas (Wittman y Wall, 2007).

La figura 11 muestra las pelvis de sendos ejemplares del género *Pan*, correspondientes a un patrón antropoide, de Lucy, de patrón platipeloide, y de una mujer actual, en las que además de las dimensiones, se aprecia el mecanismo del parto. En los dos primeros casos no es precisa la rotación del cráneo, si bien en el mono éste sitúa la cara anteriormente hasta su total salida, mientras que en el australopitecino lo hace lateralmente; por el contrario, en el caso del ser humano aparece el mecanismo rotacional, por el que la cabeza encara el canal de entrada lateralmente para girar a continuación en el plano medio y salir por último con la cara en sentido posterior (Gruss y Schmitt, 2015). Esta dificultad se comprueba no sólo en la salida del cráneo sino en la subsiguiente de los hombros, que forman parte indispensable del mecanismo de rotación del feto (Oxorn, 1986; Trevathan y Rosenberg, 2000). Este mecanismo, pues, no se limita a acomodar un cráneo amplio, ya que los homínidos presentan hombros anchos y rígidos que presentan dificultades en el momento del parto (Oxorn, 1986); en consecuencia puede aparecer la distocia de hombros, en la que el feto solamente libera la cabeza mientras que los hombros quedan atascados, lo que puede llevar a graves complicaciones como asfixia, rotura uterina, pérdida excesiva de sangre e incluso la muerte del niño o de la madre (Smeltzer, 1986; Trevathan, 1988; Lipscomb, 1994). Si bien para los simios esto no representa un gran inconveniente debido a su espacioso

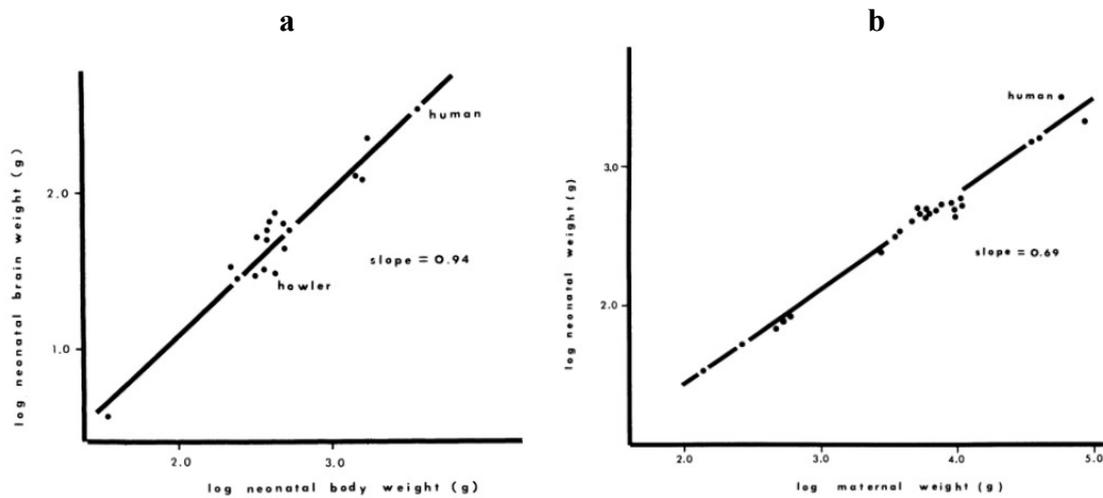
canal, es posible que entre los australopitecinos se forzara una rotación similar de 90° cuando el cráneo del neonato ya hubiera salido; por ello, esta importante restricción podría haber significado una limitación evolutiva hacia la pelvis más redondeada de los homínidos posteriores (Trevathan y Rosenberg, 2000). La forma transversal ancha parece haberse desarrollado y permanecido desde el inicio de la bipedestación en los *Hominina*; sin embargo en las primeras especies el parto no debía presentar las dificultades que aparecen en los humanos actuales debido al pequeño tamaño del cráneo, (Wittman y Wall, 2007).



**Fig. 11.** Comparación del mecanismo del parto entre *Pan*, A.L. 288-1 (*Australopithecus afarensis*) y *Homo* (mujer actual). En Rosenberg y Trevathan (2002), modificado de Tague y Lovejoy (1986).

Esta dificultad, asociada tanto al tamaño del cráneo como al de los hombres, viene dada por una proporción directa con el tamaño corporal del feto. Si bien los humanos neonatos poseen la mayor capacidad craneana entre sus equivalentes primates, la relación entre el peso del cerebro y su peso corporal no difiere entre ellos, es decir, que el cerebro de un recién nacido humano no es más pesado (fig. 12a). En realidad es el peso total el que está desproporcionado con respecto al de la madre, de modo que un recién nacido humano es aproximadamente el doble de grande en relación a su madre

que cualesquiera otros primates recién nacidos, y si el cerebro de un neonato humano es mayor que el de otros neonatos primates, es porque su cuerpo también lo es en relación con el peso de la madre (fig. 12 b). Sin esta desproporción, una madre occidental con una masa de 65 kg daría a luz a recién nacidos con una media de solamente 2200 g (Leutenegger, 1982).



**Fig. 12.** Leutenegger (1982: 87-88) muestra las regresiones lineales y las dispersiones entre **10a**: el peso cerebral y el corporal en neonatos de 18 especies antropoides con datos de Leutenegger (1970a, b) y Sacher y Staffeidt (1974) y **10b**: el peso de neonatos y el peso de madres en 25 especies antropoides con datos de Leutenegger (1979). En **a** se aprecia que el valor del humano coincide con la línea, mientras que en **b** es claramente superior.

A falta de abundantes restos óseos, el estudio de las diversas relaciones alométricas implicadas en el parto puede ayudar a definir aspectos todavía poco claros de los individuos subadultos en la línea evolutiva de los *Hominina* y a perfilar su escasamente conocida ontogenia.

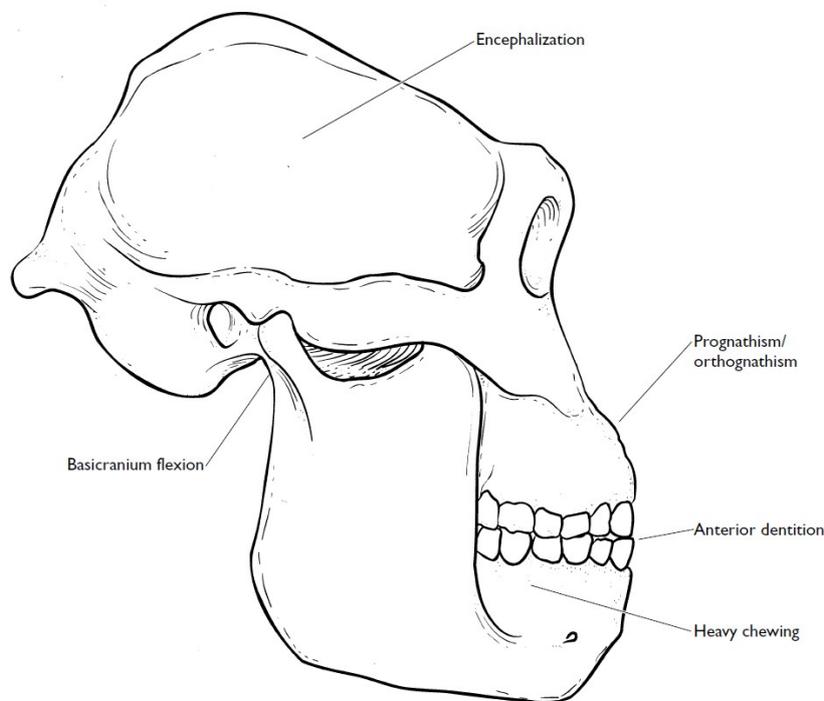
## 5.2. Ontogenia

### 5.2.1. *El humano moderno*

A partir de las consideraciones anteriores se puede inferir la relación causa-efecto que existe entre el mecanismo del parto y el tamaño craneal. De este modo los factores obstétricos limitan el ritmo de desarrollo del cerebro humano durante su crecimiento, así como la talla del feto al nacer (Wittman y Wall, 2007). Las restricciones en el desarrollo del cráneo fetal para permitir un paso seguro a través del canal pélvico en el nacimiento

podrían estar relacionadas con la funcionalidad de la inversión del patrón ontogénico craneofacial tras el alumbramiento (Morimoto *et al.*, 2008).

El crecimiento cerebral parece ser en gran parte la causa del crecimiento superior, anterior y lateral del neurocráneo y en él, de algunas partes del basicráneo (De Beer, 1937). Skelton y McHenry (1992) identificaron 77 rasgos craneales interdependientes, pero que podían ser clasificados dentro de cinco complejos funcionales según sus tendencias evolutivas: adaptación para masticación fuerte, aumento del ortognatismo, reducción de la dentición anterior, flexión de la base craneal e incremento de la encefalización (fig. 13). En este caso el interés se centra en los dos últimos, por su considerable relación directa con el desarrollo cerebral y su predominancia en la filogenia de los *Hominina*.



**Fig. 13.** Los rasgos anatómicos craneales forman parte de complejos evolutivamente dependientes. (Lewin y Fowley, 2004: 300)

Durante el periodo fetal la forma del cráneo se alarga, ya que la dimensión antero-posterior se incrementa en mayor medida en relación a las dimensiones medio-lateral y supero-inferior (Haupt, 1970; Trenouth, 1984; Zumpano y Richtsmeier, 2003 Morimoto *et al.*, 2008); asimismo el alargamiento de la base craneal anterior es mayor en relación a la posterior (Mestre, 1959; Levihn, 1967; Birch, 1968; Johnston, 1974) y el ángulo de la base craneal aumenta (Ford, 1956; Mestre, 1959; Dimitriadis *et al.*, 1995; Jeffery y Spoor, 2004). En referencia a éste, algunos estudios experimentales evidencian las

complejas interacciones entre el cerebro y la sincondrosis en la base craneal que influyen en el giro del ángulo de ésta (DuBrul y Laskin, 1961; Moss, 1976; Bütow, 1990; Reidenberg y Laitman, 1991). El tamaño relativo del cerebro parece ser la causa dominante en la variación del basicráneo (Morimoto *et al.*, 2008), en especial en la de su ángulo (Virchow, 1857; Ranke, 1892; Cameron, 1924; Bolk, 1926; Dabelow, 1929, 1931; Biegert, 1957, 1963; Delattre y Fenart, 1963; Hofer, 1969; Gould, 1977; Ross y Ravosa, 1993; Ross y Henneberg, 1995; Spoor, 1997; Strait, 1999; Strait y Ross, 1999; McCarthy, 2001), aunque otros factores del viscerocráneo también podrían resultar desempeñar una influencia destacable (Lieberman *et al.*, 2000), si bien los cambios morfológicos en éste son menores que en el neurocráneo durante el periodo fetal (Morimoto *et al.*, 2008).

El desarrollo del sistema neuronal se inicia en la tercera semana de gestación, progresa durante el embarazo y se prolonga tras el parto (Volpe, 2000), por lo que desde ese inicio ciertas circunstancias adversas pueden interferir con el normal desarrollo cerebral (Mallard *et al.*, 1998; Sasaki *et al.*, 2000; Mallard *et al.*, 2000; Frisk *et al.*, 2002; Rehn *et al.*, 2004; Sizonenko *et al.*, 2006). La importancia de un adecuado desarrollo prenatal se refleja en la consecuente regularidad ontogénica tras el parto, no solamente en cuanto a alteraciones anatómicas y fisiológicas, sino también en la velocidad de la evolución, ya que si el crecimiento del feto se ralentiza por un entorno intrauterino adverso, tanto el cerebro como el cuerpo nacen subdesarrollados, a lo que se unen niveles inferiores de inteligencia y deficiencias cognitivas, y aunque la mayoría recupera parcialmente este retraso durante los dos primeros años de vida (De Bie *et al.*, 2011), los efectos en el cerebro se pueden extender hasta la edad adulta (Rehn *et al.*, 2004; Martinussen *et al.* 2005; Martinussen *et al.*, 2009). El nacimiento con un menor tamaño que el de la edad de gestación se asocia con un cerebro de tamaño y arquitectura celular alterados; entre los cuatro y los siete años aparecen volúmenes reducidos tanto de sustancia blanca en el cerebro y en el cerebelo como de ganglios basales, así como una corteza con menor área en la superficie y con menor grosor, en especial en las regiones frontales superior y medial; por lo que en estos individuos se puede hablar más de una maduración alterada que retrasada (De Bie *et al.*, 2011).

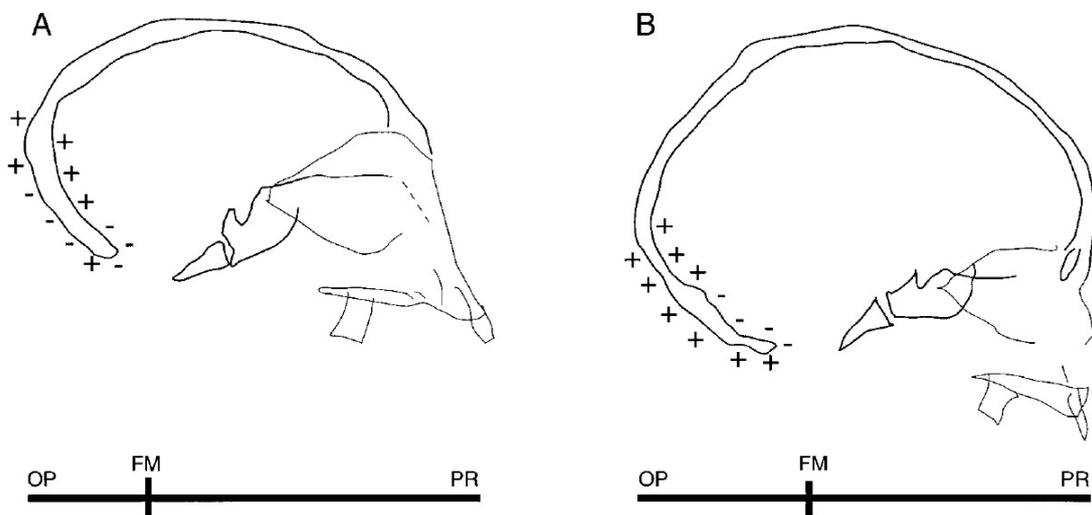
A lo largo de todo el periodo del crecimiento cerebral, tanto en su etapa prenatal como en la postnatal, los huesos del cráneo se van acomodando a esta expansión, en gran parte por deposición ósea en las suturas craneanas (Moss y Young, 1960; Enlow,

1968; Morriss-Kay y Wilkie, 2005; Richtsmeier *et al.*, 2006). La influencia de los patrones de crecimiento cerebral sobre la forma del cráneo ha llevado a proponer dos modelos. El primero está basado en la forma cerebral (Hofer, 1969; Liberman *et al.*, 2000); el segundo en la formación de las conexiones neuronales (Ross y Henneberg, 1995; Chlovskii *et al.*, 2002; Sporns *et al.*, 2002).

El crecimiento craneal intrauterino, limitado por los mecanismos obstétricos, implica cambios considerables en el ritmo de crecimiento cerebral tras el alumbramiento, necesarios para alcanzar la talla cerebral regular de los adultos modernos (Byrne y Whiten, 1992). Los patrones ontogénicos de crecimiento craneal del periodo prenatal se invierten en el periodo postnatal (Morimoto *et al.*, 2008). Los cambios estructurales craneofaciales muestran una reducción del ángulo basicraneal hasta los dos años de edad aproximadamente (George, 1978; Lieberman y McCarthy, 1999), y el neurocráneo sufre una contracción relativa al tiempo que el viscerocráneo se expande desde los tres años hasta la edad adulta (Zollikofer y Ponce de León, 2002). En el nacimiento la bóveda craneal está prácticamente conformada y presenta desde ese momento menor plasticidad que otras estructuras craneanas (Humphrey, 1998; Sperber, 2001; Opperman *et al.*, 2005) y los laterales basicraneales se ven separados de ese patrón de crecimiento por el tiempo de maduración (Bastir y Rosas, 2005, 2006); el neurocráneo es el primero en alcanzar su forma definitiva, seguido por el viscerocráneo: primero la estructura facial y posteriormente la mandíbula (Enlow y Hans, 1996). La influencia del cerebro sobre la forma de la bóveda solamente puede ser estimada hasta la edad juvenil, en la que aquél deja de crecer, si bien tras la adolescencia se aprecia cierta variación morfológica debida a la pérdida de volumen de materia gris alrededor de la pubertad (Lenroot y Giedd, 2006; Ventrice, 2011). En todo caso las estructuras sagitales y laterales alcanzan su forma adulta en la adolescencia temprana (Anzelmo *et al.*, 2013). Asimismo no se aprecian grandes diferencias ontogénicas entre machos y hembras en el periodo prenatal (Haupt, 1970; Morimoto *et al.*, 2008), sino que es preciso esperar hasta la pubertad y la adolescencia para encontrar un claro dimorfismo sexual en la forma craneana (Ursi *et al.*, 1993; Rosas y Bastir, 2002; Bulygina *et al.*, 2006), posiblemente debido a la divergencia de las trayectorias ontogénicas tras el nacimiento, probablemente en su desarrollo temprano (Vioarsdottir *et al.*, 2002; Morimoto *et al.*, 2008).

Las mayores diferencias entre humanos y el resto de primates se despliegan en los periodos fetal y postnatal. El cerebro deja de crecer al veloz ritmo anterior y la base

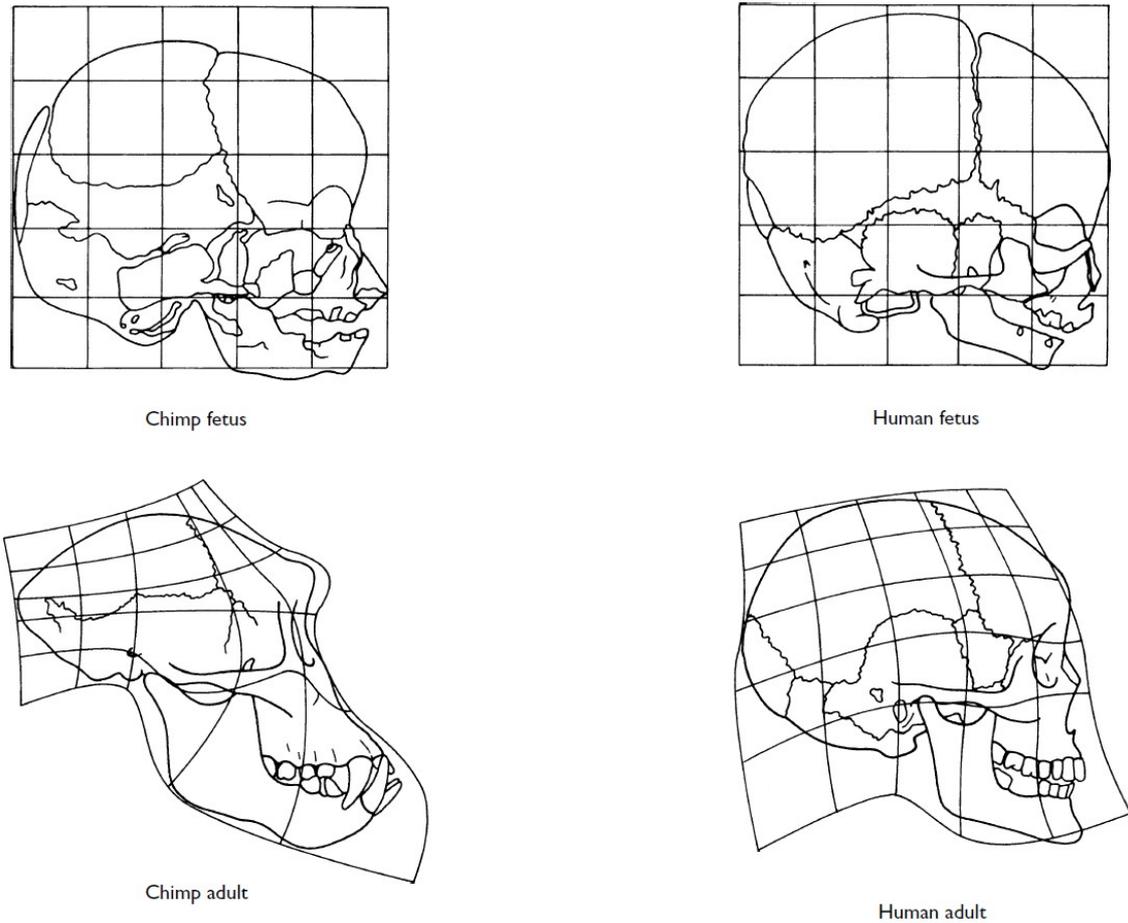
craneal gira rápidamente tras el nacimiento hasta casi los dos años (Lieberman y McCarthy, 1999); por contra, la flexión de la base craneal del resto de primates se alarga durante los periodos de crecimiento neural y facial para acelerar en la adolescencia (Hofer, 1960; Heintz, 1966; Sirianni y Swindler, 1979; Cousin *et al.*, 1981; Lieberman y McCarthy, 1999). En humanos el crecimiento antero-posterior en el basioccipital es proporcionalmente menor que en el exooccipital, mientras que en el resto el patrón es inverso, con un mayor crecimiento proporcional en el basioccipital (Ford, 1956; Moore y Lavelle, 1974); el crecimiento parece producir la rotación del plano nucal, que se inclina hasta una posición más horizontal en humanos, al contrario que en el resto, en los que gira en sentido contrario para adoptar una posición más vertical (Lieberman *et al.*, 2000) (fig. 14).



**Fig. 14.** Patrones de crecimiento en primate no humano (A) y humano (B). Las referencias sobre el plano horizontal de Frankfurt son el *foramen magnum* (FM), el opistocráneo (OP) y el prostio (PR). (+) indica superficie de deposición ósea y (-) superficie de resorción ósea (Lieberman *et al.*, 2000: 124).

La estructura craneofacial humana ya aparece claramente diferenciada de la de los simios al nacer (Stark y Kummer, 1962; Dean y Wood, 1984), por lo que debe existir una divergencia ontogénica previa en algún momento del periodo prenatal y las divergencias ontogénicas aparecen mucho antes entre humanos y los grandes simios que entre éstos (Mitteroecker *et al.*, 2004). Si bien esta morfología humana es diferente de la de cualquier otro simio actual, estudios moleculares muestran una mayor relación entre Homo y Pan (Man y Weiss, 1996; Ruvolo, 1997; Gagneux *et al.*, 1999; Deinard y Kidd, 1999; Barbulescu *et al.*, 2001; Pääbo, 2003). La figura 15 demuestra que estas pequeñas

diferencias genéticas afectan al temprano desarrollo craneal y van a producir enormes diferencias en la morfología adulta (Mitteroecker *et al.*, 2004).



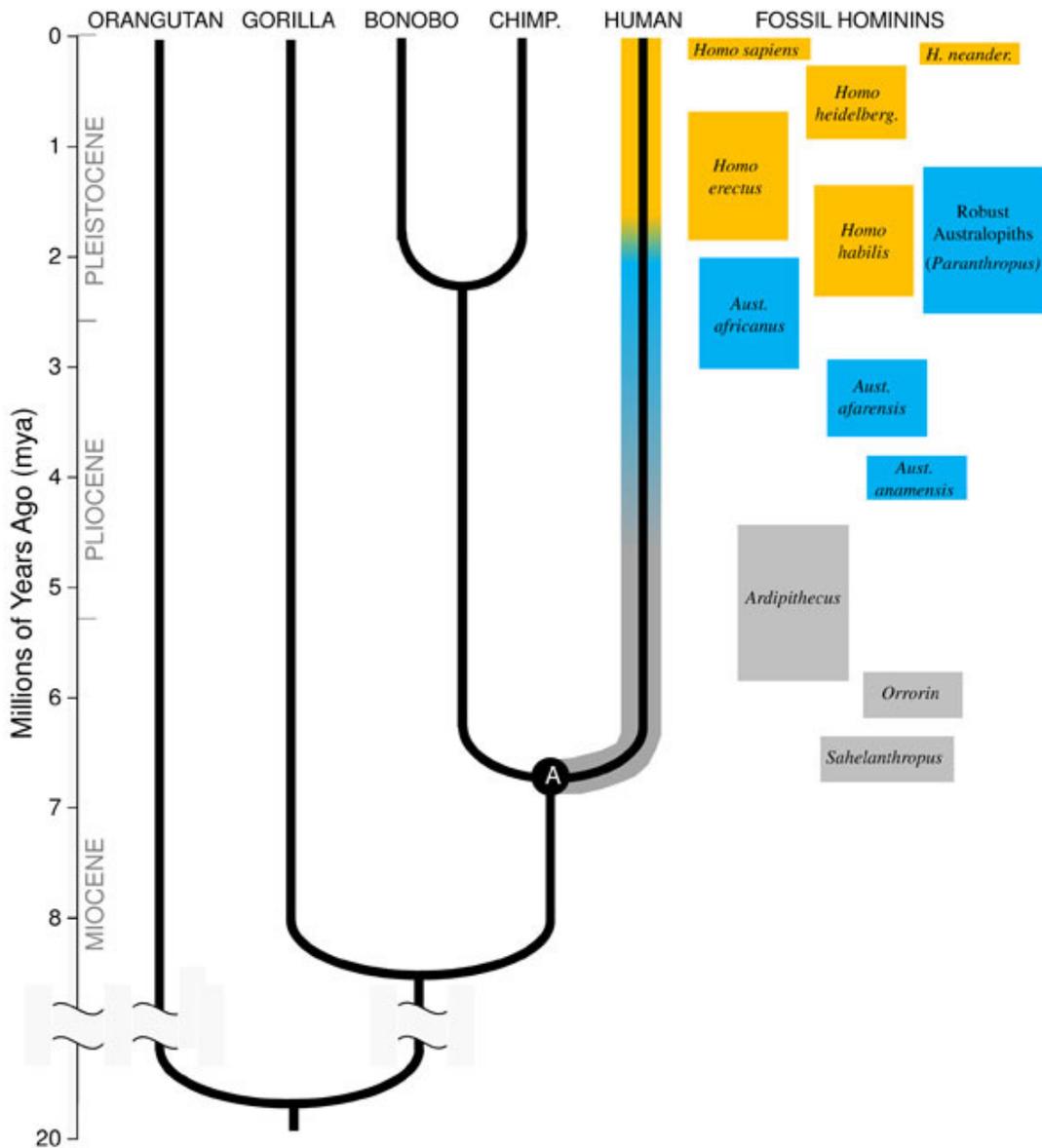
**Fig. 15.** La divergencia en el desarrollo ontogénico produce formas craneofaciales muy diferentes en chimpancés y humanos adultos partiendo de formas similares en los fetos. Los cambios en la forma de la rejilla indican la orientación del crecimiento (Lewin y Fowley, 2004: 40)

### 5.2.2. *El clado de los Hominini*

La proximidad morfológica prenatal, si bien con algunas ya claras diferencias, entre los géneros *Pan* y *Homo*, delata la mencionada proximidad filogénica. El linaje que dio lugar a éstos se separó del de los gorilas hace aproximadamente 9 millones de años (Ruvolo, 1997); sin embargo, los representantes de ambos géneros no siguieron una misma línea evolutiva, ya que análisis genéticos sugieren que *Hominina* y *Pan* divergieron a partir de un ancestro común entre hace 4 millones y 7 millones de años (Stauffer *et al.*, 2001; Kumar *et al.*, 2005) (fig. 16). De ahí que la conocida sentencia que pretende que el hombre desciende del mono carezca de sentido habida cuenta de

que se acuñó en referencia a lo que en esos tiempos se entendía como monos actuales, que en ningún caso corresponden a antepasados de los humanos.

En base a comparaciones anatómicas, este último ancestro común de chimpancés y humanos es tenido como un simio caminante apoyado en los nudillos, al igual que los chimpancés y gorilas actuales (Richmond *et al.*, 2001).



**Fig. 16.** Este clado de los *hominidae* muestra en el punto marcado con la letra A el ancestro común del género *Pan* y los *Hominina*. Entre éstos se distinguen: primeros *Hominina* (gris); *Australopithecus* (azul); *Homo* (naranja) (Pontzer, 2012: 8)

Los primeros *Hominina* incluyen al *Sahelanthropus tchadensis* del Chad (Brunet *et al.*, 2002; Vignaud *et al.*, 2002), al *Orrorin tugenensis* de Kenya (Senut *et al.*, 2001) y al *Ardipithecus ramidus* de Etiopía, (White *et al.*, 1994). El más antiguo de entre éstos, el *Sahelanthropus*, de hace entre 7 y 6 millones de años, muestra evidentes similitudes con fósiles posteriores claramente bípedos (Brunet *et al.*, 2002); el *Orrorin*, de hace unos 6 millones de años, es considerado un bípedo habitual con capacidad para trepar a los árboles (Pickford *et al.*, 2002) y caracteres compartidos con *Australopithecus* y *Homo*, pero no con *Pan* o *Gorilla* (Senut *et al.*, 2001); el *Ardipithecus*, de hace entre 5, 8 y 4,4 millones de años, es considerado posterior a la separación de los linajes del chimpancé y del hombre y con habilidades motrices similares a la del *Australopithecus afarensis* y características dentales compartidas en exclusiva con los primeros *Hominina* (Haile-Selassie, 2001). Por contra, la escasez de registros fósiles dificulta todavía la posición definitiva de estos géneros en los linajes de los simios o de los humanos (Brunet *et al.*, 2002; Wolpoff *et al.*, 2002; Wood, 2002; Begun, 2004).

La posición del *foramen magnum* en el *Sahelanthropus* (Brunet *et al.*, 2002), los aspectos morfológicos del fémur en el *Orrorin* (Senut *et al.*, 2001), los de la pelvis y el tobillo en el *Ardipithecus* (White *et al.*, 2015) y los de los pies en el *Australopithecus* (Granger *et al.*, 2015) señalan hacia un inicio de la evolución de la bipedestación bastante anterior a la enorme tendencia del crecimiento cerebral en los *Hominina* (Falk, 2016) y así pues la locomoción bípeda aparece como un rasgo distintivo en la evolución hacia el humano actual. Análisis comparativos indican que en la época del *Australopithecus* las manos y los pies ya habían perdido gran parte de sus importantes adaptaciones para el agarre (DeSilva, 2016).

De la interacción antagónica entre la bipedestación y la encefalización se deriva la emergencia del enorme cerebro del género *Homo* dentro de los últimos dos millones de años (Martin, 1983). Este proceso parece haber diseñado la particular ontogenia del humano actual y cabe plantearse si este patrón es extrapolable a todo el clado de los *Hominina* o, en caso contrario, a alguna parte de éste.

Las diferencias ontogénicas craneofaciales entre humanos y otros primates surgen ya desde el periodo prenatal (Zumpano y Richtsmeier, 2008); sin embargo, este cerebro inmaduro de los humanos es similar al de otros primates. Por el contrario, tras el nacimiento, en el *cortex* cerebral se produce una ingente sinaptogénesis seguida por un largo periodo de poda sináptica. La distribución de estos procesos, empero, no parece

equivalente en otros primates. Extensos estudios llevados a cabo sobre el macaco *Rhesus* han desvelado que este desarrollo aparece al mismo tiempo en todas las áreas corticales (Rakic *et al.*, 1986); sin embargo en humanos aparece un patrón diferente. Análisis diacrónicos de tejidos corticales humanos, obtenidos a través de autopsias, revelan la máxima formación de sinapsis en las cortezas visual y auditiva a los pocos meses del nacimiento, mientras que este incremento es mucho más lento en la corteza prefrontal (Huttenlocher y Dabholkar, 1997). Esto muestra que en la evolución filogénica del cerebro humano se ha producido un desplazamiento de un desarrollo cortical concurrente a otro heterocrónico (Thompson-Schill *et al.*, 2009).

Habida cuenta de que la relación entre el cerebro y el cuerpo no diverge del patrón general de los primates al nacer (véase el apartado 5.1.3), el crecimiento cerebral del neonato debe seguir un acelerado crecimiento tras el alumbramiento para alcanzar el tamaño adulto (Martin, 1983); esto es posiblemente debido a una adaptación para permitir un incremento de la encefalización a pesar de las restricciones debidas al canal del parto, aunque la duda persiste sobre el momento preciso de la evolución humana en el que surgió (Leutenegger, 1982; Walker y Ruff, 1993), si bien el estudio de las pelvis en los *Hominina* puede arrojar algo de luz.

Es preciso tener en cuenta que no se debe reducir a un dilema obstétrico unidimensional, puesto que diferentes aspectos biológicos del nacimiento humano evolucionaron de forma compleja a lo largo del tiempo (Rosenberg, 1992) y la evolución de la pelvis humana no se basa en algunos pocos cambios a gran escala sino más bien en múltiples cambios a diferentes niveles en los últimos millones de años (Grabowski *et al.*, 2011; Grabowski y Roseman, 2015). La evolución de la bipedestación y de la encefalización encajan mejor en un proceso largo en interacción con variadas tensiones ecológicas, como la energía disponible, la temperatura ambiental, la carga glucémica y las enfermedades infecciosas (Wells *et al.*, 2012), lo que puede explicar en parte cómo el dilema difiere no solamente entre las diversas especies de *Hominina* (Weaver y Hublin, 2009; Ruff, 2010), sino incluso entre las poblaciones humanas contemporáneas (Ruff, 1994; Weaver y Hublin, 2009; Kurki, 2007, 2011).

Los cambios en la morfología pélvica son visibles en el fósil de *Australopithecus afarensis*, popularmente conocido como Lucy (Ward, 2002). Su considerablemente bien conservado esqueleto, que incluye un hueso coxal completo y un sacro, constituye la

evidencia fósil más antigua que documenta los efectos de la bipedestación en la arquitectura pélvica, aunque difiere de la de los humanos en su forma platipeloide (Tague y Lovejoy, 1986), una conformación con importantes implicaciones en la obstetricia de los australopitecinos (Wittman, 2007). Las suturas abiertas y la flexibilidad del cráneo del neonato facilitan la reducción de su longitud y de su anchura biparietal en el paso por el canal del parto (Sorbe y Dahlgren, 1983; Pu *et al.*, 2011) y recientes trabajos han evidenciado que estas características ya se hallaban presentes en el género *Australopithecus* (Falk *et al.*, 2012).

Si bien algunas reconstrucciones de la pelvis del ejemplar Sts 14, correspondiente a la especie *Australopithecus africanus*, presentan similar anchura (Abitbol, 1995; Häusler y Schmid, 1995; Berge y Goularas, 2010), otra reconstrucción reciente sugiere un patrón de rotación en el parto similar al humano en estas hembras de *Australopithecus* (Berge y Goularas, 2010).

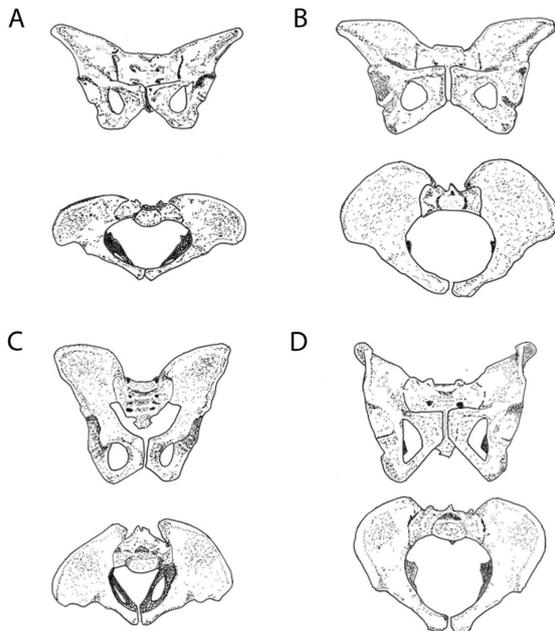
Asimismo, recientes descubrimientos de material óseo atribuido a un *Australopithecus sediba* (MH 2) complica la cuestión, ya que esta pelvis presenta características asociadas tanto al género *Australopithecus* como al *Homo*; sin embargo las dimensiones obstétricas permanecen pequeñas, lo que sugiere que las dimensiones pélvicas no eran impulsadas en exclusiva por la encefalización fetal y las dimensiones obstétricas (Kibii *et al.*, 2011). Un peso relativamente grande al nacer (DeSilva, 2011) y amplios hombros (Trevathan y Rosenberg, 2000) habrían complicado aún más el parto, tal vez precisando algún tipo de rotación en algunas especies de *Australopithecus* (Berge y Goularas, 2010).

En general las tallas craneanas en los australopitecinos tempranos (Lucy, Sts 14, y MH 2) y en los inicios del género *Homo* (Gona) (Simpson *et al.*, 2008) parecen apoyar un dilema obstétrico muy significativo (Wells *et al.*, 2012).

Las morfologías pélvicas del *Homo habilis* y del *Homo rudolfensis* se desconocen en la actualidad, lo que impide saber si los huesos coxales atribuidos al *Homo erectus* son comunes a todas las especies del género *Homo* (Churchill y Vansickle, 2017), pero la del *Homo erectus* sí muestra claros contrastes con las pelvis del *Australopithecus afarensis* y del *Australopithecus africanus* (Ruff, 1994, 1995; Rosenberg y Trevathan, 1995; Bramble y Lieberman, 2004; Gruss y Schmitt, 2015). A pesar de ello, en comparación con los australopitecinos del Plioceno y con los *Hominina* del Pleistoceno inicial (de los géneros *Australopithecus*, *Kenyanthropus*, y *Paranthropus*), el *Homo*

*erectus* temprano se parecía morfológicamente más a los humanos actuales en el tamaño del cerebro y del cuerpo (Antón *et al.*, 2014), en la forma del tronco (Häusler *et al.*, 2011), en la estructura pélvica (McHenry y Corrucini, 1975; Walker y Ruff, 1993), en las proporciones de los miembros y la anatomía locomotriz (Bramble y Lieberman, 2004; Pontzer *et al.*, 2010; con precaución de Antón *et al.*, 2014), en los mecanismos termorregulatorios (Franciscus y Trinkaus, 1988; Ruff, 1994), en proporciones dentognáticas (Suwa *et al.*, 2007; Antón *et al.*, 2014) y en la morfología de las extremidades superiores favorecedoras de la manipulación y el lanzamiento (Roach *et al.*, 2013; Ward *et al.*, 2014).

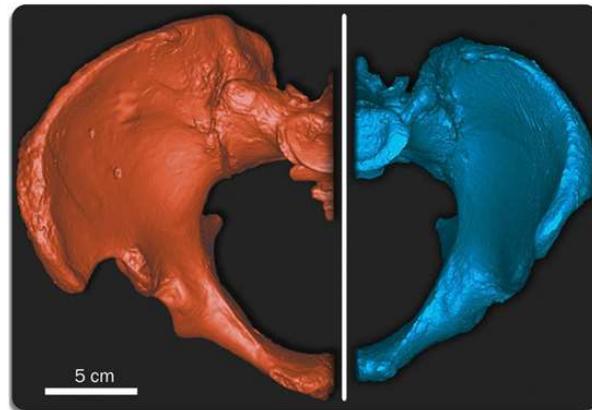
La morfología pélvica en el *Homo erectus* se distingue tanto del *Australopithecus* como del humano moderno, en una combinación de caracteres primitivos, similares a los de la mayoría de australopitecinos, y caracteres únicos (Churchill y Vansickle, 2017), a la que no se ha podido atribuir con certeza un mecanismo rotacional (Wells *et al.*, 2012). En términos globales, el conjunto de diferencias morfológicas que separa el género *Australopithecus* del *Homo erectus*, y posiblemente de otras especies tempranas de *Homo*, refleja marcadamente el surgimiento de un nuevo nivel adaptativo en la filogenia de los *Hominina* (White *et al.*, 2009) (fig. 17).



**Fig. 17.** Reconstrucciones de pelvis. Vistas anteroinferior y anterosuperior. **A:** A.L. 288-1 (Lucy. *A. afarensis*) **B:** BSN49/P27 (Gona. *H. erectus*) **C:** KNM-WT 15000 (*H. erectus*) **D:** humano moderno (*H. sapiens*). Todas a igual escala (Churchill y Vansickle, 2017: 966).

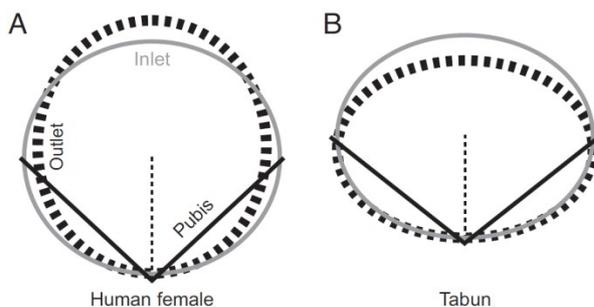
Entre los restos pélvicos provenientes de la Sima de los Huesos en las excavaciones de la sierra de Atapuerca en España destaca el etiquetado SH Pelvis 1, una pelvis casi completa que se atribuye a un macho de *Homo heidelbergensis* del Pleistoceno medio (Arsuaga *et al.*, 1999), especie que se identifica como antecesora del Neandertal en exclusiva (Arsuaga *et al.*, 1997; Martínez y Arsuaga, 1997; Bonmatí *et al.*, 2010) y cuyo coeficiente de encefalización, según tres especímenes de la Sima de los Huesos, sería substancialmente menor que los de los neandertales y de los humanos actuales (Arsuaga *et al.* 1999). El

dimorfismo sexual en la forma del canal pélvico implicaría los consiguientes problemas obstétricos (Bonmatí *et al.*, 2010), el porcentaje de tamaño cerebral al nacer sería superior al de los humanos, para una talla adulta inferior y presentaría un patrón rotacional similar (Arsuaga *et al.*, 1999). Este patrón morfológico sería ampliamente compartido por el *Homo ergaster*, los *Hominina* del Pleistoceno Medio y los neandertales, por lo que se podría aventurar que ésta sería la condición original en el género *Homo* que conduciría al humano moderno (Arsuaga *et al.*, 1999; Bonmatí *et al.*, 2010) (fig. 18).



**Fig. 18.** Reconstrucción digital de SH Pelvis 1 (izquierda en rojo) y de un macho moderno (derecha en azul) en vista superior y tamaño similar, que demuestra la derivación de la morfología pélvica dentro del género *Homo* (Bonmatí *et al.*, 2010: 18387).

En el Pleistoceno medio se aceleró la relación del tamaño cerebral con respecto al del cuerpo (Ruff *et al.*, 1997). Estos cambios debieron producir consecuencias obstétricas para los linajes del neandertal y del humano, por lo que el parto del Neandertal debió ser tan dificultoso como el del humano actual; ante esto, los primeros se adaptaron, como habían hecho los primeros *Hominina* según lo visto, expandiendo las dimensiones transversales de la salida del canal pélvico, mientras que los humanos ensancharon las dimensiones anteroposteriores (Weaver y Hublin, 2009). El mecanismo del parto sería pues diferente en ambas especies, aunque si bien la salida pélvica de Tabun C1 (Garrod y Bate, 1937) es comparativamente más amplia, el enorme tamaño del cráneo del neonato sugiere un mecanismo rotacional en los neandertales, lo que es congruente con la teoría de que esta rotación surgió en el Pleistoceno medio (Ponce de León *et al.*, 2008), seguramente del último ancestro común (Weaver y Hublin, 2009) (fig. 19).



**Fig. 19.** Comparación esquemática entre humanos (A) y Tabun (B). Los óvalos gris y discontinuo representan la entrada y la salida del canal pélvico según el máximo diámetro. Las líneas negras representan la longitud y la orientación púbicas con respecto a la línea media (recta discontinua). (Weaver y Hublin, 2009: 8153).

El tamaño absoluto del cerebro humano se incrementa rápidamente en los primeros años de vida y alcanza el máximo adulto más tarde que otras especies de primates (Leigh, 2004). De hecho, la mayor parte de su desarrollo tiene lugar tras el nacimiento, con un tamaño del 28% del adulto (DeSilva y Lesnik, 2006). El neonato es enormemente dependiente de sus progenitores durante su desarrollo inicial, lo que el antropólogo suizo Adolf Portmann (1969) nominó “altricialidad secundaria”, para diferenciarla de la “primaria” de otros mamíferos. La larga inmadurez de la corteza prefrontal conlleva un mayor periodo extendido de vulnerabilidad que en el caso de las evoluciones más veloces de los sistemas corticales (Thompson-Schill *et al.*, 2009). Según el dilema obstétrico estos neonatos prematuros serían consecuencia de que un mayor volumen craneal haría inviable el parto, aunque la hipótesis metabólica lo imputa a las necesidades energéticas del metabolismo materno (Dunsworth *et al.*, 2012). A partir de aquí es preciso establecer si el patrón es extensible al resto de los *Hominina*.

Es probable que una elevada ratio de la masa del neonato con respecto a la masa materna evolucionara pronto en el clado, permaneciendo relativamente constante desde los australopitecinos hasta los humanos modernos, contribuyendo al dilema obstétrico desde esos *Hominina* tempranos (DeSilva, 2011).

El registro fósil muestra que el género *Australopithecus* poseía tamaños craneales y corporales en la línea de los simios y en especial de los chimpancés (Holloway *et al.*, 2004; Robson y Wood, 2008; McHenry, 1994a; Kimbel *et al.*, 2004; Kimbel y Deleuzene, 2009). A pesar de los estudios basados en las características dentales, que sugieren un patrón cercano al de los chimpancés (Dean, 1985; Bromage y Dean, 1985), la comparación del fósil de Dikika, un *Australopithecus afarensis* de tres años de edad, con los adultos ha sugerido que aun con sus características estructurales, esta especie necesitaba más tiempo para alcanzar el volumen cerebral adulto que los simios africanos, lo que lo englobaría en un patrón de crecimiento más parecido al de los humanos (Alemseged *et al.*, 2006); esto indicaría un mayor periodo de plasticidad cerebral y de dependencia paternal (Hublin *et al.*, 2015).

El espécimen de Mojokerto (Perning 1) corresponde a un cráneo muy bien conservado atribuido a un *Homo erectus* de edad estimada de  $1 \pm 0,5$  años (Coqueugniot *et al.*, 2004) con un volumen endocraneal estimado de entre 630 y 663 cm<sup>3</sup> (Coqueugniot *et al.*, 2004; Balzeau *et al.*, 2005). Algunos estudios comparativos lo acercan al patrón del chimpancé mientras que otros lo asimilan al del humano (Leigh,

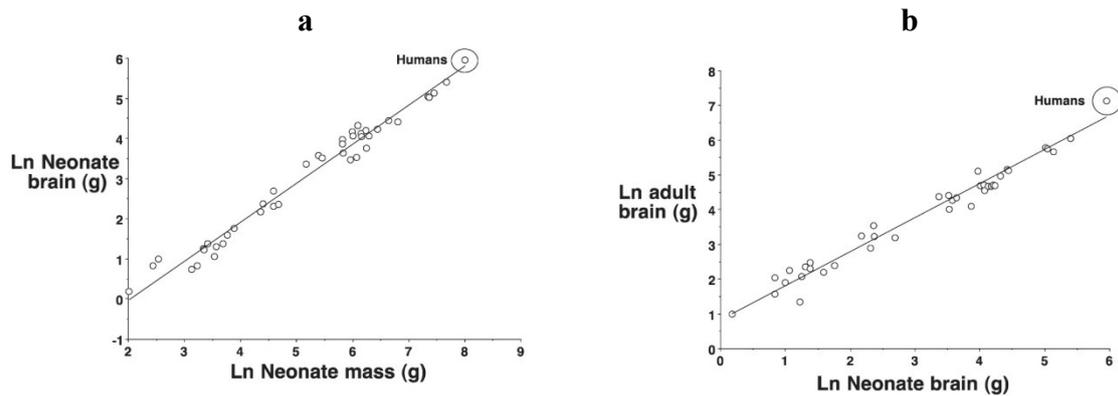
2006; Hublin y Coqueugniot, 2006; DeSilva y Lesnik, 2006); el patrón humano estima el valor neonatal en  $315 \text{ cm}^3$  basado en el análisis de la pelvis Gona (Simpson *et al.*, 2008), lo que representa entre 34 y 36% del tamaño adulto y los sitúa entre los valores de chimpancés y humanos (DeSilva y Lesnik, 2006). El rápido crecimiento cerebral humano ya estaba presente en el *Homo erectus*, aunque durante un periodo menor, al tener en cuenta que el cerebro adulto de éste es unos  $500 \text{ cm}^3$  menor que la media de los humanos actuales (Hublin *et al.*, 2015).

Las tensiones ecológicas que pudieron haber influido en el dilema obstétrico habrían sido exacerbadas durante la transición a la agricultura, actuando tanto en el fenotipo materno como en el fetal, de modo que la presión del dilema podría haber sido mayor en los últimos miles de años que en los géneros *Homo* del Pleistoceno (Wells *et al.*, 2012). En cuanto a la forma, aparece una evidente divergencia en la evolución desde el nacimiento; en cuanto al tamaño, el crecimiento cerebral de los neandertales era similar al de los humanos. El volumen del neonato de Mezmaiskaya se ha estimado entre  $382$  y  $416 \text{ cm}^3$ , similar a los valores actuales (Ponce de León *et al.*, 2008). Durante la infancia y la adolescencia los valores se superponen a los de los humanos, si bien con una cierta mayor velocidad de crecimiento en neandertales (Coqueugniot y Hublin, 2007; Ponce de León *et al.*, 2008; Smith *et al.*, 2010). Los neandertales alcanzaban un mayor tamaño cerebral que los humanos modernos; sin embargo, al considerar la masa corporal el cociente de encefalización es superior en el *Homo sapiens* más reciente, que sufrió una reducción en sus tamaños cerebral y corporal (Ruff *et al.*, 1997).

Desde el punto de vista energético, los altos costes del desarrollo cerebral humano requieren una ralentización compensatoria del crecimiento corporal, por lo que el cerebro domina el metabolismo corporal durante los primeros años de vida (Holliday, 1971; Walker *et al.*, 2006; Kuzawa *et al.*, 2014). Los datos actuales sobre emergencia dental, velocidad de crecimiento del esmalte y desarrollo esquelético indican que el periodo entre el destete y la madurez sexual en *Hominina* se extendió considerablemente en el *Homo erectus*, hace al menos 1,5 millones de años (Dean y Lucas, 2009). Un patrón de ralentización del crecimiento anterior a la edad adulta y otro de incremento en el metabolismo cerebral coexistieron a lo largo de la evolución humana (Kuzawa *et al.*, 2014) y los datos sobre la erupción dental muestran que la expansión cerebral y el retraso en la maduración (Dean *et al.*, 2001; Dean y Lucas, 2009) con un patrón completamente moderno de retraso del crecimiento físico no

surgieron hasta los humanos anatómicamente modernos (Smith *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 2010).

La figura 20a concluye que la al relacionar la masa cerebral del neonato con respecto a su masa en primates, los humanos siguen el mismo patrón. La figura 20b, por contra, demuestra que en el mismo caso los adultos humanos alcanzan una mayor masa cerebral como adultos de la que les correspondería.



**Fig. 20.** Asociaciones entre fenotipos de 43 especies de primates. **a:** masa cerebral del neonato y masa del neonato. **b:** masa cerebral del adulto y masa del neonato (Wells *et al.*, 2012: 47).

## 6. ESTUDIO Y ANÁLISIS DE DATOS

El estudio se basa en los aspectos abordados en los apartados anteriores para obtener los patrones de crecimiento craneal en función de la edad biológica para las especies de *Hominina*.

Es importante destacar dos aspectos básicos sobre la utilidad real de los resultados obtenidos y, de forma más específica, sobre la aplicación de las funciones y sus correspondientes gráficas:

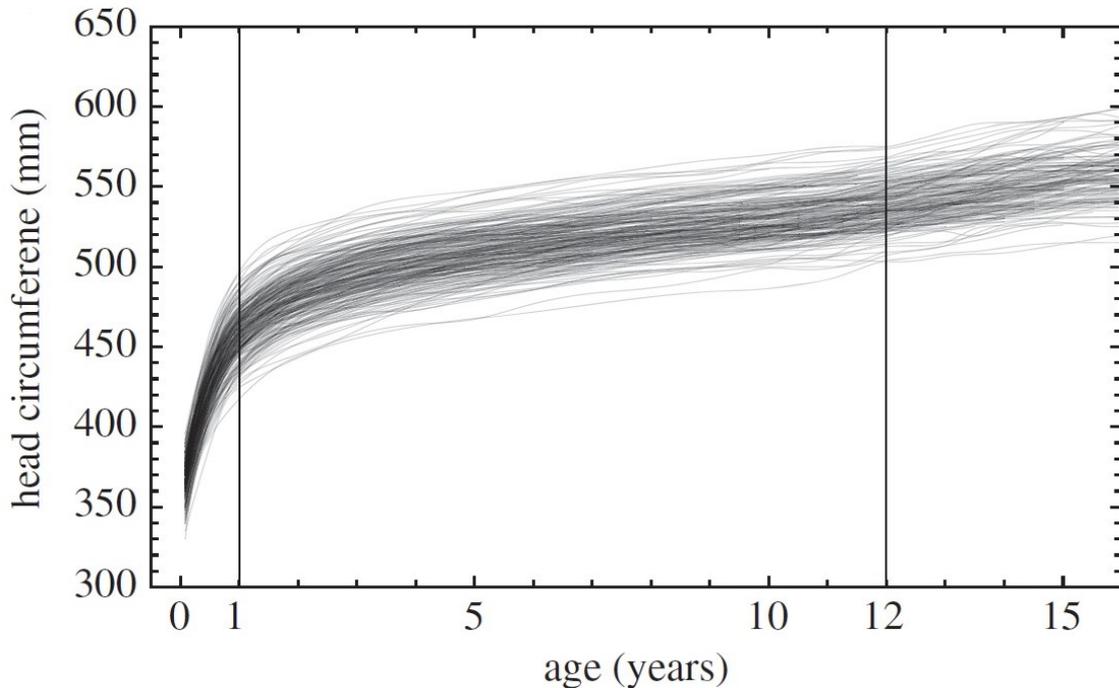
- Los resultados son eminentemente prácticos y deben ser entendidos como una aproximación a los valores reales que complementa otros métodos.
- El algoritmo puede aplicarse con fines predictivos para especies teóricas o desconocidas en la actualidad.

Es necesario destacar que no se ha abordado la evolución cerebral como un fin en sí mismo, sino por su estrecha relación con el desarrollo craneal, por lo que no se trata de las enormes diferencias en los patrones de evolución cerebral en los *Hominina*, sino de las similitudes en los patrones de tamaño craneano. De igual modo no se establece preferencia ni opinión sobre la primacía de los efectos obstétricos o metabólicos en la altricialidad, ya que solamente se apuntan como factores que pudieron conducir a los antedichos patrones.

Algo importante a considerar entre las primeras cuestiones, según Trujillo-Mederos y Ordóñez (2012), es que el antropólogo determina la edad biológica del individuo, no su edad cronológica. Los valores aquí reseñados consideran la edad que tendría un individuo de desarrollo normal, en su acepción estadística, que por múltiples condicionantes puede no ser la que habría transcurrido desde su nacimiento. Por ello es recomendable en el análisis de poblaciones efectuar una seriación previa para garantizar que la edad de los individuos ha sido determinada en relación los unos con los otros (White y Pieter, 2005); esto es posible en lo que se refiere a los datos relativos a humanos, que además son suficientemente grandes para que cumplan los principios de normalidad y homocedasticidad para los cálculos estadísticos, además de otros propios de cada prueba, lo que no ocurre con el resto de las especies, cuyos restos proporcionan una muestra pequeña y sin referencias de variabilidad.

### 6.1. Curvas de crecimiento. Peso, estatura, perímetro craneal y edad.

Las gráficas de curvas de crecimiento presentan un interés especial ya que ponen de relieve la enorme variación de la velocidad de desarrollo craneal, y por ende cerebral, en los primeros periodos de la vida del ser humano (fig. 21).



**Fig. 21.** Crecimiento del perímetro craneano en humanos. (Hublin *et al.*, 2015)

La variación del perímetro craneal sigue un patrón similar al de las variaciones de altura y de masa en los seres humanos. La figura 22 representa estas tres variables con respecto a la edad biológica, expresada en días, desde el nacimiento hasta el final del quinto año. El gráfico mayor las sitúa a igual escala y los tres pequeños equilibran las escalas para una mejor perspectiva. El color azul representa la altura (o longitud cuando son bebés), el marrón el perímetro cerebral y el verde la masa corporal (comúnmente tomada como peso). Los datos combinan ambos sexos y provienen de la OMS. Es posible, pues, calcular la correlación entre estas tres variables para posteriormente considerarlas como predictores de la edad biológica, aunque según el uso común en estos casos, es preferible transformarla en una relación lineal con la aplicación de logaritmos a la función potencial.

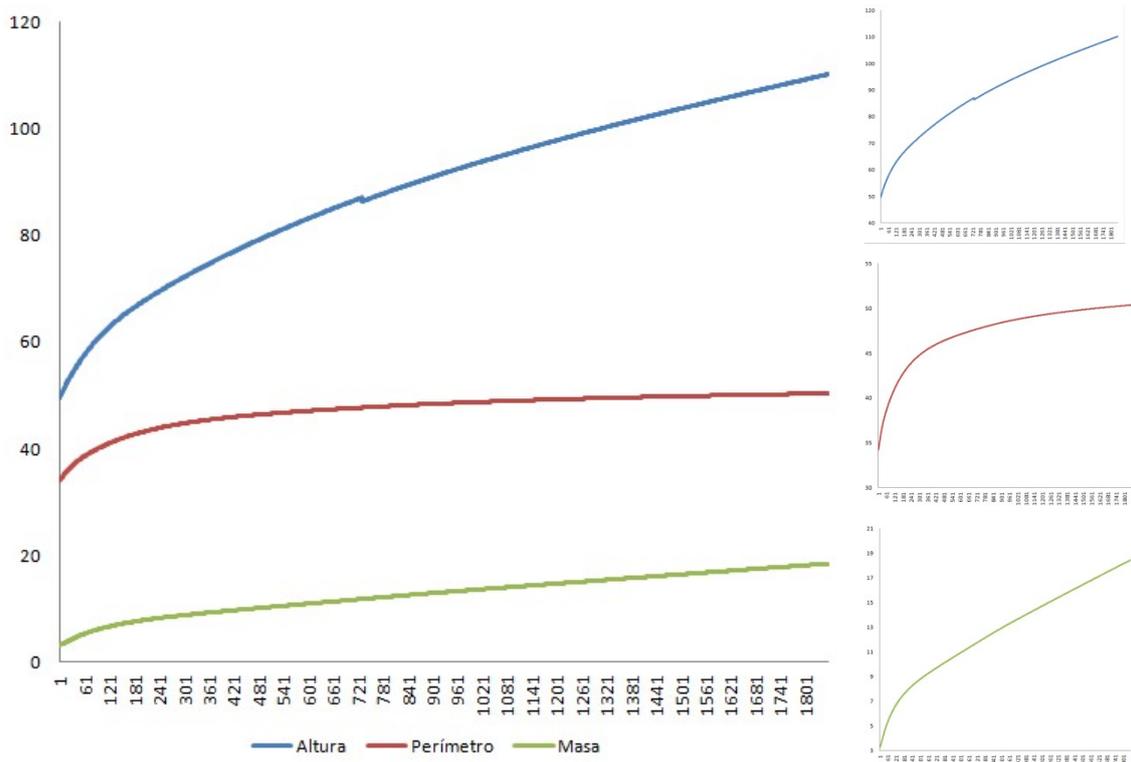


Fig. 22. Curvas de crecimiento de la altura, el perímetro craneal y la masa en relación a la edad biológica.

Los cálculos de las correlaciones entre las variables aplicados a sus logaritmos dan lugar a la tabla 1.

		Altura	Perímetro	Masa	Edad
Altura	r		0,964**	0,995**	0,970**
	Sig.		0,000	0,000	0,000
	N	1857	1857	1857	1857
Perímetro	r	0,964**		0,979**	0,992**
	Sig.	0,000		0,000	0,000
	N	1857	1857	1857	1857
Masa	r	0,995**	0,979**		0,985**
	Sig.	0,000	0,000		0,000
	N	1857	1857	1857	1857
Edad	r	0,970**	0,992**	0,985**	
	Sig.	0,000	0,000	0,000	
	N	1857	1857	1857	1857

Tabla 1. \*\*  $p < 0,01$

Se puede observar una fuerte correlación entre todas las magnitudes implicadas a un nivel de significación inferior al 0,01. De aquí se puede entender que no solamente

se puede relacionar la edad con el perímetro cerebral, sino también con la masa y la altura del individuo siguiendo el mismo patrón.

Una vez constatada la correlación es posible plantearse la fuerza predictiva de cada variable, especialmente para saber, como se había propuesto en la hipótesis inicial, que la edad podría predecir por sí sola el tamaño craneal. Para ello se aplica una regresión múltiple de pasos sucesivos con la altura, el perímetro cerebral y la masa como variables predictoras. El resumen del modelo lo muestra la tabla 2.

Modelo	R	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> correg.	Error típ.	Cambios en los estadísticos				
					ΔR <sup>2</sup>	ΔF	gl1	gl2	Sig. ΔF
1	0,992 <sup>a</sup>	0,983	0,983	0,055992	0,983	110271,37	1	1855	0,000
2	0,994 <sup>b</sup>	0,988	0,988	0,046936	0,005	785,82	1	1854	0,000
3	0,995 <sup>c</sup>	0,991	0,991	0,041784	0,002	486,41	1	1853	0,000

**Tabla 2.**

**Modelo a.** Variables predictoras: log (perímetro)

**Modelo b.** Variables predictoras: log (perímetro) y log (masa)

**Modelo c.** Variables predictoras: log (perímetro), log (masa) y log (altura)

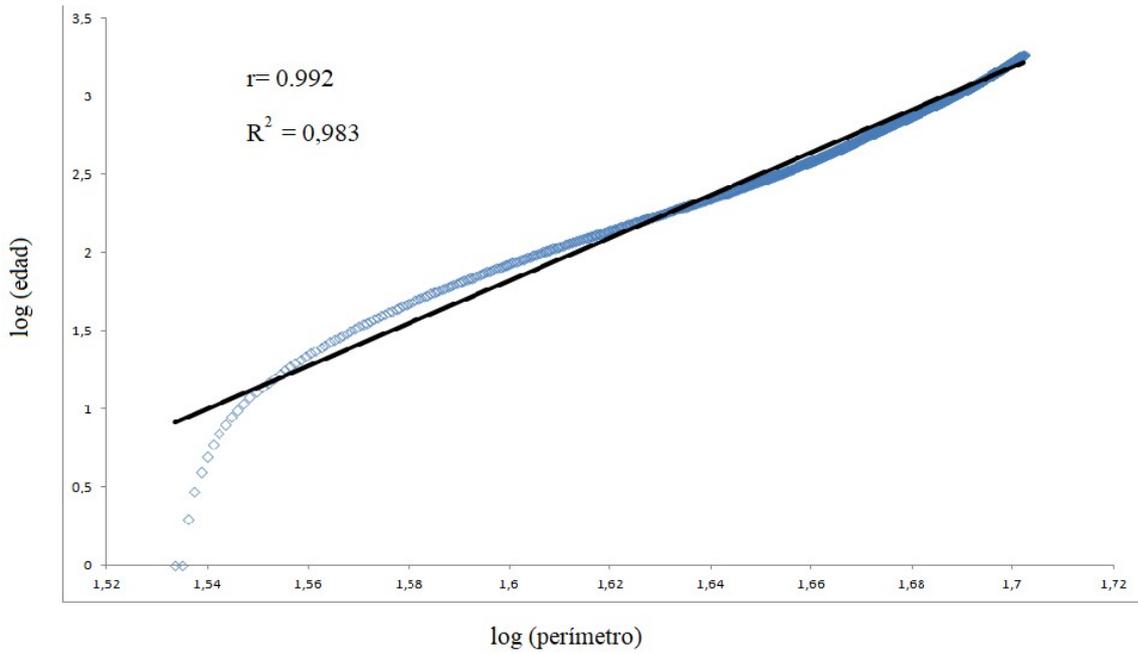
El modelo a explica un 98,3% de la varianza con un error típico menor que 0,06. El ΔR<sup>2</sup> en el modelo b solamente implica una mejora de un 0,5%; asimismo la tabla de ANOVA le otorga una significación  $p < 0,001$ . Esto indica que la edad puede predecir prácticamente por sí sola la edad, sin necesidad de recurrir a las otras variables como complementarias.

Una vez constatada esta dependencia es apropiado aplicar una regresión lineal con el perímetro como única variable independiente. El resultado, como era esperado es el de una fuerte correlación,  $r = 0,992$ , que sería mayor aún, 0,995 si se descartaran los diez primeros días como se aprecia en el gráfico (y además R<sup>2</sup> pasaría a ser 0,99).

La recta representativa sería:

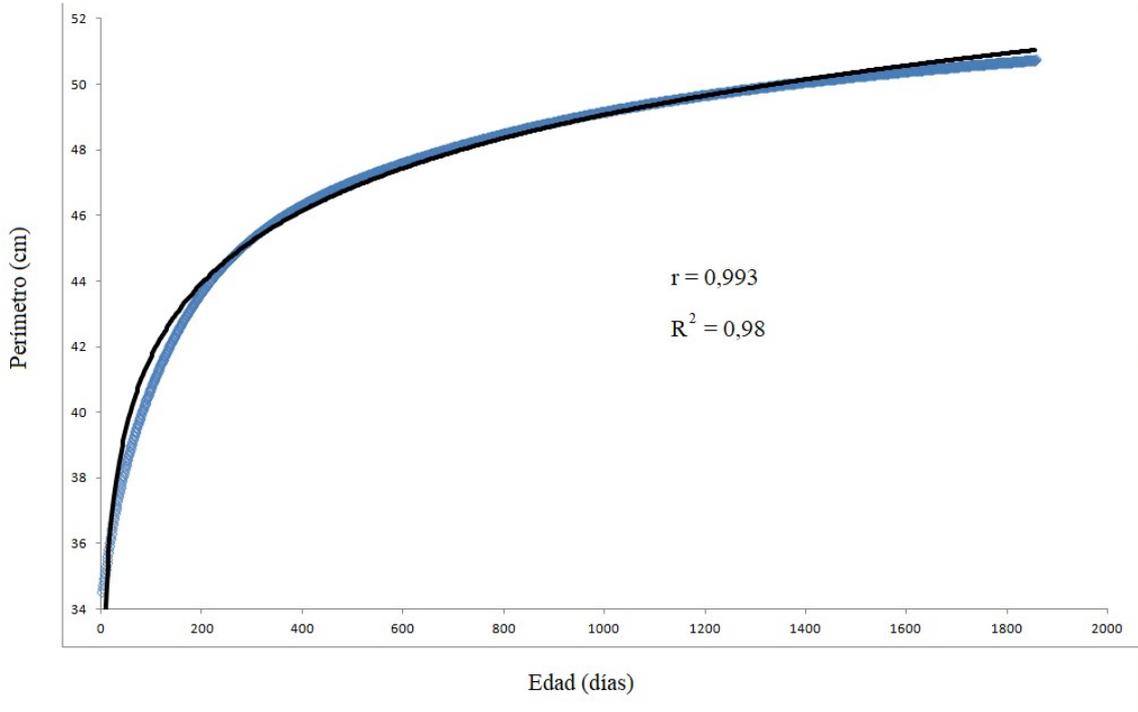
$$\log(\text{edad}) = 13,663 \log(\text{perímetro}) - 20,041$$

(Fig. 23)



**Fig. 23.** Regresión lineal entre el logaritmo del perímetro cefálico y el logaritmo de la edad (azul).

Con vistas a seguir con el patrón característico de desarrollo se puede calcular y diseñar el modelo para las variables edad y perímetro directamente (fig.24).



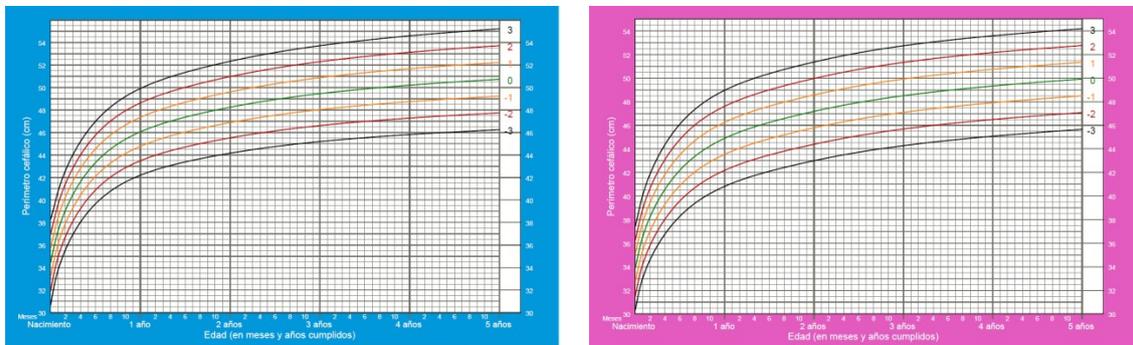
**Fig.24.** Regresión logarítmica entre el perímetro cefálico y la edad (azul).

La función correspondiente al logaritmo natural es

$$\text{Perímetro} = 3,21 \ln (\text{Edad}) + 26,41$$

cuya gráfica es la forma común de representar la dependencia del tamaño craneal en función de la edad biológica.

La forma separada por sexos adopta el mismo patrón, con la diferencia de los valores algo menores en las niñas; para este caso los tomaremos directamente de la OMS, aunque se podría seguir el procedimiento anterior para obtener la función algebraica (fig. 25).

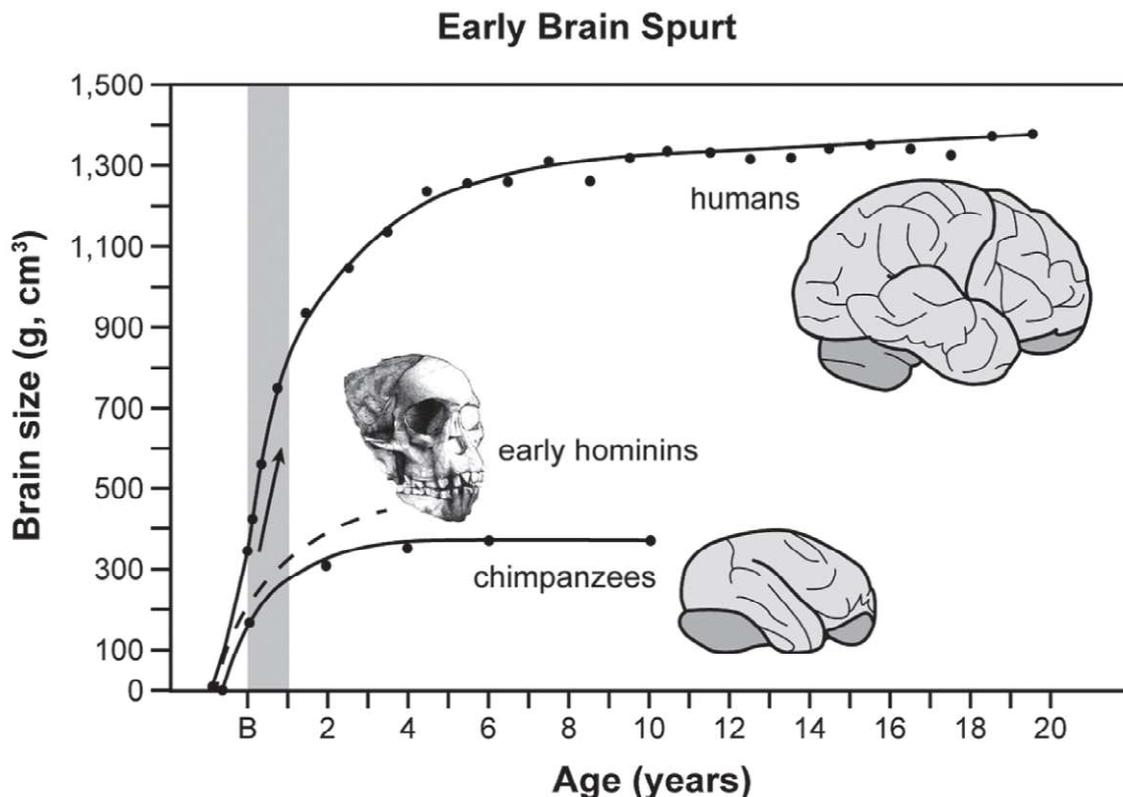


**Fig. 25.** Patrones de crecimiento infantil de la OMS. Puntuación Z. Del nacimiento a los 5 años. Las curvas representan la media y tres desviaciones típicas. Niños (azul). Niñas (rosa).

## 6.2. Curvas de crecimiento en los *Hominina*

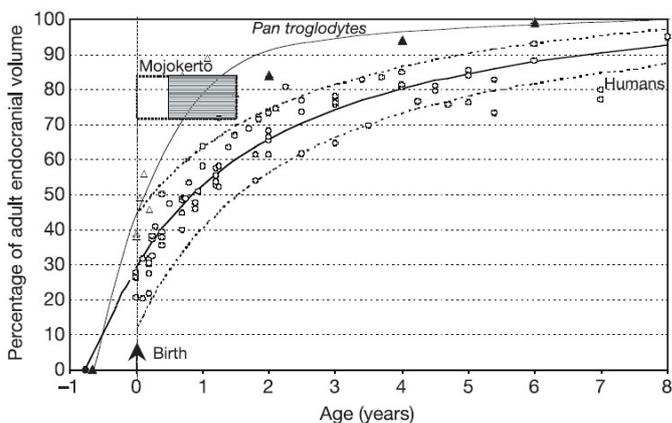
El estudio del crecimiento en el ser humano y en los simios actuales pone de relieve que sus patrones de desarrollo son similares. Las curvas presentan un aspecto similar y las diferencias más significativas radican en los valores iniciales y finales del tamaño craneal y en la pendiente de los primeros años.

En la figura 26 se ven las curvas correspondientes al chimpancé y al humano y se puede inferir que los *Hominini* han heredado este patrón del ancestro común. A partir de este concepto se plantea una curva teórica para el *Australopithecus africanus*, más cercano al del chimpancé, posiblemente por su relativa cercanía a ese ancestro y por su escaso incremento cerebral.

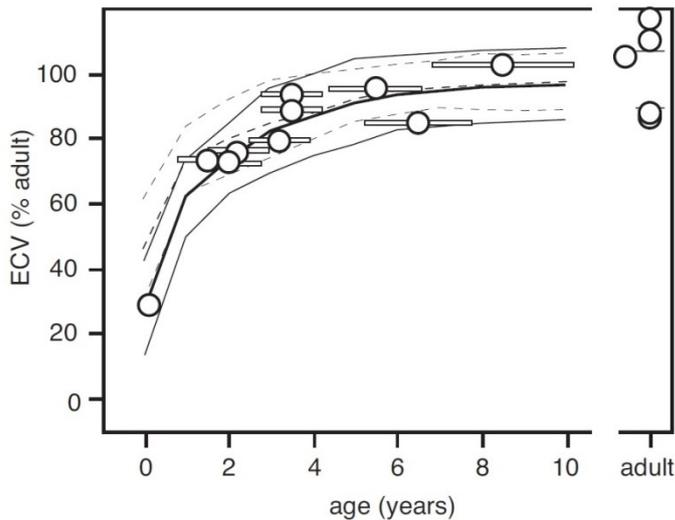


**Fig. 26.** Aceleración temprana del crecimiento cerebral. Se aprecia el enorme incremento en el patrón humano tras el nacimiento (B). El patrón hipotético del niño de Taung (*Australopithecus africanus*), aunque similar aún al del chimpancé, ya muestra una evolución en el linaje de los *Hominina*. Los datos del humano vienen en g y los del chimpancé en cm<sup>3</sup>. (Falk, 2016: 105).

En la figura 27 se plantea un modelo para el *Homo erectus* extrapolando los escasos datos disponibles en el estudio correspondiente y en la figura 28 otro similar a partir de datos mucho más abundantes para el *Homo neanderthalensis*; en éste se comprueba que a partir de los dos años el patrón se vuelve similar para las tres especies.



**Fig. 27.** Crecimiento del ECV como porcentaje del adulto en Mojokerto, *Pan troglodytes* y humano. El desarrollo del Mojokerto se basa en estimaciones de un modelo humano (caja gris) y de otro de humano y chimpancé (caja blanca). Los resultados se acercan más al patrón del chimpancé, por lo que el *H. erectus* aún tenía un reducido periodo de maduración cerebral tras el parto. (Couqueugniot *et al.*, 2004: 300).



**Fig. 28.** Crecimiento del ECV como medias del porcentaje del adulto en humano (línea continua), neandertal (circunferencias) y chimpancé (línea discontinua) con sus desviaciones estándar. Las trayectorias del humano y del neandertal prácticamente se solapan y la del chimpancé se solapa a las de éstos a partir de los dos años, siguiendo desde ese momento un patrón similar. (Ponce de León *et al.*, 2008: 13767).

En base a estos resultados es posible intentar establecer unas gráficas que representen este mismo patrón de desarrollo para distintas especies de *Hominina*.

### 6.3. Simulación general

A partir de las consideraciones anteriores se plantean los siguientes postulados:

- El desarrollo intrauterino sigue pautas similares y las diferencias entre los valores en el nacimiento son consecuencia de los tamaños corporales de cada especie.
- Los valores máximos alcanzados pueden ser considerados constantes a partir de la edad adulta.
- La pendiente es muy marcada en el primer año; algo menor en el segundo; a partir de entonces el patrón es bastante similar.
- La magnitud de esas dos pendientes iniciales marca la diferencia en el valor máximo alcanzado.
- A partir de los cinco años la pendiente es muy reducida.

La construcción de las gráficas sigue cuatro pasos:

1. Localización del volumen endocraneal en el nacimiento con un punto.
2. Estimación del tamaño máximo a los quince años con una línea horizontal.
3. La primera pendiente se extiende desde el punto del nacimiento hasta la vertical del primer año a la altura del 50% del valor adulto para el patrón humano y del 75% para el patrón chimpancé, con valores intermedios para el resto.

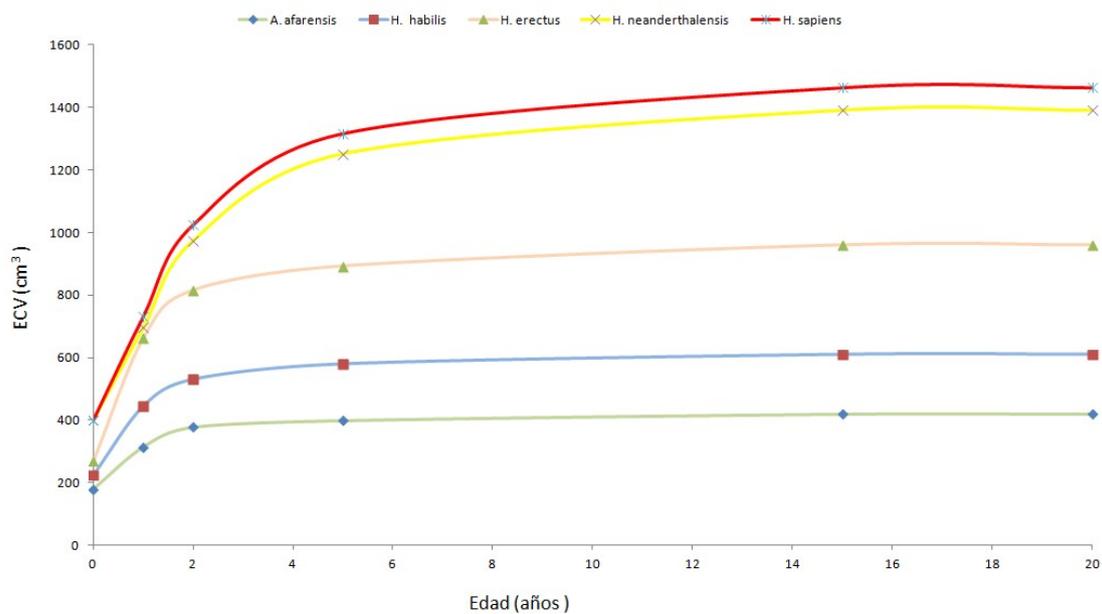
4. La segunda pendiente continúa desde el final de la primera hasta la vertical del segundo año con porcentajes de nuevo entre el chimpancé y el humano.
5. La tercera y la última pendientes unen el final de la segunda y con los cinco años y el valor adulto con idénticos criterios a los anteriores

La tabla 3 muestra los valores obtenidos de diversas fuentes (DeSilva y Lesnik, 2008; Ponce de León *et al.*, 2008; Wood, 2016) y los teóricos calculados (en cursiva) según los porcentajes teóricos del valor adulto basados en este los datos de este trabajo.

	Nacimiento	1 año	2 años	5 años	Adulto
<i>A. afarensis</i>	180	315 (75%)	378 (90%)	399 (95%)	419,5
<i>H. habilis</i>	225	445 (73%)	530 (87%)	579 (95%)	609,3
<i>H. erectus</i>	270	663 (70%)	816 (85%)	893 (93%)	960,1
<i>H. neanderthalensis</i>	400	696 (50%)	974 (70%)	1252 (90%)	1391,4
<i>H. sapiens</i>	400	732 (50%)	1025 (70%)	1317 (90%)	1463,8

**Tabla 3.** Volúmenes endocraneales en  $\text{cm}^3$  de diversos *Hominina*.

La figura 29 representa la gráfica para estos resultados totales y la figura 30 solamente hasta los 5 años de edad.



**Fig. 29.** Estimación de los patrones de crecimiento para cinco *Hominina*.

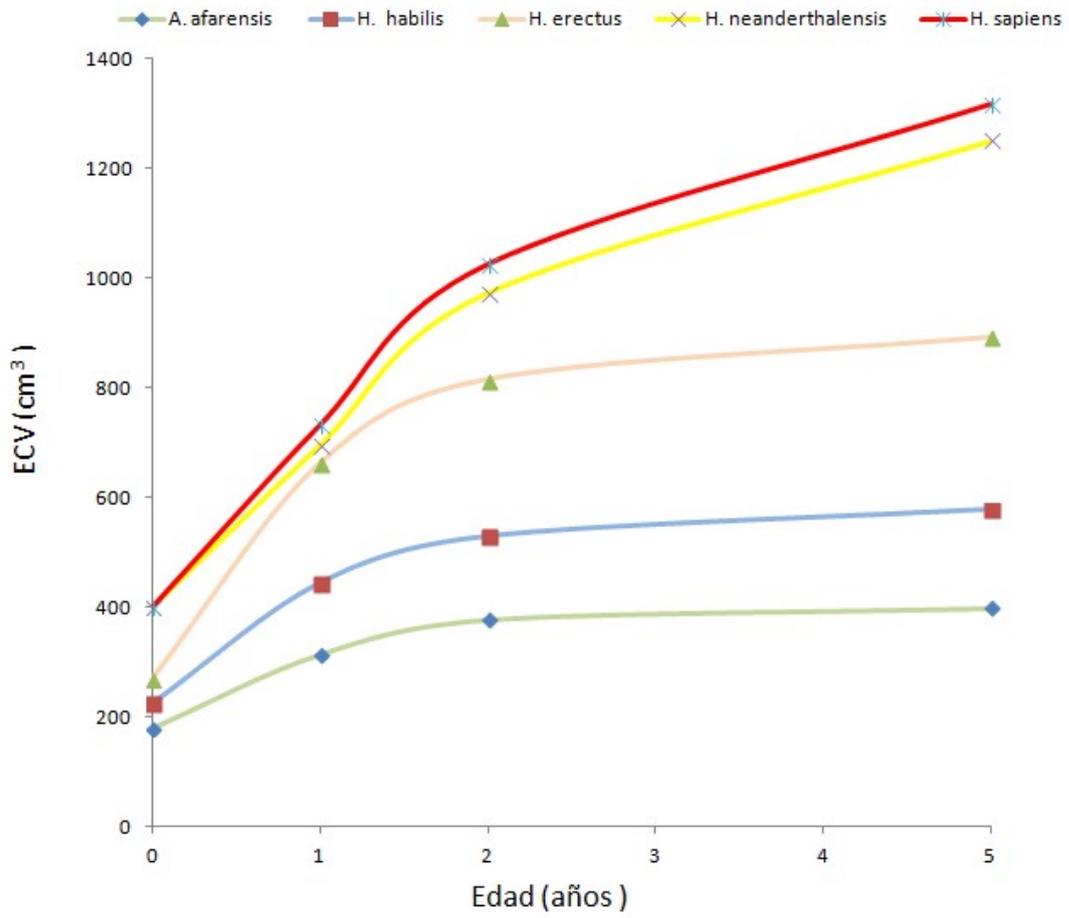


Fig. 30. Detalle de la figura 29.

## 7. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos confirman la hipótesis de trabajo, ya que es posible obtener un cierto patrón de crecimiento craneal en la evolución del linaje humano, en concreto en los homínidos. Asimismo este patrón puede ser reflejado tanto de forma gráfica como algebraica. Las diferencias más significativas radican en los valores iniciales y finales del tamaño craneal: los primeros están relacionados con el tamaño corporal y esta proporción es similar en todos los simios; los segundos son claramente divergentes gracias al enorme incremento cerebral del género *Homo* en el Pleistoceno, que posiblemente en combinación con factores anatómicos y metabólicos dio lugar a una extensión del crecimiento cerebral, y por ende craneal, extrauterino con el consiguiente aumento del periodo altricial hasta desembocar en la “segunda altricialidad humana”. Esto se ve reflejado en las marcadas pendientes en las curvas de crecimiento de los primeros años de vida, en especial en los primeros meses.

La inferencia de funciones para el resto de especies permite, aunque de forma aproximada, la predicción de la edad para los restos fósiles. La escasez de restos de niños y adolescentes puede ser paliada de forma provisional por métodos similares a éste, en espera de un futuro aumento en el registro fósil. De igual modo se comprueba que el tamaño craneal correlaciona linealmente en gran medida con otros parámetros como el peso corporal o su altura, de ahí que los estudios se puedan extender a cálculos entre todas estas variables.

Este trabajo no debe ser entendido como un fin en sí mismo. El planteamiento queda a la espera de nuevos descubrimientos fósiles y sobre todo quiere poner en relieve las grandes vías de estudio que quedan por ser recorridas, ya que si bien el conocimiento de la ontogenia craneana humana está ampliamente tratada, especialmente en ámbitos pediátricos, la extrapolación a los antecesores de la especie ha sido escasamente abordada solamente por algunos pioneros, en particular por la escasez de fuentes primarias y por la fiabilidad de otros métodos de datación.

Sin lugar a dudas, este campo de la paleoantropología verá momentos de gloria en fechas no demasiado lejanas y arrojará luz sobre aspectos relevantes de la evolución humana.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abitbol, M.M. (1987): "Obstetrics and posture in pelvic anatomy". *Journal of Human Evolution* 16: 243-255.
- Abitbol, M.M. (1991): "Ontogeny and evolution of pelvic diameters in anthropoid primates and in *Australopithecus afarensis* (AL 288-1)". *American Journal of Physical Anthropology* 85: 135-148.
- Abitbol, M.M. (1995): "Reconstruction of the STS 14 (*Australopithecus africanus*) pelvis". *American Journal of Physical Anthropology* 96: 143-158.
- Abitbol, M.M. (1996a): *Birth and Human Evolution. Anatomical and Obstetrical Mechanics in Primates*. Bergin & Garvey. Westport, Connecticut, USA.
- Abitbol, M.M. (1996b): "The shapes of the female pelvis. Contributing factors". *The Journal of Reproductive Medicine* 41(4): 242-50.
- Acsádi, G.Y.; Nemeskéri, J. (1970): *History of human life span and mortality*. Akadémiai Kiadó. Budapest, Hungría.
- Aiello, L.C.; Wheeler, P. (1995): "The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution". *Current Anthropology* 36 (2): 199-221.
- Aiello, L.C.; Wood, B. (1994): "Cranial variables as predictors of hominine body mass". *Current Anthropology* 34: 184-193.
- Alemán, I.; Botella, M.; Ruiz, L. (1997): "Determinación del sexo en el esqueleto postcranial. Estudio de una población mediterránea actual". *Archivo español de morfología* 2: 7-17.
- Alemseged, Z.; Spoor, F.; Kimbel, W.H.; Bobe, R.; Geraads, D.; Reed, D.; Wynn, J.G. (2006): "A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia". *Nature* 443: 296-301.

- Antón, S.C.; Snodgrass, J.J. (2012): “Origins and evolution of genus Homo”. *Current Anthropology* 53: S479-S496.
- Antón, S.C.; Potts, R.; Aiello, L.C. (2014): “Evolution of early Homo: An integrated biological perspective”. *Science* 345 (6192): 1236828.
- Anzelmo, M.; Barbeito-Andrés, J.; Ventrice, F.; Pucciarelli, H.M.; Sardi, M.L. (2013): “Ontogenetic Patterns of Morphological Variation in the Ectocranial Human Vault”. *The Anatomical Record* 296: 1008-1015.
- Armstrong, E. (1983): “Relative brain size and metabolism in mammals”. *Science* 220: 1302-1304.
- Arsuaga, J.L.; Lorenzo, C.; Carretero, J.M.; Gracia, A.; Martínez, I.; García, N.; Bermúdez de Castro, J.M.; Carbonell, E. (1999): “A complete human pelvis from the Middle Pleistocene of Spain”. *Nature* 399: 255-258.
- Arsuaga, J.L.; Martínez, I.; Gracia, A.; Lorenzo, C. (1997): “The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study”. *Journal of Human Evolution* 33: 219-281.
- Bailit, H.; Hunt, E.E. (1964): “The sexing of children’s skeletons from teeth alone and its genetic implications”. *American Journal of Physical Anthropology* 22: 171-174.
- Baird, D. (1962): *Combined Textbook of Obstetrics and Gynaecology for Students and Practitioners* 7<sup>th</sup> ed. E&S Livingstone Ltd. Edinburgh and London, UK.
- Balzeau, A.; Grimaud-Hervé, D.; Jacob, T. (2005): “Internal cranial features of the Mojokerto child fossil (East Java, Indonesia)”. *Journal of Human Evolution* 48: 535-553.
- Barbulescu, M.; Turner, G.; Su, M.; Kim, R.; Jensen-Seaman, M.I.; Deinard, A.S.; Kidd, K.K.; Lenz, J. (2001): “A HERV-K provirus in chimpanzees, bonobos and gorillas, but not in humans”. *Current Biology* 11: 779-783.

- Baron, G.; Stephan, H.; Frahm, H.D. (1987): "Comparison of brain structure volumes in Insectivora and primates. VI. Paleocortical components". *Journal für Hirnforschung* 28: 463-477.
- Baron, G.; Stephan, H.; Frahm, H.D. (1990): "Comparison of brain structure volumes in Insectivora and primates IX. Trigeminal complex". *Journal für Hirnforschung* 31: 193-200.
- Bastir, M.; Rosas, A. (2005): "Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face". *American Journal of Physical Anthropology* 128: 26-34.
- Bastir, M.; Rosas, A. (2006): "Correlated variation between the lateral basicranium and the face: a geometric morphometric study in different human groups. *Archives of Oral Biology* 51: 814-824.
- Beals, K.L.; Smith, C.L.; Dodd, S.M. (1984): "Brain size, cranial morphology, climate, and time machines". *Current Anthropology* 25(3): 301-330.
- Begun, D.R. (2004): "The earliest hominins - is less more? *Science* 303: 1478-1480.
- Behe, M.J. (1998). "Embryology and evolution". *Science* 281: 347-351.
- Berge, C.; Goullaras, D. (2010): "A new reconstruction of Sts 14 pelvis (*Australopithecus africanus*) from computed tomography and three-dimensional modeling techniques". *Journal of Human Evolution* 58: 262-272.
- Betti, L.; Von Cramon-Taubadel, N.; Manica, A.; Lycett, S.J. (2013): "Global geometric morphometric analyses of the human pelvis reveal substantial neutral population history effects, even across sexes". *PLoS ONE* 8 (2): e55909.
- Beyer-Olsen, E.M.; Alexandersen, V. (1995): "Sex assessment of medieval norwegian skeletons based on permanent tooth crown size". *International Journal of Osteoarchaeology* 5: 274-281.

- Biegert, J. (1957): “Der Formwandel der Primatenschädels und seine Beziehungen zur ontogenetischen Entwicklung und den phylogenetischen”. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch* 98: 77-199.
- Biegert, J. (1963): “The evaluation of characteristics of the skull, hands and feet for primate taxonomy”. En Washburn, S.L. (ed.): *Classification and human evolution*. Aldine. Chicago, Illinois, USA: 116–145.
- Birch, R.H. (1968): “Foetal retrognathia and the cranial base”. *The Angle Orthodontist* 38: 231-235.
- Blekhman, R.; Oshlack, A.; Gilad, Y. (2009): “Segmental Duplications Contribute to Gene Expression Differences Between Humans and Chimpanzees”. *Genetics* 182: 627-630.
- Bogin, B. (1999): *Patterns of human growth*. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Bolk, L. (1926): *Das Problem der Menschwerdung*. Gustav Fischer. Jena, Alemania.
- Bonmatí, A.; Arsuaga, J. L.; Lorenzo, C. (2008): “Revisiting the developmental stage and age-at-death of the “Mrs. Ples” (Sts 5) and Sts 14 specimens from Sterkfontein (South Africa): do they belong to the same individual?”. *The Anatomical Record* 291: 1707-1722.
- Bonmatí, A.; Gómez-Olivencia, A.; Arsuaga, J.L.; Carretero, J.M.; Gracia, Ana.; Martínez, I.; Lorenzo, C.; Bermúdez de Castro, J.M.; Carbonell, E. (2010). “Middle Pleistocene Lower Back and Pelvis from an Aged Human Individual from the Sima de los Huesos Site, Spain”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 18386-18391.
- Brambell, D.M.; Lieberman, D.E. (2004): “Endurance running and the evolution of Homo”. *Nature* 432: 345-352.
- Bromage, T. G. (1989): “Ontogeny of the early hominid face”. *Journal of Human Evolution* 18: 751-773.

- Bromage, T.G.; Dean, M.C. (1985): "Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids". *Nature* 317: 525-527.
- Brothwell, D. R. (1975): "Adaptive growth rate changes as a possible explanation for the distinctiveness of the Neanderthals". *Journal of Archaeological Science* 2: 161-163.
- Brothwell, D.R. (1981). *Digging Up Bones: The Excavation, Treatment, and Study of Human Skeletal Remains*. Cornell University Press. Ithaca, New York, USA.
- Brunet, M.; Guy, F.; Pilbeam, D.; Mackaye, H.; Likius, A.; Ahounta, D.; Beauvilain, A.; Blondel, C.; Bocherens, H.; Boisserie, J.R.; De Bonis, L.; Coppens, Y.; Dejax, J.; Denys, C.; Dourner, P.; Eisenman, V.; Fanone, G.; Fronty, P.; Geraads, D.; Lehmann, T.; Lihoreau, F.; Louche, A.; Mahamat, A.; Merceron, G.; Mouchelin, G.; Otero, O.; Campomanes, P.; Ponce de Leon, 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.
- Bruzek, J. (1992): "Fiabilité des fonctions discriminantes dans la détermination sexuelle de l'os coxal. Critiques et propositions". *Bulletins et mémoires de la société d'anthropologie de Paris* 4: 67-104.
- Bruzek, J. (2002): "A method for visual determination of sex, using the human hip bone". *American Journal of Physical Anthropology* 117: 157-168.
- Bruzek, J.; Castex, D.; Majo, T. (1996): "Évaluation des caractères morphologiques de la face sacro-pelvienne de l'os coxal. Proposition d'une nouvelle méthode de diagnose sexuelle". *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* 8: 491-502.
- Buikstra, J.; Ubelaker, D. (1994): *Standards. For data collection from human skeletal remains*. Arkansas Archaeological Survey Research Series. Arkansas, USA.

- Bulygina, E.; Mitteroecker, P.; Aiello, L. (2006): "Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population". *American Journal of Physical Anthropology* 131: 432-443.
- Bütow, K-W. (1990): "Craniofacial growth disturbance after skull base and associated suture synostoses in the newborn Chacma baboon: a preliminary report". *The Cleft Palate Journal* 27: 241-252.
- Byrne, R.W.; Whiten, A. (1992): "Cognitive evolution in primates: Evidence from tactical deception". *Man* 27: 609-627.
- Caldwell, W.E.; Moloy, H.C. (1933): "Anatomical variations in the female pelvis and their effect in labor with a suggested classification". *American Journal of Obstetrics and Gynecology* 26:479-505.
- Caldwell, W.E.; Moloy, H.C. (1938): "Anatomical variations in the female pelvis: their classification and obstetrical significance". *Proceedings of the Royal Society of Medicine. Section of Obstetrics and Gynecology* 32 (1): 1-30.
- Cameron, J. (1924): "The cranio-facial axis of Huxley. Part I. Embryological considerations". *Transactions of the Royal Society of Canada* 18: 115-123.
- Campillo, D.; Subirá, M.A. (2004): *Antropología Física para arqueólogos*. Ariel S.A. Barcelona, España.
- Chklovskii, D.B.; Schikorski, T.; Stevens, C.F. (2002): "Wiring optimization in cortical circuits". *Neuron* 34: 341-347.
- Churchill, S.E.; Vansickle, C. (2017): "Pelvic Morphology in Homo erectus and Early Homo". *The anatomical record* 300: 964-977.
- Coqueugniot, H.; Hublin, J.J. (2007): "Endocranial volume and brain growth in immature Neandertals". *Periodicum Biologorum* 109: 379-385.
- Coqueugniot, H.; Hublin, J.J.; Veillon, F.; Houët, F.; Jacob, T. (2004): "Early brain growth in Homo erectus and implications for cognitive ability". *Nature* 431: 299-302.

- Cousin, R.P.; Fenart, R.; Deblock, R. (1981): "Variations ontogénétiques des angles basicraniens et faciaux". *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 8: 189-212.
- Crétot, M. (1978): *L'arcade dentaire humaine (Morphologie)*. Julien Prélat. Paris, Francia.
- Cunningham, F.G.; MacDonald, P.C.; Gant, N.F.; Leveno, K.J.; Gilstrap, L.C.; Hankins, G.D.V.; Clark, S.L. (1997): *William's Obstetrics*. 20<sup>th</sup> ed. Appleton & Lange. Stamford, Connecticut, USA.
- Dabelow, A. (1929): "Über Korrelationen in der phylogenetischen Entwicklung der Schädelform". *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch* 63: 1-49.
- Dabelow, A. (1931) "Über Korrelationen in der phylogenetischen Entwicklung der Schädelform. II. Die Beziehungen zwischen Gehirn und Schädelbasisform bei den Mammaliern. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch* 67: 84-133.
- De Beer, G.R. (1937): *The development of the vertebrate skull*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- De Bie, H.M.A.; Oostrom, K.J.; Boersma, M.; Veltman, D.J.; Barkhof, F.; Delemarre-van de Waal, H.A.; van den Heuvel, M.P. (2011): "Global and Regional Differences in Brain Anatomy of Young Children Born Small for Gestational Age". *PLoS ONE* 6 (9): e24116.
- De Miguel, C.; Henneberg, M. (1999): "Variation in hominid body size estimates: Do we know how big our ancestors were?". *Perspectives in Human Biology*, 4 (1): 65-80.
- De Miguel, C.; Henneberg, M. (2001): "Variation in hominid brain size: how much is due to method?" *Homo. Journal of Comparative Human Biology* 52 (1): 3-58.
- Dean, M.C. (1985): "The eruption pattern of the permanent incisors and first permanent molars in *Australopithecus (Paranthropus) robustus*". *American Journal of Physical Anthropology* 67: 251-257.

- Dean, M.C.; Lucas, V.S. (2009): "Dental and skeletal growth in early fossil hominins". *Annals of Human Biology* 36 (5): 545-561.
- Dean, M.C.; Wood, B.A. (1984): "Phylogeny, neoteny and growth of the cranial base in hominoids". *Folia primatologica* 43: 157-180.
- Dean, C.; Leakey, M.; Reid, D.; Schrenk, F.; Schwartz, G.T.; Stringer, C.; Walker, A. (2001): "Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins". *Nature* 414 (6864): 628-631.
- Deinard, A.S.; Kidd, K.K. (1999): "Evolution of a HOXB6 intergenic region within the great apes and humans". *Journal of Human Evolution* 36: 687-703.
- Delattre, A.; Fenart, R. (1963): "Études des projections horizontale et vertico-frontales du crâne au cours de l'hominisation". *Anthropologie* 67: 525-561.
- Delattre, A.; Fenart, R. (1966): "Tentative de définition du genre *Homo*. Le crâne humain". En: *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* XI. 9. 4: 377-392.
- Demirjian, A.; Buschang, P.H.; Tanguay, R.; Patterson, D.K. (1985): "Interrelationships among measures of somatic, skeletal, dental and sexual maturity". *American Journal of Orthodontics* 88: 433-438.
- DeSilva, J.M. (2011): "A shift toward birthing relatively large infants early in human evolution". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 1022-1027.
- DeSilva, J.M. (2016): "Brains, birth, bipedalism and the mosaic evolution of the helpless human infant. En Trevathan, W. y Rosenberg, K. (eds): *Costly and Cute: Helpless Infants and Human Evolution*. University of New Mexico Press. Albuquerque, New Mexico, USA: 67-86.
- DeSilva, J.; Lesnik, J. (2006): "Chimpanzee neonatal brain size: implications for brain growth in *Homo erectus*". *Journal of Human Evolution* 51: 207-212.

- DeSilva, J.; Lesnik, J. (2008): "Brain size at birth throughout human evolution: A new method for estimating neonatal brain size in hominins". *Journal of Human Evolution* 55: 1064-1074.
- Ditch, L.E.; Rose, J.C. (1972): "A multivariate dental sexing technique". *American Journal of Physical Anthropology* 37: 61-64.
- Dimitriadis, A.S.; Haritanti-Kouridou, A.; Antoniadis, K.; Ekonomou, L. (1995): "The human skull base angle during the second trimester of gestation". *Neuroradiology* 37: 68-71.
- Dixson, A.F. (2009): *Sexual Selection and the Origins of Human Mating Systems*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- DuBrul, E.L.; Laskin, D.M. (1961): "Preadaptive potentialities of the mammalian skull: an experiment in growth and form". *American Journal of Anatomy* 109: 117-132.
- Dunsworth, H.M.; Warrener, A.; Deacon, T.; Ellison, P.T.; Pontzer, H. (2012): "Metabolic Hypothesis for Human Altriciality". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 15212-15216.
- Enlow, D.H. (1968): *The human face. An account of the postnatal growth and development of the craniofacial skeleton*. Hoeber Medical Division. Harper & Row. New York, USA.
- Enlow, D.H.; Hans, M.G. (1996): *Essentials of facial growth*. W.B. Saunders Company. Philadelphia, USA.
- Falk, D. (1990): "Brain evolution in *Homo*: The «radiator» theory". *The Behavioral and Brain Sciences* 13: 333-381.
- Falk, D. (2016): "Evolution of brain and culture: The neurological and cognitive journey from Australopithecus to Albert Einstein". *Journal of Anthropological Sciences* 94: 99-111.

- Falk, D.; Zollikofer, C.P.E.; Morimoto, N.; Ponce de León, M.S. (2012): “Metopic suture of Taung (*Australopithecus africanus*) and its implications for hominin brain evolution”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 8467-8470.
- Fazekas, I.G.; Kósa, F. (1978): *Forensic Fetal Osteology*. Akadémiai Kiadó. Budapest, Hungría.
- Ford, E.H. (1956): “The growth of the foetal skull”. *Journal of Anatomy* 90: 63-72.
- Frahm, H.D.; Stephan, H.; Stephan, M. (1982): “Comparison of brain structure volumes on Insectivora and Primates. I Neocortex”. *Journal für Hirnforschung* 23: 375-389.
- Frahm, H.D.; Zilles, K.; Schleicher, A.; Stephan, H. (1998): “The size of the middle temporal area in primates”. *Journal für Hirnforschung* 39: 45-54.
- Franciscus, R.G. (2009): “When did the modern human pattern of childbirth arise? New insights from an old Neandertal pelvis”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 9125-9126.
- Franciscus, R.G.; Trinkaus, E. (1988): “Nasal morphology and the emergence of *Homo erectus*”. *American Journal of Physical Anthropology* 75: 517-528.
- Frisk, V.; Amsel, R.; Whyte, H.E. (2002): “The importance of head growth patterns in predicting the cognitive abilities and literacy skills of small-for-gestational-age children”. *Developmental Neuropsychology* 22: 565-593.
- Gagneux, P.; Wills, C.; Gerloff, U.; Tautz, D.; Morin, P.A.; Boesch, C.; Fruth, B.; Hohmann, G.; Ryder, O.A.; Woodruff, D.S. (1999): “Mitochondrial sequences show diverse evolutionary histories of African hominoids”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 5077-5082.
- García-González, R.; Carretero, J. M.; Rodríguez, L.; Gómez-Olivencia, A.; Arsuaga, J. L.; Bermúdez, J. M.; Carbonell, E.; Martínez, I.; Lorenzo, C. (2009): “Étude analytique d’une clavicule complete de subadulte d’*Homo antecessor* (site de Gran Dolina, Sierra d’Atapuerca, Burgos, Espagne)”. *L’anthropologie* 113: 222-232.

- Garn, S.M.; Cole, P.E.; Wainwright, R.L.; Guire, K.E. (1977): "Sex discrimination effectiveness using combinations of permanent teeth". *Journal Dental Research* 56: 697.
- Garn, S.M.; Rohman, C.G.; Blumenthal, T.; Silverman, F. N. (1967): "Ossification commonalities of the hand and other body parts: their implications to skeletal assessment". *American Journal of Physical Anthropology* 27: 75-82.
- Garn, S. M.; Sandusky, S. T.; Miller, R.L.; Nagy, J.M. (1972): "Developmental implications of dichotomous ossification sequences in the wrist region". *American Journal of Physical Anthropology* 37: 111-115.
- Garrod, D.A.E.; Bate, D.M.A. (1937): *The Stone Age of Mount Carmel: Excavations at the Wady El-Mughara* Vol.I. Clarendon Press. Oxford, UK.
- George, S.L. (1978): "A longitudinal and cross-sectional analysis of the growth of the postnatal cranial base angle". *American Journal of Physical Anthropology* 49: 171-178.
- Gibbon, V.; Paximadis, M.; Strkalj, G.; Ruff, P.; Penny, C. (2009): "Novel methods of molecular sex identification from skeletal tissue using the amelogenin gene". *Forensic Science International: Genetics* 3: 74-79.
- Gilad, Y.; Mizrahi-Man, O.; Pääbo, S.; Lancet, D. (2003): "Human specific loss of olfactory receptor genes". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 3324-3327.
- Goikoetxea, I.; Mateos, A. (2011): "Crecimiento y desarrollo: una perspectiva evolutiva". *Munibe Antropologia-Arkeologia* 62: 5-30.
- Goodall, J. (1986): *The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA.
- Gould, S.J. (1977): *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA.

- Grabowski, M.; Roseman, C.C. (2015): “Complex and changing patterns of natural selection explain the evolution of the human hip”. *Journal of Human Evolution* 85: 94-110.
- Grabowski, M.W.; Polk, J.D.; Roseman, C.C. (2011): “Divergent patterns of integration and reduced constraint in the human hip and the origins of bipedalism”. *Evolution* 65: 1336-56.
- Granger, D.E.; Gibbon, R.J.; Kuman, K.; Clarke, R.J.; Bruxelles, L.; Caffee, M.W. (2015): “New cosmogenic burial ages for Sterkfontein Member 2 Australopithecus and Member 5 Oldowan”. *Nature* 522 (7554): 85-88.
- Graves, R.R.; Lupo, A.C.; McCarthy, R.C.; Wescott, D.J.; Cunningham, D.L. (2010): “Just how strapping was KNM-WT 15000?”. *Journal of Human Evolution* 59: 542-554.
- Greulich, W.W.; Thoms, H. (1938): “The dimensions of the pelvic inlet of 789 white females”. *Anatomical Record* 72: 45-51.
- Gruss, L.T.; Schmitt, D. (2015): “The Evolution of the Human Pelvis: Changing Adaptations to Bipedalism, Obstetrics and Thermoregulation”. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences* 370:1-13.
- Gunz, P.; Neubauer, S.; Maureille, B.; Hublin, J.J. (2010): “Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans”. *Current Biology* 20: R921-R922.
- Haeckel, E. (1866): *Generelle Morphologie der Organismen. II. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. Verlag von Georg Reimer. Berlin, Alemania.
- Haeckel, E. (1874): *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen, Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammesgeschichte des Menschen*. W. Engelmann. Leipzig, Alemania.

- Haesler, S.; Wada, K.; Nshdejan, A.; Morrisey, E.E.; Lints, T.; Jarvis, E.D.; Scharff, C. (2004): "FoxP2 expression in avian vocal learners and non-learners". *Journal of Neuroscience* 24 (13): 3164-3175.
- Hager, L.D. (1989): "The Evolution of Sex Differences in the Hominid Bony Pelvis". Ph. D. dissertation. University of California at Berkeley. USA.
- Haile-Selassie, Y. (2001): "Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia". *Nature* 412: 178-181.
- Hamada, Y.; Hayakawa, S.; Suzuki, J.; Ohkura, S. (1999): "Adolescent growth and development in Japanese Macaques (*Macaca fuscata*): punctuated adolescent growth spurt by season". *Primates* 40: 439-452.
- Hamada, Y.; Usono, T. (2002): "Longitudinal analysis of length growth in the chimpanzee (*Pan troglodytes*)". *American Journal of Physical Anthropology* 118: 168-284.
- Hamada, Y.; Usono, T. (2006): "Understanding the growth pattern of chimpanzees: does it conserve the pattern of the common ancestor of humans and chimpanzees?" En Matsuzawa, T.; Tomonaga, M.; Tanaka, M. (eds.): *Cognitive development in chimpanzees*. Springer. Tokio, Japon: 96-112.
- Häusler, M.; Schmid, P. (1995): "Comparison of the pelves of Sts 14 and AL288-1: implications for birth and sexual dimorphism in australopithecines". *Journal of Human Evolution* 29: 363-383.
- Häusler, M.; Schiess, R.; Boeni, T. (2011): "New vertebral and rib material point to modern bauplan of the Nariokotome *Homo erectus* skeleton". *Journal of Human Evolution* 61: 575-582.
- Hawks, J.D.; Hunley, K.; Lee, S.H.; Wolpoff, M.H. (2000): "Population bottlenecks and Pleistocene human evolution". *Molecular Biology and Evolution* 17: 2-22.
- Heintz, N. (1966): *Le crâne des anthropomorphes: croissance relative, variabilité, évolution*. Musée Royale de l'Afrique Centrale. Tervuren, Belgique.

- Henneberg, M.; De Miguel, C. (2004): "Hominins are a single lineage: brain and body size variability does not reflect postulated taxonomic diversity of hominins". *Homo. Journal of Comparative Human Biology* 55 (1-2): 21-37.
- Herring, S.; Teng, S. (2000): "Strain in the braincase and its sutures during function". *American Journal of Physical Anthropology* 112: 575-593.
- Hickman, G. (1979): "The mammalian tail: a review of functions". *Mammal Review* 9: 143-157.
- Hildebrand, M.; Goslow, G. (1974): *Analysis of Vertebrate Structure*. Wiley. New York, USA.
- Hofer, H. (1960): "Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. I. Die medianen Krümmungen des Schädels und ihr Erfassung nach Landzert". *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 50: 299-316.
- Hofer, H.O. (1969): "On the evolution of the craniocerebral topography in primates". *Annals of the New York Academie of Sciences* 162: 341-356.
- Holliday, M.A. (1971): "Metabolic rate and organ size during growth from infancy to maturity and during late gestation and early infancy". *Pediatrics* 47 (2): 169-179.
- Holloway, R.L. (1974): "The casts of fossil hominid brain". En Freeman, W.H. (ed.): *Human Ancestors. Readings from Scientific American*. San Francisco, California, USA: 74-83.
- Holloway, R.L.; Yuan, M.S.; Broadfield, D.C. (2004): *The Human Fossil Record: Brain Endocasts: The Paleoneurological Evidence*. John Willey & Sons Publishers. New York, USA.
- Holly Smith, B. (1991): "Standards of human tooth formation and dental age assessment". En Kelley, M.A.; Larsen, C.S. (eds.): *Advances in Dental Anthropology*. Wiley-Liss. New York, USA: 143-168.

- Haupt, M.I. (1970): "Growth of the craniofacial complex of the human fetus". *American Journal of Orthodontics* 58: 373-383.
- Hublin, J.J.; Coqueugniot, H. (2006): "Absolute or proportional brain size: That is the question. A reply to Leigh's comments". *Journal of Human Evolution* 50: 109-113.
- Hublin, J.J.; Neubauer, S.; Gunz, P. (2015): "Brain ontogeny and life history in Pleistocene hominins". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370 (1663): 1-11.
- Humphrey, L.T. (1998): "Growth patterns in the modern human skeleton". *American Journal of Physical Anthropology* 105: 57-72.
- Huttenlocher, P.R.; Dabholkar, A.S. (1997): "Regional differences in synaptogenesis in human cerebral cortex". *Journal of Comparative Neurology* 387: 167-178.
- Jeffery, N.; Spoor, F. (2004): "Ossification and midline shape changes of the human fetal cranial base". *American Journal of Physical Anthropology* 123: 78-90.
- Jerison, H.J. (1973): *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press. New York, USA.
- Johnson, M.E.; Viggiano, L.; Bailey, J.A.; Abdul-Rauf, M.; Goodwin, G.; Rocchi, M.; Eichler, E.E. (2001): "Positive selection of a gene family during the emergence of humans and African apes". *Nature* 413: 514-519.
- Johnston, L.E. (1974): "A cephalometric investigation of the sagittal growth of the second-trimester fetal face". *The Anatomical Record* 178: 623-630.
- Jordaan, H. V. (1976): "The differential development of the hominid pelvis". *South African Medical Journal* 50: 744-748.
- Kelley, M.A.; Larsen, C.S. (1981): *Advances in dental Anthropology*. Wiley-Liss. New York, USA.

- Khaitovich, P.; Hellmann, I.; Enard, W.; Nowick, K.; Leinweber, M.; Franz, H.; Weiss, G.; Lachmann, M.; Pääbo, S. (2005): "Parallel patterns of evolution in the genomes and transcriptomes of humans and chimpanzees". *Science* 309: 1850-1854.
- Khaitovich, P.; Enard, W.; Lachmann, M.; Pääbo, S. (2006): "Evolution of primate gene expression". *Nature Reviews Genetics* 7: 693-702.
- Kibii, J.M.; Churchill, S.E.; Schmid, P.; Carlson, K.J.; Reed, N.D.; de Ruiter, D.J.; Berger, L.R. (2011): "A partial pelvis of *Australopithecus sediba*". *Science* 333: 1407-1411.
- King, M.C.; Wilson, A.C. (1975): "Evolution at two levels in humans and chimpanzees". *Science* 188: 107-116.
- Kimbel, W.H.; Deleuzene, L.K. (2009): "'Lucy' redux: a review of research on *Australopithecus afarensis*". *American Journal of Physical Anthropology* 140 (49): 2-48.
- Kimbel, W.H.; Rak, Y. (2010): "The cranial base of *Australopithecus afarensis*: new insights from the female skull". *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3365-3376.
- Kimbel, W.H.; Rak, Y.; Johanson, D. (2004): *The Skull of Australopithecus afarensis*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Kondo, O.; Ishida, H. (2003): "Ontogenetic variation in the Dederiyeh Neandertal infants: postcranial evidence". En Thompson, J. L.; Krovitz, G. E.; Nelson, A. J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press. Cambridge, UK: 386-411.
- Krogman, W.M. (1951); "The scars of human evolution". *Scientific American* 184:54-57.
- Krogman, W.M.; Isçan, M.Y. (1986): *The human skeleton in forensic medicine*. 2<sup>nd</sup> ed. Charles C. Thomas. Springfield, Illinois, USA.

- Krovitz, G.E.; Nelson, A.J.; Thompson, J.L. (2003): "Introduction". En Thompson, J.L.; Krovitz, G.E.; Nelson, A.J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Kumar, S.; Filipski, A.; Swarna, V.; Walker, A.; Hedges, S.B. (2005): "Placing confidence limits on the molecular age of the human-chimpanzee divergence". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 18842-18847.
- Kurki, H.K. (2007): "Protection of obstetric dimensions in a small-bodied human sample". *American Journal of Physical Anthropology* 133: 1152-1165.
- Kurki, H.K. (2011): "Pelvic dimorphism in relation to body size and body size dimorphism in humans". *Journal of Human Evolution* 61: 631-643.
- Kurki, H.K. (2013): "Skeletal variability in the pelvis and limb skeleton of humans: Does stabilizing selection limit female pelvic variation?". *American Journal of Human Biology* 25 (6): 795-802.
- Kuykendall, K. L. (2003): "Reconstructing Australopithecine growth and development: what do we think we know?" En Thompson, J.L.; Krovitz, G.E.; Nelson, A.J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press. Cambridge, UK: 191-218.
- Kuzawa, C.W.; Chugani, H.T.; Grossman, L.I.; Lipovich, L.; Muzik, O.; Hof, P.R.; Wildman, D.E.; Sherwood, C.C.; Leonard, W.R.; Lange, N. (2014): "Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (36): 13010-13015.
- Laland, K.; Odling-Smee, J.; Myles, S. (2010): "How culture shaped the human genome: Bringing genetics and the human sciences together". *Nature Reviews Genetics* 11: 137-48.
- Landau, M. (1981): "The Anthropogenic: paleoanthropological writing as a genre of literature". Ph. D. dissertation. Yale University. Connecticut, USA.

- Lee, A.; Pearson, K. (1901): "Data for the Problem of Evolution in Man. VI. A First Study of the Correlation of the Human Skull". *Philosophical Transactions of the Royal Society*: 225-264.
- Lee, S.H.; Wolpoff, M.H. (2003): "The pattern of evolution in Pleistocene human brain size". *Paleobiology* 29 (2): 186-196.
- Leigh, S.R. (2004): "Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution". *American Journal of Primatology* 62: 139-164.
- Leigh, S.R. (2006): "Brain ontogeny and life history in *Homo erectus*". *Journal of Human Evolution* 50: 104-108.
- Lenroot, R.K.; Giedd, J.N. (2006): "Brain development in children and adolescents: insights from anatomical magnetic resonance imaging". *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 30: 718-729.
- Leutenegger, W. (1970a): "Das Becken der rezenten Primaten". *Morphologisches Jahrbuch* 115: 1-101.
- Leutenegger, W. (1970b): "Beziehungen zwischen der Neugeborenenengrösse und dem Sexualdimorphismus am Becken bei simischen Primaten". *Folia Primatologica* 12: 224-235.
- Leutenegger, W. (1974): "Functional aspects of pelvic morphology in simian primates". *Journal of Human Evolution* 3: 207-222.
- Leutenegger, W. (1979): "Evolution of litter size in primates". *American Naturalist* 114: 525-531.
- Leutenegger W. (1982): "Encephalization and Obstetrics in Primates with Particular Reference to Human Evolution". En Armstrong E.; Falk D. (eds.): *Primate Brain Evolution*. Springer. Boston, Massachusetts, USA: 85-95.
- Levihn, W.C. (1967): "A cephalometric roentgenographic cross-sectional study of the craniofacial complex in fetuses from 12 weeks to birth". *American Journal of Orthodontics* 53: 822-848.

- Lewin, R. (1990): *Bones of Contention*. Simon and Schuster. New York, USA.
- Lewin, R.; Foley, R.A. (2004): *Principles of human evolution*. 2<sup>nd</sup> ed. Blackwell Science Ltd. Oxford. Oxford, UK.
- Lewton, K.L. (2011): “Evolvability of the primate pelvic girdle”. *Evolutionary Biology* 39: 126-39.
- Lieberman, D.E.; McCarthy, R.C. (1999): “The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions”. *Journal of Human Evolution* 36: 487-517.
- Lieberman, D.E.; Ross, C.F.; Ravosa, M.J. (2000): “The primate cranial base: Ontogeny, function, and integration”. *American Journal of Physical Anthropology* 31: 117-169.
- Lipscomb, K. R. (1994): “Shoulder dystocia”. En Mishell, D.R.; Brenner, P.F. (eds.) *Management of Common Problems in Obstetrics and Gynecology* 3<sup>rd</sup> ed. Blackwell Scientific. London, UK: 227-232.
- Loth, S. R.; Henneberg, M. (2001): “Sexually dimorphic mandibular morphology in the first few years of life”. *American Journal of Physical Anthropology* 775: 179-86.
- Lovejoy, C.O. (2005): “The natural history of human gait and posture. Part 1: Spine and pelvis”. *Gait Posture* 21: 95-112.
- Mallard, C.; Loeliger, M.; Copolov, D.; Rees, S. (2000): “Reduced number of neurons in the hippocampus and the cerebellum in the postnatal guinea-pig following intrauterine growth-restriction”. *Neuroscience* 100: 327-333.
- Mallard, E.C.; Rees, S.; Stringer, M.; Cock, M.L.; Harding, R. (1998): “Effects of chronic placental insufficiency on brain development in fetal sheep”. *Pediatric Research* 43: 262–270.
- Mann, A.; Weiss, M. (1996): “Hominoid phylogeny and taxonomy: a consideration of the molecular and fossil evidence in a historical perspective”. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5: 169-181.

- Marino, L. (1998): “A comparison of encephalization between odontocete cetaceans and anthropoid primates”. *Brain, Behavior and Evolution* 51: 230–238.
- Martin, R.D. (1983): “*Human Brain Evolution in an Ecological Context*”. 52<sup>nd</sup> James Arthur Lecture on the evolution of the Human Brain 1982. American Museum of Natural History. New York, USA.
- Martin, R.; Saller, K. (1957): *Lehrbuch der anthropologie in systematischer Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der anthropologischen Methoden*. Band I. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Alemania.
- Martín-Loeches, M.; Casado, P.; Sel, A. (2008): “La evolución del cerebro en el género *Homo*: la neurobiología que nos hace diferentes”. *Revista de Neurología* 46: 731-741.
- Martín-González, J. A.; Mateos, A.; Goikoetxea, I.; Leonard, W.; Rodríguez, J. (2012): “Differences between Neanderthal and modern human infant and child growth models”. *Journal of Human Evolution* 63 (1): 140-149.
- Martínez, I.; Arsuaga, J.L. (1997): “The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach”. *Journal of Human Evolution* 33: 283-318.
- Martinussen, M.; Fischl, B.; Larsson, H.B.; Skranes, J.; Kulseng, S.; Vangberg, T.R.; Vik, T.; Brubakk, A.M.; Haraldseth, O.; Dale, A.M. (2005): “Cerebral cortex thickness in 15-year-old adolescents with low birth weight measured by an automated MRI-based method”. *Brain* 128: 2588-2596.
- Martinussen, M.; Flanders, D.W.; Fischl, B.; Busa, E.; Lohaugen, G.C.; Skranes, J.; Vangberg, T.R.; Brubakk, A.M.; Haraldseth, O.; Dale, A.M. (2009): “Segmental brain volumes and cognitive and perceptual correlates in 15-year-old adolescents with low birth weight”. *The Journal of Pediatrics* 155: 848-853.
- Masset, C. (1989): “Age estimation on the basis of cranial sutures”. En Isçan, M.Y. (ed.): *Age markers in the human skeleton*. Charles C. Thomas. Springfield, Illinois, USA: 71-103.

- Mays, S.; Cox, M. (2000): "Sex determination in skeletal remains". En Cox, M.; Mays, S. (eds.): *Human Osteology in Archaeology and Forensic Science*. London, UK: 117-130.
- McCarthy, R. (2001): "Anthropoid cranial base architecture and scaling relationships". *Journal of Human Evolution* 40: 41-66.
- McHenry, H.M. (1994a): "Behavioral ecological implications of early hominid body-size". *Journal of Human Evolution* 27: 77-87.
- McHenry, H.M. (1994b): "Tempo and mode in human evolution". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 6780-6786.
- McHenry, H.M.; Corrucini, R.S. (1975): "Multivariate analysis of early hominid pelvic bones". *American Journal of Physical Anthropology* 43: 263-270.
- McKern, T.W.; Stewart, T.D. (1957): "Skeletal age changes in Young American male. The United States of America Army Quartermaster Research and Development Command". *Technical Report EP-45*. Natick, Massachusetts, USA.
- Meindl, R.S.; Lovejoy, C.O. (1985): "Ectocranial suture closure: a revised method for the determination of skeletal age at death based on the lateral- anterior sutures". *American Journal of Physical Anthropology* 68: 57-66.
- Mestre, J.C. (1959): "A cephalometric appraisal of cranial and facial relationships at various stages of human fetal development". *American Journal of Orthodontics* 45: 473.
- Mikkelsen, T. S.; Hillier, L.W.; Eichler, E.E.; Zody, M.C.; Jaffe, D.B.; Yang, S.P.; Enard, W.; Hellmann, I.; Lindblad-Toh, K.; Altheide, T.K.; Archidiacono, N.; Bork, P.; Butler, J.; Chang, J.L.; Cheng, Z.; Chinwalla, A.T.; De Jong, P.; Delehaunty, K.D.; Fronick, C.C.; Fulton, L.L.; Gilad, Y.; Glusman, G.; Gnerre, S.; Graves, T.A.; Hayakawa, T.; Hayden, K.E.; Huang, X.Q.; Ji, H.K.; Kent, W.J.; King, M.C.; Kulbokas, E.J.; Lee, M.K.; Liu, G.; Lopez-Otin, C.; Makova, K.D.; Man, O.; Mardis, E.R.; Mauceli, E.; Miner, T.L.; Nash, W.E.; Nelson, J.O.; Paeaebo, S.; Patterson, N.J.; Pohl, C.S.; Pollard, K.S.; Pruefer, K.; Puente, X.S.;

- Reich, D.; Rocchi, M.; Rosenbloom, K.; Ruvolo, M.; Richter, D.J.; Schaffner, S.F.; Smit, A.F.A.; Smith, S.M.; Suyama, M.; Taylor, J.; Torrents, D.; Tuzun, E.; Varki, A.; Velasco, G.; Ventura, M.; Wallis, J.W.; Wendl, M.C.; Wilson, R.K.; Lander, E.S.; Waterston, R.H. The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. (2005): "Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome". *Nature* 437: 69-87.
- Mitteroecker, P.; Gunz, P.; Bernhard, M.; Schaefer, K.; Bookstein, F.L. (2004): "Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans". *Journal of Human Evolution* 46: 679-698.
- Moore, K. (1992): *Clinically oriented anatomy*. Williams & Wilkins. Baltimore, Maryland, USA.
- Moore, W.J.; Lavelle, C.J.B. (1974): *Growth of the facial skeleton in the Hominoidea*. Academic Press. London, UK.
- Morimoto, N; Ogihara, N; Katayama, K; Shiota, K. (2008): "Three-dimensional ontogenetic shape changes in the human cranium during the fetal period". *Journal of Anatomy* 212: 627-635.
- Morriss-Kay, G.M.; Wilkie, A.O.M. (2005): "Growth of the normal skull vault and its alteration in craniosynostosis: insights from human genetics and experimental studies". *Journal of Anatomy* 207: 637-653.
- Moss, M.L. (1976): "Experimental alteration of basi-synchondro-seal cartilage growth in rat and mouse". En Bosma, J.F. (ed.): *Development of the basicranium*. National Institutes of Health. Bethesda, Maryland, USA: 541-569.
- Moss, M.L.; Young, R.W. (1960): "A functional approach to craniology". *American Journal of Physical Anthropology* 18: 281-292.
- Nemeskéri, J.; Harsányi, L.; Acsádi, G. (1960): "Methoden zur Diagnose des Lebensalters von Skelettfunden". *Anthropologischer Anzeiger* 24: 70-95.

- Noback, C. R. (1943): "Some gross structural and quantitative aspects of the developmental anatomy of the human embryonic, fetal and circumnata skeleton". *Anatomical Record* 87: 29-51.
- Noback, C. R. (1944): "The developmental anatomy of the human osseous skeleton during the embryonic, fetal and circumnata periods". *Anatomical Record* 88: 91-125.
- Ohtsuki, F. (1977): "Developmental changes of the cranial bone thickness in the human fetal period". *American Journal of Physical Anthropology* 46: 141-154.
- Ohtsuki, F. (1980): "Areal growth in the human fetal parietal bone". *American Journal of Physical Anthropology* 53: 5-9.
- Opperman, L.A.; Gakunga, P.T.; Carlson, D.S. (2005): "Genetic factors influencing morphogenesis and growth of sutures and synchondroses in the craniofacial complex". *Seminars in Orthodontics* 11: 199-208.
- O'Rahilly, R.; Gardner, E. (1996): "The initial appearance of ossification in staged human embryos". *American Journal of Anatomy* 134: 291-308.
- Oxorn, H. (1986): *Oxorn-Foote Human Labor and Birth* 5<sup>th</sup> ed. Appleton-Century-Crofts. Norwalk, Connecticut, USA.
- Pääbo, S. (2003): "The mosaic that is our genome". *Nature* 421: 409-412.
- Percival, R. (1980): *Holland and Brews Manual of Obstetrics*. 14<sup>th</sup> ed. Churchill Livingstone. Edinburgh and London, UK.
- Perzigian, A.J. (1976): "The dentition of the Indian Knoll skeletal population: odontometrics and cusp number". *American Journal of Physical Anthropology* 44: 113-122.
- Pickford, M.; Senut, B.; Gommery, D.; Treil, J. (2002): "Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora". *Comptes Rendus Palevol* 1: 191-203.

- Ponce de León, M.; Golovanova, L.; Doronichev, V.; Romanova, G.; Akazawa, T. (2008): “Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history Supporting Information”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 13764-13768.
- Pontzer, H. (2012): “Overview of Hominin Evolution”. *Nature Education Knowledge* 3 (10): 8.
- Pontzer, H.; Rolian, C.; Rightmire, G.P.; Jashashvili, T.; Ponce de León, M.S.; Lordkipanidze, D.; Zollikofer, C.P.E. (2010): “Locomotor anatomy and biomechanics of the Dmanisi hominins”. *Journal of Human Evolution* 58: 492-504.
- Portmann, A. (1944): *Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen*. Schwabe. Basilea, Suiza.
- Preuss, T.M.; Cáceres, M.; Oldham, M.C.; Geschwind, D.H. (2004): “Human brain evolution: Insights from microarrays”. *Nature Reviews Genetics* 5: 850-860.
- Pritchard, J.A.; McDonald, P.C. (1980): *Williams' Obstetrics*, 16<sup>th</sup> ed. Appleton-Century-Crofts. New York, USA.
- Prochiantz, A. (2010): “Evolution of the nervous system: a critical evaluation of how genetic changes translate into morphological changes”. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 12 (4): 457–462.
- Pu, F.; Xu, L.; Li, D.; Li, S.; Sun, L.; Wang, L.; Fan, Y. (2011): “Effect of different labor forces on fetal skull molding”. *Medical Engineering & Physics* 33: 620-625.
- Pusey, A. E. (1978): “The physical and social development of wild adolescent chimpanzees (*Pan Troglodytes Schweinfurthii*)”. *Dissertation Abstracts International* 38 (12-B): 5791-5792.
- Rakic, P.; Kornack, D. R. (2001): “Neocortical expansion and elaboration during primate evolution: A view from neuroembryology”. En Gibson, K.R.; Falk, D. (eds.): *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge University Press. Cambridge, UK: 30-56.

- Rakic, P.; Bourgeois, J.P.; Eckenhoff, M.F.; Zecevic, N.; Goldman-Rakic, P.S. (1986): “Concurrent overproduction of synapses in diverse regions of the primate cerebral cortex”. *Science* 232: 232-235.
- Radinsky, L. B. (1975): “Primate brain evolution”. *American Scientist* 63: 656-663.
- Ramírez, F. V.; Bermúdez, J. M. (2004): “Surprisingly rapid growth in Neanderthals”. *Nature* 428: 936-939.
- Ranke, J. (1892): “Über einige gesetzmässige Beziehungen zwischen Schädelgrund, Gehirn- und Gesichtsschädel”. *Beiträge zur Anthropologie und Urgeschichte Bayerns* 12: 1-132.
- Reader, J. (1988): *Missing Links*. 2<sup>nd</sup> ed. Pelican. London, UK.
- Rehn, A.E.; Van Den Buuse, M.; Copolov, D.; Briscoe, T.; Lambert, G.; Rees, S. (2004): “An animal model of chronic placental insufficiency: relevance to neurodevelopmental disorders including schizophrenia”. *Neuroscience* 129: 381-391.
- Reidenberg, J.S.; Laitman, J.T. (1991): “Effect of basicranial flexion on larynx and hyoid position in rats: an experimental study of skull and soft tissue interactions”. *The Anatomical Record* 230: 557-569.
- Relethford, J.H. (2000): *The human species: an introduction to biological anthropology* 4<sup>th</sup> ed. Mayfield Publishing Co. Mountain View. California, USA.
- Reynolds E. (1931): “The evolution of the human pelvis in relation to the mechanics of the erect posture”. En: *Papers of the Peabody Museum of American Archaeology and Ethnology*. Vol. XI. Harvard University. Cambridge, Massachusetts, USA.
- Richardson, M.K.; Hanken, J.; Gooneratne, M.L.; Pieau, C.; Raynaud, A.; Selwood, L.; Wright, G.M. (1997): “There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development”. *Anatomy and Embryology* 196: 91-106.

- Richmond, B.G.; Begun, D.R.; Strait, D.S. (2001): "Origin of human bipedalism: the knuckle-walking hypothesis revisited". *Yearbook of Physical Anthropology* 44: 70-105.
- Richtsmeier, J.T.; Aldridge, K.; DeLeon, V.B.; Panchal, J.; Kane, A.A.; Marsh, J.L.; Yan, P.; Cole, T.M. (2006): "Phenotypic integration of neurocranium and brain". *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 306: 360-378.
- Ridley, M. (1995): "Brief communication: pelvic sexual dimorphism and relative neonatal brain size really are related". *American Journal of Physical Anthropology* 97: 197-200.
- Rissech, C. (2008): "Estimación de la edad biológica de los restos subadultos". En: Gusi, F.; Muriel, S.; Olària, C. (eds.): *Enterramientos infantiles a lo largo de la historia. Una visión arqueológica, antropológica y simbólica*. Servei d'Investigacions Arqueològiques i Prehistòriques. Diputació de Castelló. Castellón, España: 77-92.
- Roach, N.T.; Venkadesan, M.; Rainbow, M.J.; Lieberman, D.E. (2013): "Elastic energy storage in the shoulder and the evolution of high-speed throwing in Homo". *Nature* 498: 483-486.
- Robson, S.L.; Wood, B. (2008): "Hominin life history: reconstruction and evolution". *Journal of Anatomy* 212 (4): 394-425.
- Rosales-Reynoso, M.A.; Juárez-Vázquez, C.I.; Barros-Núñez, P. (2018): "Evolución y genómica del cerebro humano". *Neurología* 33: 254-265.
- Rosas, A.; Bastir, M. (2002): "Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex". *American Journal of Physical Anthropology* 117: 236-245.
- Rosenberg, K.R. (1992): "The evolution of modern childbirth". *Yearbook of Physical Anthropology* 35: 89-124.

- Rosenberg, K.R.; Trevathan, W.R. (1995): "Bipedalism and human birth: the obstetrical dilemma revisited". *Evolutionary Anthropology* 4:161-168.
- Rosenberg, K.R.; Trevathan, W.R. (2002): "Birth, obstetrics and human evolution". *BJOG : an international journal of obstetrics and gynaecology* 109: 1199-1206.
- Ross, C.F.; Henneberg, M. (1995): "Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in Homo sapiens and some fossil hominids". *American Journal of Physical Anthropology* 98: 575-593.
- Ross, C.F.; Ravosa, M.J. (1993): "Basicranial flexion, relative brain size and facial kyphosis in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology* 91: 305-324.
- Ruff, C.B. (1993): "Climatic adaptation and hominid evolution: the thermoregulatory imperative". *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 2: 53-60.
- Ruff, C.B. (1994): "Morphological adaptation to climate in modern and fossil humans". *Yearbook of Physical Anthropology* 37: 65-107.
- Ruff, C.B. (1995): "Biomechanics of the hip and birth in early Homo". *American Journal of Physical Anthropology* 98: 527-574.
- Ruff, C.B.; Trinkaus, E.; Holliday, T.W. (1997): "Body mass and encephalization in Pleistocene Homo". *Nature* 387:173-176.
- Ruff, C.B. (2010): "Body size and body shape in early hominins: implications of the Gona pelvis". *Journal of Human Evolution* 58: 166-178.
- Russo, G.A.; Kirk, E.C. (2013): "Foramen magnum position in bipedal mammals". *Journal of Human Evolution* 65: 656-670.
- Ruvolo, M. (1997): "Molecular phylogeny of the hominoids: inferences from multiple independent DNA sequence data sets". *Molecular Biology and Evolution* 14: 248-265.

- Sacher, G.A.; Staffeidt, E.F. (1974): "Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: implications for the theory of vertebrate growth". *American Naturalist* 108: 593-615.
- Sasaki, J.; Fukami, E.; Mimura, S.; Hayakawa, M.; Kitoh, J.; Watanabe, K. (2000): "Abnormal cerebral neuronal migration in a rat model of intrauterine growth retardation induced by synthetic thromboxane A(2)". *Early Human Development* 58: 91-99.
- Scheuer, L.; Black, S. (2000): *Developmental juvenile osteology*. Academic Press. London, UK.
- Schour, I.; Massler, M. (1941): "The development of the human dentition". *Journal of the American Dental Association* 28: 1153-1160.
- Schultz, A.H. (1949): "Sex differences in the pelves of primates". *American Journal of Physical Anthropology* 7: 401-424.
- Schultz, A.H. (1969): *The life of primates*. Universe Books. New York, UK.
- Schutkowski, H. (1993): "Sex determination of infant and juvenile skeletons: I. Morphognostic features". *American Journal of Physical Anthropology* 90: 199-205.
- Schwartz, J.H. (1995): *Skeleton keys. An introduction to human skeletal morphology, development and analysis*. Oxford University Press. New York, USA.
- Sedgwick, A. (1894): "On the law of development commonly known as von Baer's law; and on the significance of ancestral rudiments in embryonic development". *Quarterly Journal of Microscopic Science*, 36: 35-52.
- Senut, B.; Pickford, M.; Gommery, D.; Mein, P.; Cheboi, K.; Coppens, Y. (2001): "First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)". *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences* 332: 137-144.
- Serrano, A. (2012): "Patrones y tendencias en la encefalización del género *Homo*". *Arqueología y Territorio* 9: 1-17.

- Simpson, S.W.; Quade, J.; Levin, N.E.; Butler, R.; Dupont-Nivet, G.; Everett, M.; Semaw, S. (2008): "A female *Homo erectus* pelvis from Gona, Ethiopia". *Science* 322: 1089-1092.
- Sirianni, J.E.; Swindler, D.R. (1979): "A review of postnatal craniofacial growth in Old World monkeys and apes". *Yearbook of Physical Anthropology* 22: 80-104.
- Sizonenko, S.V.; Borradori-Tolsa, C.; Bauthay, D.M.; Lodygensky, G.; Lazeyras, F.; Hüppi, P.S. (2006): "Impact of intrauterine growth restriction and glucocorticoids on brain development: insights using advanced magnetic resonance imaging". *Molecular and Cellular Endocrinology* 254-255: 163-171.
- Skelton, R.R.; McHenry, H.M. (1992): "Evolutionary relationships among early hominids". *Journal of Human Evolution* 23: 309-49.
- Smeltzer, J. S. (1986): "Prevention and management of shoulder dystocia". *Clinical Obstetrics and Gynecology* 29: 299-308.
- Smith, T.M.; Tafforeau, P.; Reid, D.; Grün, R.; Eggins, S.; Boutakiout, M.; Hublin, J.J. (2007): "Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (15): 6128-6133.
- Smith, T.M.; Tafforeau, P.; Reid, D.; Pouech, J.; Lazzari, V.; Zermeno, J.; Guatelli-Steinberg, D.; Olejniczak, A.; Hoffman, A.; Radovic, J.; Masrour, M.; Toussaint, M.; Stringer, C.; Hublin, J.J. (2010): "Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (49): 20923–20928.
- Sorbe, B.; Dahlgren, S. (1983): "Some important factors in the molding of the fetal head during vaginal delivery - a photographic study". *International Journal of Gynaecology & Obstetrics* 21: 205-212.
- Spencer, L.A. (2001): "Science and Faith: the Hominid Fossil Record". Ph. D. dissertation. Earth History Research Center. Southwestern Adventist University. Keene, Texas, USA.

- Sperber, G.H. (2001): *Craniofacial development and growth*. B.C. Decker. Hamilton, Ontario, Canada.
- Spoor, C.F. (1997): “Basicranial architecture and relative brain size of Sts 5 (Australopithecus africanus) and other Plio-Pleistocene hominids”. *South African Journal of Science* 93: 182-186.
- Sporns, O.; Tononi, G.; Edelman, G.M. (2002): “Theoretical neuroanatomy and the connectivity of the cerebral cortex”. *Behavioural Brain Research* 135: 69-74.
- Stark, D.; Kummer, B. (1962): “Zur Ontogenese des Schimpansenschädels (mit Bemerkungen zur FetalisierungHypothese)”. *Anthropologischer Anzeiger* 25: 204-215.
- Stauffer, R.L.; Walker, A.; Ryder, O.A.; Lyons-Weiler, M.; Blair Hedges, S. (2001): “Human and ape molecular clocks and constraints on paleontological hypotheses”. *Journal of Heredity* 92 (6): 469-474.
- Stephan, H.; Frahm, H.; and Baron, G. (1981): “New and revised data on volumes of brain structure in insectivores and primates”. *Folia Primatologica* 35: 1-29.
- Stephan, H.; Frahm, H.; Baron, G. (1984): “Comparison of brain structure volumes in Insectivora and primates. IV. Non-cortical visual structures”. *Journal für Hirnforschung* 25 (4): 385-403.
- Stewart, D.B. (1984a): “The pelvis as a passageway. I. Evolution and adaptations”. *British Journal of Obstetrics and Gynaecology* 91: 611-617.
- Stewart, D.B. (1984b): “The pelvis as a passageway. II. The modern human pelvis”. *British Journal of Obstetrics and Gynaecology* 91: 618-623.
- Strait, D.S. (1999): “The scaling of basicranial flexion and length”. *Journal of Human Evolution* 37: 701-719.
- Strait, D.S.; Ross, C.F. (1999): “Kinematic data on primate head and neck posture: implications for the evolution of basicranial flexion and an evaluation of registration planes”. *American Journal of Physical Anthropology* 108: 205-222.

- Stulp, G.; Barrett, L. (2014): "Evolutionary perspectives on human height variation". *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 91 (1): 206-234.
- Suwa, G.; Asfaw, B.; Haile-Selassie, Y.; White, T.; Katoh, S.; WoldeGabriel, G.; Hart, W.K.; Nakaya, H.; Beyene, Y. (2007): "Early Pleistocene Homo erectus from Konso, southern Ethiopia". *Anthropological Science* 115: 133-151.
- Tague, R.G. (1991): "Commonalities in dimorphism and variability in the anthropoid pelvis, with implications for the fossil record". *Journal of Human Evolution* 21: 153-176.
- Tague, R.G. (1992): "Sexual dimorphism in the human bony pelvis, with a consideration of the Neandertal pelvis from Kebara Cave, Israel". *American Journal of Physical Anthropology* 88: 1-21.
- Tague, R.G. (2005): "Big-bodied males help us recognize that females have big pelves". *American Journal of Physical Anthropology* 127: 392-405.
- Tague, R.G. (2011): "Fusion of coccyx to sacrum in humans: prevalence, correlates, and the effect on pelvic size, with obstetrical and evolutionary implications". *American Journal of Physical Anthropology* 145: 426-437.
- Tague, R.G.; Lovejoy, C.O. (1986): "The obstetric pelvis of A. L. 288-1 (Lucy)". *Journal of Human Evolution* 15: 237-255.
- Thompson, D'A. W. (1945): *On growth and form*. Cambridge University Press. New York, USA.
- Thompson, J. L.; Nelson, A. J. (2000): "The place of the Neandertals in the evolution of hominid patterns of growth and development". *Journal of Human Evolution* 38: 475-495.
- Thompson, J. L.; Nelson, A. J.; Krovitz, G. E. (2003): "Hominid growth and development: the modern context". En Thompson, J.L.; Krovitz, G.E.; Nelson, A.J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press. Cambridge, UK: 170-187.

- Thompson-Schill, S.L.; Ramscar, M.; Chrysikou, E.G. (2009): “Cognition without control: When a little frontal lobe goes a long way”. *Current directions in psychological science* 18 (5): 259-263.
- Tobias, P.V. (1971): *The Brain in Hominid Evolution*. Columbia University Press. New York, USA.
- Todd, T.W.; Wingate, D.W.; Lyon, J.R. (1924): “Endocranial suture closure. Its progress and age relationship. Part I. Adult males of White stock”. *American Journal of Physical Anthropology* 7 (3): 325-384.
- Todd, T.W.; Wingate, D.W.; Lyon, J.R. (1925): “Cranial suture closure. Its progress and age relationship. Part II. Endocranial closure in adult males of Negro stock”. *American Journal of Physical Anthropology* 8 (1):47-71.
- Trenouth, M.J. (1984): “Shape changes during human fetal craniofacial growth”. *Journal of Anatomy* 139 (4): 639-651.
- Trevathan, W.R. (1987): *Human Birth: An Evolutionary Perspective*. Aldine De Gruyter. Hawthorne, New, York, USA.
- Trevathan, W. R. (1988): “Fetal emergence patterns in evolutionary perspective”. *American Anthropologist* 90: 674-681.
- Trevathan, W.R. (2011): *Human birth: an evolutionary perspective*. Transaction Books, Adline. New Brunswick, New Jersey, USA.
- Trevathan, W.R.; Rosenberg, K.R. (2000): “The shoulders follow the head: postcranial constraints on human childbirth”. *Journal of Human Evolution* 39: 583-586.
- Trujillo-Mederos, A.; Ordóñez, A.C. (2012): “Nociones básicas para la determinación del sexo y la edad en restos bioantropológicos”. *Estrat Critic. Revista d'Arqueologia* 6: 134-155.
- Turner, W.M. (1885): “The Index of the Pelvic Brim as a Basis of Classification”. *Journal of Anatomy and Physiology* 20: 125-143.

- Ubelaker, D. H. (1978): *Human skeletal remains. Excavation, analysis, interpretation*. Aldine Pub. Co. Chicago, Illinois, USA.
- Ubelaker, D.H. (1989): *Human Skeletal Remains. Excavation, analysis, interpretation*. Taraxacum. Washington DC, USA.
- Ursi, W.J.; Trotman, C.A.; McNamara, J.A.Jr.; Behrents, R.G. (1993): “Sexual dimorphism in normal craniofacial growth”. *The Angle Orthodontist* 63: 47-56.
- Vallender, E.J.; Mekel–Bobrov, N.; Lahn, B.T. (2008): “Genetic basis of human brain evolution”. *Trends in Neuroscience* 31: 637-644.
- Van den Broek, A.J.P. (1914): “Studien zur Morphologie des Primatenbeckens”. *Morphologisches Jahrbuch* 49: 1-118.
- Van der Linden, F. P. G. M.; Duterloo, H.S. (1976): *The development of the human dentition: an atlas*. Harper and Row. Hagerstown, Maryland, USA.
- Vanvark, G.; Schaafoma, W. (1992): “Advances in the quantitative analysis of skeletal morphology”. En: Sanders, S.; Katzenverg, M. (eds.): *Skeletal biology of past peoples: research methods*. Wiley and Liss. New York, USA: 225-257.
- Ventrice, F. (2011): *Modern human brain growth and development. Contribution to brain evolution in hominids*. University of Zurich. Zürich, Suiza.
- Vignaud, P.; Durringer, P.; Mackaye, H.T.; Likius, A.; Blondel, C.; Boisserie, J.R.; De Bonis, L.; Eisenmann, V.; Étienne, M.E.; Geraads, D.; Guy, F.; Lehmann, T.; Lihoreau, F.; López-Martínez, N.; Mourer-Chauvire, C.; Otero, O.; Rage, J.C.; Schuster, M.; Viriot, L.; Zazzo, A.; Brunet, M. (2002): “Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Djurab Desert”. *Nature* 418: 152-155.
- Vioarsdottir, U.S.; O’Higgins, P.; Stringer, C. (2002): “A geometric morphometric study of regional differences in the ontogeny of the modern human facial skeleton”. *Journal of Anatomy* 201: 211-229.

- Virchow, R. (1857): *Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes im gesunden und Frankhaften Zustande*. Gesichissiblung und Gehirnbru. Berlin, Alemania.
- Volpe, J.J. (2000): “Overview: normal and abnormal human brain development”. *Mental Retardation and Developmental Disabilities Research Reviews* 6: 1-5.
- Von Baer, K.E. (1828): *Über Entwicklungsgeschichte de Thier. Beobachtung und Reflexion*. Gebrüder Borntträger. Könisberg, Prusia Oriental.
- Walker, A.; Ruff, C. (1993): “The reconstruction of the pelvis”. En Walker, A. y Leakey, R. (eds.): *The Nariokotome Homo erectus Skeleton*. Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts, USA.
- Walker, R.; Hill, K.; Burger, O.; Hurtado, A.M. (2006): “Life in the slow lane revisited: ontogenetic separation between chimpanzees and humans”. *American Journal of Physical Anthropology* 129 (4): 577-583.
- Walrath, D. (2003): “Rethinking pelvic typologies and the human birth mechanism”. *Current Anthropology* 44:5-32.
- Walrath, D.; Turner, P.; Bruzek, J. (2004): “Reliability test of the visual assessment of cranial traits for sex determination”. *American Journal of physical Anthropology* 125: 132-137.
- Walsh, J.A. (2008): “Evolution and the cesarean section rate”. *American Biology Teacher* 70: 401-404.
- Ward, C.V. (2002): “Interpreting the posture and locomotion of Australopithecus afarensis: where do we stand?”. *Yearbook of Physical Anthropology* 45: 185-215.
- Ward, C.V.; Tocheri, M.W.; Plavcan, J.M.; Brown, F.H.; Manthi, F.K. (2014): “Early Pleistocene third metacarpal from Kenya and the evolution of modern human-like hand morphology”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 121-124.

- Washburn, S.L. (1942): "Skeletal proportions of adult langurs and macaques". *Human Biology* 14: 444-472.
- Washburn, S.L. (1960): "Tools and human evolution". *Scientific American* 203: 63-75.
- Weaver, D. S. (1979): "Application of the likelihood ratio test to age estimation using the infant and child temporal bone". *American Journal of Physical Anthropology* 50: 263-270.
- Weaver, T.D.; Hublin, J.J. (2009): "Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 8151-8156.
- Wells, J. (2000): *Icons of Evolution*. Regnery Publishing, Inc. Washington DC, USA.
- Wells, J.; DeSilva, J.; Stock, Jay. (2012): "The obstetric dilemma: An ancient game of Russian roulette, or a variable dilemma sensitive to ecology?" *Yearbook of physical anthropology* 55: 40-71.
- White, T.D.; Pieter, A. (2005): *The human bone manual*. Elsevier Academic Press. Burlington. Ontario, Canada.
- White, T.D.; Asfaw, B.; Beyene, Y.; Haile-Selassie, Y.; Lovejoy, C.O.; Suwa, G.; WoldeGabriel, G. (2009): "Ardipithecus ramidus and the paleobiology of early hominids". *Science* 326: 75-86.
- White, T.D.; Lovejoy, C.O.; Asfaw, B.; Carlson, J.P.; Suwa, G. (2015): "Neither chimpanzee nor human, Ardipithecus reveals the surprising ancestry of both". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (16): 4877-4884.
- White, T.D.; Suwa, G.; Asfaw, B. (1994): "Australopithecus ramidus, a new species of early hominids from Aramis, Ethiopia". *Nature* 371: 306-312.
- Willemet, R. (2013): "Reconsidering the evolution of brain, cognition, and behavior in birds and mammals". *Frontiers in psychology* 4: 396.

- Wittman, A.B.; Wall, L.L. (2007): "The evolutionary origins of obstructed labor: bipedalism, encephalization, and the human obstetric dilemma". *Obstetrical and Gynecological Survey* 62: 739-748.
- Wood, B. (1996): "Hominid palaeobiology: have studies of comparative development come of age?" *American Journal of Physical Anthropology* 99: 9-15.
- Wood, B. (2002): "Hominid revelations from Chad". *Nature* 418: 133-135.
- Wood, T.C. (2016): "Estimating the Statistical Significance of Hominin Encephalization". *Journal of Creation Theology and Science Series B: Life Sciences* 6: 40-45.
- Wolpoff, M.H.; Senut, B.; Pickford, M.; Hawks, J. (2002): "Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'?" *Nature* 419: 581-582.
- Yoldi, A.; Alemán, I.; Botella, M.C. (2001): "Funciones discriminantes del sexo a partir del ilion en una población mediterránea de sexo conocido". *Revista española de Antropología Biológica* 22: 23-38.
- Young, J.M.; Friedman, C.; Williams E.M.; Ross, J.A.; Tonnes-Priddy, L.; Trask, B.J. (2002): "Different evolutionary processes shaped the mouse and human olfactory receptor gene families". *Human Molecular Genetics* 11: 535-546.
- Zihlman, A. L.; Bolter, D. R.; Boesch, C. (2007): "Skeletal and dental growth and development in chimpanzees of the Taï National Park, Côte D'Ivoire". *Journal of Zoology* 273: 63-73.
- Zollikofer, C.P.; Ponce De León, M.S. (2002): "Visualizing patterns of craniofacial shape variation in Homo sapiens". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 801-807.
- Zumpano, M.P.; Richtsmeier, J.T. (2003): "Growth-related shape changes in the fetal craniofacial complex of humans (Homo sapiens) and pigtailed macaques (Macaca nemestrina): a 3D-CT comparative analysis". *American Journal of Physical Anthropology* 120: 339-351.