

DE RELATIE TUSSEN DE VROEGE EVOLUTIE VAN DE MENS EN KLIMAATVERANDERING

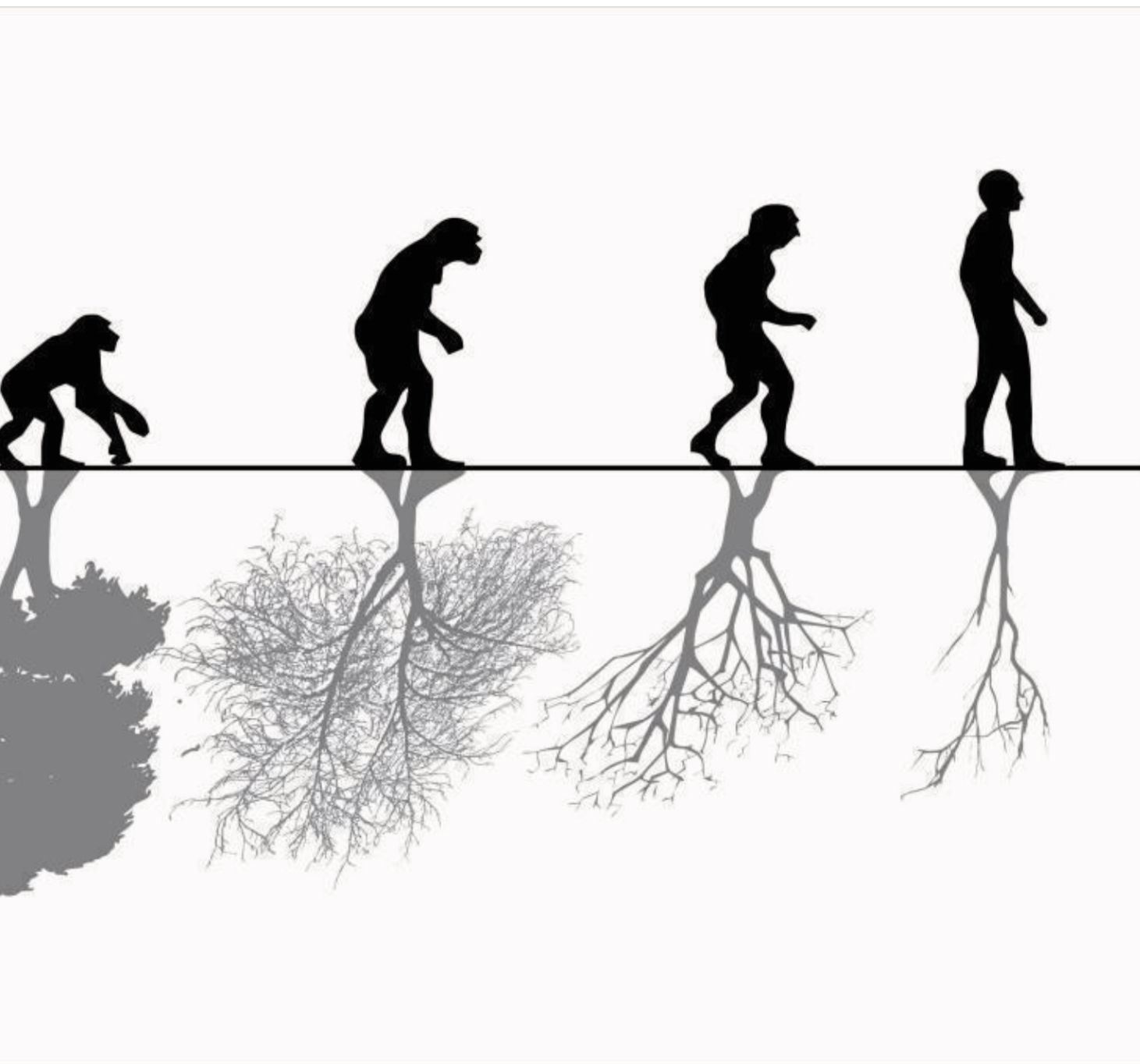
TIKA VAN GALEN; TIKAVANGALEN@HOTMAIL.NL

Samenvatting

De evolutie van de mens is veel bestudeerd, zodat wij onszelf inmiddels beter leren begrijpen. Het is onder andere interessant om na te gaan hoe onze voorouders voor het eerst op twee benen begonnen te lopen. Er zijn veel theorieën bedacht over dit proces, waarvan er een is dat klimaatverandering een sturende rol heeft gespeeld in het op twee benen gaan lopen van de mensachtigen. De gedachte was dat bomen verdwenen en zich meer graslandschap vormde, waarbij het lopen op twee benen een voordeel geeft. In dit onderzoek wordt, door gebruik te maken van verschillende soorten data, de timing van het op twee benen lopen onderzocht in relatie tot de timing van het zich openen van het landschap. Wanneer de timing van beide processen wordt vergeleken, ziet men dat ze niet gelijktijdig plaatsvinden. Vroege mensachtigen liepen al enkele miljoenen jaren op twee benen voordat het landschap zich opende. Dit betekent dat klimaatverandering geen drijvende factor is geweest in de evolutie van het op twee benen lopen bij vroege mensachtigen.

Summary

The evolution of humans has been studied extensively to understand ourselves better. One of the processes of interest is how our ancestors started to walk bipedally. Many hypotheses existed about this process, one of which was that climate change could have driven early hominins to start walking bipedally. Trees are thought to have been replaced by open savannahs with lots of grass, where walking on two legs is much more advantageous. In this research, it was investigated when exactly ancient human species started walking bipedally based on the fossils that are found, and these were compared to climate data from different types of proxies. When we compare the timing of the transition towards walking bipedally with that of the transition from forest landscapes to more open grass landscapes, we find that they do not coincide. In fact, early human species started the change towards walking bipedally some millions of years before climate change became apparent in the landscape. Climate change is therefore not considered to be a driver in the evolution of walking upright on two legs in early human species.



INTRODUCTIE

De splitsing tussen de mensachtigen (hier homininen genoemd) en chimpansees heeft waarschijnlijk plaatsgevonden rond 8-6 miljoen jaar geleden, gebaseerd op verschillende molecuair-genetische studies (Wood & Harrison, 2011; Patterson et al., 2006). Sindsdien hebben homininen grote evolutionaire stappen gezet en hebben ze zich over de hele wereld verspreid. Een belangrijke stap in die evolutie en tegelijk één van de eerste is de overgang van het lopen op vier ledematen, naar rechtop lopen op twee benen (Richmond & Jungers, 2008). Deze verandering vond plaats gedurende circa 3 miljoen jaar, tussen 6 en 3 ma geleden, waarin gedacht wordt dat *Australopithecus afarensis* de eerste hominine soort was die volledig op twee benen liep (Nagano et al., 2005).

De link tussen klimaatverandering en evolutie is een belangrijke kwestie wanneer men tracht ecologische relaties te reconstrueren. Beide factoren beïnvloeden elkaar en veranderen elkaar, en over deze tweedirectionale relatie is steeds meer bekend (Maslin et al., 2014; Bonnefille, 2010). Hoewel recent omstreden wordt in dit onderzoek uitgegaan van een origine van vroege mensachtigen uit Oost-Afrika, aangezien de meeste vroege homininen daar zijn gevonden (Maslin et al., 2014; Wood & Harrison, 2011; Patterson et al., 2006). Het is daarom essentieel om klimaatverandering in Oost-Afrika te begrijpen van circa 6-3 ma geleden om te begrijpen hoe deze eerste homininen leefden.

Onderzoek naar de relatie tussen klimaatverandering en de evolutie van de mens is interessant, omdat mensachtigen toen zij eenmaal op twee benen konden lopen, migreerden naar verschillende regio's over de hele aarde (Zacaï et al., 2017). De vele migraties zijn een eigenschap van mensachtigen en zorgen ervoor dat we vandaag de dag over de hele wereld leven. Dit houdt in dat mensachtigen meerdere malen van omgeving zijn veranderd, wellicht doordat ze weggedreven zijn door klimaatverandering of doordat ze actief op zoek zijn gegaan naar nieuwe grond.

Wat dreef de vroege mensachtigen om te gaan lopen? Eén van de meest genoemde theorieën is de 'savanne-theorie' (Bender et al., 2012; Bobe & Behrensmeyer, 2004) welke later de 'droogte-theorie' werd genoemd (deMenocal, 2004). Deze theorie stelt dat, in een landschap dat door klimaatverandering overging van bossen naar grasland, het lopen op twee benen voordeel bracht. Deze theorie poneert klimaatverandering als de drijvende factor in de evolutie van mensachtigen naar het rechtop lopen.

In dit onderzoek is gekeken of empirisch bewijs voor klimaatverandering en de overgang naar het rechtop lopen van vroege mensachtigen preciezer aan elkaar gecorreleerd kunnen worden in het Laat Mioceen – Vroeg Pliocene. De focus is daarbij gelegd op veranderingen in het skelet die wijzen op locomotieve veranderingen in het lichaam van de vroege mens tussen 6 en 3 miljoen jaar geleden. De tweebe-nige vorm van lopen is de eerste stap in de splitsing van de menselijke lijn en die van chimpansees, wat zorgde voor een scala aan voordelen in andere omgevingen dan bosgebied (Sokol et al., 2007).

Het testen van de mate van klimaatverandering in het tijd-frame van 6-3 ma geleden is gedaan door een reconstructie te maken van de vegetatie in Oost-Afrika. De vegetatie was één van de belangrijkste bronnen van beschutting en voedsel voor vroege homininen, direct of indirect, en deze is substantieel veranderd gedurende de laatste 6 miljoen jaar (Bonnefille, 2010).

METHODEN

Deze studie heeft als focus de tijdspanne van 6 tot 3 miljoen jaar geleden en gebruikt eerder gepubliceerde data over dit interval.

Twee verschillende soorten data zijn verzameld door middel van een literatuurstudie. De eerste categorie wordt gevormd door fossiele data van mensachtigen uit Oost-Afrika. Deze omvatten fossielen gevonden op verschillende locaties (Fig. 1) uit Kenia en Ethiopië. Veel verschillende papers beschrijven de verschillende mensachtigen die gevonden zijn en deze zijn beoordeeld in Wood & Boyle (2016). Wood & Boyle (2016) bieden een grondige analyse van de verschillende soorten en de zekerheid waarmee onderzoekers hun soort als aparte soort kunnen beschouwen. Dit paper is als basis gebruikt voor het kiezen van vijf soorten vroege homininen als focus van deze studie. In het interval van 6 tot 5 ma geleden zijn de gekozen soorten *Ororin tugenensis* en *Ardipithecus kadabba*. In het interval van 5 tot 4 ma geleden zijn de gekozen soorten *Ardipithecus ramidus* en *Australopithecus anamensis*. In het interval van 4 tot 3 ma geleden is de soort *Australopithecus afarensis* gekozen.

De tweede categorie data die gebruikt is in deze studie wordt gevormd door klimaatdata uit verschillende bronnen (Tabel 1). De data is afkomstig uit zowel marine boringen als landbronnen. Biomarkers van planten, pollen, biogene mineralen en carbonaten in de bodem zijn gebruikt als benadering voor de interpretatie van de aanwezige soort vegetatie. De locatie van de klimaatdata is tevens te zien in Fig. 1.

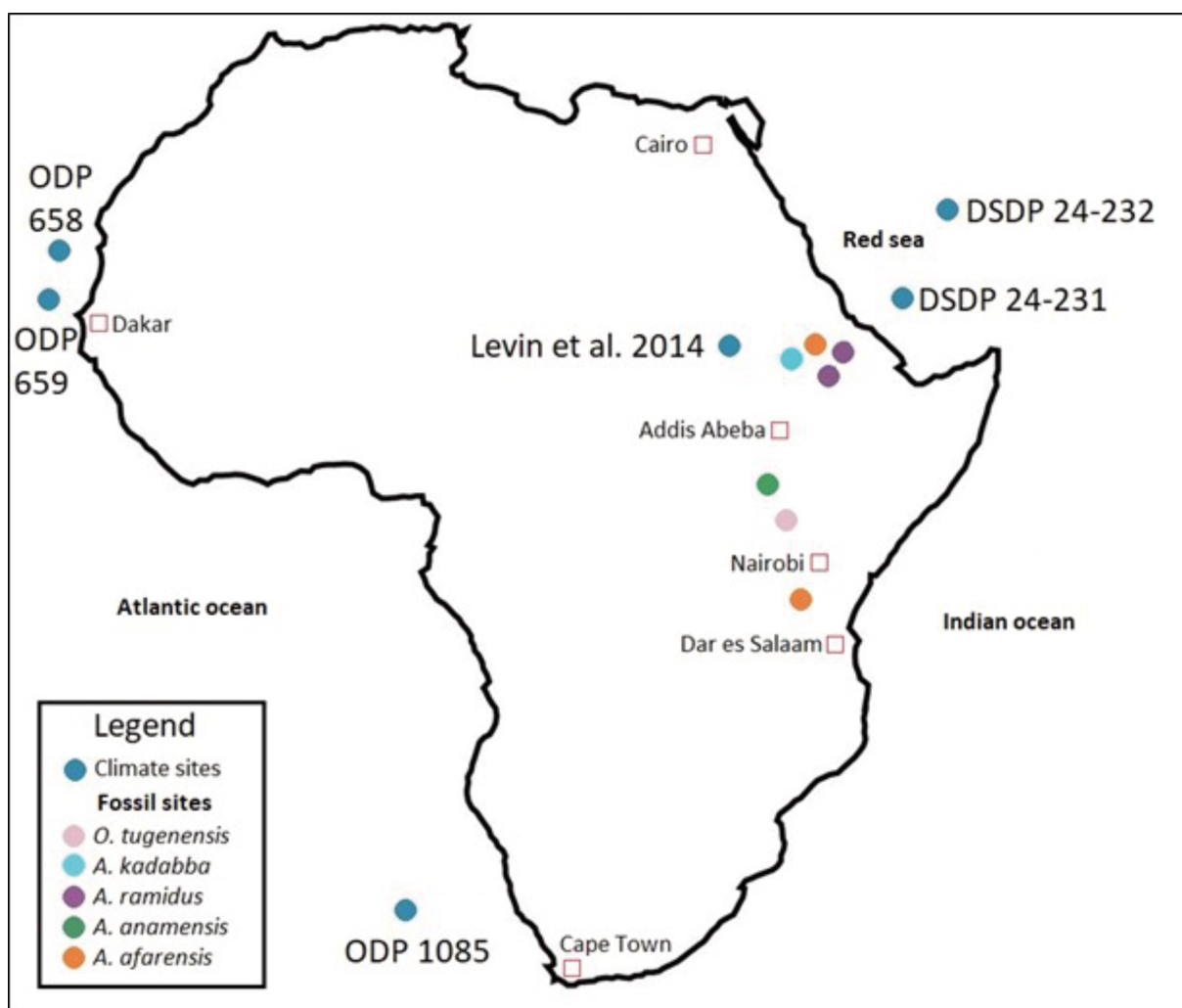


Bron	Benadering	Locatie
Ségalen et al., 2007	$\delta^{13}\text{C}$ carbonaten, tanden	Landbronnen (Oost-Afrika, 32 in totaal)
Bonnefille, 2010	Pollen, $\delta^{13}\text{C}$ planten	DSDP 231
Dupont et al., 2013	Pollen, $\delta^{13}\text{C}$ planten	ODP 1085
Vallé et al., 2014	Pollen, bentisch $\delta^{18}\text{O}$, stof	ODP 658, 659
Feakins et al., 2007	$\delta^{13}\text{C}$ planten, meren	DSDP 231, Turkana-meer, Kenia
Levin et al., 2004	$\delta^{13}\text{C}$ planten, $\delta^{18}\text{O}$	Gona-regio, Ethiopië
Feakins et al., 2005	$\delta^{13}\text{C}$ planten	DSDP 231
Maslin et al., 2011	$\delta^{13}\text{C}$ planten	ODP 1085
Feakins, 2013	$\delta^{13}\text{C}$ planten, pollen	DSDP 231

Tabel 1. Data en bronnen die geselecteerd zijn voor deze studie.
DSDP) Deep Sea Drilling Project; ODP) Ocean Drilling Program.

Data and sources used in this study.

DSDP) Deep Sea Drilling Project; ODP) Ocean Drilling Program.



Figuur 1. Kaart van Afrika met de locaties van de gebruikte data.

Map of Africa showing the sites of data collection used in this study.

BENADERING VIA $\delta^{13}\text{C}$ UIT PLANTEN

Een van de benaderingen die gebruikt zijn om het vegetatietype te reconstrueren, is de koolstofisotopenwaarde ($\delta^{13}\text{C}$) uit plantenweefsel. Er zijn drie manieren waarop planten CO_2 opnemen en omzetten in suikers, namelijk het C3-, C4- en CAM-metabolisme. Bij C3-metabolisme wordt de CO_2 direct opgenomen door de plant en omgezet in suikers door middel van het enzym rubisco. Dit is de meest voorkomende vorm van plantenmetabolisme en tevens de oudste. C4-metabolisme gebruikt een techniek waarbij rubisco niet direct in aanraking komt met CO_2 maar waarbij de twee van elkaar gescheiden zijn in ruimte. Rubisco bindt namelijk niet alleen CO_2 maar ook zuurstof, wat geen suikers oplevert. Door de concentratie CO_2 eerst lokaal te verhogen zorgen C4-planten ervoor dat rubisco eerder bindt aan CO_2 waardoor fotosynthese effectiever is in C4-planten. Het kost wel extra energie om eerst de concentratie CO_2 hoog te maken, waardoor C4-planten gemiddeld genomen langzamer groeien dan C3-planten. CAM-metabolisme is typerend voor cactusachtige plantensoorten. In droge gebieden kunnen planten alleen in de nacht de huidmondjes open zetten om CO_2 op te nemen uit de lucht. CAM-metabolisme heeft dan ook een tijdfhankelijke opname van CO_2 en de daadwerkelijke verwerking daarvan in suikers. Overdag wordt gebruik gemaakt van licht en wordt de in de nacht opgeslagen CO_2 omgezet in suikers. Afhankelijk van welk soort metabolisme de plantensoort uitvoert, varieert de fractie waarmee koolstofisotopen opgenomen worden tijdens fotosynthese (Bush & McInerney, 2013). Er is een significant verschil te zien in fractionatie tussen C3-metabolisme en C4-metabolisme ($-31,4\text{‰} \rightarrow -24,6\text{‰}$; $-14,1\text{‰} \rightarrow -11,5\text{‰}$ respectievelijk) terwijl CAM-metabolisme waarden laat zien tussen die van C3- en C4-metabolisme in (Feakins et al., 2007). C4-planten lijken minder negatieve $\delta^{13}\text{C}$ -waarden te hebben en C3-planten meer negatieve $\delta^{13}\text{C}$ -waarden. De overgrote meerderheid aan C4-planten bestaat uit grassoorten, met daarnaast een klein aantal struiken en bomen. Daarentegen bestaan de C3-planten grotendeels uit bomen en struiken, met daarnaast een klein aantal grassen. Er wordt daarom gedacht dat meer negatieve $\delta^{13}\text{C}$ -waarden een meer dicht en nat ecosysteem representeren, terwijl een minder negatieve $\delta^{13}\text{C}$ -waarde een meer open en droog grasland-ecosysteem representeert (Bonnefille, 2010).

Enkel de $\delta^{13}\text{C}$ -waarde in een boorkern is echter niet genoeg om te bepalen of het terrestrische landschap meer open of gesloten was. Eerst moet bepaald worden of de plantenweefsels wel van een terrestrische bron komen. De lengte van de koolstofketen van het plantenweefsel varieert met de soort plant waarvan het materiaal afkomstig is. Landplanten hebben een ketenlengte van gemiddeld C21 tot C37 (Bush & McInerney, 2013). Algensoorten die voorkomen in de oceanen maken kortere ketens in hun weefsel (Eglinton et al., 1962). Om gebruik te kunnen maken van de benadering via $\delta^{13}\text{C}$ -plantenweefsel moeten de terrestrische ketens geïsoleerd worden.

RESULTATEN

Homininen

In deze studie zijn fossiele data van vroege homininen gebruikt van het onderlichaam (heup tot voet). De data zijn gegroepeerd per soort.

Orrorin tugenensis

O. tugenensis is voor het eerst beschreven door Senut et al. (2001) op basis van fossielen gevonden in de Lukeino-formatie in het Baringo-district in Kenia. Uit de vorm van het dijbeen is geconcludeerd dat *O. tugenensis* facultatief op twee of op vier benen liep (Pickford et al., 2002). Het dijbeen bevat zowel plesiomorfe als apomorfe hominide eigenschappen, wat inhoudt dat *O. tugenensis* waarschijnlijk dichter bij de mensachtigen staat dan bij de tak die leidt tot de chimpansees (Pickford et al., 2002). Daarom wordt gedacht dat *O. tugenensis* een van de eerste echte homininen was. Fossielen van *O. tugenensis* zijn gevonden van 6.14-6.0 ma tot circa 5.7-5.52 ma geleden (Wood & Boyle, 2016).

Ardipithecus kadabba

A. kadabba is voor het eerst beschreven door Haile-Selassie (2001) en is later gerevalueerd naar zijn huidige status door Haile-Selassie et al. (2004; 2009). Fossielen van de soort zijn gevonden midden in de studielocatie Awash in Ethiopië. De gevonden middenvoetsbeentjes laten vroege vormen zien van het lopen op twee benen, wanneer ze vergeleken worden met die van apen en mensen van nu (Haile-Selassie, 2001). Fossielen van *A. kadabba* worden gevonden van 6.7-6.3 ma tot circa 5.2-5.11 ma geleden (Wood & Boyle, 2016).

Ardipithecus ramidus

A. ramidus is voor het eerst beschreven door White et al. (1994; 1995) op basis van fossielen gevonden in de studielocatie Aramis in Ethiopië. Fossielen van de voeten van de soort laten zien dat *A. ramidus* nog steeds in bomen klom, maar ook rechtop over de grond kon lopen (Lovejoy et al., 2009a). Fossielen van het bekken van *A. ramidus* laten primitieve aanpassingen aan het lopen op twee benen zien. Echter, aan de aanhechtingslocatie van de spieren wordt gezien dat klimmen nog steeds de dominante vorm van verplaatsing is voor *A. ramidus*. Ondanks dat de soort al meer aangepast is aan het lopen op twee benen, omvat de algehele leefstijl voornamelijk klimmen (Lovejoy et al., 2009b). Fossielen van *A. ramidus* worden gevonden van 4.6-4.51 ma tot circa 4.3-4.262 ma geleden (Wood & Boyle, 2016).

Australopithecus anamensis

A. anamensis is voor het eerst beschreven door Leakey et al. (1995) op basis van fossielen gevonden in de Kanapoi-regio in Kenia en fossielen gevonden in het midden van de studielocatie Awash in Ethiopië (Patterson & Howells, 1967). *A. anamensis* wordt gezien als de soort die steeds meer gelimiteerd werd tot het lopen op twee benen. Fossielen van *A. anamensis* worden gevonden van 4.37-4.2 ma tot circa 3.9-3.82 ma geleden.

Australopithecus afarensis

A. afarensis is voor het eerst beschreven door Leakey (1976). De soort is bekend van 'Lucy', welke naam gegeven is aan het eerste fossiele individu dat van deze soort gevonden is. Het wordt gezien als het meest complete skelet dat ooit teruggevonden is, wat het van groot wetenschappelijk belang maakt. Het skelet van Lucy laat grote veranderingen zien in het bekken en in de voeten, wanneer het vergeleken wordt met vergelijkbare fossielen van vroege homininen. Er wordt gedacht dat *A. afarensis* de eerste soort was die niet meer facultatief op twee benen liep, maar zo het meeste van zijn tijd doorbracht (Jungers, 1982). Gefossiliseerde voetafdrukken die gevonden zijn in Laetoli laten zien dat *A. afarensis* op twee benen liep, al was zijn manier van lopen nog niet gelijk aan die van mensen van nu (Leakey & Hay, 1979; Hatala et al., 2016). Fossielen van *A. afarensis* worden gevonden van 3.89-3.7 ma tot circa 3.0-2.9 ma geleden.

Klimaat

Klimaatdata zijn verzameld uit negen verschillende papers (Tabel 1). De bevindingen van deze papers worden gepresenteerd per tijdsinterval: vóór 6 ma geleden, 6-3 ma geleden en na 3 ma geleden.

Voor 6 ma geleden

Dupont et al. (2013) vonden dat percentages graspollen in sedimenten van ODP-site 1085 tussen 9 en 6 ma geleden toenemen van 8% naar circa 45%, wat wijst op de ontwikkeling van een savanne-landschap in het zuiden van Afrika. C4-grassen waren in Oost-Afrika aanwezig in het Laat Mioceen (circa 7 ma geleden) (Ségalen et al., 2007).

6-3 ma geleden

Op de ODP-locatie 1085 nemen de aantallen graspollen van circa 6.4 tot 4.5 ma geleden toe. Dit geeft mogelijk een indicatie van een eerste golf van grassoortenexpansie over het westen van Zuid-Afrika. Wanneer dit gecombineerd wordt met koolstofisotopendata is te zien dat C4-grassen in Zuid-Afrika rond 5-4.5 ma geleden pieken in hoeveelheid (Dupont et al., 2013).

Biomarker-data van DSDP-site 231 laten zien dat laat-miocene klimaatveranderingen grotendeels bestonden uit sterke en scherpe veranderingen zonder directe richting (Feakins, 2013). Daarnaast suggereren pollendata van DSDP-site 231 dat een droge trend ingezet werd rond 5.5 ma geleden, die scherp piekt rond 2.5 ma geleden. Pieken in graspollenaantallen worden gezien op 7 ma en 5 ma geleden, en de grote expansie van grasland wordt gezien van 5.5 ma tot 4.5 ma geleden (Bonnefille, 2010).

Pollenanalyses van de Midden-Awash-studieregio in Ethiopië laten zien dat rond 4.4 ma geleden de totale hoeveelheid gras in het landschap circa 40-60% was, waarvan 30-70% C4-grassen waren. Er wordt gedacht dat het landschap een meer bebost karakter had (Bonnefille, 2010). Pollendata van dezelfde locatie laten tussen 4 en 2.9 ma geleden een overschot aan pollen van kruidige planten zien, wat op een open landschap wijst (Bonnefille, 2010).

De beschikbaarheid van water verschilt enorm tussen Oost-Afrika en Zuidwest-Afrika. Wanneer gekeken wordt naar biomarkerdata van ODP-site 1085, zien we dat Zuidwest-Afrika rond 4 ma geleden meer stabiele trends laat zien richting drogere omgevingen (Maslin et al., 2011).

Pollendata van de Laetoli-locatie in Tanzania tussen 3.7 en 3.5 ma geleden wijzen op een boslandschap met rivieren. Graspollendata laten zien dat er in die tijd ook al een hoog percentage grasland aanwezig was, wat betekent dat er in het ecosysteem mogelijk een mix tussen bomen en gras aanwezig was (Bonnefille, 2010).

Na 3 ma geleden

Biomarker-data uit Oost-Afrika laten een grote variabiliteit zien, wat wordt geïnterpreteerd als grote variabiliteit in droge en natte tijdperken op een tijdschaal van circa duizend jaar (Feakins et al., 2005). Pas in het Laat Pliocene – Vroeg Pleistoceen worden C4-planten dominant in het dieet van grote herbivoren. $\delta^{13}\text{C}$ -waarden nemen toe richting de Pliocene-Pleistoceen-overgang, waarbij de C4-planten toenemen in aantal. Pollendata van ODP-sites 659 en 658 laten vergelijkbare afnames in boslandschap zien in West-Afrika na 2.6 ma geleden (Vallé et al., 2014).

Ondanks dat C4-grassen al vroeg terug te vinden zijn in de data, lijkt het erop dat deze grassen pas rond 1.7 ma geleden de dominante voedingsbron werden voor grote grazers (Levin et al., 2004).

Biomarkerdata laten in Oost-Afrika pas een directe trend naar een droger landschap zien na 1.5 ma geleden. Voor die tijd worden grote fluctuaties gezien tussen een droog en natter landschap, zonder duidelijke trend (Bonnefille, 2010). Pas na 2 ma geleden wordt een verdrogende trend gezien in biomarker-data uit Oost-Afrika, met een toename in extreme droge en natte cycli (Maslin et al., 2011).

DISCUSSIE

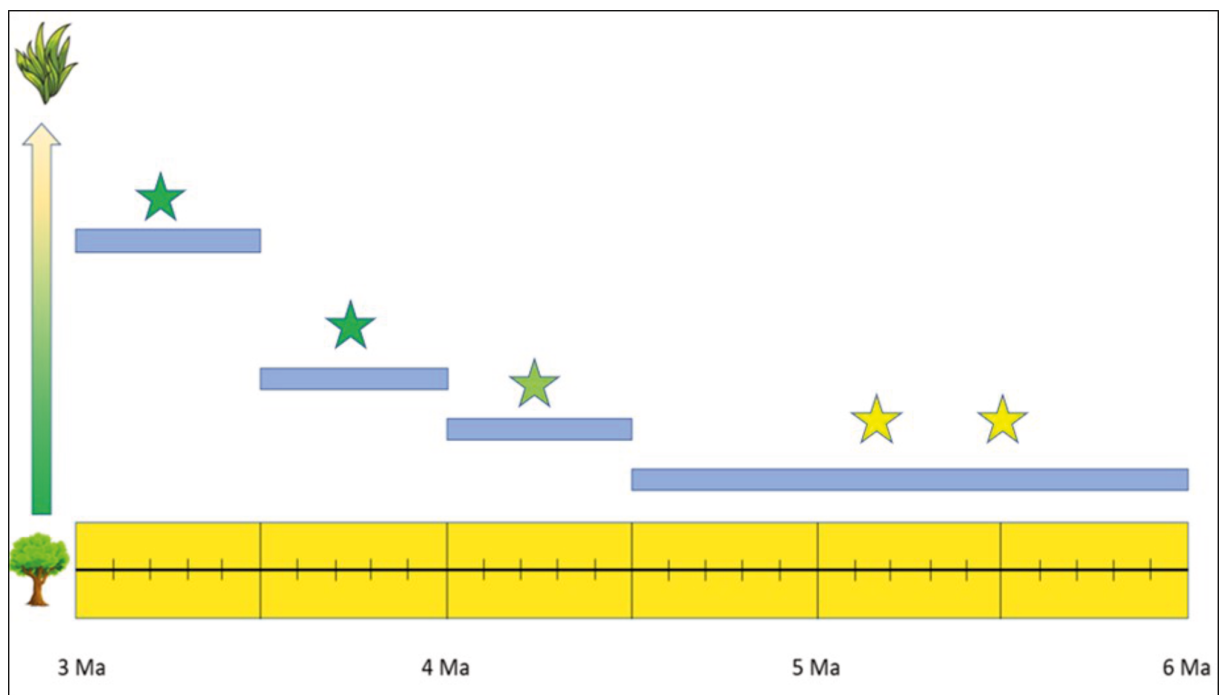
Klimaatverandering wordt gezien als een van de mogelijke factoren in de evolutie van de mens, waarbij het zich openen van het landschap een verandering teweeg zou hebben gebracht waarbij lopen op twee benen voordeel biedt ten opzichte van lopen op vier ledematen (Bender et al., 2012; Bobe & Behrensmeier, 2004).

De data verzameld in deze studie kunnen in drie tijdvakken worden geplaatst, met verschillende karakteristieken. Het eerste tijdvak, vóór 6 ma geleden, laat zien dat C4-grassen al aanwezig waren in Oost-Afrika, maar dat deze nog niet dominant aanwezig waren in het landschap. Het landschap was nog gesloten met veel bomen. De vroege soorten *O. tugenensis* en *A. kadabba* laten kleine aanpassingen zien richting het lopen op twee benen. In de verschillende soorten die gekozen zijn in deze studie is te zien dat de aanpassing naar rechtop lopen langzaam en in kleine stappen is gegaan. Mogelijk is deze trend al voor 6 ma geleden ingezet, direct na de splitsing tussen het *Pan*-genus en de vroege mensensoorten.

Het moment waarop C4-grassen dominant aanwezig werden in het landschap kwam later, dichterbij de grens tussen het Pliocene en het Pleistoocene (2.6 Ma geleden). De uitbreiding van C4-planten begon rond 5 Ma, maar piekte pas rond 2.5 Ma geleden. De eerste soort waarvan gedacht wordt dat deze dominant op twee benen loopt, is *A. afarensis*, die als eerste in sedimenten is aangetroffen van rond 3.7 Ma geleden. De aanpassing naar het lopen op twee benen begon al veel eerder; mensachtigen laten al aanpassingen aan het lopen op twee benen zien voordat het landschap zich opende en grassen de dominante vegetatie werden. Hieruit wordt geconcludeerd dat klimaatverandering en een verandering in vegetatie niet een drijvende factor kan zijn geweest in de evolutie van het rechtop lopen in vroege mensachtigen.

DANKWOORD

Graag wil ik de begeleider van mijn master-scriptie, Ass. Prof. Dr. Jorijntje Henderiks, bedanken voor de goede discussies, fijne hulp en kritische noot bij de uitvoering van dit onderzoek.



Figuur 2. Een visuele interpretatie van de verzamelde data in deze studie. Gele ster: mensensoorten die kleine afstanden op twee benen konden lopen. Lichtgroene ster: deze soort kan zowel op twee als op vier benen lopen. Donkergroen: loopt op twee benen.

Visual interpretation of compiled climate data presented in this study. Yellow star: bipedal, but short distance and still able to climb. Light green star: facultatively bipedal. Green: bipedal.

LITERATUUR

- Bender, R., P.V. Tobias, N. Bender (2012) The savannah hypotheses: origin, reception and impact on palaeoanthropology. *History and philosophy of life sciences* 34-1/2, 147-184.
- Bobe, R., A.K. Behrensmeyer (2004) The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus *Homo*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207-3/4, 399-420.
- Bonnefille, R. (2010) Cenozoic vegetation, climate changes and hominid evolution in tropical Africa. *Global and planetary change* 72, 390-411.
- Bush, R.T., F.A. McInerney (2013) Leaf wax n-alkane distributions in and across modern plants: implications for paleoecology and chemotaxonomy. *Geochimica et Cosmochimica acta* 117, 161-179.
- deMenocal, P.B. (2004) African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and planetary science letters* 220-1/2, 3-24.
- Dupont, L. M., F. Rommerskirchen, G. Mollenhauer, E. Schefuß (2013) Miocene to Pliocene changes in South African hydrology and vegetation in relation to the expansion of C4 plants. *Earth and planetary science letters* 375, 408-417.
- Eglinton, G., A.G. Gonzalez, R.J. Hamilton, R.A. Raphael (1962) Hydrocarbon constituents of the wax coatings of plant leaves: a taxonomic survey. *Phytochemistry* 1, 89-102.
- Feakins, S.J. 2013. Pollen-corrected leaf wax D/H reconstructions of northeast African hydrological changes during the late Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 374, 62-71.
- Feakins, S.J., P.B. deMenocal, T.I. Eglinton (2005) Biomarker records of late Neogene changes in northeast African vegetation. *Geology* 33-12, 977-980.
- Feakins, S.J., T.I. Eglinton, P.B. deMenocal (2007) A comparison of biomarker records of northeast African vegetation from lacustrine and marine sediments (ca. 3.40 Ma). *Organic geochemistry* 38, 1607-1624.
- Haile-Selassie, Y., 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412, 178-181.
- Haile-Selassie, Y., G. Suwa, T.D. White (2004) Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution. *Science* 303, 1503-1505.
- Haile-Selassie, Y., G. Suwa, T.D. White (2009) Hominidae. In: Y. Haile-Selassie, G. WoldeGabriel (Eds.) *Ardipithecus kadabba* late Miocene evidence from the Middle Awash, Ethiopia, 159-236.
- Hatala, K.G., B. Demes, B.G. Richmond (2016) Laetoli footprints reveal bipedal gait biomechanics different from those of modern humans and chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 283-1836.
- Jungers, W.L. (1982) Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature* 297, 676-678.
- Leakey, M.D., R.L. Hay (1979) Pliocene footprints in the Laetoli beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 278, 317-323.
- Leakey, R.E.F. (1976) New hominid fossils from the Koobi Fora formation in Northern Kenya. *Nature* 261, 574-576.
- Leakey, M.G., C.S. Feibel, I. McDougall, A. Walker (1995) New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376, 565-571.
- Levin, N.E., J. Quade, S.W. Simpson, S. Semaw, M. Rogers (2004) Isotopic evidence for Plio-Pleistocene environmental change at Gona, Ethiopia. *Earth and Planetary Science Letters* 219, 93-110.
- Lovejoy, C.O., B. Latimer, G. Suwa, B. Asfaw, T.D. White (2009a) Combining prehension and propulsion: the foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 72.
- Lovejoy, C.O., G. Suwa, L. Spurlock, B. Asfaw, T.D. White (2009b) The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: the emergence of upright walking. *American Association for the Advancement of Science* 326-5949, 71.
- Maslin, M.A., C.M. Brierley, A.M. Milner, S. Shultz, M.H. Trauth, K.E. Wilson (2014) East African climate pulses and early human evolution. *Quaternary Science Reviews* 101, 1-17.
- Maslin, M.A., R.D. Pancost, K.E. Wilson, J. Lewis, M.H. Trauth (2011) Three and a half million year history of moisture availability of South West Africa: Evidence from ODP site 1085 biomarker records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 317/318, 41-47.
- Nagano, A., B.R. Umberger, M.W. Marzke, K.G.M. Gerritsen (2005) Neuromusculoskeletal computer modeling and simulation of upright, straight-legged, bipedal locomotion of *Australopithecus afarensis* (A.L. 288-1). *American journal of physical anthropology* 126-1, 2-13.
- Patterson, B., W.W. Howells (1967) Hominid humeral fragment from early Pleistocene of northwestern Kenya. *Science* 156-3771, 64-66.
- Patterson, N., D.J. Richter, S. Gnerre, E.S. Lander, D. Reich (2006) Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees. *Nature* 441, 1103-1108.
- Pickford, M., B. Senut, D. Gommery, J. Treil (2002) Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *Comptes rendus palevol* 1-4, 191-203.
- Richmond, B.G., W.L. Jungers (2008) *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. *Science* 319-5870, 1662-1665.
- Ségalen, L., J.A. Lee-Thorp, T. Cerling (2007) Timing of C4 grass expansion across sub-Saharan Africa. *Journal of Human Evolution* 53, 549-559.
- Senut, B., M. Pickford, D. Gommery, P. Mein, K. Cheboi, Y. Coppens (2001) First hominin from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series IIA, Earth and Planetary Science* 332, 137-144.
- Sockol, M.D., D.A. Raichlen, H. Pontzer (2007) Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104-30, 12265-12269.
- Vallé, F., L.M. Dupont, S.A.G. Leroy, E. Schefuß, G. Wefer (2014) Pliocene environmental change in West Africa and the onset of strong NE trade winds (ODP sites 659 and 658). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 414, 403-414.
- White, T.D., G. Suwa, B. Asfaw (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, 306-312.
- White, T.D., G. Suwa, B. Asfaw (1995) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia - a corrigendum. *Nature* 375, 88.
- Wood, B., E.K. Boyle (2016) Hominin taxic diversity: Fact or Fantasy? *American Journal of Physical Anthropology* 159-S61, 37-78.
- Wood, B., T. Harrison (2011) The evolutionary context of the first hominins. *Nature* 470, 347-352.
- Zacai, A., E. Fara, A. Brayard, R. Laffont, J. Dommergues, C. Meister (2017) Phylogenetic conservatism of species range size is the combined outcome of phylogeny and environmental stability. *Journal of biogeography* 44-11, 2451-2462.