

El acceso regular a recursos hídricos potables podría explicar la distribución geográfica de *Australopithecus afarensis*

ESTEBARANZ-SÁNCHEZ F.¹, HERNÁNDEZ-AGUILAR A.², MARTÍNEZ LM.¹,
GENÍS J.¹ Y PÉREZ-PÉREZ A.¹

¹ Sección Zoología y Antropología, Departamento Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales
Fac. Biología, Universidad de Barcelona. Av. Diagonal 645 - 08028 Barcelona (Spain)

² Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES). Department of Biosciences - University of Oslo

Corresponding author: estebaranz@ub.edu

Palabras clave:

Australopithecus afarensis
Paleogeografía
Acceso a recursos hídricos
Termorregulación
Bipedismo
Aridificación
Cambio climático

RESUMEN

A partir del Mioceno, se constata una progresión del proceso de aridificación de África, con la paulatina sustitución de los bosques cerrados por ambientes más abiertos de tipo woodland. En este contexto aparecen los primeros homínidos, asociados al Valle del Rift de África Oriental. Estos ambientes están caracterizados por un marcado estrés térmico estacional. Sin embargo, tanto chimpancés como babuinos de sabana actualmente habitan de manera regular este tipo de hábitats, no sin antes haber desarrollado estrategias conductuales para mitigar la carga térmica.

Proponemos que la ocupación de estos ambientes por *A. afarensis* pudo haber sido posible solo si estos homínidos hubieran tenido estrategias conductuales para poder sobrellevar el estrés térmico, siendo la más importante el acceso regular a recursos hídricos para termorregular óptimamente

Recibido: 22-02-2016
Aceptado: 08-06-2016

Keywords:

Australopithecus afarensis
Palaeogeography
Access to water resources
Thermoregulation
Bipedalism
Aridification
Climate change

ABSTRACT

At the beginning of Miocene a progressive process towards aridification is recorded in Africa, with a gradual replacement of closed forests for more open environments as woodlands. In this context, the first hominids appeared associated to the East African Rift System (EARS). These environments are characterized by a marked seasonal thermal stress. However, both savanna chimpanzees and baboons currently inhabit these habitats, not without having developed behavioural strategies to mitigate the thermal burden.

In this article, we propose that the occupation of these environments by *A. afarensis* could have only been possible if these hominids had developed behavioral strategies to cope with heat stress, regular water resources for thermal access being the most important.

Introducción

A finales del Mioceno y durante el Plioceno se produjo un proceso de enfriamiento global que causó

la progresiva aridificación de África, provocando el retroceso de los bosques y la expansión de los ecosistemas abiertos de sabana. La concepción clásica de la evolución de los homínidos se conoce como la “Hipótesis de la Sabana”, según la cual los ambientes pro-

gresivamente más abiertos y áridos ejercieron una presión de selección direccional gradual sobre las poblaciones de los homínidos hacia una mayor robustez (Maslin et al., 2015), claramente observable en las adaptaciones gnatomasticatorias de *Australopithecus* (Teaford y Ungar, 2000; Wood y Richmond, 2000) y, de manera más significativa, de *Paranthropus* (Ward y Molnar, 1980; Gantt y Rafter, 1998). Este marco conceptual tuvo una marcada influencia sobre la hipótesis del *East Side Story* (Coppens 1994), según la cual las poblaciones de homínidos al Este del Valle del Rift de África Oriental estuvieron sometidas a una fuerte presión selectiva que favoreció la adopción de un bipedismo inicialmente facultativo y, posteriormente, funcional, en paralelo a la progresiva aridificación (Sepulchre et al., 2006). Por el contrario, las poblaciones homínidas al Oeste del *EARS*, en ambientes selváticos, mantuvieron en todo momento el cuadrupedismo locomotor y las adaptaciones esqueléticas arbóreas. Sin embargo, este modelo es altamente reduccionista: como mínimo dos especies de homínidos (*Sahelanthropus tchadensis* y *Australopithecus bahregazali*) habitaron en la región del paleolago de Chad, 1500Km al Oeste del *EARS* (Brunet et al., 1996, 2002), llevando al propio Yves Coppens a afirmar que “(la hipótesis del *East Side Story* ya no existe” (Coppens, 2003).

Por otro lado, en 2005 se describió el primer fósil asociado al género *Pan* al Este del *EARS* (Formación Kapthurin, Kenya) (McBrearty y Jablonski, 2005). Por lo tanto, el *EARS* no constituyó una barrera infranqueable y la reconstrucción clásica de los primeros homínidos bípedos íntima e inequívocamente asociados a ambientes áridos, abiertos y pobremente arbolados ha sido reconsiderada, así como la asociación unidireccional entre chimpancés (y sus ancestros) y selvas lluviosas y cerradas (Rayner et al., 1993; Pickford y Senut, 2001; Domínguez-Rodrigo, 2014). Existen poblaciones de *Pan troglodytes* que habitan ambientes de sabana a lo largo de la zona de distribución de la especie: en África Occidental (McGrew et al., 1981; Moore, 1996; Pruett et al., 2002), Oriental (Kano, 1972; Moore, 1992; Ogawa et al., 1997; Hunt et al., 1999; Hernández-Aguilar, 2009) y Central (Sept, 1992). Estos ambientes son similares a aquellos que han sido reconstruidos para los homínidos tempranos (Reed, 1997; Schoeninger et al., 2003; Elton, 2008; Passey et al., 2010; Cerling et al., 2011). Algunos autores han sugerido que la *Hipótesis de la Sabana* no

muestra un marco evolutivo coherente del proceso de especiación de los primeros homínidos, por lo que han propuesto modelos alternativos, como la *Hipótesis del Bosque/Woodland*, en la que los hábitats con una mayor vegetación cerrada jugaron un papel determinante en la evolución de los primeros homínidos, o la de la *Selección de adaptaciones a la variabilidad*, en la que las fluctuaciones climáticas y, por ende, de los medios ambientes, pudieran ser el motor de la especiación de los homínidos (Potts, 1998, 2013; Trauth et al., 2005). Estas hipótesis permitirían explicar la retención de caracteres plesiomórficos arborícolas en *Australopithecus afarensis* (McHenry, 1991; Duncan et al., 1994), compatible con la adquisición del bipedismo (Kraft et al., 2014). El objetivo del presente estudio es proponer o argumentar que el factor determinante en la distribución de *A. afarensis* fue la disponibilidad de agua.

La termorregulación como determinante de la selección de hábitat

En la *Hipótesis de la Sabana*, la adquisición del bipedismo habría sido una respuesta evolutiva al incremento de la exposición solar y a la reducción de la disponibilidad de agua, considerándose la hipertermia uno de los principales problemas fisiológicos en los primeros homínidos (Wheeler, 1991). Según Wheeler (1991, 1994) el bipedismo pudo dar una ventaja termorreguladora competitiva frente a la escasez de agua en ambientes cálidos (Mitchell et al., 2009). Sin embargo, estudios posteriores han sugerido que la supuesta ventaja del bipedismo sobre la postura cuadrúpeda en la termorregulación es muy reducida (Chaplin et al., 1994) y solamente podría considerarse en aquellas situaciones en las que los cuadrúpedos fueran privados de agua (Mitchell et al., 2009). En todo caso, el bipedismo sólo habría permitido un pequeño aumento del tiempo que los homínidos podían permanecer en ambientes abiertos, por lo que tiene poca ventaja adaptativa termorreguladora en relación con el cuadrupedismo. En consecuencia, la ventaja en la termorregulación debe ser descartada como la causa desencadenante de la evolución del bipedismo en los primeros homínidos (Chaplin et al., 1994) y estos deberían haber contado con otras estrategias fisiológicas y/o conductuales más ventajosas para hacer frente a la hipertermia.

Los mamíferos disponen de varias estrategias termorreguladoras en ambientes áridos, como es la sudoración, la piloerección o la acumulación corporal de calor (Chaplin et al., 2014). *Homo sapiens* presenta una elevada dependencia del enfriamiento por evaporación cutánea para disipar el calor metabólico, por lo que los humanos modernos somos extremadamente sensibles a la deshidratación en ambientes o climas cálidos (Wheeler, 1991; Oppenheimer, 2009) y necesitamos un elevado consumo diario de agua para compensar la pérdida por sudoración, a diferencia de otras especies claramente adaptadas a ambientes de sabana como las pertenecientes a los géneros *Gazella* u *Oryx* (Ghobrial, 1974; Nagy, 1994). De todos modos, incluso en mamíferos de ambientes áridos de sabana, la termorregulación basada exclusivamente en la evaporación es insuficiente en condiciones extremas (Wheeler, 1991). Los mecanismos de termorregulación del cerebro tienen una gran importancia evolutiva, imponiendo presiones y restricciones selectivas, especialmente en la forma del cráneo (Caputa, 2004; Bruner et al., 2014). Los primates carecen de adaptaciones específicas para enfriar el cerebro en condiciones de elevada temperatura en ambientes abiertos (Maloney et al., 2007; Noakes, 2012). En *Homo sapiens* disponemos de muy poca información sobre los mecanismos asociados con la termorregulación del cerebro (Caputa, 2004; Bruner et al., 2014). Teniendo en cuenta lo anterior, la capacidad de acumulación de calor en los primeros homínidos habría sido muy inferior a la de otros mamíferos de sabana de tamaño similar (Wheeler, 1991). Entonces, si el bipedismo en los primeros homínidos no representaba una ventaja termorreguladora y, a la vez, no disponían de mecanismos fisiológicos para disipar calor en el cuerpo durante el día, ¿qué mecanismos tenían para hacer frente a la hipertermia?

La termorregulación influye en los patrones de comportamiento y niveles de actividad de los primates (Hill et al., 2004; Jablonski et al., 2009). Además, las necesidades de regulación térmica determinan los requerimientos calóricos diarios y, consecuentemente, tanto el nicho ecológico como la utilización de recursos. Los chimpancés de sabana representan un modelo teórico para los primeros homínidos del Plioceno (Suzuki, 1969; Kano, 1972; Itani, 1979; McGrew et al., 1981; Nishida, 1989; Moore, 1992, 1996; Sept, 1992) al estar sometidos a similares factores ambientales limitantes (Moore, 1996; Pruetz, 2007). El límite de la

zona térmica neutral (ZTN: límites de temperatura ambiente entre los cuales el cuerpo puede mantener la temperatura interna adecuada con un mínimo consumo de O₂ y energía) en chimpancés es de 20-29°C (Benedict & Bruhn 1936), valores ligeramente superiores a aquella de los humanos modernos (25-28°C) (Wilkinson et al., 1972). Cuando un animal se encuentra fuera de su ZTN, se ve forzado a aumentar la energía para mantener constante la temperatura corporal (Thompson et al., 2014). La temperatura ambiental y la capacidad de hacer frente a las fluctuaciones de temperatura tienen importantes consecuencias a corto y largo plazo que son evolutivamente significativas (Thompson et al., 2014). La mayor amplitud de la ZTN en chimpancés puede tener marcadas implicaciones tanto a nivel evolutivo como en el patrón de actividad diaria. A partir de 37°C, los chimpancés no pueden mantener constante la temperatura corporal (Hiley, 1976; Whitford, 1976). Sin embargo, ocupan hábitats con elevado estrés térmico, como Fongoli (Senegal), donde la temperatura ambiental de los tipos de vegetación de *woodland* y meseta, que representa la mayor parte del *home range* de esta comunidad de chimpancés, sobrepasan las temperaturas antes mencionadas (Pruetz, 2006). A partir de temperaturas ambiente superiores a 38-40°C, los primates solamente pueden sobrevivir mediante estrategias conductuales para mitigar el estrés térmico (Whitford, 1976; Hanna y Brown, 1983). La termorregulación conductual mediante la modificación de patrones de actividad y selección de microhábitats (Stelzner y Hausfater, 1986) ofrece un mecanismo efectivo para controlar de la temperatura corporal reduciendo la pérdida de agua mediante el enfriamiento por evaporación y optimizando el tiempo destinado a actividades como la alimentación (Barton et al. 1992). En Budongo (Uganda), un hábitat de bosque lluvioso, los chimpancés se desplazan al suelo y reducen su patrón de actividad diaria en situaciones de elevada exposición solar (Kosheleff y Anderson, 2009). En las zonas de sabana del Sureste de Senegal, los chimpancés usan cuevas naturales, predominantemente durante la estación seca, y se sumergen en ojos de agua cuando las temperaturas son altas presumiblemente como respuesta al estrés térmico (Pruetz 2001, 2007; Pruetz y Bertolani, 2009). En Fongoli se ha observado que los chimpancés suelen permanecer rato en charcos de agua de lluvia durante los días calurosos (Pruetz y Bertolani 2009), probablemente con finalidades termorreguladoras (Bender, 2014), a pesar del riesgo potencial que

ello conlleva al no saber nadar los chimpancés (McGrew, 2010). La utilización de cuevas con hipotetizada finalidad termorreguladora también se observa en poblaciones de monos del género *Cebus* (Haslam et al., 2009) y de *Papio ursinus* (Barret et al., 2004; Hill, 2006). Además, los chimpancés de Toro-Semliki (Uganda), un hábitat de sabana, tienden a seleccionar sitios terrestres para dormir, siempre que el riesgo de predación sea bajo, ya que presentan un mejor potencial homeostático (Samson y Hunt, 2012).

El acceso al agua determina la ocupación del espacio

El acceso regular a agua potable es el factor determinante en la selección y ocupación de hábitats áridos para poder hacer frente a la hipertermia. La ingesta de agua es indispensable para disipar tanto el calor corporal, consecuencia de la radiación solar, como de la energía generada por el propio metabolismo (Wheeler, 1991) y así poder mantener constante la temperatura corporal (Mitchell et al., 2009). En chimpancés de sabana, la disponibilidad de agua y comida tiene un papel importante en el uso del hábitat y determina, incluso, el uso de las cuevas (Pruetz, 2007). Así, en el cénit de la estación seca, el patrón del uso del espacio de los chimpancés de Fongoli está determinado por la disponibilidad de agua en algunos lugares clave (Pruetz, 2007). Cerca de Fongoli, en las llanuras abiertas del monte Assirik, también un hábitat de sabana, el acceso al agua potable también parece ser el factor limitante del uso del hábitat para los chimpancés durante la estación seca. En Assirik la mayoría de los nidos se encuentra en los bosques en galería en esa parte del año (McGrew et al., 1981), por lo que los investigadores concluyeron que los chimpancés reducen su *day range* para estar cerca del agua (McGrew et al., 1981). En otras zonas de la misma región en Senegal, los chimpancés anidan más frecuentemente en los bosques en galería durante la estación seca, probablemente debido a que allí hay mayor disponibilidad de agua potable, comida y a que la densidad de vegetación crea un microclima fresco (Ndiaye et al., 2013). Hernandez-Aguilar (2006, 2009) también ha sugerido que la disponibilidad de agua y comida son factores determinantes para la distribución de los chimpancés de sabana en Tanzania.

Constricciones geográficas a la dispersión de *Australopithecus afarensis*

Teniendo en cuenta la importancia del acceso regular a agua potable para la termorregulación óptima en chimpancés (McGrew, 2010), el acceso a agua superficial tendría que haber sido importante no solamente en el patrón de actividad diario de los homínidos, sino también en su distribución (Wheeler, 1991), por lo que es posible inferir que los homínidos primitivos tuvieron que habitar zonas con surgencias de agua, ríos, lagos o estuarios de agua dulce dentro de su área de campeo diaria (Vannechoute, 2000). La disponibilidad de agua dulce debería haber sido, consecuentemente, un factor limitante en la distribución de las poblaciones (Osborne et al., 2008; Oppenheimer, 2009; Mirazón Lahr, 2010; Cuthbert y Ashley, 2014). Varios autores han remarcado que el acceso al agua dulce de los lagos endorreicos asociados al *EARS* tendría una gran importancia para la supervivencia y dispersión de los homínidos durante el Plioceno (Trauth et al., 2007, 2010; Potts, 2012; Shultz y Maslin, 2013; Finlayson, 2014). *A. afarensis* ocupó una amplia variedad de hábitats, desde praderas secas/húmedas hasta bosques, *woodlands* y pastizales con bosques de galería (Grine et al., 2006), aunque la mayoría se caracterizan por tener, en mayor o menor grado, una presencia significativa de recursos hídricos cercanos (Reed, 1997; Bobe et al., 2002).

Actualmente, la mayoría de los lagos asociados al *EARS* son salinos (Baker, 1986; Kebede et al., 1994; Oduor y Schagerl, 2007) y probablemente también lo fueron durante el Plioceno (~5Ma) (Trauth et al., 2007; Deocampo et al., 2009), por lo que no pudieron haber sido un recurso de agua potable para los homínidos. De hecho, *circa* 2 Ma, a consecuencia de un intenso proceso de aridificación, la mayoría de lagos asociados al *EARS* se secaron o se volvieron salinos durante las fases precesionales áridas (Cuthbert & Ashley, 2014). La única excepción a este fenómeno generalizado fue el lago Turkana, que se mantuvo potable gracias a las aportaciones de agua dulce procedentes de su gran área de captación: el macizo Etíope, por lo que se convirtió, probablemente, en un refugio regional con una elevada biodiversidad durante los ciclos precesionales áridos (Joordens et al., 2011). En las cuencas sin pendientes pronunciadas o sin un aumento de la lluvia en las elevaciones más altas, la recarga indirecta no habría sido

recurrentemente, por lo que solamente se llevaría a cabo durante períodos de intensa lluvia como, por ejemplo, por un evento de El Niño particularmente fuerte (Taylor et al., 2013; Cuthbert y Ashley, 2014). En consecuencia, es probable que las surgencias de agua subterránea y de las aguas superficiales que desembocan en los lagos salados fueran claves para los homíninos (Cuthbert y Ashley, 2014). Así, por ejemplo, en el yacimiento de Olduvai, los restos homíninos están asociados con surgencias activas de agua que se habrían mantenido incluso durante los períodos más secos de los ciclos precesionales entre los 1.84 y 1.36 Ma (Ashley et al., 2009, 2010). De todos modos, la mayoría de estos flujos de agua superficial son efímeros; los flujos perennes solamente son posibles en zonas con grandes cuencas de captación y pluviosidad, permitiendo la existencia de flujos constantes mediante agua de escorrentía y subterránea (Simmers, 2003). Por consiguiente, durante los períodos de aumento de aridez, las fuentes de agua potable rivereña o lacustre serían escasas en muchas áreas del *EARS*.

En este contexto, el agua subterránea podría haber tenido un papel clave en la evolución de los homíninos. El agua subterránea está protegida de la evaporación y proporciona un recurso potencial de agua potable alternativo clave para el sostenimiento de la vida en períodos de sequía en zonas con precipitaciones variables (MacDonald et al., 2012). Por lo tanto, las surgencias y los hábitats que se alimentan de ellas podrían haber tenido un rol decisivo en la supervivencia y dispersión de los homíninos durante estos períodos de variabilidad climática, cuando el agua potable era un factor limitante (Potts, 2012; Shultz y Maslin, 2013; Cuthbert y Ashley, 2014), representando importantes “paisajes para la evolución de los homíninos” (Bailey et al., 2011). Muchos entornos semi-áridos asociados al *EARS* actualmente presentan sistemas subterráneos activos (Darling et al., 1996; Olago et al., 2009), que proporcionan un soporte a la vegetación circundante de las surgencias, manantiales, filtraciones, abrevaderos y lagos, por lo que es probable que también lo hubieran hecho en el pasado, proporcionando recursos hídricos durante los períodos secos a homíninos y otros animales (Cuthbert y Ashley, 2014). Tal es la importancia de los recursos hídricos que, según Finlayson (2014), la necesidad de movimientos rápidos y eficientes entre un número de fuentes de agua cada vez menor constituye el detonante

de la evolución humana, como Hernández-Aguilar (2009) ha sido sugerido ocurre en poblaciones de chimpancés de sabana en Issa, Uganda.

Selección de microhábitats en *A. afarensis*

La paleodistribución de *A. afarensis* es difícil de inferir, ya que disponemos de pocos yacimientos con restos fósiles asociados a esta especie representando sólo una parte de la distribución total de esta especie. Sin embargo, sabemos que *A. afarensis* ocupó una extensa superficie, cuyos límites quedan limitados al Sur por el yacimiento de Laetoli (Norte de Tanzania) y al Norte por la Depresión de Afar (Etiopía). Mención aparte merecen los restos de la región del Chad, que, aunque han sido adscritos a una especie distinta (*Australopithecus bahrelghazali*), son coetáneos y muestran una elevada afinidad con *A. afarensis* (Brunet et al., 1996). Sin embargo, probablemente esta distribución no fue homogénea, ocupando todo el territorio, sino que se centró en aquellos hábitats que presentaran condiciones adecuadas para ser explotados. Dada la elevada dependencia de los homíninos de los recursos hídricos, la explicación más parsimoniosa implicaría que *A. afarensis* ocupó preferencialmente hábitats húmedos en mosaico, mediana o altamente arbolados, caracterizados por la presencia de bosques de galería que presentaran conectividad con bosques arbolados e, incluso, hábitats más cerrados de bosque lluvioso (Tabla 1).

A. afarensis también pudo haber ocupado hábitats más estacionales, utilizando durante la estación seca las zonas cercanas dentro del área de campeo diaria a las fuentes permanentes de agua potable, como se ha observado en algunas poblaciones actuales de chimpancés de sabana (McGrew et al., 1981, 2010; Pruett, 2007). Además del acceso al agua para una termorregulación óptima, la ocupación de estos hábitats mediana o altamente arbolados permitiría que *A. afarensis* pudiera disponer de otras estrategias conductuales para mitigar la pérdida de agua, como el uso de cuevas o sombra (Pruett, 2001, 2007; Pruett y Bertolani, 2009). Tradicionalmente, se ha supuesto que *A. afarensis* presentaba una dieta dura y abrasiva, basada en alimentos como nueces, semillas y otros objetos duros (Teaford y Ungar 2000; Wood y Richmond 2000). Sin embargo, los estudios de microestración

Tabla 1: Definición de los distintos ecosistemas utilizados en el artículo (adaptado de Domínguez-Rodrigo, 2014)

Ecosistema	Definición
<i>Sabana</i>	Bioma caracterizado por un conjunto de hábitats en mosaico con predominio del estrato herbáceo
<i>Bosque</i>	Bioma no estacional con una pluviosidad anual superior a los 2000mm, dominado por una vegetación arbolada cerrada
<i>Woodland</i>	Bioma con árboles de 8-20m de altura, cuyo dosel suele ocupar sólo el 40% de la superficie. El estrato herbáceo suele incluir pastos de plantas C4 heliófilas, hierbas, árboles incompletos y arbustos
<i>Sabana arbolada</i>	Área recubierta con hierbas y otros vegetales, con plantas leñosas que ocupan un 10-40% de la superficie
<i>Pradera</i>	Superficie recubierta por pastos y otras hierbas, sin plantas leñosas o, en todo caso, que ocupan menos del 10% de la superficie.

dental han enfatizado que *A. afarensis* presentaba una dieta eminentemente frugívora, basada en frutos ricos en azúcares y plantas herbáceas (Grine et al., 2006; Estebanz et al., 2009; Martínez et al., 2015), aunque durante la estación seca se alimentaría de recursos estacionales más abrasivos (Estebanz et al., 2009). Esta reconstrucción dietaria refuerza la aceptación que *A. afarensis* ocupó preferencialmente hábitats arbolados y con una elevada disponibilidad de recursos hídricos (Grine et al., 2006) donde podría encontrar los recursos tróficos que constituirían el grueso de su dieta: frutos y vegetales, como los que se encuentran en los hábitats de los chimpancés de sabana. De hecho, los estudios de microestriación han enfatizado las similitudes tróficas entre *A. afarensis* y los homínidos actuales de ambientes ligeramente abiertos (Grine et al., 2006; Estebanz et al., 2009). Por lo tanto, *A. afarensis* puede ser catalogado como un frugívoro estacional, con una estrategia de forrajeo durante la estación húmeda similar a la de actuales gorilas de tierra baja y chimpancés (Estebanz et al., 2009). Durante la estación húmeda, la dieta eminentemente frugívora de *A. afarensis* le permitiría ingerir el agua atrapada en la fruta, disminuyendo sus necesidades de agua potable (Wheeler, 1991); de todas maneras debería visitar flujos de agua constantes para poder beber, como mínimo, de manera diaria. Sin embargo, la estación seca representa una época desfavorable en la que escasean los recursos de los que *A. afarensis* se alimenta, especialmente la fruta, por lo que debe ingerir alimentos de reserva estacional (Ungar, 2009): recursos de apoyo, abundantes pero energéticamente pobres, más duros y difíciles de procesar, cuyo consumo se concentra, es-

pecialmente, durante la estación desfavorable (Bates Smith, 1990). La dieta durante la estación seca estaría constituida, probablemente, por cortezas, tallos de plantas y hojas (Estebanz et al., 2009), así como órganos de almacenamiento subterráneos (Laden y Wrangham, 2005; Wrangham et al., 2009; Hernández-Aguilar et al., 2007). Las características gnatomásticas de *A. afarensis* podrían ser una respuesta evolutiva al consumo estacional de alimentos de reserva estacional. En todo caso, durante la estación seca, la dieta de *A. afarensis* tendría un menor contenido de agua y, probablemente, como sucede en poblaciones de chimpancés de sabana, tendría que beber agua todos los días, al no poder sobrevivir exclusivamente del agua metabólica (McGrew et al., 1981). Se ha observado que, durante la estación seca, los chimpancés cavan pozos en los lechos de los ríos secos para obtener agua potable (Hunt y McGrew, 2002) y en hábitats pobres en fuentes de agua superficial obtienen agua potable mediante el consumo de tubérculos subterráneos (Lanjouw, 2002). Además, durante la estación seca, los chimpancés aumentan su territorio, para poder satisfacer sus necesidades energéticas, pudiendo explotar los recursos tróficos del *woodland* y regresar al bosque en galería para satisfacer las necesidades hídricas para una óptima termorregulación (Hernández-Aguilar, 2009; McGrew et al., 2010). Teniendo en cuenta que el tamaño de *A. afarensis* es similar al de *Pan troglodytes* y *Pan paniscus* (Junger, 1988; McHenry, 1988), estos homínidos pudieran haber presentado una tasa de deshidratación similar y, consecuentemente, pudieran haber abarcado distancias similares a las que los chimpancés de sabana recorren

durante la estación seca antes de enfrentarse a las constricciones termorregulatorias (Wheeler, 1992). En todo caso, la ocupación de zonas de vegetación cerrada por parte de *A. afarensis* aumentaría durante la estación seca, como se ha observado en chimpancés (Pruetz, 2007; McGrew et al., 1981; Ndiaye et al., 2013) siempre y cuando los recursos de alimento estuvieran concentrados también en estos hábitats durante esa estación (Hernandez-Aguilar, 2009).

La dieta eminentemente frugívora de *A. afarensis* estaría favorecida por sus claras adaptaciones arborícolas como falanges de la mano curvadas, gran movilidad de la muñeca, extremidades superiores largas respecto a las inferiores y una fosa glenoidea en la escápula más orientada hacia la cabeza que en humanos modernos (Jungers, 1982; Stern y Susman, 1983; Susman et al., 1984; Duncan et al., 1994). Este conjunto de caracteres permitía a *A. afarensis* trepar a los árboles (Senut y Tardieu, 1985; Jungers, 1988; McHenry, 1991) y acceder más fácilmente a sus frutos. Sin embargo, gracias a su capacidad de erguirse y caminar bípedamente (Latimer y Lovejoy, 1989, 1990; Crompton et al., 1998; Kramer, 1999; Kramer y Eck, 2000; Nagano et al., 2005), también podría haber explotado de forma eficiente recursos alimentarios del suelo de zonas *woodland* e incluso, de otros hábitats, como zonas más abiertas de tipo pradera. Sin embargo, presumiblemente, la explotación de este tipo de recursos se limitó a las zonas más inmediatamente cercanas al hábitat de preferencia, i.e., zonas arboladas, dada la constricción termorreguladora que presentaban en ambientes poco arbolados. De hecho, el análisis del patrón de microestriación enfatiza que la dieta de *A. afarensis* también incorporaba ítems duros y abrasivos, al menos, parcialmente (Ungar, 2004; Estebaranz et al., 2009).

Conclusiones

Hemos sugerido que la selección del hábitat por *A. afarensis* podría haber estado determinada por el acceso regular durante todo el año a recursos hídricos, para poder termorregular óptimamente en ambientes notablemente más áridos que durante el Mioceno e

inicios del Plioceno. *A. afarensis* presenta adaptaciones alimentarias que le permitirían explotar recursos de hábitats ecológicos dispares: desde praderas a bosques de galería, realizando una explotación estacional de un número variado de fuentes de alimentos (Ungar, 2004; Grine et al., 2006; Estebaranz et al., 2009). La fruta y otros alimentos blandos serían de gran importancia en su dieta y serían consumidos durante la época favorable, cuando su disponibilidad es mayor (Grine et al., 2006; Estebaranz et al., 2009). Sin embargo, durante la estación seca, la dieta de *A. afarensis* estaría centrada en la explotación de alimentos de reserva estacional (Ungar, 2004; Grine et al., 2006; Estebaranz et al., 2009), pudiendo aportar un recurso hídrico fundamental en un momento de escasez de agua potable, como se ha observado en los chimpancés de Tongo, en el Parque Nacional Virunga, los cuales explotan tubérculos por su contenido en agua durante la época seca (Lanjouw, 2002).

Bibliografía

- Ashley G.M., Tactikos J.C., Owen R.B. (2009) Hominin use of springs and wetlands: Paleoclimate and archaeological records from Olduvai Gorge (similar to 1.79–1.74 Ma). *Palaeogeog palaeoclim palaeoecol* 272: 1–16.
- Bailey G.N., Reynolds S.C., King G.C.P. (2011) Landscapes of human evolution: models and methods of tectonic geomorphology and the reconstruction of hominin landscapes. *J Hum Evol* 60: 257–280.
- Baker B.H. (1986) Tectonics and volcanism of the southern Kenya Rift Valley and its influence on rift sedimentation. *Geol Soc Lon Special Publ* 25: 45–57.
- Barrett L., Gaynor D., Rendall D., Mitchell D., Henzi S.P. (2004) Habitual cave use and thermoregulation in chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *J Hum Evol* 46: 215–222.
- Barton R.A., Whiten A., Strum S.C., Byrne R.W., Simpson A.J. (1992) Habitat use and resource availability in baboons. *Anim Behav*: 43, 831–84.
- Bates Smith T. (1990) Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology* 71: 1246–1257.
- Bender PR. (2014) The use of convergence as a tool in the reconstruction of human past, with special focus on water use in hominin evolution. Tesis Doctoral. University of Witwatersrand.
- Benedict F.G., Bruhn J.M. (1936) Chimpanzee metabolism. *Proc Natl Acad Sci USA*; 22: 394–397.

- Bobe R., Behrensmeyer K., Chapman R.E. (2002) Faunal change, environmental variability and late Pliocene hominin evolution. *J Hum Evol* 42: 475-497.
- Bruner E., de la Cuétara J.M., Masters M., Amano H., Ogihara N. (2014) Functional craniology and brain evolution: from paleontology to biomedicine. *Fronts Neuroanat* 8: 1-15.
- Brunet M., Bevilain A., Coppens Y., Heintz E., Moutaye A.H.E., Pilbeam D. (1996) *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad). *C R Acad Sci II* 322(10): 907-913.
- Brunet M., Guy F., Pilbeam D., Mackaye H., Likius A., Ahounta D., Beauvian A., Blondel C., Bocherens H., Boissérie J.R., De Bonis L., Coppens Y., Dejax J., Denys D., Düringer P., Eisenmann V., Fanone G., Fronty P., Geraads D., Lehmann T., Lihoreau F., Louchart A., Mahamat A., Merceron G., Mouchelin G., Otero O., Pelaez Campomanes P., Ponce De León M., Rage J.C., Sapanet M., Schuster M., Sudre J., Tassy P., Valentin X., Vignaud P., Viriot L., Zazzo A., Zollikofer C. (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418: 145-151.
- Caputa M. (2004) Selective brain cooling: a multiple regulatory mechanism. *J Thermal Biology* 29: 691-702.
- Cerling T.E., Wynn J.G., Andanje S.A., Bird M.I., Kimutai Korir D., Levin N.E., Mace W., Macharia A.N., Quade J., Remien C.H. (2011) Woody cover and hominin environments in the past 6 million years. *Nature* 476: 51-56.
- Chaplin G., Jablonski N.G., Cable N.T. (1994) Physiology, Thermoregulation and bipedalism. *J Hum Evol* 37: 497-510.
- Chaplin G., Jablonski N.G., Sussman R.W. (2014) The Role of Piloerection in Primate Thermoregulation. *Folia Primatol* 85: 1-17.
- Coppens Y. (1994) East Side Story: the origin of humankind. *Sci Am* 270 (5): 88-95.
- Coppens Y. (2003) L'East Side Story n'existe plus. *La Recherche* 361: 74-78.
- Crompton R.H., Wang Weiji L.Y., Günther M., Savage R. (1998) The mechanical effectiveness of erect and "bent-hip, bent-knee" bipedal walking in *Australopithecus afarensis*. *J Hum Evol* 35: 55-74.
- Cuthbert M.K., Ashley G.M. (2014) A Spring Forward for Hominin Evolution in East Africa. *PLoS ONE* 9(9): e107358.
- Darling W.G., Gizaw B., Arusei M.K. (1996) Lake-groundwater relationships and fluid-rock interaction in the east African rift valley: Isotopic evidence. *J Afr Earth Sci* 22: 423-431.
- Deocampo D.M., Cuadros J., Wing-Dudek T., Olives J., Amouric M. (2009) Saline lake diagenesis as revealed by coupled mineralogy and geochemistry of multiple ultrafine clay phases: Pliocene Olduvai Gorge, Tanzania. *Am J Sci* 309: 834-868.
- Dominguez-Rodrigo M. (2014) Is the "Savanna Hypothesis" a Dead Concept for Explaining the Emergence of the Earliest Hominins? *Curr Anthropol* 55: 59-81.
- Duncan A.S., Kappelman J., Shapiro L.J. (1994) Metatarsophalangeal joint function and positional behavior in *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 93: 67-81.
- Elton S. (2008) The environmental context of human evolutionary history in Eurasia and Africa. *J Anat* 212: 377-393.
- Estebananz F., Martínez L.M., Galbany J., Turbón D., Pérez-Pérez A. (2009) Testing hypotheses of dietary reconstruction from buccal dental microwear in *Australopithecus afarensis*. *J Hum Evol* 57: 739-750.
- Finlayson C. (2014) *The improbable primate: how water shaped human evolution*. Oxford University Press.
- Gantt F.G., Rafter J.A. (1998) Evolutionary and functional significance of hominoid tooth enamel. *Connect Tissue Res* 39: 195-206.
- Ghobrial L.I. (1974) Water relation and requirement of the dorcas gazelle in the Sudan. *Mammalia* 38: 88-107.
- Grine F., Ungar P.S., Teaford M.F., El-Zaatari S. (2006) Molar microwear in *Praeanthropus afarensis*: evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions. *J Hum Evol* 51, 297-319.
- Hanna J.M., Brown D.E. (1983) Human heat tolerance: an anthropological perspective. *Ann Rev Anthropol* 12: 259-284
- Haslam M., Hernandez-Aguilar A., Ling V., Carvalho S., de la Torre I., DeStefano A., Du A., Hardy B., Harris J., Marchant L., Matsuzawa T., McGrew W., Mercader J., Mora R., Petraglia M., Roche H., Visalberghi E., Warren R. (2009) Primate archaeology 460: 339-344.
- Hernandez-Aguilar R.A. (2006) Ecology and nesting patterns of Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Issa, Ugalla, Western Tanzania. Tesis Doctoral. University of Southern California, Los Angeles.
- Hernandez-Aguilar R.A., Moore J., Pickering T.R. (2007) Savanna chimpanzees use tools to harvest the underground storage organs of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19210-19213.
- Hernández-Aguilar R.A. (2009) Chimpanzee nest distribution and site reuse in a dry habitat: implications for early hominin ranging. *J Hum Evol* 57: 350-364.
- Hiley P.G. (1976) The thermoregulatory responses of the Galago (*Galago crassicaudatus*), the baboon (*Papio cynocephalus*) and the chimpanzee (*Pan satyrus*) to heat stress. *J Physiol* 254: 657-671.
- Hill R.A. (2006) Thermal constraints on activity scheduling and habitat choice in baboons. *Am J Phys Anthropol* 129: 242-249.
- Hill R.A., Weingrill T., Barrett L., Henzi S.P. (2004) Indices of environmental temperatures for primates in open habitats. *Primates* 45: 7-13.
- Hunt K.D., Cleminson A.J.M., Latham J., Weiss R.I., Grimmond S. (1999) A partly habituated community of dry habitat chimpanzees in the Semiliki Valley Wildlife Reserve, Uganda. *Am J Phys Anthropol* 28: 157.
- Hunt K.D., McGrew W.C. (2002) Chimpanzee in the dry habitats of Assirik, Senegal and Semiliki Wildlife Reserve, Uganda. En: C. Boesch, G. Hohmann, L.F. Marchant Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos: 35-51. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jablonski N.G., Kelley E.A., Sussman R.W., Chaplin G. (2009) A framework for understanding thermoregulation in primates. *Am J Phys Anthropol* 138: 206-207.
- Joordens J.C., Vonhof H.B., Feibel C.S., Lourens L.J., Dupont-Nivet G. van der Lubbe J.H.J.L., Sier M.J., Davies G.R., Kroon D.

- (2011) An astronomically-tuned climate framework for hominins in the Turkana Basin. *Earth Planet Sci Lett* 307: 1–8.
- Jungers W.L. (1982) Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature* 297: 676–678.
- Jungers W.L. (1988) Relative joint size and hominid locomotor adaptations with implications for the evolution of hominid bipedalism. *J Hum Evol* 17: 247–265.
- Kano T. (1972) Distribution and adaptation of the chimpanzee on the eastern shore of Lake Tanganyika Kyoto Univ. African Studies 7: 37–129
- Kebede E., Mariam Z., Ahlgren I. (1994) The Ethiopian Rift Valley Lakes: chemical characteristics of a salinity-alkalinity series. *Hydrobiologia* 288(1): 1–12.
- Kossheloff V.P., Anderson C.N.K. (2009) Temperature's Influence on the Activity Budget, Terrestriality, and Sun Exposure of Chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. *Am J Phys Anthropol* 139: 172–181.
- Kraft T.S., Venkataraman V.V., Dominy N.J. (2014) A natural history of human tree climbing. *J Hum Evol* 71: 105–118
- Kramer P.A. (1999) Modelling the locomotor energetics of extinct hominids. *J Exp Biol* 202: 2807–2818.
- Kramer P.A., Eck G.C. (2000) Locomotor energetics and the leg length in hominid bipedality. *J Hum Evol* 38 (5): 651–666.
- Laden G., Wrangham R. (2005) The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods: Plant underground storage organs (USOs) and australopith origins. *J Hum Evol* 49: 482–498.
- Lanjouw A. (2002) Behavioural adaptations to water scarcity in Tongo chimpanzees. En: C. Boesch, G. Hohmann, L.F. Marchant Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos: 52–60. Cambridge University Press, Cambridge.
- Latimer B., Lovejoy C.O. (1989) The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *Am J Phys Anthropol* 78): 369–386.
- Latimer B., Lovejoy C.O. (1990) Hallucal tarsometatarsal joint in *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 82: 125–133.
- Lanjouw A. (2002) Behavioural adaptations to water scarcity in Tongo chimpanzees. En: Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos, Boesch C, Hohmann G, Marchant LF (Eds). Cambridge University Press, UK. 52–60.
- MacDonald A.M., Bonsor H.C., Dochartaigh B.E.O., Taylor R.G. (2012) Quantitative maps of groundwater resources in Africa. *Environ Res Lett* 7: 024009.
- Maloney S.K., Mitchell D., Mitchell G., Guller A. (2007) Absence of selective brain cooling in unrestrained baboons exposed to heat. *Am J Phys Regul Integr Comp Physiol* 292: R2059–R2067.
- Martínez L.M., Estebarez-Sánchez F., Pérez-Pérez A. (2015) Buccal dental microwear as an indicator of diet in modern and ancient human populations. En: K. Hardy, L. Kubiak-Martens (Ed.). *Wild Harvest: Plants in the hominin and pre-agrarian human worlds*: 155–170. Oxbow Books.
- Maslin M.A., Shultz S., Trauth M.H. (2015) A synthesis of the theories and concepts of early human evolution. *Phil Trans R Soc B* 370: 20140064.
- McBrearty S., Jablonski N.G. (2005) First fossil chimpanzee. *Nature* 437: 105–108.
- McGrew W.C. (2010) In search of the last common ancestor: new findings on wild chimpanzees. *Phil Trans R Soc B* 365: 3267–3276.
- McGrew W.C., Baldwin P.J., Tutin C.E.G. (1981) Chimpanzees in a hot, dry, and open habitat: Mt. Assirik, Senegal, West Africa. *J Hum Evol* 10: 227–244.
- McHenry H.M. (1988) New estimates of body weight in early hominids and their significance to encephalization and megadontia in “robust” australopithecines. En: F.E. Grine (Ed.). *The Evolutionary History of the “Robust” Australopithecines*: 133–148. Gruyter, New York.
- McHenry H.M. (1991) Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *J Hum Evol* 20: 21–32.
- Mirazón Lahr M. (2010) Saharan Corridors and Their Role in the Evolutionary Geography of “Out of Africa I”. En: J.G. Fleagle, J.J. Shea, F.E. Grine, A.L. Baden, R.R. Leakey. *Out of Africa I: The First Hominin Colonization of Eurasia. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*: 27–46. Springer Netherlands.
- Mitchell D., Fuller A., Maloney S.K. (2009) Homeothermy and primate bipedalism: Is water shortage or solar radiation the main threat to baboon (*Papio hamadryas*) homeothermy? *J Hum Evol* 56: 439–446.
- Moore J. (1992) Savanna chimpanzees. En: T. Nishida, W.C. McGrew, P. Marler, M.P. Pickford, F.B.M. de Waal (Ed.). *Topics in Primatology*: 99–118. University of Tokyo Press. Tokyo.
- Moore J. (1996) Savanna chimpanzees, referential models, and the last common ancestor. En: McGrew WC, Marchant LF, Nishida T, editors. *Great ape societies*. Cambridge: Cambridge University Press. 275–292.
- Nagano A., Umberger B.R., Marzke M.W. (2005) Neuromusculoskeletal computer modeling and simulation of upright, straight-legged, bipedal locomotion of *Australopithecus afarensis* (A.L. 288-1). *Am J Phys Anthropol* 126: 2–13.
- Nagy K.A. (1994) Seasonal water, Energy and Food Use by Free-Living, Arid-Habitat Mammals. *Aust J Zool* 42: 55–63.
- Ndiaye P.I., Galat F., Galat-Luong A., Nizinski G. (2013) Note on the seasonal use of lowland and Highland habitats by the West African Chimpanzee *Pan troglodytes verus* (Schwarz, 1934) (Primates: Hominidae): Implication for its conservation. *J Threat Taxa* 5(2): 3697–3700
- Noakes T. (2012) Thermoregulation and Hydrating Strategies in Human Evolution. En: R.R. Sands, L. Sands (Ed.) *The Anthropology of Sport and Human Movement: A Biocultural Perspective*: 103–142. Lexington Books, EEUU.
- Oduor S.O., Schagerl M. (2007) Temporal trends of ion contents and nutrients in three Kenyan Rift Valley saline-alkaline lakes and their influence on phytoplankton biomass. En: R.D. Gulati, E. Lammens, N. De Pauw, E. Van Donk. *Shallow Lakes in a Changing World. Developments in Hydrobiology* (196): 55–68 Springer Netherlands.
- OGAWA H., MASAOMI K., MUKENI S.H. (1997) The discovery of chimpanzees in the Lwazi River area, Tanzania: a new southern distribution limit. *Pan Africa News* 4: 1–3.
- Olago D., Opere A., Barongo J. (2009) Holocene palaeohydrology, groundwater and climate change in the lake basins of the Central Kenya Rift. *Hydrol Sci J* 54: 765–780.

- Oppenheimer S. (2009) The great arc of dispersal of modern humans: Africa to Australia. *Quat Int* 202: 2-13.
- Osborne A.H., Vance D., Rohling E.J., Barton R.M., Fello N. (2008) A humid corridor across the Sahara for the migration of early modern humans out of Africa 120,000 years ago. *Proc Nat Acad Sci U.S.A.* 105: 16444-16447.
- Passy BH, Levin NE, Cerling TE, Brown FH, Eiler JM. (2010) High-temperature environments of human evolution in East Africa based on bond ordering in paleosol carbonates. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 11245-11249.
- Pickford M., Senut B. (2001) The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. *C R Acad Sci IIA* 332.2: 145-152.
- Potts R. (1998) Environmental hypotheses of hominid evolution. *Yearb Phys Anthropol* 41: 93-136.
- Potts R. (2012) Environmental and behavioral evidence pertaining to the evolution of early Homo. *Current Anthropology* 53: 299-317.
- Potts R. (2013) Hominin evolution in settings of strong environmental variability. *Quat Sci Rev* 73: 1-13.
- Pruetz J.D. (2001) Use of caves by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in the Tomborokoto region of Senegal. *Pan Afr News* 8: 26-28.
- Pruetz J.D. (2006) Feeding ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal. En: C. Boesch, M. Robbins (Ed.) *The feeding ecology of Great Apes and other primates*. Cambridge: 161-182. Cambridge University Press. Cambridge.
- Pruetz J.D. (2007) Evidence of cave use by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal: implications for thermoregulatory behavior. *Primates* 48: 316-319.
- Pruetz J.D., Bertolani P. (2007) Savanna chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, hunt with tools. *Curr Bio* 17: 412-417.
- Pruetz J.D., Bertolani P. (2009) Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) Behavioral Responses to Stresses Associated With Living in a Savanna-Mosaic Environment: Implications for Hominin Adaptations to Open Habitats. *PaleoAnthropology*: 252-262.
- Pruetz J.D., Marchant L.F., Arno J., McGrew W.C. (2002) Survey of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in southeastern Senegal. *Am J Primatol* 58: 35-43.
- Rayner R.J., Moon B.P., Masters J.C. (1993) The Makapansgat australopithecine environment. *J Hum Evol* 24: 219-231.
- Reed K.E. (1997) Early hominid evolution and ecological change through the African Plio- Pleistocene. *J Hum Evol* 32: 289-322.
- Samson D.R., Hunt K.D. (2012) A Thermodynamic Comparison of Arboreal and Terrestrial Sleeping Sites for Dry-Habitat Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at the Toro-Semliki Wildlife Reserve, Uganda. *Am J Primatol* 74: 811-818.
- Schoeninger, M.J., Reeser, H., Hallin, K. (2003) Paleoenvironment of *Australopithecus anamensis* at Allia Bay, East Turkana, Kenya: Evidence from mammalian herbivore enamel stable isotopes. *J Anthropol Archaeol* 22: 200-207.
- Senut B., Tardieu C. (1985) Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: implications for taxonomy and phylogeny. En: E. Delson. *Ancestor: The Hard Evidence*: 193-210. Alan R. Liss, New York.
- Sepulchre P., Ramstein G., Fluteau F., Schuster M., Tiercelin J.J., Brunet M. (2006) Tectonic uplift and eastern Africa aridification. *Science* 313: 1419-1423.
- Shultz S., Maslin M. (2013) Early human speciation, brain expansion and dispersal influenced by African climate pulses. *Plos One* 8: e76750.
- Simmers I. (2003) Understanding water in a dry environment: IAH International Contributions to Hydrogeology 23. Lisse, The Netherlands: Taylor & Francis.
- Sept J. M. (1992). Was there no place like home?: A New Perspective on Early Hominid Archaeological Sites From the Mapping of Chimpanzee Nests. *Curr Anthropol* 33: 187-207.
- Stelzner J., Hausfater G. (1986) Posture, microclimate, and thermoregulation in yellow baboons. *Primates* 27: 449-463.
- Stern Jr S.T., Susman R.L. (1983) The Locomotor Anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 60: 279-317.
- Susman R.L., Stern Jr. J.T., Jungers W.L. (1984) Arboreality and Bipedality on the Hadar Hominids. *Folia Primatol.* 43: 113-156.
- Taylor R.G., Todd M.C., Kongola L., Maurice L., Nahozya E., Sanga H., MacDonald A.M. (2013) Evidence of the dependence of groundwater resources on extreme rainfall in East Africa. *Nature Clim Change* 3: 374-378.
- Teaford M.F., Ungar P.S. (2000) Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proc Natl Acad Sci* 97: 13506-13511.
- Thompson CL, Williams SH, Glander KE, Teaford MF, Vinyard CJ. (2014) Body Temperature and Thermal Environment in a Generalized Arboreal Anthropoid, Wild Mantled Howling Monkeys (*Alouatta palliata*). *A J Phys Anthropol* 154: 1-10.
- Trauth M.H., Maslin M.A., Deino A., Strecker M.R. (2005) Late Cenozoic Moisture History of East Africa. *Science* 309: 2051-2053.
- Trauth M.H., Maslin M.A., Deino A.L., Strecker M.R., Bergner A.G.N., Dühnforth M. (2007) High- and low-latitude forcing of Plio-Pleistocene East African climate and human evolution. *J Hum Evol* 53: 475-486.
- Trauth M.H., Maslin M.A., Deino A.L., Jungner A., Lesoloyia M., Odada E.O., Olago D.O., Olaka L.A., Dtrecker M.R., Tiedemann R. (2010) Human evolution in a variable environment: the amplifier lake of Eastern Africa. *Q Sci Rev*, 29: 2981-2988.
- Ungar P.S. (2004) Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early Homo. *J Hum Evol* 46: 605-622.
- Ungar P.S. (2009) Tooth Form and Function: Insights into Adaptation through the Analysis of Dental Microwear. En: T. Koppe, G. Meyer, K.W. Alt (Ed.) *Comparative Dental Morphology*. *Front Oral Biol*: 38-43. Karger. Basilea.
- Vaneechoutte M. (2000) Report of the Symposium "Water and Human Evolution". *Hum Evol* 15: 243-251.
- Ward S.C., Molnar S. (1980) Experimental stress analysis of topographic diversity in early hominid gnathic morphology. *Am J Phys Anthropol* 53: 383-395.
- Whitford WG. (1976) Sweating responses in the chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Comp Biochem Physiol A: Physiology* 53: 333-336.

- Wheeler P.E. (1991) The influence of bipedalism on the energy and water budgets of early hominids. *J Hum Evol* 21: 117-136.
- Wheeler P.E. (1992) The thermoregulatory advantages of large body size for hominids foraging in savannah environments. *J Hum Evol* 23: 351-362.
- Wheeler P.E. (1994) The thermoregulatory advantages of heat storage and shade-seeking behaviour to hominids foraging in equatorial savannah environments. *J Hum Evol* 26 (4): 339-350.
- Wilkerson J.E., Raven P.B., Horvath S.M. (1972) Critical temperature of unacclimatized male Caucasians. *J Appl Physiol* 33: 451-455.
- Wood B., Richmond B.G. (2000) Human evolution: taxonomy and paleobiology. *J Anat* 196: 19-60.
- Wrangham R., Cheney D., Seyfarth R., Sarmiento E. (2009) Shallow-Water Habitats as Sources of Fallback Foods for Hominins. *Am J Phys Anthropol* 140: 630-642.