

LOS HOMINOIDEOS DEL MIOCENO Y EL PROBLEMA DEL ORIGEN DEL ORANGUTÁN

Francesc RIBOT^{1,2}, Mario GARCÍA BARTUAL³
y Josep GIBERT²

¹ Departamento de Antropología, UNED; c/ Pomaret 23, 08017 Barcelona.

² Institut de Paleontologia "Dr. Miquel Crusafont"; c/ Escola Industrial 23, 08201 Sabadell.

³ Grupo Cultural Paleontológico de Elche, Avda. Corts Valencianes, 5, Elche, Alicante.

Ribot, F., García Bartual, M. y Gibert, J. 2001. Los hominoideos del Mioceno y el problema del origen del orangután. [The hominoids of the Miocene and the problem of the origin of orang-utan.] *Revista Española de Paleontología*, 16(2), 243-254. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Through the morphological changes observed in the cranial and facial remains of the Miocene hominoids, the evolutive lineage, from the primitive catarrhines from the Oligocene of the Fayum (Egypt) to the living hominoids, can be established. A lot of the distinctive traits of the actual orang-utan (*Pongo*) are already present in the African Lower and Middle Miocene kenyanthropines, from which appeared, on the one hand the *Sivapithecus-Pongo* clade (primitive) and, on the other the *Dryopithecus-Graecopithecus*-African hominids (derived). The separation between these two clades began in Eurasia during the Middle Miocene (12.5 my) due to geographical and climatic changes.

Keywords: Miocene, catarrhines, hominoids, hominids, *Sivapithecus*, *Dryopithecus*, *Pongo*, *Gorilla*, dispersal.

RESUMEN

A través de los cambios morfológicos observables en los restos craneofaciales y dentales de los hominoideos del Mioceno podemos establecer la línea evolutiva que conduce desde los primitivos catarrinos del Oligoceno de El Fayum (Egipto) hasta los hominoideos actuales. Muchas de las características distintivas del actual orangután (*Pongo*) ya se empiezan a perfilar en los kenyanthropinos del Mioceno inferior y medio africano, a partir de los cuales se originarán los clados *Sivapithecus-Pongo* (primitivo), por un lado, y *Dryopithecus-Graecopithecus*-hominidos africanos (derivado), por otro. La separación entre los dos clados se produjo en Eurasia durante el Mioceno medio (12,5 ma) debido a cuestiones geográficas y climáticas.

Palabras clave: Mioceno, catarrinos, hominoideos, homínidos, *Sivapithecus*, *Dryopithecus*, *Pongo*, *Gorilla*, dispersión.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, la biología molecular y la paleontología humana han clarificado cuál es la relación existente entre los hominoideos actuales [gibón (*Hylobates*), orangután (*Pongo*), gorila (*Gorilla*), chimpancé (*Pan*) y hombre (*Homo*)]. Clásicamente se pensaba que los tres grandes antropoides formaban un clado independiente con respecto al hombre, y que ambas líneas se habían separado de un antepasado común hacía unos 20 ma. A este pensamiento contribuyeron tres hechos: 1) la clasificación propuesta por Simpson (1945), en la que agrupaba orangután, gorila y chimpancé en la

familia Pongidae y dejaba al hombre como único representante de la familia Hominidae; 2) la situación filogenética de *Ramapithecus* (hominoideo fósil del Mioceno indo-paquistaní), que a raíz de los estudios de Simons y Pilbeam sobre las similitudes dentales de este taxón con *Australopithecus* (Simons, 1964, 1968, 1977, 1979, 1980; Simons y Pilbeam, 1965; Pilbeam y Simons, 1965; Pilbeam, 1966; Pilbeam *et al.*, 1977; Kay y Simons, 1983) fue considerado por la mayoría de paleoantropólogos como miembro del linaje humano. Se pensaba que *Ramapithecus* era sinónimo de *Kenyapithecus* del Mioceno de África oriental y, por tanto, su edad podría remontarse a los 15 ma, y 3) la

Hominoidea				
Hylobatidae	Pongidae		Hominidae	
<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>

Hylobatidae	Hominidae			
	Ponginae	Homininae		
<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>

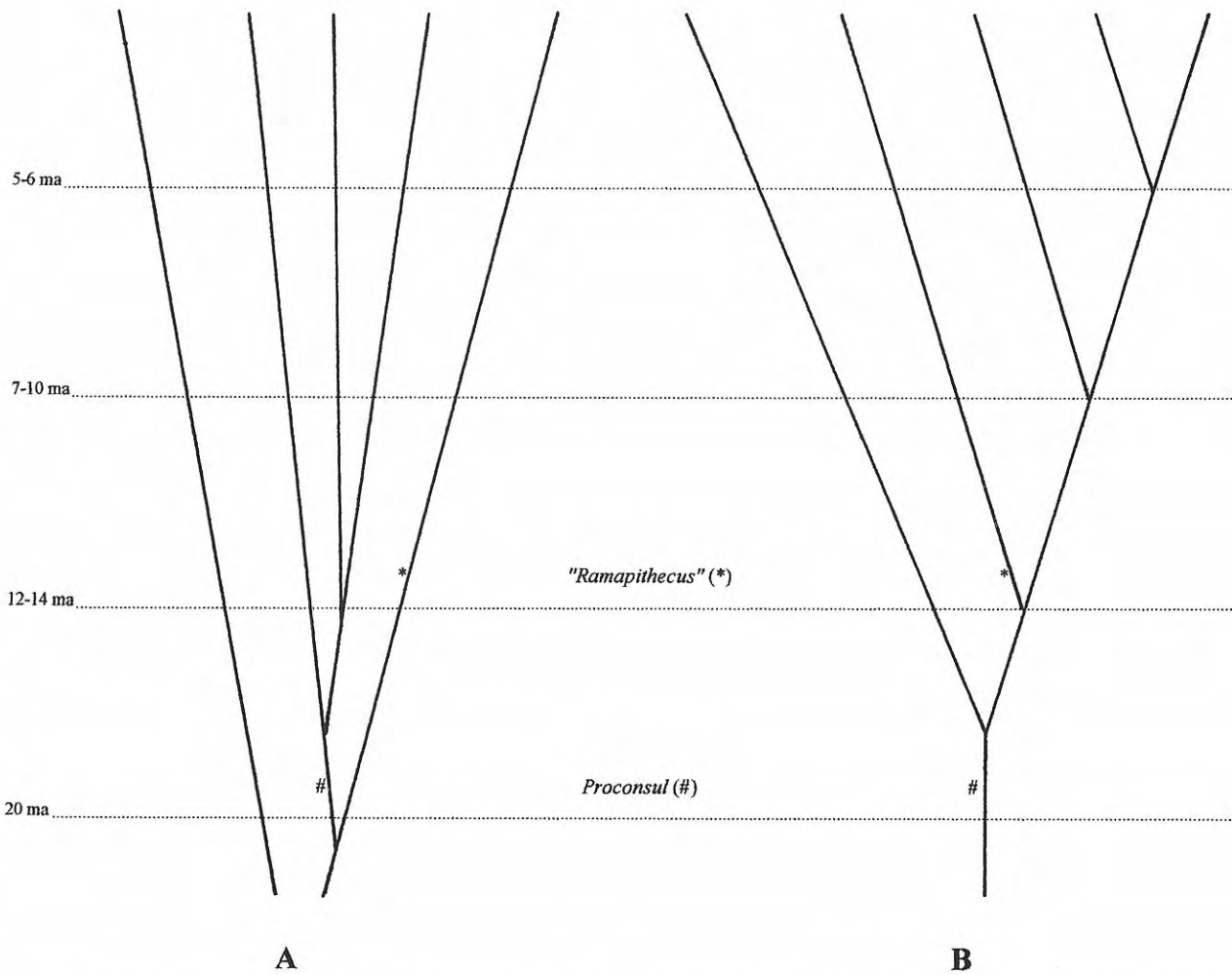


Figura 1. Modelos de clasificación y evolución de los hominoideos. **A.-** Modelo clásico, cuando se consideraba “*Ramapithecus*” (ahora igual a *Sivapithecus*) como perteneciente al linaje humano y basado en ciertos datos anatómicos restringidos; **B.-** Modelo actual después de considerar *Sivapithecus* como miembro del clado pongino, tener en cuenta los datos moleculares y aplicar una anatomía comparada más afinada. ma: millones de años.
Two models for the classification and evolution of the hominoids. A.- Classical model, when “Ramapithecus” (now the same as Sivapithecus) was considered as belonging to the human lineage and based in certain restricted anatomical data; B.- Current model, after considering Sivapithecus as a member of the Ponginae clade, to bear in mind the molecular data and to apply a comparative anatomy more improved.

creencia de que el antepasado común de los póngidos era *Proconsul* (aprox., 20 ma) del Mioceno inferior africano (Fig. 1a).

Los estudios sobre proteínas realizados por Goodman (1962, 1963) demostraron que el gorila y el chimpancé

están más relacionados con el hombre que con el orangután. Sarich y Wilson (1967) con la aplicación del llamado “reloj molecular” rebajaron sustancialmente las edades de las bifurcaciones de los hominoideos. Estos trabajos hicieron que la clasificación clásica empezara a

tambalearse y se planteara una que reflejase realmente las relaciones evolutivas entre estos primates. Actualmente, se acepta mayoritariamente que los cinco taxones forman la superfamilia hominoidea, el gibón pertenece a la familia Hylobatidae, mientras que el resto configuran la familia Hominidae: gorila, chimpancé y hombre forman un grupo monofilético (subfamilia Homininae), mientras que el orangután restaría en un clado aparte (subfamilia Ponginae). La biología molecular nos da unas edades más ajustadas para las distintas bifurcaciones, así los hylobátidos emergieron hace entre 20 y 16 ma, la rama del orangután se separó del tronco común hace unos 12-14 ma, el gorila alrededor de los 7-10 ma y, finalmente, la separación entre el chimpancé y el hombre se hizo entre los 5-6 ma (Fig. 1b). En este escenario, la situación de *Ramapithecus/Kenyapithecus*, con 15 ma, como antepasado del hombre se hacía insostenible. Estas secuenciaciones y sus respectivas cronologías tuvieron, en principio, el rechazo masivo de la comunidad paleoantropológica que, por un lado, no aceptaba que otras disciplinas se inmiscuyeran en lo que pensaban eran "asuntos propios" y, por otro, no se resignaba a excluir a *Ramapithecus* como antepasado del hombre, pues la anatomía comparada tenía que primar sobre cualquier otra consideración.

Sin embargo, los planteamientos conservadores de la paleoantropología tuvieron que cambiar ante nuevas evidencias. Greenfield (1980) y Kay (1982) demostraron que *Ramapithecus* era sinónimo de *Sivapithecus*, otro hominoideo del Mioceno indo-paquistaní. Andrews y Tekkaya (1980) dan a conocer el fragmento facial de un hominoideo del Mioceno turco [MTA 2125 (*Sivapithecus meteai* hoy *Ankarapithecus meteai*)], y Pilbeam (1982) y Preuss (1982) publican el estudio de una cara completa de *Sivapithecus indicus* (GSP 15000). En estos tres trabajos la anatomía relaciona claramente *Sivapithecus* con *Pongo*. Finalmente, Lowenstein (1980) mediante reacciones inmunológicas de las proteínas de los huesos de *Sivapithecus-Ramapithecus* demuestra que este taxón puede estar relacionado con el gibón, el orangután o el gorila, pero en ningún caso con el hombre o el chimpancé. Simultáneamente, la filiación *Ramapithecus-Sivapithecus* con *Kenyapithecus* queda totalmente rechazada (Aguirre, 1972; Pickford, 1982; Leakey y Leakey, 1986).

FORMACIÓN DE LOS MORFOTIPOS PRIMITIVOS

Una revisión de los caracteres observados en *Pongo* y cómo han evolucionado en los taxones fósiles nos permite establecer un modelo evolutivo desde las formas primitivas hasta el orangután. En primer lugar, tendremos que establecer cuál es la morfología craneofacial y dental de los primeros catarrinos y observar cómo ha cambiado en *Pongo*, así iremos reconstruyendo los distintos morfotipos primitivos. Para dicha reconstrucción existen dos modelos, uno se basa en los datos paleontológicos (Leakey *et al.*, 1991; Benefit y McCrossin, 1993, 1997;

Ribot *et al.*, enviado), mientras que el otro utiliza la neontología, fundamentada en la morfología de los actuales colobinos (cercopitécidos) e hylobátidos (hominoideos) (Delson y Andrews, 1975; Harrison, 1987). En este trabajo nos decantamos por el primer modelo, ya que a raíz de los descubrimientos de nuevos fósiles, más o menos completos, se observa una congruencia que nos permite seguir en el tiempo el rastro de un carácter concreto o de una serie de ellos, desde los catarrinos del Oligoceno hasta los hominoideos actuales.

Los rasgos craneofaciales y dentales de los catarrinos oligocénicos (aprox. 32 ma) se encuentran bien representados por un cráneo completo (CGM 40237) y tres caras óptimamente conservadas (DPC 2803, DPC 3161 y CGM 42842) de *Aegyptopithecus*. Hemos seleccionado 37 rasgos observables en este taxón y los hemos comparado con el orangután (Tabla 1). Viendo las semejanzas y las diferencias entre ambos taxones podemos inferir las características que se mantienen primitivas y las que son derivadas en *Pongo*. Para saber cómo han evolucionado tendremos que reconstruir los siguientes morfotipos ancestrales: 1) último antepasado común a los cercopitecoideos y hominoideos; 2) hominoideo; 3) homínido, y 4) pongino.

1) Último antepasado común de los cercopitecoideos y hominoideos

Desafortunadamente no se han encontrado todavía los restos de este catarrino, aunque en teoría su morfología debió ser muy similar a la de *Aegyptopithecus*. Sin embargo, podemos recrearlo de acuerdo con las características derivadas compartidas por los cercopitecoideos primitivos [*Victoriapithecus* (KNM-MB 29100)] y los hominoideos más primitivos [*Proconsul* (KNM-RU 7290)] con respecto a *Aegyptopithecus* (los números entre paréntesis hacen referencia al número del carácter correspondiente en la Tabla 1): (16) varios forámenes zigomáticos situados por encima del borde inferior orbitario; (25) presencia de hueso ectotimpánico [observable también en *Proconsul* sp. (R 114-1951)]; (27) procesos condilar y coronoideo mandibulares subiguales; (32) I¹ más grandes que I², y (33) I¹ situados más hacia delante que I². Así, este hipotético antepasado se encontraría derivado respecto a los primitivos catarrinos por estos 5 rasgos craneofaciales y dentales. Aparte de estos cinco rasgos, el morfotipo ancestral cercopitecoideo se encontraría derivado también por los siguientes caracteres observados en *Victoriapithecus*: (4) moderado grado de clinorriquia; (12) septo interorbitario; (17) ausencia de sinus maxilar; (29) torus sinfisario transverso inferior más grande que el superior, y (31) caninos superiores con el surco mesial que se prolonga por la raíz. Lo que nos indicaría que los cercopitecoideos primitivos estarían derivados por estos diez rasgos con respecto a los catarrinos primitivos.

2) Morfotipo ancestral hominoideo

Si el último antepasado común de los cercopitecoideos y hominoideos está derivado en cinco características con respecto al morfotipo ancestral

catarrino, los hominoideos primitivos lo están en cinco más: (17) sinus maxilar más extensivo; (24) paladar ancho anteriormente con líneas dentales subparalelas; (30) espesor del esmalte dental variable —delgado en *Proconsul africanus* y *Proconsul major* (= *Ugandapithecus major*, según Senut *et al.*, 2000) y grueso en *P. heseloni* y *P. nyanzae*—; (35) reducción de la heteromorfía de P³ y P⁴, y (36) reducción de la sectorialidad en P₃. Con estas cinco nuevas características, el morfotipo ancestral hominoideo estaría

derivado por diez apomorfías con respecto al morfotipo ancestral catarrino.

Un problema añadido es la morfología del frontal y zona supraorbital de *Proconsul* que, a diferencia de *Aegyptopithecus*, carece de arcos supraorbitarios, costa supraorbitaria y trigono frontal. Sin embargo, un frontal perteneciente a un individuo infantil (KNM-ME 2) nos acerca a la solución: su morfología es muy similar a la del frontal de *Proconsul* adulto (KNM-RU 7290) y, curiosamente, se asemeja mucho a la de los orangutanes

Morfotipo craneofacial y dental primitivo para los catarrinos (<i>Aegyptopithecus</i>)	Morfología craneofacial y dental de <i>Pongo pygmaeus</i>
1. Neurocráneo bajo y alargado	1. Neurocráneo alto y corto
2. Hocico relativamente largo y prognático	2. Igual
3. Perfil facial algo convexo	3. Perfil facial cóncavo (simognático)
4. Moderada airorrinquia*	4. Airorrinquia extrema
5. Frontal relativamente corto en la fosa temporal	5. Igual
6. Costa supraorbital**	6. Igual
7. Arcos superciliares que se continúan dentro del septo interorbital	7. Igual
8. Región glabellar plana	8. Igual
9. Ausencia de depresión posglabellar	9. Igual
10. Trigono frontal plano	10. Trigono frontal convexo
11. Escama frontal horizontalizada	11. Escama frontal verticalizada
12. Septo interorbitario ancho	12. Septo interorbitario estrecho
13. Órbitas más altas que anchas	13. Igual
14. Región malar alta y región zigomática baja	14. Región zigomática algo más alta
15. Zigomático orientado lateralmente con pequeña curvatura	15. Zigomático plano y robusto
16. Único foramen zigomaticofacial situado ligeramente por encima del borde inferior orbitario	16. Varios forámenes zigomaticofaciales situados por encima del borde orbital inferior
17. Sinus maxilar relativamente extensivo	17. El sinus maxilar se extiende hasta el frontal
18. Raíces de los caninos no rotadas en los alveolos	18. Caninos rotados en los alveolos
19. Fosa canina somera y grande	19. Fosa canina profunda y pequeña
20. Márgenes laterales de la abertura nasal formados por el juga canino	20. Igual
21. Margen inferior de la abertura nasal situado muy bajo	21. Margen inferior de la abertura nasal en posición alta
22. Abertura nasal oval y estrecha	22. Abertura nasal en forma de pera
23. Modelo subnasal "hilomorfo"***	23. Modelo subnasal "asiático"****
24. Paladar largo, estrecho y con líneas dentales anteriormente convergentes	24. Paladar más corto, ancho y con líneas dentales paralelas
25. Ausencia de hueso ectotimpánico	25. Hueso ectotimpánico tubular
26. Margen inferior del meato auditivo externo situado al mismo nivel que el margen superior de la fosa glenoidea	26. Igual
27. Proceso coronoideo de la mandíbula más alto que el proceso condilar	27. Procesos coronoideo y condilar de la mandíbula subiguales
28. Mandíbulas gráciles	28. Mandíbulas más robustas
29. Torus transversal sinfisal superior más grande que el inferior	29. Ambos torus transversos sinfisarios subiguales
30. Esmalte dental delgado	30. Esmalte dental espeso
31. Caninos superiores cortantes con surco mesial que se extiende hasta la unión corona/raíz	31. Caninos superiores robustos con surco mesial que se extiende hasta la unión corona/raíz
32. I ¹ e I ² subiguales	32. I ¹ > I ²
33. I ¹ en la misma posición que I ²	33. I ¹ posicionados anteriormente a I ²
34. Incisivos superiores no protuberantes	34. Incisivos superiores protuberantes
35. P ³ y P ⁴ con cúspides heteromórficas	35. P ³ y P ⁴ con cúspides más homomórficas
36. P ₃ sectorial	36. P ₃ con reducción de la sectorialidad
37. Cíngulo molar fuerte	37. Cíngulo molar ausente

de su misma edad, mientras que se separa de la de los chimpancés y gorilas infantiles (Andrews *et al.*, 1981). Si tenemos en cuenta que la morfología que presenta *Aegyptopithecus* adulto para la zona supraorbitaria es muy similar a la de *Pongo* adulto, podemos inferir que los individuos infantiles del primer taxón tendrían una morfología parecida a la que exhiben los infantiles de *Pongo*. Esto nos lleva a la conclusión que, para esta característica, *Proconsul* es neoténico, con lo que los individuos adultos de éste retendrían la morfología infantil.

3) Morfotipo ancestral homínido

Hemos observado que los primitivos hominoideos presentaban una morfología similar a la de los primitivos catarrinos, con pocas variaciones anatómicas. En el siguiente grupo taxonómico se produce una fuerte remodelación del tercio facial inferior, lo que marca una sustancial separación con las formas más primitivas y anuncia ya la morfología de los homínidos modernos. Estos homínidos primitivos los englobamos en la subfamilia Kenyapithecinae, con dos tribus: Afropithecini (Mioceno inferior, taxones *Afropithecus* —incluye los restos atribuidos a *Morotopithecus*— y *Equatorius* —incluye los restos atribuidos previamente a *Kenyapithecus africanus*—) y Kenyapithecini (Mioceno medio, taxones *Kenyapithecus* —incluye los restos atribuidos a *K. wickeri*—, *Heliopithecus* y *Griphopithecus*). Las características derivadas comunes a todo el grupo son: (15) zigomático plano, robusto y anteriormente orientado; (18) caninos superiores rotados en los alveolos; (19) profunda fosa canina; (21) margen inferior de la abertura nasal posicionado alto; (23) modelo subnasal variable: en *Afropithecus* (KNM-WT 16999) se observa un canal incisivo constreñido (\approx *Pongo*) con un marcado desnivel entre el clivus nasoalveolar y el paladar duro (\approx homínidos africanos),

mientras que en *Equatorius* (maxilar de Baragoi) el canal incisivo es más ancho, aunque el clivus no se solapa sobre el paladar duro (\approx algunos ejemplares de *Gorilla*, modelo “dryomorfo”. El modelo subnasal “dryomorfo” se caracteriza por presentar un verdadero canal incisivo, con presencia de fosa y foramen incisivos, a pesar de no solaparse completamente el clivus con el paladar duro. En el modelo primitivo o “hilomorfo” existe comunicación directa entre el piso nasal y el paladar duro); (31) torus sinfisarios transversos inferior y superior subiguales; (31) caninos robustos; (32) mayor discrepancia en el tamaño entre I¹ e I²; (34) I¹ protuberantes, y (37) reducción del cíngulo molar.

Como podemos observar, estas diez nuevas apomorfías, sumadas a las diez del morfotipo ancestral hominoideo, configuran una morfología que ya nos acerca mucho a la del orangután (Tabla 1). Además, algunos taxones de esta subfamilia exhiben una serie de rasgos, no listados en la Tabla 1, derivados exclusivamente con el clado pongino, estos son: plano sinfisal con declive somero y fuerte extensión posterior (observable en *Kenyapithecus*, *Griphopithecus* y *Pongo*); modelo del relieve lingual de I¹ (observable en *Equatorius*, *Kenyapithecus*, *Griphopithecus* y *Sivapithecus* —Ponginae—), y pronunciado desarrollo de la *proeminencia lateralis* lo que le da al cuerpo mandibular adyacente a la rama ascendente un acusado espesor (observable en *Equatorius*, *Griphopithecus* y *Sivapithecus*). Así mismo, todos los miembros del grupo kenyapitecino ya ostentan definitivamente un fuerte espesor del esmalte dental, característica sólo exhibida actualmente por *Pongo* y *Homo*.

4) Morfotipo pongino

Sivapithecus y *Pongo* comparten un número de características morfoanatómicas faciales derivadas lo suficientemente grande como para establecer entre ellos

Tabla 1. *Se refiere al grado de rotación que presenta el paladar duro respecto al neurocráneo: airorrinquia es cuando el paladar está rotado dorsalmente (en contraposición a clinorrinquia: rotación ventral del paladar duro). **La costa supraorbital es el reborde óseo en forma de “costilla” situado en el margen supralateral de la órbita; está formada por la coalescencia de la porción anterior de la línea temporal con el arco superciliar. ***El modelo subnasal “hilomorfo” se caracteriza por presentar un clivus nasoalveolar horizontal y comprimido, con fuerte separación entre dicho clivus y el paladar duro, dando como consecuencia la ausencia de canal incisivo, existiendo una amplia comunicación entre la cavidad nasal y la oral, llamada *palatine fenestrae*, el margen posterior de ésta se encuentra situado entre los incisivos superiores, y el paladar duro es delgado. ****El modelo subnasal asiático se caracteriza por presentar un clivus nasoalveolar alargado, horizontalmente orientado y marcadamente curvado, el canal incisivo está muy constreñido (a veces ausente), y el piso nasal y el paladar duro no se solapan sino que se continúan.

*Flexion present in the hard palate with respect to the neurocranium: airorhynch is present when the hard palate presents upward flexion (in contrast to klinorhynch: downward flexion of the hard palate). **The supraorbital costa is a rib-like bony flange positioned at the supralateral margin of the orbit, formed by the coalescence of the anterior portion of the temporal line with the superciliare arch. ***In the ‘hylomorph’ subnasal pattern the nasoalveolar clivus appears as a compressed oval and horizontal, the anterior abbreviation of the clivus causes it to be separated from the anterior edge of the hard palate, consequently do not possess a true incisive canal, but instead present a broad communication between the nasal and oral cavities, the posterior edge of the palatine fenestrae is placed between the upper incisors, and the hard palate is thin. ****In the ‘asiatic’ subnasal pattern the nasoalveolar clivus arches posteriorly into the nasal cavity without an abrupt change of relief at the incisive fosa; the incisive canal is a very narrow tubular channel.

Figura 2. Cladograma propuesto para los hominoideos. *Incluye los taxones *Afropithecus*, *Equatorius*, *Heliopithecus*, *Kenyapithecus* y *Griphopithecus*. **Incluye los taxones fósiles *Sivapithecus* y *Ankarapithecus* y el actual *Pongo*. ***Incluye los taxones actuales *Gorilla*, *Pan* y *Homo*.

Nodo 1: características listadas en la Tabla 1 y que configuran el morfotipo craneofacial catarrino primitivo. Nodo 2: Varios forámenes zigomaticofaciales situados por encima del borde inferior orbitario. Presencia de hueso ectotimpánico tubular. Procesos condilar y coronoideo mandibulares subiguales. I' más grande que F. I' situados anteriormente a F. Nodo 3: Moderado grado de clinorrinquia. Septo interorbitario estrecho. Ausencia de sinus maxilar. Torus transversal sinfisario inferior más grande que el superior. Surco mesial de los caninos superiores se prolonga por la raíz. Nodo 4: Sinus maxilar más extensivo. Paladar ancho anteriormente con líneas dentales subparalelas. Espesor del esmalte dental variable. Reducción de la heteromorfía de P³-P⁴. Nodo 5: Neurocráneo globuloso. Cara más ortognática. Arcos superciliares delgados, que penetran muy abajo en el septo interorbital. No existe costa supraorbital ni triángulo frontal. Órbitas más anchas que altas. Abertura nasal grande y en forma de triángulo invertido. Nodo 6: Zigomático plano, robusto y anteriormente orientado. Caninos superiores rotados en los alveolos. Profunda fosa canina. Margen inferior de la abertura nasal posicionado alto. Piso nasal escalonado con formación de canal incisivo. Esmalte dental espeso. Torus sinfisarios superior e inferior subiguales. Caninos robustos. Mayor discrepancia de tamaño entre I' e F. I' muy protuberantes. Reducción del cíngulo molar. Nodo 7: Bóveda craneal alta. Perfil facial cóncavo. Gran grado de airorrinquia. Triángulo frontal convexo. Frontal orientado verticalmente. Septo interorbitario estrecho. Expansión superior del sinus maxilar. Abertura nasal estrecha y en forma de pera. Modelo subnasal "asiático". Nodo 8: Moderado grado de clinorrinquia. Desarrollo incipiente de torus supraorbital. Los arcos superciliares no se prolongan dentro del septo interorbitario. Región glabellar abultada. Depresión posglabellar. Triángulo frontal cóncavo. Órbitas más anchas que altas. Regiones malar y zigomáticas altas (subiguales). Zigomático no orientado anteriormente. Sinus frontoetmoidal. Raíz del canino no rotada en los alveolos (secundariamente adquirido). Márgenes laterales de la abertura nasal no formados por la juga canina. Abertura nasal trapezoidal. Espesor del esmalte dental delgado (secundariamente adquirido). I' no protuberantes (secundariamente adquirido).

Cladogram for the hominoids. *Taxa *Afropithecus*, *Equatorius*, *Heliopithecus*, *Kenyapithecus* and *Griphopithecus* are included here. **Fossil taxa *Sivapithecus* and *Ankarapithecus* and the extant *Pongo* are included here. ***Extant taxa *Gorilla*, *Pan* and *Homo* are included here.

Node 1: primitive catarrhine morphological pattern (traits listed in Table 1). Node 2: More than one zygomaticofacial foramina located above the inferior orbital rim. Tubular ectotympanic bone. Condylar process of mandible equal or higher than the coronoid process. I' broader than F. I' more anteriorly positioned than F. Node 3: Moderate degree of clinorhynch. Narrow interorbital pillar. Absence of maxillary sinus. Inferior symphyseal transverse torus more larger than the superior one. Sharp canines with a mesial groove extending onto the root of the tooth. Node 4: More extensive maxillary sinus. Palate broad anteriorly. Variable enamel thickness. P³-P⁴ with reduced cusp heteromorphy. Node 5: Globular cranial vault. Short snout. Thin supraorbital rims and run downward into the interorbital septum. Absents costa supraorbitales and frontal trigon. Orbital breadth greater than height. Nasal aperture: large and inverted triangle-like. Node 6: Zygomatic flat, robust and anteriorly oriented. Upper canine rotated into the alveole with deep canine fossa. Superiorly positioned lower rim of the nasal aperture. Hard palate appears to be deflected beneath the nasoalveolar clivus, thus forming the incisive canal. Thick dental enamel. Subequal superior and inferior transverse torus of the mandibular symphysis. Robust canines. I' much larger than F. I' procumbents. Reduced molar cingulum. Node 7: High cranial vault. Face concave in lateral view. Great degree of airorhynch. Convex frontal trigon. Frontal vertically oriented. Narrow interorbital septum. Upper expansion of the maxillary sinus. Nasal opening 'pear shaped'. 'Asiatic' subnasal pattern. Node 8: Moderate degree of clinorhynch. Incipient torus supraorbitalis (plus supraorbital costae). Supraorbital rims not runs into the interorbital septum. Bulged glabellar region. Postglabellar depression. Concave frontal trigon. Broader rather than higher orbits. Malar and zygomatic heights subequal. Zygomatic not anteriorly oriented. True frontoethmoidal sinus. Canine root not rotate into the alveole with shallow canine fossa (secondarily acquired). Lateral rims of the nasal aperture not formed by the canine juga. Nasal opening trapezoidal shaped. Thin dental enamel (secondarily acquired). I' not procumbents (secondarily acquired).

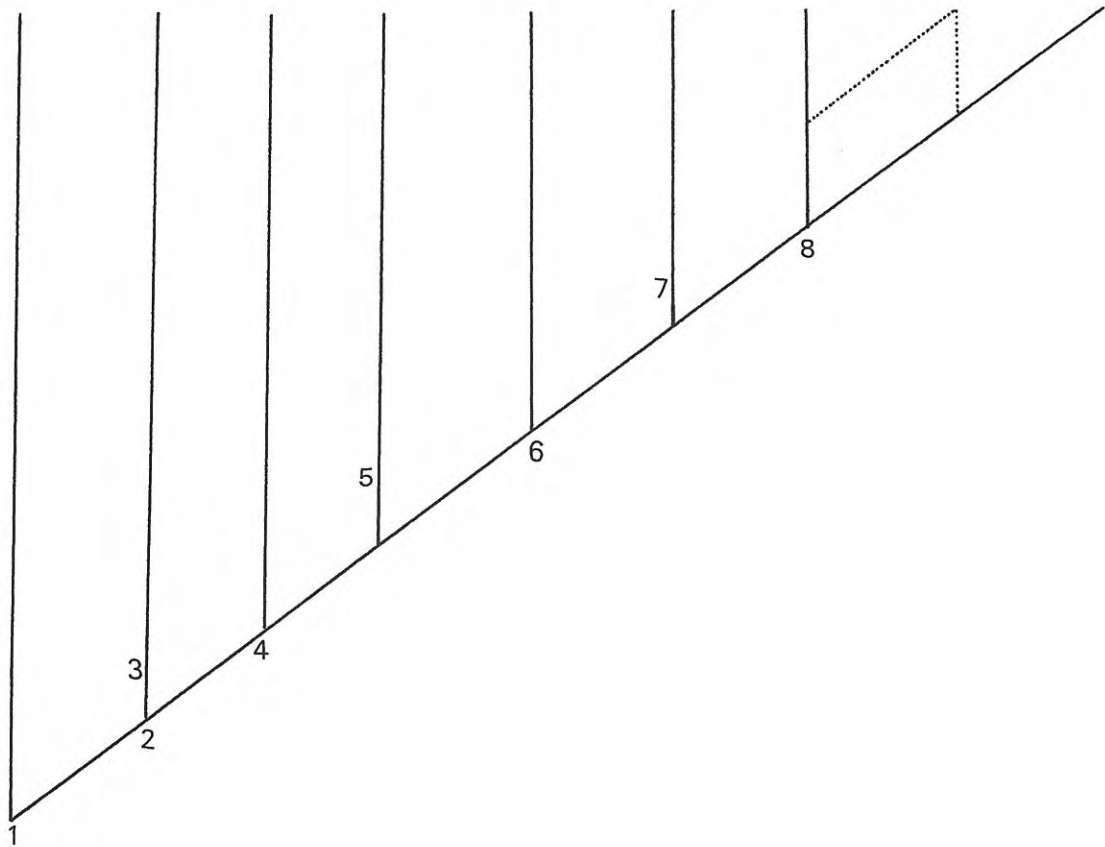
una relación taxonómica que los agrupa en un mismo clado. Respecto al morfotipo ancestral homínido, los ponginos se encuentran derivados en: (1) bóveda craneal alta; (3) perfil de la cara cóncavo –perfil simognático–; (4) gran grado de airorrinquia; (10) triángulo frontal convexo; (11) frontal orientado verticalmente; (12) septo interorbitario estrecho; (17) expansión superior del sinus maxilar; (22) abertura nasal pequeña y en forma de "pera", y (23) modelo subnasal "asiático".

DISCUSIÓN

Fósiles asignados al clado Ponginae

Recientemente, algunos autores han cuestionado que *Sivapithecus* sea miembro del clado Ponginae y ven en este taxón miocénico una forma primitiva respecto a todos los homínidos (Greenfield, 1980; Brown y Ward, 1988; Pilbeam *et al.*, 1990; Pilbeam, 1996 y en comunicación oral en "Sobre la evolución de los

Aegyptopithecus *Victoriapithecus* *Proconsul* *Hylobates* Hominidae primitivos* Ponginae** *Dryopithecus* *Graecopithecus* Homininos actuales***



homínidos”, Barcelona, octubre de 1996; Ward, 1997). Sus argumentos se basan en: 1) la anatomía facial (*Sivapithecus* exhibe un segmento facial medio muy largo y el sinus maxilar está más restringido y es menos invasivo); 2) la morfología de la mandíbula (ausencia en *Pongo* de impresiones del músculo digástrico anterior y cuerpo mandibular estrecho en comparación con la altura); 3) la morfología de los molares permanentes (en *Pongo* las coronas son aplanadas, los ápices de las cúspides en posición periférica y un amplio repertorio de crenulación del esmalte oclusal), y 4) la evidencia poscraneal (no existen evidencias de que *Sivapithecus* tuviera hábitos posturales significativamente ortógrados).

1) La presencia de un segmento facial medio muy largo en *Sivapithecus* no es una autapomorfía, sino que en realidad se trata de una característica primitiva que ya se encuentra en *Morotopithecus* y en *Afropithecus* (Ward, 1997); lo mismo ocurre con el tamaño y disposición del sinus maxilar; 2) la ausencia de las impresiones del músculo digástrico anterior en la base de la sínfisis mandibular es una pérdida reciente que se da en *Pongo*, pues todas las formas primitivas, incluido *Sivapithecus*, las exhiben; también las proporciones mandibulares de *Pongo* se pueden atribuir a una autapomorfía; 3) la morfología de los molares de *Sivapithecus* es muy parecida a la presente en los kenyapitecinos y responde al grado del espesor del esmalte dental en relación con el tamaño de las piezas. Por tanto, estas diferencias craneodentales entre *Sivapithecus* y *Pongo* en realidad

serían una retención por parte del primero de la morfología primitiva, mientras que en *Pongo* se encuentran ulteriormente derivadas, y 4) la evidencia de los restos poscraneales es mucho más dura. Pilbeam *et al.* (1990), describen dos húmeros pertenecientes a *Sivapithecus*, el más grande –GSP 30754 [9,3 ma (Pilbeam *et al.*, 1990)]– pertenece a *S. parvada* y el más pequeño –GSP 30730 [10,8 ma (Pilbeam *et al.*, 1990; Kappelman *et al.*, 1991)]– a *S. indicus*. Concluyen que por la morfología de la diafisis proximal, similar a la de *Proconsul*, *Kenyapithecus* y cercopitecinos (medialmente inclinada, retroflexionada y plano deltoideo llano), *Sivapithecus* era cuadrúpedo. Si esto es así, es muy difícil situar a *Sivapithecus* en el linaje pongino, pues las características relacionadas con los movimientos suspensorios y los hábitos posturales ortógrados, presentes en orangután, gorila y chimpancé, se tendrían que haber originado independientemente en el orangután por un lado y en los homínidos africanos por otro. Sin embargo, en un reciente estudio, Moyà-Solà y Köhler (1996) reconstruyen los dos húmeros de *Sivapithecus* y concluyen que *S. parvada* -GSP 30754- denota rasgos ciertamente cuadrúpedos, pero que *S. indicus* -GSP 30730-, exhibe una morfología adaptada a hábitos principalmente trepadores y suspensorios; lo que estaría en concordancia con la morfología de la epífisis distal de GSP 30730, derivada con los homínidos actuales (tróclea con forma de carrete y mediolateralmente ancha, y cóndilo redondeado y separado del labio troclear lateral

por un surco estrecho y profundo –Pilbeam *et al.*, 1990; Rose, 1994). De ser así, *S. indicus* ya exhibiría un modelo de locomoción derivado con los homínidos actuales a los 10,8 ma y una morfología facial derivada con *Pongo* al menos a los 8 ma (GSP 15000). Sin embargo, la presencia de dos modelos locomotores en un mismo género no está aceptada por muchos autores (p. ej., Ward, 1997), por lo que *S. parvada* podría pertenecer a otro género, aunque lo más probable es que este taxón hubiera perdido los hábitos suspensorios posteriormente, pues su epífisis distal (GSP 12271), aunque de mayor tamaño que la de *S. indicus*, tiene una morfología derivada idéntica a la de GSP 30730.

Si *Sivapithecus* es un miembro del clado Ponginae, la presencia en este taxón de las nueve características derivadas con *Pongo*, anteriormente citadas, respecto del morfotipo ancestral homínido, hacen prácticamente inviable la presencia de otro taxón fósil actualmente conocido en la base del clado Ponginae (queda la duda de *Ankarapithecus*). Si a estas características le añadimos la presencia en los kenyapitecinos y *Sivapithecus* de un segmento facial medio muy alargado, se reforzaría todavía más dicha hipótesis, pues este rasgo no se encuentra en ningún otro taxón, fósil o actual.

Sin embargo, en varios artículos Moyà-Solà y Köhler han propuesto a *Dryopithecus* (Mioceno medio/superior y superior de Europa) como miembro basal del linaje pongino (Moyà-Solà y Köhler, 1993, 1995, en Agustí *et al.*, 1996, y en Pickford *et al.*, 1997). Esta conclusión se basa en: a) sutura frontozigomática baja; b) zigomático plano, robusto y anteriormente orientado; c) forámenes zigomáticos situados encima del margen inferior orbitario; d) fosa glenoidea situada debajo del margen inferior del meato auditivo externo, y e) presencia de costa supraorbital con crestas temporales yuxtapuestas. Todas estas características han sido discutidas y contestadas en diferentes trabajos (Begun, 1994, 1995; Begun y Kordos, 1997; Begun *et al.*, 1997; Begun y Güleç, 1998; Ribot y Gibert, 1995; Ribot, 1996; Ribot *et al.* -enviado-), de todas formas creemos importante exponer, aunque brevemente, dicha contestación.

a) La altura relativa de la sutura frontozigomática en *Dryopithecus*, tanto si la relacionamos con la anchura biorbitaria (índice 1 = 15,3) como con la altura de la órbita (índice 2 = 37,9), entra dentro de la variabilidad de los tres grandes antropoides actuales –índices tomados de Benefit y McCrossin, 1993- (para el índice 1: *Pongo*= 12,8-20,0, *Gorilla*= 8,7-15,8 y *Pan*= 10,8-17,2; para el índice 2: *Pongo*= 25,0-38,7, *Gorilla*= 21,2-41,9 y *Pan*= 27,6-41,9), lo que nos indica que *Dryopithecus*, para esta morfología, no se encuentra derivado exclusivamente con *Pongo*.

b) El zigomático plano, robusto y anteriormente orientado ya se encuentra en los kenyapitecinos [en *Afropithecus* (Leakey *et al.*, 1988; McCrossin y Benefit, 1994; Benefit y McCrossin, 1995; Schwartz, 1997) y en *Kenyapithecus* (Walker y Andrews, 1973; Pickford, 1985, 1986)], por lo que éste es un rasgo primitivo. En *Dryopithecus* el zigomático presenta cuatro características que lo distinguen del de *Pongo*: 1)

depresión en el tercio antero-inferior de 10 x 12 mm, que respondería al margen lateral de la fosa canina; 2) el borde externo se encuentra ligeramente curvado y lateralizado; 3) el margen inferior está situado posteriormente respecto al plano inferior orbitario, y 4) la cresta zigomáticoalveolar es espesa y está neummatizada.

c) El número y situación de los forámenes zigomáticos en *Dryopithecus* es una clara retención primitiva, ya se observa en *Victoriapithecus*, *Proconsul* y *Micropithecus*, también excepcionalmente en algunos ejemplares de *Pan* e *Hylobates*, y en la mayoría de individuos infantiles y juveniles de los actuales catarrinos.

d) La disposición del meato auditivo externo/fosa glenoidea que exhiben *Pongo* y *Dryopithecus* es la primitiva. Desgraciadamente esta estructura no se conserva en prácticamente ningún hominoideo fósil, pero se puede observar la misma disposición en *Aegyptopithecus* y *Proconsul*, así mismo en *Hylobates klossi* y *H. syndactylus*, y en muchos especímenes de *Gorilla* y *Pan*; por otro lado, el hecho de que muy pocos especímenes de *Pongo* muestren la morfología presente en los actuales homínidos africanos, nos hace pensar que el orangután sea conservador en este aspecto.

e) La presencia de costa supraorbital con crestas temporales yuxtapuestas que forman el trigono frontal es una morfología muy primitiva que ya la encontramos en *Aegyptopithecus*, *Afropithecus* y *Victoriapithecus*. La morfología derivada es la observada en *Gorilla* y *Pan* con presencia de torus supraorbitales. Sin embargo, *Dryopithecus* muestra una variedad respecto a las formas primitivas: la región glabellar se encuentra ligeramente abultada y se expande lateralmente formando un incipiente torus supraorbital, y el trigono frontal es cóncavo, formando por encima de la zona glabellar un somero *sulcus supraorbitalis*. Este complejo supraorbital separa *Dryopithecus* tanto de las formas primitivas como del clado pongino, y lo acerca más al clado de los homínidos africanos.

Después de revisar someramente estas cinco características, vemos que ninguna de ellas relaciona *Dryopithecus* exclusivamente con *Pongo*, por tanto, no creemos que exista ninguna evidencia objetiva para situar a *Dryopithecus* en el clado Ponginae. Otras dos alternativas para este taxón serían: 1) que es primitivo para los homínidos (Martin, 1986; Begun, 1987, 1992; Andrews y Martin, 1987; Andrews, 1992; Andrews *et al.*, 1996; Harrison y Rook, 1997), o 2) que es un miembro basal del linaje homínido (Kordos, 1987, 1988; Dean y Delson, 1992; Begun, 1994, 1995; Ribot y Gibert, 1995; Ribot, 1996; Begun y Kordos, 1997; Begun *et al.*, 1997; Delson, 1997; Begun y Güleç, 1998; Ribot *et al.*, enviado). No es objeto de este artículo establecer las relaciones filogenéticas de *Dryopithecus*, simplemente queríamos exponer resumidamente las relaciones que pudiera tener este homínido con el clado del orangután.

Radiación homínida y evolución del clado Ponginae

Durante el Mioceno se producen diferentes intercambios faunísticos entre África y Eurasia

coincidiendo con momentos en que el nivel del mar baja. El primero se produjo a los 21 ma, y en él parece que no se vieron envueltos los primates. En el segundo, a 16,5 ma, dos taxones de primates procedentes de África entran en Eurasia, *Dionysopithecus*, que podría estar relacionado con *Micropithecus* y con *Hylobates*, en el subcontinente indio, y *Platodontopithecus*, que parece que forma parte de la radiación de *Proconsul*, en China. Si *Dionysopithecus* está realmente relacionado con *Hylobates*, como sugieren algunos autores (Fleagle, 1984; Barry *et al.*, 1986), la separación de este último taxón del resto de hominoideos se habría producido en un intervalo de tiempo (mínimo 16,5 ma) que encaja en el amplio rango ofrecido por los datos moleculares (Sibley y Ahlquist, 1984: 22-18 ma; Cronin *et al.*, 1984: 15-12 ma). A 15,5 ma dos evidencias parecen indicar la salida de los afropitecinos de África, *Heliopithecus* en Ad Dabtiyah (Península Arábiga) y un molar con una fuerte capa de esmalte en Engelswies (Alemania), aunque de momento es difícil relacionar *Afropithecus*, *Heliopithecus* y el hominoideo de Engelswies. Hace unos 14 ma se produjo una nueva migración faunística desde África del este hacia Eurasia, así lo evidencia la fauna de mamíferos de Paşalar (Van der Made, 1997, 1999a). En este momento los kenyapitecinos –de origen africano– se encuentran representados en Anatolia por *Griphopithecus*. A 12,5 ma *Griphopithecus* penetra desde Anatolia en Asia y Europa. Desde esta zona varios taxones de mamíferos entraron en la zona indo-paquistaní, confirmado por las faunas antiguas de Chinji (Siwalik) (Pilbeam *et al.*, 1979; Raza *et al.*, 1983; Kappelman *et al.*, 1991), donde *Sivapithecus*, probable descendiente de *Griphopithecus*, aparece por primera vez (12,5 ma). Sin embargo, las faunas más recientes de los Siwalik denotan ya un carácter primordialmente euroasiático (Pilbeam *et al.*, 1979), con lo que se produciría el aislamiento del taxón *Sivapithecus*. La primera presencia de *Dryopithecus* en Europa está datada en poco más de 11 ma –La Grive oc, St. Gaudens, St. Stephan-, como parte del intercambio faunístico producido a los 12,5 ma (Van der Made y Ribot, 1999); aunque con cierto grado de incertidumbre, el origen de este taxón también se podría buscar en *Griphopithecus* (Ribot, 1996). De ser así, la separación entre ambos grupos (*Dryopithecus* y *Sivapithecus*) a partir de *Griphopithecus*, seguramente se debió a fuertes cambios climáticos que originaron ambientes áridos (Van der Made, comunicación personal), lo que propició que evolucionaran separadamente durante todo el Mioceno superior. Mientras que *Sivapithecus* evolucionaría hacia *Ankarapithecus* (?) y *Pongo*, *Dryopithecus* lo haría hacia *Graecopithecus* y *Oreopithecus*. Más adelante, los graecopitecos originarían a los homínidos africanos. Recientemente, Kalb *et al.* (1996) citan que durante el Vallesiense algunos proboscideos volvieron a migrar a África; asimismo Van der Made (1999b) explica la reentrada a África de suidos desde Turquía y Oriente Medio en el Vallesiense. Autores como Soulinas *et al.* y de Bonis y Koufos (citados en Agustí *et al.*, 1998) han demostrado que durante el Turoliense buena parte de la

fauna de Grecia muestra una fuerte tendencia a vivir en condiciones áridas; la elevada aridificación que se da en África en este momento propició que grandes mamíferos emigraran hacia este continente desde la bioprovincia Pikermiense. Esta hipótesis también explicaría la reentrada en África de homínidos europeos, representados por *Graecopithecus*, y reforzaría la validez del clado *Dryopithecus-Graecopithecus-Gorilla-Pan* (Fig. 2). Así, la entrada en Eurasia desde Anatolia de *Griphopithecus*, y su bifurcación simpátrida en driomorfos en Europa y sivamorfos en Asia a 12,5 ma, coincidiría plenamente con la cronología molecular propuesta para la separación del orangután del resto de homínidos.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento al Dr. J. Van der Made por su revisión y sus valiosos comentarios. A los Dres. D. Campillo, F. Sánchez y E. García-Olivares por sus comentarios. Y a un revisor anónimo por sus indicaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, E. 1972. Les rapports phylétiques de *Ramapithecus* et de *Kenyapithecus* et l'origine des Hominidés. *L'Anthropologie (Paris)*, **5-6**, 501-523.
- Agustí, J., Köhler, M., Moyà-Solà, S., Cabrera, L., Garcés, M. and Parés, J.M. 1996. Can Llobateres: the pattern and timing of the Vallesian hominoid radiation reconsidered. *Journal of Human Evolution*, **31**, 143-155.
- Agustí, J., Andrews, P., Fortelius, M. and Rook, L. 1998. Hominoid evolution and environmental change in the Neogene of Europe: a European Science Foundation network. *Journal of Human Evolution*, **34**, 103-107.
- Andrews, P. 1992. Evolution and environment in the Hominoidea. *Nature*, **360**, 641-646.
- Andrews, P. and Martin, L. 1987. Cladistic relationships of extant and fossil hominoids. *Journal of Human Evolution*, **16**, 101-118.
- Andrews, P. and Tekkaya, I. 1980. A revision of the Turkish Miocene hominoid *Sivapithecus metei*. *Palaeontology*, **23**, 85-95.
- Andrews, P., Harrison, T., Martin, L. and Pickford, M. 1981. Hominoid Primates from a New Miocene Locality Named Meswa Bridge in Kenya. *Journal of Human Evolution*, **10**, 123-128.
- Andrews, P., Harrison, T., Delson, E., Bernor, R.L. and Martin, L. 1996. Distribution and Biochronology of European and Southwest Asian Miocene Catarrhines. In: *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas* (Eds. R.L. Bernor, V. Fahlbush & H.-W. Mittmann). Columbia University Press, New York, 168-207.
- Barry, J.C., Jacobs, L.L. and Kelley, J. 1986. An Early Middle Miocene Catarrhine from Pakistan with Comments on the Dispersal of Catarrhines into Eurasia. *Journal of Human Evolution*, **15**, 501-508.

- Begun, D.R. 1987. *A Review of the Genus Dryopithecus*. Ph.D. Tesis, University of Pennsylvania, 200 pp. (un published).
- Begun, D.R. 1992. Phyletic Diversity and Locomotion in Primitive European Hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, **87**, 311-340.
- Begun, D.R. 1994. Relations Among the Great Apes and Humans: New Interpretations Based on the Fossil Great Ape *Dryopithecus*. *Yearbook of Physical Anthropology*, **37**, 11-63.
- Begun, D.R. 1995. Late Miocene European orang-utans, gorillas, humans, or none of the above? *Journal of Human Evolution*, **29**, 169-180.
- Begun, D.R. and Guleç, E. 1998. Restoration of the Type and Palate of *Ankarapithecus meteai*: Taxonomic and Phylogenetic implications. *American Journal of Physical Anthropology*, **105**, 279-314.
- Begun, D.R. and Kordos, L. 1997. Phyletic Affinities and Functional Convergence in *Dryopithecus* and Other Miocene and Living Hominids. In: *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations* (Eds. D.R. Begun, C.V. Ward & M.D. Rose). Plenum Press, New York, 291-316.
- Begun D.R., Ward, C.V. and Rose, M.D. 1997. Events in Hominoid Evolution. In: *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. (Eds. D.R. Begun, C.V. Ward and M.D. Rose). Plenum Press, New York. 389-415.
- Benefit, B.R. and McCrossin, M.L. 1993. Facial Anatomy of *Victoriapithecus* and its Relevance to the ancestral Cranial Morphology of Old World Monkeys and Apes. *American Journal of Physical Anthropology*, **92**, 329-370.
- Benefit, B.R. and McCrossin, M.L. 1995. Miocene Hominoids and Hominid origins. *Annual Review of Anthropology*, **24**, 237-256.
- Benefit, B.R. and McCrossin, L.M. 1997. Earliest known Old World monkey skull. *Nature*, **388**, 368-371.
- Brown, B. and Ward, S.C. 1988. Basicranial and Facial Topography in *Pongo* and *Sivapithecus*. In: *Orang-utan Biology* (Ed. J.H. Schwartz). Oxford University Press, New York, 247-260.
- Cronin, J.E., Sarich, V. and Ryder, O. 1984. Molecular evolution and speciation in the lesser apes. In: *The Lesser Apes* (Eds. D.J. Chivers, H. Preuschoft, W.Y. Brockelman & N. Creel). Edinburgh University Press, Edinburgh, 467-485.
- Dean, D. and Delson, E. 1992. Second gorilla or third chimp? *Nature*, **359**, 676-677.
- Delson, E. 1997. Fossil human. In: *McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology*, 8th ed., vol. 7, New York, 446-458.
- Delson, E. and Andrews, P. 1975. Evolution and Interrelationships of the Catarrhine Primates. In: *Phylogeny of the Primates* (Eds. W.P. Luckett & F.S. Szalay). Plenum Publishing Corporation. New York, 405-446.
- Fleagle, J. 1984. Are there any fossil gibbons? In: *The Lesser Apes* (Eds. D.J. Chivers, H. Preuschoft, W.Y. Brockelman & N. Creel). Edinburgh University Press, Edinburgh, 431-447.
- Goodman, M. 1962. Evolution of the Immunologic Species Specificity of Human Serum Proteins. *Human Biology*, **34**, 104-150.
- Goodman, M. 1963. Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins. In: *Classification and Human Evolution* (Ed. S.L. Washburn). Aldine, Chicago, 204-234.
- Greenfield, L.O. 1980. A Late Divergence Hypothesis. *American Journal of Physical Anthropology*, **52**, 351-365.
- Harrison, T. 1987. The phylogenetic relationships of the early catarrhine primates: a review of the current evidence. *Journal of Human Evolution*, **16**, 41-80.
- Harrison, T. and Rook, L. 1997. Enigmatic Anthropoid or Misunderstood Ape? The Phylogenetic Status of *Oreopithecus bambolii* Reconsidered. In: *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations* (Eds. D.R. Begun, C.V. Ward & M.D. Rose). Plenum Press, New York, 327-362.
- Kalb, J.E., Froehlich, T.J. and Bell, J.L. 1996. Filogeny of African and Eurasian Elephantoida of the Late Neogene. In: *The Proboscidean. Evolution and Paleocology of Elephants and their relatives* (Eds. J. Shoshani & P. Tassy). Oxford University Press, 101-117.
- Kappelman, J., Kelley, J., Pilbeam, D., Sheikh, K.A., Ward, S., Anwar, M., Barry, J.C., Brown, B., Hake, P., Johnson, N., Raza, S.M. and Shah, S.M.I. 1991. The earliest occurrence of *Sivapithecus* from the middle Miocene Chinji Formation of Pakistan. *Journal of Human Evolution*, **21**, 61-73.
- Kay, R.F. 1982. *Sivapithecus simonsi*, a New Species of Miocene Hominoid, with Comments on the Phylogenetic Status of the Ramapithecinae. *International Journal of Primatology*, **3**, 113-173.
- Kay, R.F. and Simons, E.L. 1983. A Reassessment of the Relationship between Later Miocene and Subsequent Hominoidea. In: *New Interpretations of Ape and Human Ancestry* (Eds. R.L. Ciochon & R.S. Corruccini). Plenum Press, New York, 577-624.
- Kordos, L. 1987. Description and reconstruction of the skull of *Rudapithecus hungaricus* Kretzoi (Mammalia). *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici*, **79**, 77-88.
- Kordos, L. 1988. Comparison of early primate skulls from Rudabánya (Hungary) and Lufeng (China). *Anthropologia Hungarica*, **20**, 9-22.
- Leakey, R.E. and Leakey, M.G. 1986. A new Miocene hominoid from Kenya. *Nature*, **324**, 143-146.
- Leakey, R.E., Leakey, M.G. and Walker, A.C. 1988. Morphology of *Afropithecus turkanensis* From Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, **76**, 289-307.
- Leakey, M.G., Leakey, R.E., Richtsmeier, J.T., Simons, E.L. and Walker, A.C. 1991. Similarities in *Aegyptopithecus* and *Afropithecus* Facial Morphology. *Folia Primatologica*, **56**, 65-85.
- Lowenstein, J.M. 1980. Immunosppecificity of fossil collagens. In: *Biogeochemistry of Amino Acids* (Ed. P.E. Hare). John Wiley, New York.

- Made, J. van der. 1997. Intercontinental dispersal events, eustatic sea level and Early and Middle Miocene Stratigraphy. *Mémoires et Travaux EPHE, Montpellier*, **21**, 75-81.
- Made, J. van der. 1999a. Intercontinental relationship Europe-Africa and the Indian Subcontinent. In: *The Miocene land mammals of Europe* (Eds. G. Rössner & K. Heissig). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 457-472.
- Made, J. van der. 1999b. Biometric trends in the Tetraconodontinae, a subfamily of pigs. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, **89**, 199-225.
- Made, J. van der and Ribot, F. 1999. Additional hominoid material from the Miocene of Spain and remarks on hominoid dispersals into Europe. *Contributions to Tertiary and Quaternary Geology*, **36**, 25-39.
- Martin, L. 1986. Relationships among extant and extinct great apes and humans. In: *Major Topics in Primate and Human Evolution* (Eds. B. Wood, L. Martin & P. Andrews). Cambridge University Press, Cambridge, 161-187.
- McCrossin, M.L. and Benefit, B.R. 1994. Maboko Island and the Evolutionary History of Old World Monkeys and Apes. In: *Integrative Paths to the Past: Paleoanthropological Advances in Honor of F.C. Howell* (Eds. R.S. Corruccini & R.L. Ciochon). Prentice Hall, New York, 95-122.
- Moyà-Solà, S. and Köhler, M. 1993. Recent discoveries of *Dryopithecus* shed new light on evolution of great apes. *Nature*, **365**, 543-545.
- Moyà-Solà, S. and Köhler, M. 1995. New partial cranium of *Dryopithecus* Lartet, 1863 (Hominoidea, Primates) from the upper Miocene of Can Llobateres, Barcelona, Spain. *Journal of Human Evolution*, **29**, 101-139.
- Moyà-Solà, S. and Köhler, M. 1996. A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great-ape locomotion. *Nature*, **379**, 156-159.
- Pickford, M. 1982. New Higher Primate Fossils From the Middle Miocene Deposits at Majiwa and Kaloma, Western Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, **58**, 1-19.
- Pickford, M. 1985. A New Look at *Kenyapithecus* based on Recent Discoveries in Western Kenya. *Journal of Human Evolution*, **15**, 113-143.
- Pickford, M. 1986. Hominoids from the Miocene of East Africa and the phyletic position of *Kenyapithecus*. *Zeitschrift für Morphologische Anthropologie*, **76**, 117-130.
- Pickford, M., Moyà-Solà, S. and Köhler, M. 1997. Phylogenetic implications of the first African Middle Miocene hominoid frontal bone from Otavi, Namibia. *Comptes Rendues Académie des Sciences, Paris*, **325**, 459-466.
- Pilbeam, D. 1966. Notes on *Ramapithecus*, the Earliest Known Hominid, and *Dryopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, **25**, 1-5.
- Pilbeam, D. 1982. New Hominoid skull material from the Miocene of Pakistan. *Nature*, **295**, 232-234.
- Pilbeam, D. 1996. Genetic and morphological records of the Hominoidea and hominid origins: A Synthesis. *Molecular Phylogenetic Evolution*, **5**, 155-168.
- Pilbeam, D.R. and Simons, E.L. 1965. Some problems of hominid classification. *American Scientist*, **53**, 237-259.
- Pilbeam, D., Meyer, G.E., Badgley, C., Rose, M.D., Pickford, M.H.L., Behrensmeyer, A.K. and Shah, S.M.I. 1977. New hominoid primates from the Siwaliks of Pakistan and their bearing on hominoid evolution. *Nature*, **270**, 689-695.
- Pilbeam, D.R., Barry, J.C., Behrensmeyer, A.K. and Ibrahim Shah, S.M. 1979. Miocene sediments and faunas of Pakistan. *Postilla*, **179**, 3-45.
- Pilbeam, D., Rose, M.D., Barry, J.C. and Shah, S.M.I. 1990. New *Sivapithecus humeri* from Pakistan and the relationship of *Sivapithecus* and *Pongo*. *Nature* **348**, 237-239.
- Preuss, T.M. 1982. The face of *Sivapithecus indicus*: description of a New, Relatively Complete Specimen from the Siwaliks of Pakistan. *Folia Primatologica*, **38**, 141-157.
- Raza, S.M., Barry, J.C., Pilbeam, D., Rose, M.D., Shah, S.M.I. and Ward, S. 1983. New hominoid primates from the middle Miocene Chinji Formation, Potwar Plateau, Pakistan. *Nature*, **306**, 52-54.
- Ribot, F. 1996. *Revisión del género Dryopithecus (Hominoidea, Homínidae) del Mioceno medio-superior y superior de Europa*. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona, 420 pp. (inédita).
- Ribot, F. y Gibert, J. 1995. Relaciones evolutivas del género *Dryopithecus*. *International Conference on Human Paleontology (Abstract)*, Orce, 1995, p. 83.
- Rose, M.D. 1994. Quadrupedalism in some Miocene catarrhines. *Journal of Human Evolution*, **26**, 387-411.
- Sarich, V.M. and Wilson, A.C. 1967. Rates of Albumin Evolution in Primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **58**, 142-148.
- Schwartz, J.H. 1997. *Lufengpithecus* and Hominoid Phylogeny: Problems in Delineating and Evaluating Phylogenetically Relevant Characters. In: *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations* (Eds. D.R. Begun, C.V. Ward & M.D. Rose). Plenum Press, New York, 363-388.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D. et Kunimatsu, Y. 2000. Un nouveau genre d'hominoïde du Miocène inférieur d'Afrique orientale: *Ugandapithecus major* (Le Gros Clark & Leakey, 1950). *Comptes Rendues Académie des Sciences, Paris*, **331**, 227-233.
- Sibley C.G. and Ahlquist, J.E. 1984. The phylogeny of the hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization. *Journal of Molecular Evolution*, **20**, 2-15.
- Simons, E.L. 1964. On the mandible of *Ramapithecus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **51**, 528-535.
- Simons, E.L. 1968. A source for dental comparison of *Ramapithecus* with *Australopithecus* and *Homo*. *South African Journal of Science*, **64**, 92-112.
- Simons, E.L. 1977. *Ramapithecus*. *Investigación y Ciencia*, **10**, 12-20.
- Simons, E.L. 1979. L'origine des hominidés. *La Recherche*, **10**, 260-267.

- Simons, E.L. 1980. Origin of genus *Homo*, from *Australopithecus* and from *Ramapithecus* or from an unknown form. *Colloques Internationaux du C.N.R.S. n° 599. Les processus de l'hominisation. L'évolution humaine, des faits. Les modalités.* Paris, 41-48.
- Simons, E.L. and Pilbeam, D.R. 1965. Preliminary revision of the Dryopithecinae (Pongidae, Anthroidea). *Folia Primatologica*, **3**, 81-152.
- Simpson, G.G. 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **85**, 1-350.
- Walker, A.C. and Andrews, P. 1973. Reconstruction of the Dental Arcades of *Ramapithecus wickeri*. *Nature*, **244**, 313-314.
- Ward, S. 1997. The Taxonomy and Phylogenetic Relationships of *Sivapithecus* Revisited. In: *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations* (Eds. D.R. Begun, C.V. Ward and M.D. Rose). New York, Plenum Press, 269-290.

Manuscrito recibido: 20 de octubre, 2000

Manuscrito aceptado: 26 de abril, 2001