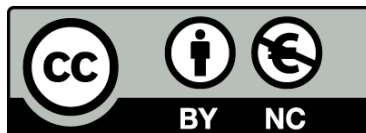


Implicacions filogenètiques i adaptatives de la variabilitat morfològica de la dentició dels primats Catarrhini actuals i fòssils

Beatriz Gamarra Rubio



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement- NoComercial 3.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento - NoComercial 3.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution-NonCommercial 3.0. Spain License.**

Implicacions filogenètiques i adaptatives de la variabilitat morfològica de la dentició dels primats Catarrhini actuals i fòssils

Memòria presentada per

Beatriz Gamarra Rubio

per optar al grau de

Doctor per la Universitat de Barcelona

Programa de Doctorat en Biodiversitat (2009-2010)

Dirigida per

Jordi Galbany i Casals

Center for the Advanced Study of
Hominid Paleobiology
Department of Anthropology
The George Washington University

Alejandro Martinez Pérez-Pérez

Professor Titular d'Antropologia Física
Dept. Biologia Animal, U. d'Antropologia
Universitat de Barcelona

Implicacions filogenètiques i adaptatives de la variabilitat morfològica de la dentició dels primats Catarrhini actuals i fòssils

Memòria presentada per

Beatriz Gamarra Rubio

per optar al grau de

Doctor per la Universitat de Barcelona

Dirigida per

Jordi Galbany i Casals

Alejandro Martinez Pérez-Pérez

Center for the Advanced Study of
Hominid Paleobiology
Department of Anthropology
The George Washington University

Professor Titular d'Antropologia Física
Dept. Biologia Animal, U. d'Antropologia
Universitat de Barcelona

Al Manel

i

a tothom que fa Ciència
malgrat les circumstàncies.



Índex

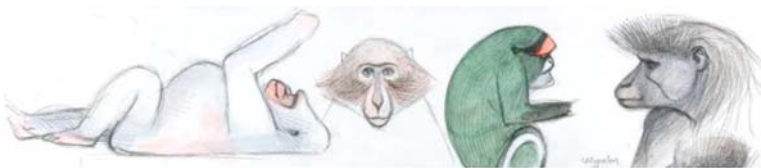
	pàg.
Agraïments	1
Prefaci	7
INTRODUCCIÓ	11
<hr/>	
1. Els Primats Catarrhini	13
1.1. Els primats: l'infraordre dels catarrins	13
1.1.1. Cercopithecoidea: distribució, característiques i dieta	15
1.1.2. Hominoidea: distribució, característiques i dieta	17
1.2. Dentició dels primats	18
1.2.1. Generalitats	18
1.2.2. Característiques de la dentició de primats Catarrhini	22
1.3. Els primats fòssils	25
1.3.1. Context geodinàmic i climàtic dels primats fòssils europeus del Miocè	26
1.3.2. Els primats fòssils euroasiàtics del Miocè i Pliocè	27
a. Família Pliopithecoidea	27
b. Família Hominoidea	30
Els dryopitecins	31
Els dryopitecins més orientals	35
Hominoïdeus asiàtics	36
Oreopithecus: l'últim Hominoidea europeu	37
Filogènia i taxonomia dels dryopitecins i l'origen dels grans simis actuals	39
1.3.3. Colobins fòssils: el cas de Mesopithecus	43
2. L'estudi de les dents	45
2.1. Importància de l'estudi de les dents	45

2.2. Morfologia dental: dieta o filogènia?	47
2.3. Tècniques d'estudi de la morfologia dental	49
2.3.1. Morfometria Geomètrica	49
a. Conceptes bàsics	50
Landmarks: definició i tipologia	50
Forma i espai de la forma	51
b. Superposició i distàncies Procrustes	52
c. Visualització dels canvis en MG	55
d. Mètodes per analitzar contorns	58
Semilandmarks	60
Anàlisis de Fourier	62
2.3.2. Estudis de la topografia dental	67
a. Morfologia dental vs desgast	69
b. Tècniques de topografia dental	70
Índex de Rellu de la corona dental	70
Complexitat oclusal	72
<u>OBJECTIUS</u>	<u>75</u>
<u>MATERIAL I MÈTODES</u>	<u>81</u>
3. Material	83
3.1 La mostra	83
3.2. Obtenció de la mostra	86
3.2.1. Rèpliques dental	86
3.2.2. Fotografies per MG en 2D	87
3.2.3. Escanejats de les dents per l'estudi de la topografia dental	89
4. Mètodes	90
4.1. Mètodes pels objectius metodològics	90

4.1.1. Anàlisi de Fourier	90
a. Càlcul de l'error intra.interobservador	91
b. Caracterització de la metodologia: sèries polars vs sèries el·líptiques i número òptim de punts	94
4.1.2. Comparació de tècniques morfomètriques	96
a. Adquisició de dades	97
b. Anàlisi estadístiques	101
4.2. Mètodes de caracterització de la morfologia dental	101
4.2.1. Anàlisi de la morfologia dental en 2D	102
a. Anàlisi de la senyal filogenètica	104
4.2.2. Anàlisi de la topografia dental	109
a. Càlcul del desgast i variables de la topografia dental	110
b. Anàlisi estadístiques	112
RESULTATS I DISCUSSIÓ	115
5. Resultats	117
5.1. Caracterització de la metodologia	117
5.1.1. Resultats de les anàlisis de Fourier	117
a. Error intra i inter-observador	117
b. Sèries polars vs sèries el·líptiques i número òptim de punts	122
Sèries polars de Fourier	122
Sèries el·líptiques de Fourier	126
Comparacions sèries polars i el·líptiques	128
c. Variabilitat morfològica dental dels catarrins a partir de l'anàlisi de sèries de Fourier	130
5.1.2. Comparació de tècniques morfomètriques	137
5.2. Morfologia dental en 2D	146

5.2.1. Variabilitat morfològica dels catarrins actuals	147
5.2.2. Senyal filogenètica i influència ecològica en la forma i mida de les molars	149
5.2.3. Arbres d'afinitats morfològiques incloent espècies actuals i fòssils	154
5.3. Topografia dental	156
5.3.1. Anàlisi del desgast de la mostra i relació amb les variables topogràfiques CRI i OPCR	156
5.3.2. Anàlisi de les variables topogràfiques	157
6. Discussió	167
6.1. Caracterització de la metodologia	167
6.1.1. Anàlisi de Fourier	167
a. Error intra i inter-observador	167
b. Comparació dels mètodes de Fourier	170
c. Variabilitat morfològica del contorn dental dels catarrins a partir de sèries de Fourier	171
6.1.2. Comparació de tècniques morfomètriques	173
6.2. Morfologia dental en 2D	175
6.2.1. Variabilitat morfològica i senyal filogenètica de les molars de catarrins	177
a. Morfologia vs genètica	177
b. Morfologia vs dieta	179
c. Morfologia vs genètica	180
6.2.2. Relacions filogenètiques entre les espècies actuals i fòssils del Miocè	181
6.2.3. Origen dels grans simis africans	185
6.3. Topografia dental	187
6.3.1. Influència del desgast en la topografia dental	187

6.3.2. Anàlisi de les variables topogràfiques	189
a. Diferències entre M1 i M2	189
b. CRI i dieta	190
c. OPCR i dieta	194
d. Relació entre les variables topogràfiques CRI i OPCR	196
6.3.3. Dietes dels espècimens fòssils	198
6.4. Síntesi	202
6.5. Perspectives de futur: noves anàlisis i noves tècniques	205
<u>CONCLUSIONS</u>	<u>211</u>
<u>BIBLIOGRAFIA</u>	<u>217</u>
Annex	CD



Agraiments

Algú em va dir una vegada que fer la Tesi és com una cursa de fons. Quina gran veritat! En el meu cas, el fet de només dedicar-m'hi en el meu temps lliure durant els darrers quatre anys fa que aquesta prova sembli més una cursa d'obstacles. Per aquesta cursa és necessari ser resistent, constant i tenir psicologia. Moltes vegades, si fos per l'alteta, giraria cua i *a otra cosa mariposa!*. Per això les persones que et van animant des de l'altre costat de la tanca mentre tu continues corrent juguen un paper important a l'hora de continuar la cursa. I com ja diu la dita *es de ser bien nacido ser agradecido*, he decidit agrair a totes les persones que en algun moment o altre m'han ajudat a seguir continuar.

En primer lloc vull agrair als meus dos directors de Tesi Alejandro Martínez Pérez-Pérez i al Jordi Galbany i Casals. A l'Alejandro, gràcies per acollir-me en el grup de recerca, confiar en mi i en ensenyar-me a ser crítica amb la feina. Quina raó tenies el primer dia que vaig picar la porta del teu despatx i em vas dir que el món de l'Antropologia no és fàcil!. Al Jordi, moltíssimes, moltíssimes gràcies per la teva paciència (crec que és infinita), els teus coneixements i les teves maneres de fer bé les coses. Has sigut un exemple en dedicació científica malgrat la impossibilitat de tenir una feina com a tal i m'has ensenyat a estimar la Ciència.

Aquesta Tesi, com tot a la vida, no hagués sigut possible sense la col·laboració amb altres persones. En primer lloc, vull agrair a l'Alejandro Romero de la Universitat d'Alacant. *Gracias por compartir conmigo tu capacidad creativa y la lluvia de ideas infinitas que hay en tu cabeza. Sin tu ayuda i las largas conversaciones telefónicas, la estadística i la edición de figuras continuaría siendo una materia pendiente en mi curriculum.* A les meves companyes de dents de Primats Mònica i Merche per prestar-se a col·laborar en l'estudi dels primats catarrins. *Gracias Mònica por compartir conmigo esa bondad que te caracteriza y Merche por transmitirme calma y tranquilidad.* A la Júlia per ensenyar-me moltes coses de Morfometria i acompanyar-me a Londres en la recollida de mostra (*Electricity!*). A Gaëlle *por compartir experiencias en Bruselas.* A Andrés *por poner un poco de música a la vida.* A la resta de

companys de grup Kasia, Eli, Bea, Ferran, Laura i Mohammad gràcies per les estones compartides.

Vull agrair als conservadors dels museus i col·leccions osteològiques visitades a Brusel·les (*Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*), Londres (*National History Museum*), Barcelona (*Museu de Zoologia*) i l'Institut Català de Paleontologia a Sabadell per permetre'm recollir part de la mostra emprada en aquesta Tesi. A la Màrie Charpentier del *Project Mandrillus* a Gabon: *merci beaucoup pour m'accueillir dans ton group et permettre d'avoir une expérience incroyable.*

Els amics i la família són com els espectadors dels estadis que, encara que no entenguin el teu patiment i la teva dedicació, estan sempre allà amb grans cartells de missatges d'ànims. Vull agrair a tots el meus *biofriends* (alguns, companys de cursa) per animar-me, recordar-me la dificultat de la meva cursa i fer-me valer. A les meves “nenes de Cornellà” que, malgrat no estar en el món de la Ciència, sempre han estat allà per escoltar-me i compartir moments d'evasió.

A la meva segona família, els companys i companyes de l'Estabulari de Bellvitge, on he passat moltes hores durant aquests quatre anys. Gràcies a la Pilar, Natacha, Montse, Puri, Loli, Pedro, Àlvaro, Lara, Mireia, Martha, Cèlia i Guillem per aguantar els meus deliris tesítics. Us agraeixo els tuppers i el pernil ens els moments de nivell màxim d'estrés! A la Bea i a l'Eddie per fer-me riure tant i compartir les mateixes inquietuds.

“*Bea, ¿cuando acabas de estudiar?*”. És una pregunta que he escoltat molt a casa i que, realment no sabia respondre. Vull agrair a la meva mare, Glòria, i Segundo per donar-me suport en tot. *Ya se que para vosotros siempre seré “la dentista de los primates” pero os quiero agradecer que, a pesar de mis momentos de mal humor i mis encierros en la cueva, siempre me habéis apoyado en todo. Y los tuppers de la mama!*. Al meu pare per preocupar-se tant de la meva evolució científica i aconsellar-me en tot moment. A la meva germana Gemma i al Marco per estar sempre allà. I les sessions de Catan! A la meva germana Noe vull agrair-li tot el seu suport des del principi fins al final, fent-me veure des d'una altra perspectiva els granets que feia muntanyes i felicitar-me en tots els

obstacles que anava superant. Al Marc, gràcies per estar sempre disposat a ajudar en el que faci falta. A la Victòria, Manolo i Pati pel seu càlid acolliment. *Gracias Victoria por tu apoyo incondicional i las largas conversaciones en ausencia de Manel.* A la Nina i al Merlin per la seva tendresa i grates distraccions. Als meus tiets Jesús i Aurora per fer-me veure que *todo llega*.

Però si haig d'agrair a una persona al llarg de tota aquesta experiència, aquesta es el Manel, company de cursa i de vida. Gràcies per TOT, per la paciència infinita, per ajudar-me a superar els obstacles i fer-me veure que la vida pot ser diferent sempre que un vulgui. Gràcies per esperar-me en la meta.

A totes,

Moltes gràcies!



Aquesta Tesi ha estat finançada pels projectes ministerials CGL2010-15340 *Adaptación y ambiente: modelos anatómicos y ecológicos de la dentición y el esqueleto en primates cercopitecoideos, hominoideos y poblaciones humanas cazadoras-recolectoras* (2011) i CGL2011-22999 *Medición de la tasa de cambio morfológico en relación con el cambio climático: modelos evolutivos en primates e implicaciones filogenéticas* (2012-2014), i al Grup d'Estudis d'Evolució Dels Homínids i d'altres Primats (2009SGR884) dintre del programa PIGC-Projectes de recerca per potenciar els grups de recerca consolidats (AGAUR, Generalitat de Catalunya) (2009-2013).

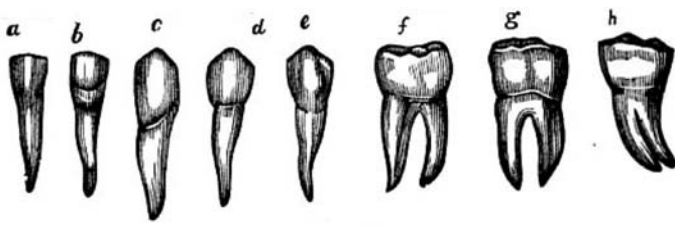


Prefaci

Aquesta Tesi Doctoral és el resultat de varis anys de feina realitzada a la Unitat d'Antropologia del Departament de Biologia Animal, a la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona. Aquest treball està organitzat seguint el format de Tesi "clàssica", tot i que alguns dels resultats que es presenten estan publicats i/o en fase de publicació.

En primer lloc es presenta una *Introducció* on s'exposen les característiques generals i dentals, en particular, de l'Ordre dels Primats, i diferents tècniques d'estudi de la morfologia dental, així com els *Objectius* de la Tesi. Degut a que aquest treball de recerca té dues fases, una d'exploració de la metodologia i una altra de l'aplicació d'aquesta a una àmplia mostra, els següents apartats es presenten diferenciant aquestes fases. En primer lloc, es descriuen els *Materials i mètodes* que s'han emprat per assolir els objectius de la recerca. A continuació es presenten tots els *Resultats* i es discuteixen en l'apartat de *Discussió* en el mateix ordre. Finalment s'exposen les *Conclusions* de tota la recerca i la *Bibliografia* emprada. A més a més, en la versió digital hi ha inclòs varis annexos que descriuen les dades obtingudes en els diferents apartats.





Introducció

1. ELS PRIMATS CATARRHINI

1.1. Els primats: l'infraordre dels Catarrinis

L'Ordre Primats és un grup molt divers de mamífers que va evolucionar probablement a partir d'un grup de mamífers insectívors ara fa 60 milions d'anys (Swindler, 1998; Ankel-Simons, 2007). És difícil definir els primats ja que no presenten una única característica que els diferenciï de la resta de grups de mamífers, així com ho fan, per exemple els rosegadors amb la seva dentició incisiva, els ungulats amb la reducció dels dígits de les seves extremitats, o l'estructura de les ales dels ratpenats (Swindler, 1998; Rasmussen, 2002). De fet, la definició de l'Ordre Primats és la combinació de trets compartits, cadascun dels quals es pot trobar de manera independent en altres ordres de mamífers (Ankel-Simons, 2007). Al mateix temps, els primats han mantingut una sèrie de trets pleisomòrfics (retencions ancestrals) en comptes d'adquirir apomorfies (caràcters derivats) com altres grups (Swindler, 2002). La diversitat d'aquest grup es recull en un gran número d'espècies actuals i fòssils agrupades en 69 gèneres, tot i que el número varia segons la font consultada (Goodman et al., 1998; Swindler, 1998; Grooves, 2001; Lehman & Fleagle, 2006; Fleagle, 2013). En l'actualitat aquestes estan distribuïdes en les zones tropicals i subtropicals d'Àfrica, Madagascar, Àsia i els Neotròpics (Lehman & Fleagle, 2006; Fleagle, 2013) (Fig.1).

L'Ordre Primats es divideix en diversos grups, entre els quals es troba l'Infraordre dels Catarrhini o catarrins (Fig. 2.). Els catarrins es caracteritzen per nombroses especialitzacions anatòmiques que els diferencien dels Platyrrhini o platirrins (micos del Nou Món), i és considerat el grup més primitiu dins del Subordre d'Anthropoidea. Entre d'altres adaptacions, les seves fosses nasals (d'aquí el seu nom) estan orientades verticalment i són més estretes que la dels platirrins, amb fosses més arrodonides i encarades lateralment (Fleagle, 2013). La seva dentició es caracteritza per tenir dues premolars en cada quadrant en comptes de les tres presents en micos del Nou Món, amb una fórmula dental de 2.1.2.3: 2 dents incisives (I1 i I2), 1 canina (C), 2 premolars (P3 i P4) i 3 molars

(M1, M2 i M3) (Swindler, 2002; Fleagle, 2013). En general, els catarrins actuals solen presentar mides més grans que els platirrins actuals, i inclouen espècies més folívores i terrestres (Fleagle, 2013).

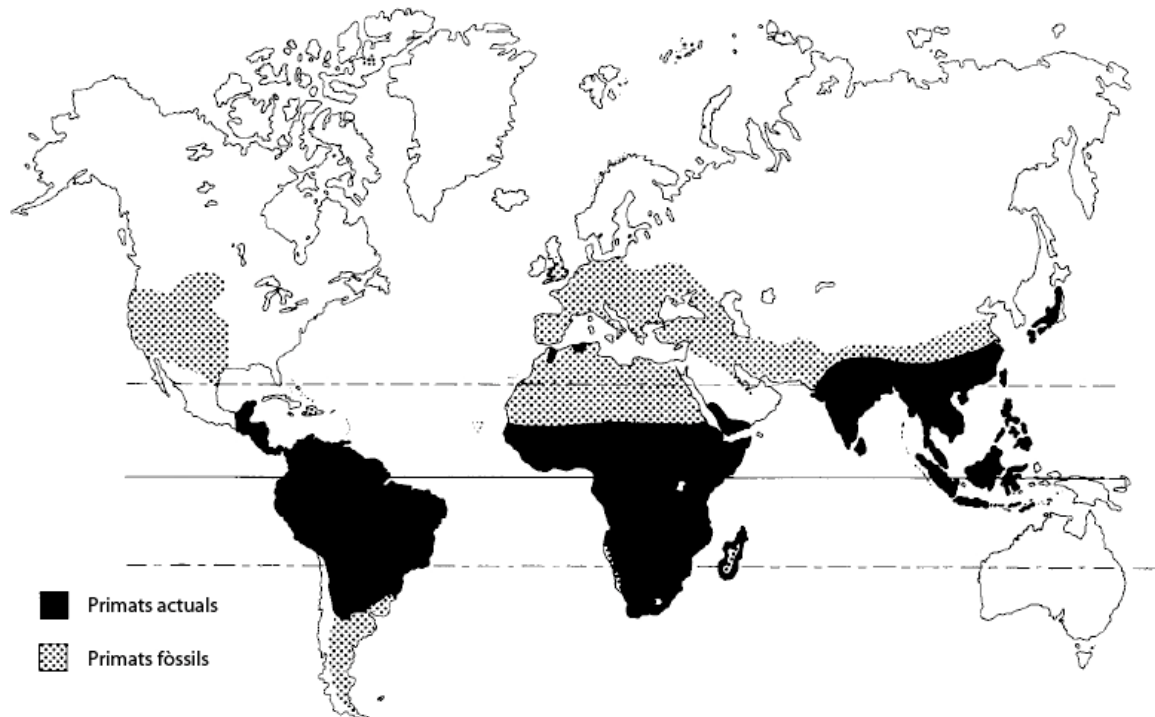


Figura 1. Distribució actual del primats vius i fòssils. Adaptació de Fleagle (2013).

El grup dels catarrins actuals està representat per dues Superfamílies, Cercopithecoidea i Hominoidea, les característiques de les quals es descriuen en els següents apartats.

A la present Tesi Doctoral s'ha optat per referir-se al grups de primats de la forma següent: cercopitecoïdeus (Superfamília Cercopithecoidea), cercopitecins (Subfamília Cercopithecinae), colobins (Subfamília Colobinae); hominoïdeus (Superfamília Hominoidea), homínids (Família Hominidae), homínins (Subfamília Homininae), pongins (Subfamília Ponginae); i hilobàtids (Família Hylobatidae) (Fleagle, 2013).

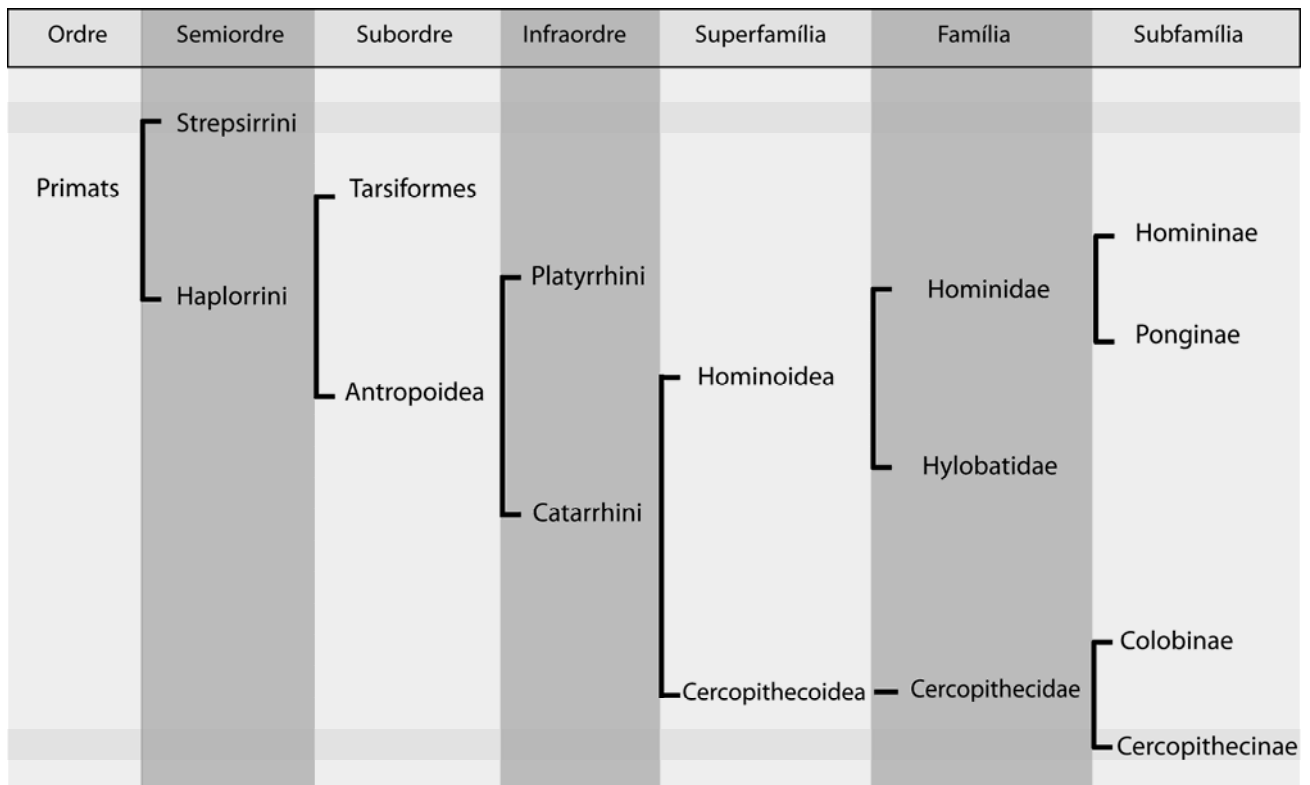


Figura2. Classificació general de l'Ordre Primats (Fleagle, 2013).

1.1.1. *Cercopithecoidea: distribució, característiques i dieta*

Els cercopitecoïdeus, o micos del Vell Món, conformen el grup més divers a nivell taxonòmic i es caracteritza per una sèrie de trets anatòmics que els distingeixen dels hominoïdeus (Fig. 3). Entre aquests trets diferenciadors, trobem una dentició característica (descrita amb detall en el següent apartat), fosses nasals estretes i manca de sinus maxil·lars. Postcranialment, els cercopitecoïdeus presenten tronc relativament més llargs, coixinets en les callositats isquials i la gran majoria d'espècies presenten una cua llarga (Fleagle, 2013). Els cercopitecoïdeus es troben presents a tota Àfrica i Àsia. A Europa estan representats per una petita població de mones a l'estret de Gibraltar (*Macaca sylvanus*), segurament introduïda (Fooden, 2007). En aquest grup es distingeixen dues Subfamílies: Cercopithecinae i Colobinae, les diferències de les quals estan relacionades amb les adaptacions alimentàries. Els cercopitecins es distribueixen principalment a Àfrica, tot i que un dels gèneres, *Macaca*, es troba també representat a Àsia i a Europa. Aquest grup és predominantment frugívor (Feeroz, 2012; Fleagle, 2013), tot i que també trobem espècies omnívores, i es

caracteritzen per tenir unes extensions tegumentàries a la part interior de les galtes amb la funció d'emmagatzemar aliment. La presència d'aquests sacs no altera la funció mastegadora, ni quan estan plenes ni quan estan buides (en aquest

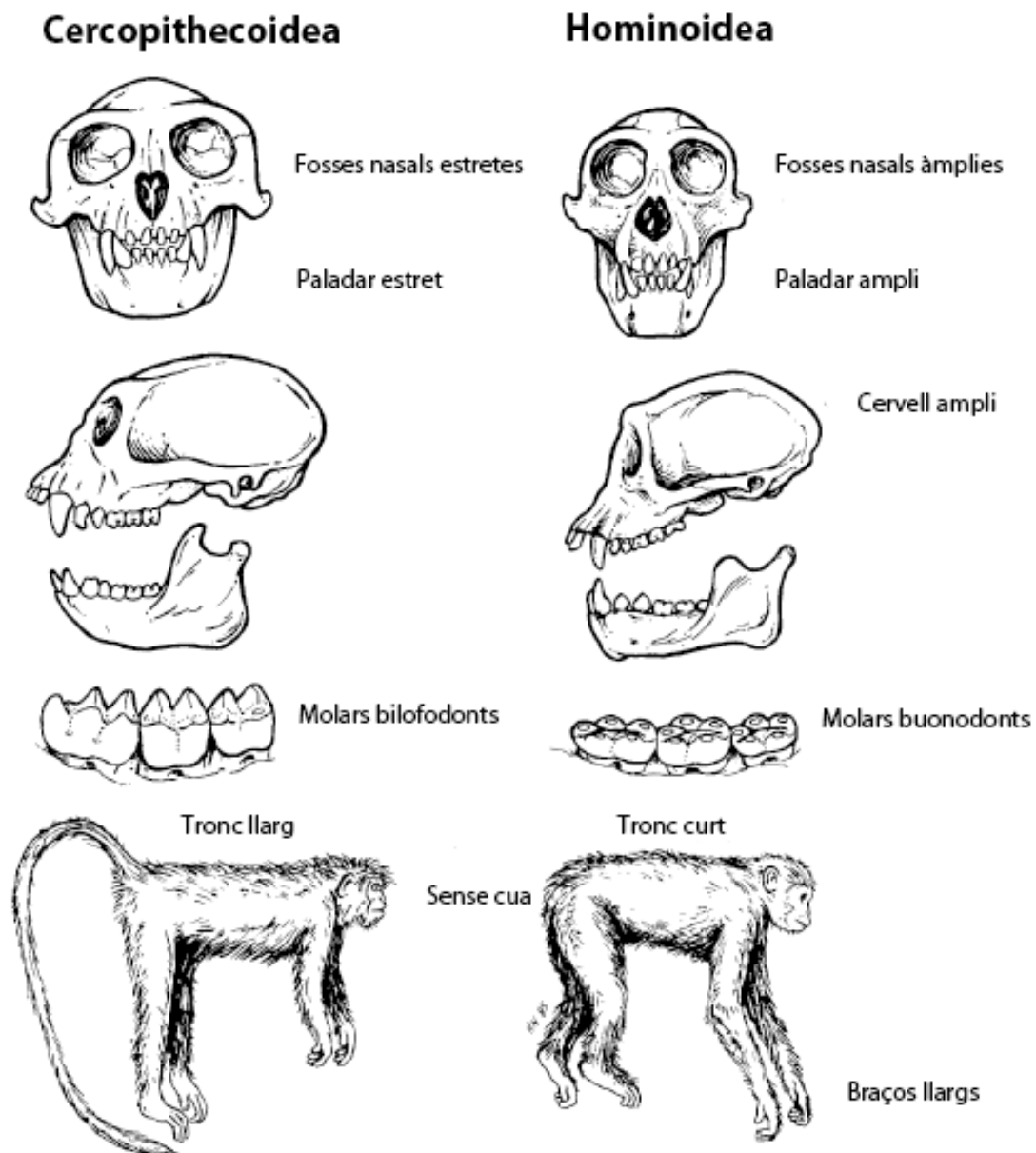


Figura 3. Trets diferenciadors generals entre hominoïdeus i cercopitecoïdeus. Imatge de Fleagle (2013).

cas es troben col·lapsades) (Warwick James, 1960). En general, els cercopitecins tenen les extremitats anteriors i posteriors de la mateix mida, amb polzes llargs i la resta de dits curts. Per contra, els colobins es troben tan al continent africà com asiàtic i són predominantment folívors (Moreno-Black & Maples, 1977; Kool,

1993; Fashing, 2000; Vandercone et al, 2012). Es caracteritzen per tenir estómacs complexes i saculats on retenen part de la flora bacteriana que els permet digerir la cel·lulosa. Postcranialment, es caracteritzen per tenir cues i extremitats posteriors relativament més llargues, i polzes generalment petits a vegades absents (Ankel-Simons, 2007; Fleagle, 2013).

1.1.2. Hominoidea: distribució, característiques i dieta

Els hominoïdeus, l'altre Superfamília de catarrins, són taxonòmicament menys diversos malgrat haver sigut un grup molt més divers i extens en el passat (Begun et al., 1997; 2012; Cameron, 1997; Rook et al., 2006; Alba et al., 2010a; Senut, 2010; Casnovas-Vilar et al., 2011; Alba, 2012). La seva distribució actual es redueix a selves tropicals i equatorials d'Àfrica i el sud-est asiàtic. Es diferencien anatòmicament de l'anterior grup per presentar una dentició més primitiva, paladars i narius àmplies, i cervell amb més capacitat. A nivell de l'esquelet postcranial, es caracteritzen per presentar una regió lumbar més reduïda, una expansió del sacre, absència de cua i extremitats anteriors relativament més llargues producte del seu comportament més suspensori en comparació amb els cercopitecoïdeus. Els hominoïdeus estan representats per dues famílies: Hylobatidae (gibons) i Hominidae (grans simis i humans). Els gibons estan distribuïts exclusivament al sud-est asiàtic i són taxonòmicament més diversos que els homínids. Anatòmicament, són els més petits dels simis, tot i que es caracteritzen per tenir les extremitats anteriors més llargues en relació a la seva mida corporal de tot l'Ordre. Retenen certs trets primitius més característics dels micos, com per exemple les callositats isquials, tot i ser més reduïdes (Ankel-Simons, 2007; Fleagle, 2013). Els homínids, per altra banda, estan representats per menys espècies. Exceptuant el gènere humà, la seva distribució es redueix a dues regions dels sud-est asiàtic, l'illa de Borneo i Sumatra (orangutans), i petites àrees de selva equatorial tropical africana (goril·les, ximpanzés i bonobos). A part de la seva gran mida, es diferencien dels hilobàtids per una dentició més robusta i una anatomia postcranial adaptada a una vida més terrestre i menys braquidora (Fleagle, 2013).

L'alimentació dels hominoïdeus varia segons el grup. En general, els grans simis són herbívors i mengen diferents proporcions de fruita i fulles (Fleagle, 2013). Els orangutans, per exemple, mengen bàsicament fruits madurs que contenen llavors dures, tot i que estan subjectes als canvis dràstics de disponibilitat dels recursos com a conseqüència del períodes de fructificació d'alguns arbres (Conklin-Brittain et al., 2001). Els ximpanzés i els gibons són especialistes en consumir fruits madurs, tot i que en el cas dels ximpanzés existeixen diferències en les proporcions consumides segons la població estudiada (Conklin-Brittain et al., 2001; Fleagle, 2013). Quan els fruits són escassos, consumeixen altres aliments com plantes herbàcies en el cas dels ximpanzés i majoritàriament fulles en el cas dels gibons (Pilbeam, 2002; Conklin-Brittain et al., 2001). La dieta dels goril·les també depèn de l'espècie o població considerada. Els goril·les de muntanya, *Gorilla beringei beringei*, són els grans simis més herbívors de tots, la dieta dels quals està composta per fulles, tiges i medul·la de plantes herbàcies, encara que prefereixen consumir fruits madurs quan hi ha disponibilitat (Rothman et al., 2007, 2008; Conklin-Brittain et al., 2001; Fleagle, 2013). Els goril·les de planura occidental, *Gorilla gorilla gorilla*, i el goril·la oriental, *Gorilla beringei graueri*, tenen dietes més diverses i amb un consum de fruits més elevat que els de muntanya (Rothman et al., 2006; Conklin-Brittain et al., 2001), tot i que en períodes de baixa disponibilitat consumeixen fulles i plantes herbàcies (Pilbeam, 2002; Doran-Sheehy et al., 2009; Conklin-Brittain et al., 2001).

1.2. Dentició dels primats

1.2.1. Generalitats

Les dents estan formades per teixits durs i densos, i tenen la funció bàsica de la masticació dels aliments. Addicionalment, poden presentar altres funcions, com poden ser agafar i sostenir, lluitar, esquinçar, arrencar o foradar, així que es poden considerar com a eines amb múltiples funcions (Swindler, 1998; Evans et al., 2007).

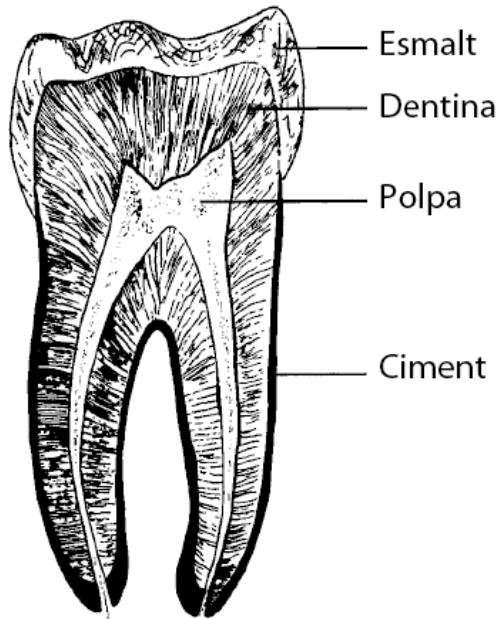


Figura 4. Estructures que formen part de les dents: una corona d'**esmalt** que cobreix la massa principal de la dent formada de **dentina**; el **ciment** que cobreix la dentina de l'arrel de la pròpia dent; i finalment la **polpa**.

Imatge modificada de Swindler 1998.

Les dents estan compostes per quatre elements (Fig. 4). L'**esmalt** es caracteritza per ser un dels materials biològics més durs de l'estructura d'un animal. La corona dental està recoberta duna capa d'aquest material hipermineralitzat (fosfat de calci inorgànic) en forma de prismes cristal·litzats, que poden variar en quan a la complexitat dels seus patrons, i proporciona una superfície externa dura a la dent (Lucas, 2004; Swindler, 2002; Ankel-Simons, 2007). El gruix d'aquesta capa varia en funció de les espècies, el qual ha sigut objecte d'estudi a nivell evolutiu i taxonòmic (Kay, 1981; Shellis et al., 1998; Schwartz, 2000; Shimizu, 2002; Martin et al., 2003; Grine et al, 2005; Vogel et al., 2008; Alba et al., 2010a). La **dentina** constitueix la major part de la dent. Està formada per un percentatge menor de material inorgànic i major de material orgànic (col·lagen) respecte l'esmalt i, per tant, és menys dura que aquest (Swindler, 2002; Ankel-Simons, 2007). La **cavitat polpar** o **polpa** està formada per teixit tou que conté els nervis i els vasos sanguinis per proveir els nutrients necessaris a les cèl·lules formadores de dentina, els odontoblasts (Swindler, 1998; Lucas, 2004). Finalment, el **ciment** recobreix l'arrel de la dent per sobre de la capa de dentina. Aquest material presenta un percentatge similar de col·lagen que els ossos i una duresa superior a la dentina (Swindler, 1998; Ankel-Simons, 2007).

Els primats, en comparació amb la resta de mamífers, es caracteritzen per tenir una dentició poc especialitzada, però amb suficients característiques derivades que permeten distingir especialitzacions alimentàries i adaptacions ecològiques (Pérez-Pérez et al., 2010). Com la resta de mamífers, els primats es caracteritzen per tenir una dentició de tipus heterodont (Swindler, 2002), és a dir, que les diferents dents presenten morfologies i funcions diferents (Fig. 5).

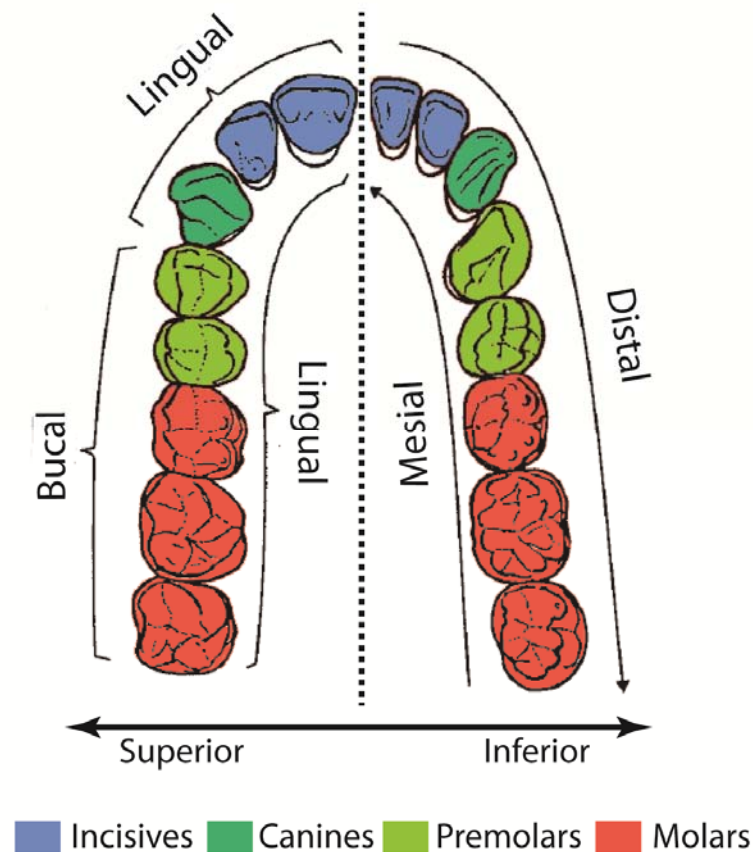


Figura 5. Representació de la dentició superior i inferior de goril·la amb la nomenclatura corresponent. Imatge modificada de Swindler 2002.

La dentició anterior, les incisives i habitualment les canines, es caracteritzen per tenir morfologies cisellants per tallar i traslladar el menjar a l'interior de la cavitat bucal en porcions més petites. D'aquesta manera, preparen l'aliment per ser triturat per la dentició posterior, premolars i molars, i pels posteriors processos químics que es donaran al llarg del sistema digestiu. Mecànicament, les molars presenten tres mecanismes per triturar l'aliment: picant i perforant l'aliment amb cúspides afilades; cisellant l'aliment en parts més reduïdes a través

de superfícies tallants amb forma de fulla; o molent l'aliment a mode de morter amb cúspides arrodonides i valls planes (Fleagle, 2013).

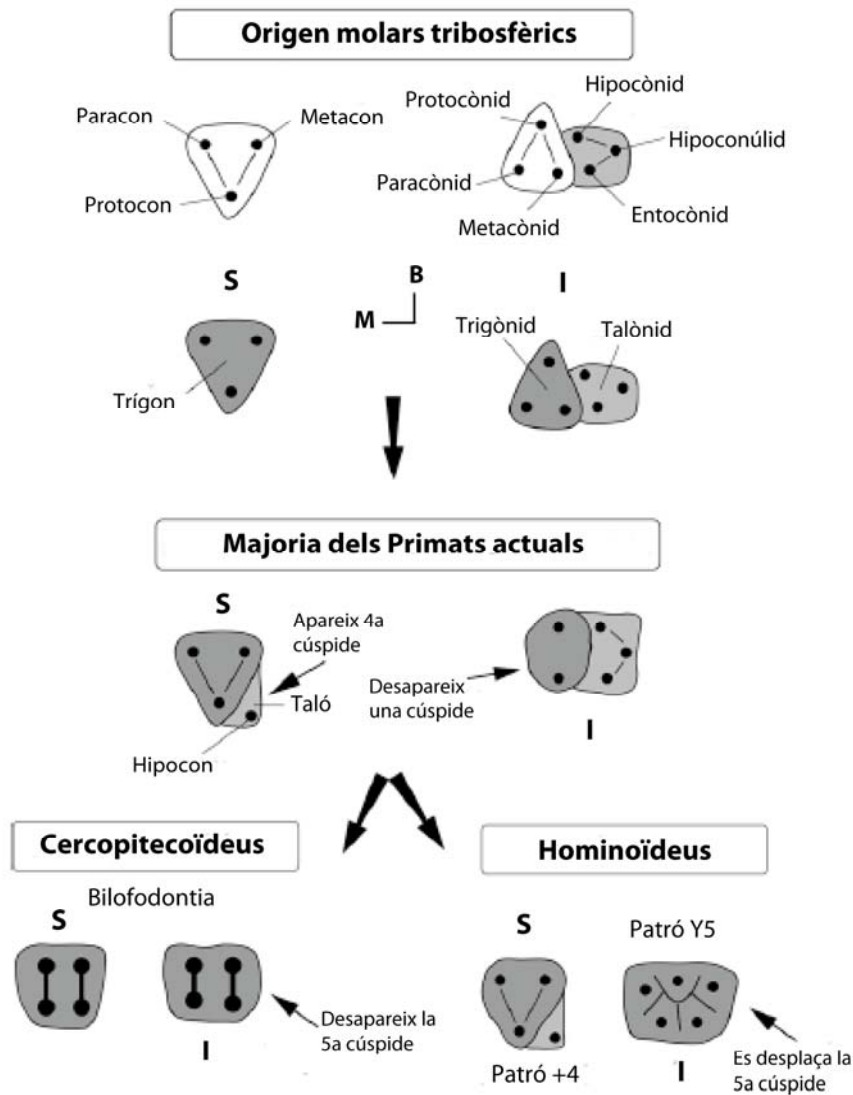


Figura 6. Origen i evolució de les molars inferiors i superiors. S: superior; I: inferior; B: bucal; M: mesial. Adaptació de Pérez-Pérez et al. (2010).

La morfologia bàsica de les molars dels mamífers consisteix en una estructura primitiva triangular o tribosfèrica, anomenada **trigon** (molars superiors) o **trigònid** (molars inferiors) formada per tres cúspides: **paracon**, **protocon** i **metacon**, en el cas de les molars superiors, i **protocònid**, **metacònid** i **paracònid** en les inferiors. En el primats, s'afegeix una àrea addicional, el **taló**, amb una quarta cúspide anomenada **hipocon** en les molars superiors (excepte en els cal·litrícids) i una estructura addicional a la part distal, anomenada **talònid**,

en les inferiors, caracteritzada per la presència de dos o tres cúspides (**hipocònid**, **entocònid** i **hipoconúlid**) (Pérez-Pérez et al., 2010; Fleagle, 2013). Aquesta estructura i morfologia inicial és modificada segons les històries evolutives i adaptatives dels diferents grups de primats (Fig. 6).

1.2.2. Característiques de la dentició dels primats Catarrhini

Un dels trets que diferencia els primats del grup dels cercopitecoïdeus dels hominoïdeus és la seva dentició. El tret que distingeix la dentició dels cercopitecoïdeus és la morfologia **bilofodonta** de les seves molars, tant superiors com inferiors. La seva morfologia consisteix en quatre cúspides altes, dues linguals (metacònid i entocònid, a les molars inferiors; protocon i hipocon en les superiors) i dues cúspides bucals (protocònid i hipocònid, en les inferiors, i paracon i metacon, en les superiors), unides per dues crestes paral·leles en sentit buco-lingual (Fig.7). Quan les molars superiors i inferiors entren en contacte oclusalment, les corresponents crestes encaixen a la perfecció permetent el tall dels aliments (Kay, 1977a; Swindler, 2002; Fleagle, 2013). Aquest tipus de morfologia és exclusiu dels Cercopithecoidea en els primats, però també d'altres grups de mamífers, com els tapirs, rinoceronts i alguns marsupials (Gregory, 1922; Jablonski, 1994; Ankel-Simons, 2007), fet que sembla estar relacionat amb una dieta de tipus folívora (Ankel-Simons, 2007). Les terceres molars es caracteritzen per presentar una cinquena cúspide, l'hipoconúlid, excepte en els gèneres *Cercopithecus* i *Erythrocebus* (Swindler, 1998; Ankel-Simons, 2007). Les diferències entre les dues Subfamílies recau en que els colobins presenten molars bilofodontes amb cúspides més altes i pronunciades com a adaptació a una dieta molt més folívora que els cercopitecins (Ankel-Simons, 2007; Fleagle, 2013).

En quan a la resta de la dentició, un tret destacable és la presència d'alts nivells de dimorfisme sexual en la dentició canina. Tan mascles com femelles posseeixen canines llargues, prominents i en forma de daga, tot i que en els mascles la mida d'aquests és considerablement superior i més notablement en espècies de locomoció terrestres com poden ser el papionins (Swindler, 1998; Ankel-Simons, 2007; Fleagle, 2013). En general, les canines s'utilitzen per

sostenir i preparar l'aliment, però en els mascles de locomoció terrestre i hàbitats oberts s'utilitzen com a mecanismes de defensa contra els depredadors, així com en comportaments agonistes entre mascles (Swindler, 1998). Les canines superiors es van esmolant a través del fregament del primer premolar inferior, que es caracteritza per tenir una única cúspide i una morfologia de tipus sectorial favorable al tall (Swindler, 2002). Les incisives, en canvi, tenen forma d'espàtula, la funció de les quals consisteix en preparar l'aliment per la posterior masticació (Ankel-Simons, 2007).

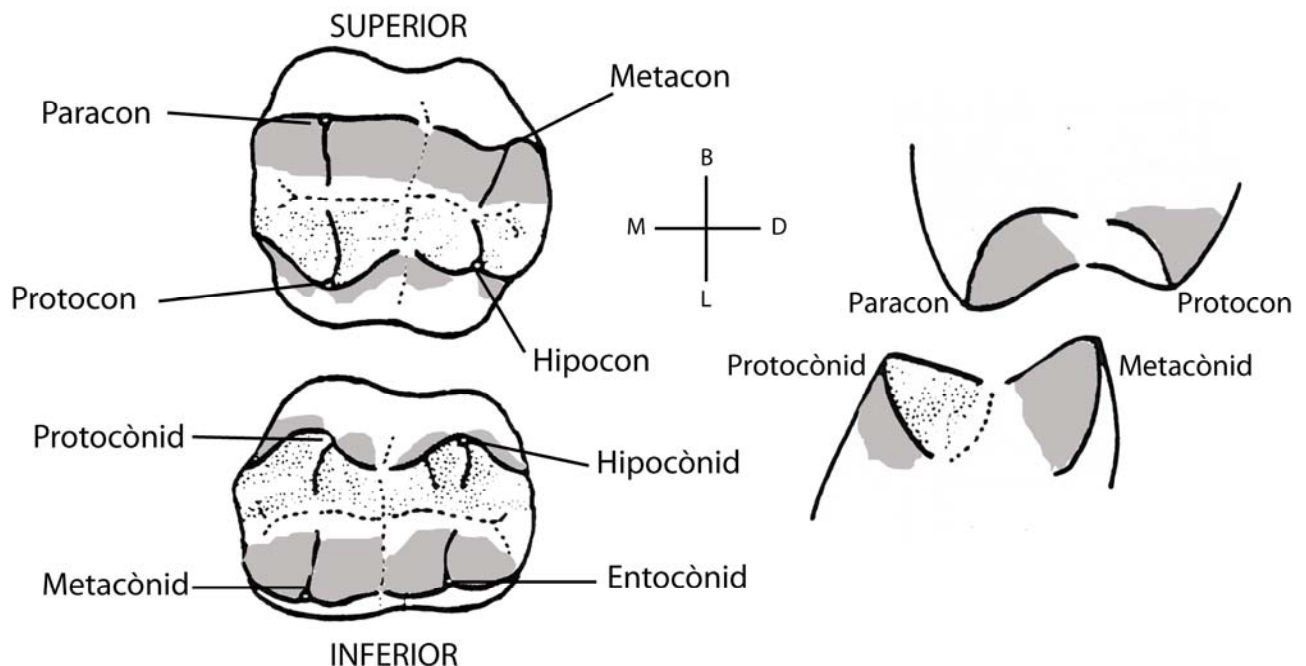


Figura 7. Dentició bilofodonta i oclusió de les molars dels cercopitecoïdeus. Imatge modificada de Kay (1977a).

Per una altra banda, els hominoïdeus es caracteritzen per una dentició molt més primitiva i generalitzada que les espècies Cercopithecoidea. Un dels trets diferenciadors amb els micos del Vell Món, són, un altre cop, les molars amb cúspides molt més arrodonides, anomenades **bunodontes**, i formes molt més arrodonides mesio-distalment. Totes les molars inferiors presenten cinc cúspides, dues linguals (metacònid i ectocònid) i tres bucal (protocònid, hipocònid i hipoconúlid). El tret diferenciador per excel·lència és el conegut patró Y-5 o dryopitecí de les molars inferiors (Fig. 8), descrit per Gregory (1916) en els

primats dryopitecins del Miocè (Swindler, 1998; Ankel-Simons, 2007). Aquest patró és present quan, observant la dent per la cara lingual, les cinc cúspides es troben separades pels solcs en forma de Y: la bifurcació dels dos braços superiors de la Y s'obren bucalment deixant el protoconid en una posició més mesial i l'hipoconúlid més distal; la base de la Y separa les dues cúspides linguals, el metaconid mesialment i l'entocònid distalment (Swindler, 2002; Ankel-Simons, 2007) (Fig. 8). Les molars superiors, en canvi, només presenten quatre cúspides i tenen una forma més quadrangular. Aquestes es caracteritzen per tenir un trígon format per tres cúspides (paracon, metacon i protocon) i un taló allargat amb la quarta cúspide (hipocon) (Swindler, 2002; Ankel-Simons, 2007; Fleagle, 2013).

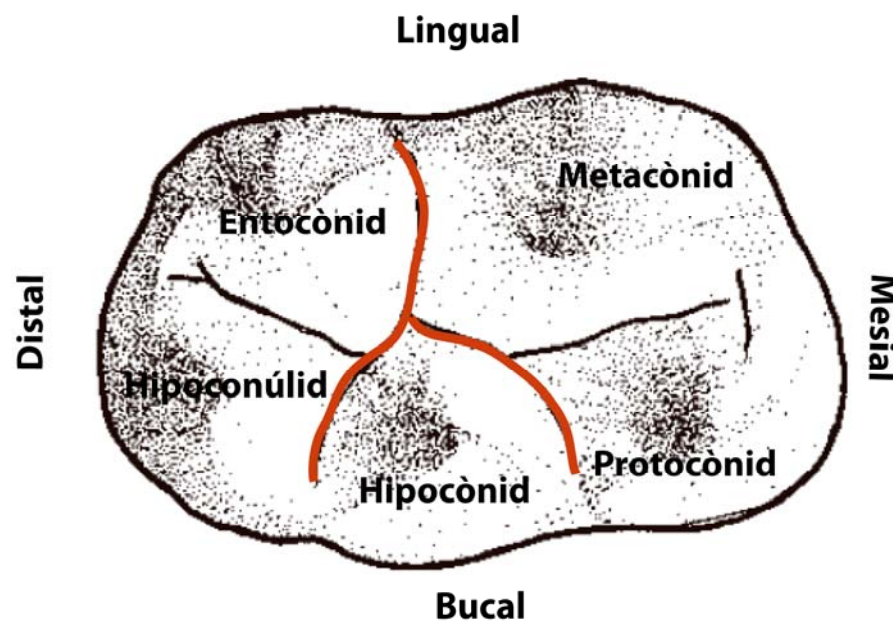


Figura 8. Patró Y 5 de les molars inferiors dels hominòideus.

La forma de les premolars inferiors en hominòideus varia dins del grup. Generalment, presenten dues cúspides, excepte la primera premolar dels hilobàtids (Ankel-Simons, 2007). En aquest darrer grup, aquestes solen ser més allargades que en la resta d'hominòideus amb forma de fulla tallant. Les premolars superiors presenten totes dues cúspides. Les incisives són relativament robustes i els canins solen presentar molta més varietat que els cercopitècids en quan a forma i grau de dimorfisme sexual, sobretot en els gèneres de *Pongo* i *Gorilla*, sent gairebé nul en hilobàtids (Ankel-Simons, 2007; Fleagle, 2013).

1.3 Els primats fòssils

El registre fòssil dels primats constitueix una font importantíssima de documentació de la diversitat i dels patrons biogeogràfics de famílies, gèneres i espècies que van viure en el passat. Moltes d'aquestes espècies són els ancestres de les espècies actuals, d'altres simplement representen taxons sense descendència en l'actualitat que reflecteixen la diversitat, l'ecologia i els ambients d'èpoques anteriors (Fleagle, 2002, 2013; Hartwig, 2002).

El registre fòssil permet reconstruir filogènies de les espècies actuals, incloent el nostre llinatge (Begun et al., 1997; Fleagle, 2002). Tal i com han demostrat diversos estudis, la incorporació d'espècies fòssils en anàlisis filogenètiques permeten interpretacions filogenètiques del grup més consistentes i en concordança amb filogènies moleculars de les espècies actuals (Stewart & Disotell, 1998; Santini & Tyler, 2004; Strait & Grine, 2004). Aquest fet és degut a que els fòssils proporcionen informació temporal sobre l'evolució del grup, convertint-se en eines de calibratge clau per estimar l'aparició de llinatges o trets morfològics particulars (Stewart & Disotell, 1998; Fleagle, 2013). A més, permeten examinar el canvi adaptatiu al llarg del temps i entendre l'evolució del trets morfològics de les espècies actuals (Fleagle, 2013).

Malauradament, en moltes zones geogràfiques on en l'actualitat hi ha una gran diversitat d'espècies de primats, com per exemple l'àrea equatorial d'Àfrica, es caracteritza per un registre fòssil pobre o absent. Aquest fet pot ser degut no només a una mala conservació dels fòssils, sinó també a que els sediments que contenen aquest fòssils no estan encara exposats a la superfície (Fleagle, 2002; Cote, 2004). El registre fòssil descobert fins ara és la punta de l'iceberg de la diversitat real del passat (Senut, 2010) i, en la majoria de casos, és del tot incomplet. Aquest fet dificulta en molts casos les interpretacions filogenètiques en relació a les espècies actuals, la qual cosa s'agreuja cada vegada que apareix un nou fòssil i s'han de realitzar noves interpretacions.

1.3.1. Context geodinàmic i climàtic dels primats fòssils europeus del Miocè

Malgrat tot, el registre fòssil ha permès descobrir evidències de l'existència d'una gran diversitat de formes de primats en zones desconegudes o inimaginables com és el cas dels simis i micos a Europa i Àsia (e.g., Begun et al., 1997; 2012; Cameron, 1997; Harrison & Gu, 1999; Hartwig, 2002; Rook et al., 2006; Alba et al., 2010a,b; 2012; Senut, 2010; Casnovas-Vilar et al., 2011), tot i que el continent euroasiàtic ha patit canvis climàtics i ambientals considerables durant els darrers 20 milions d'anys (Agustí et al., 1999a).

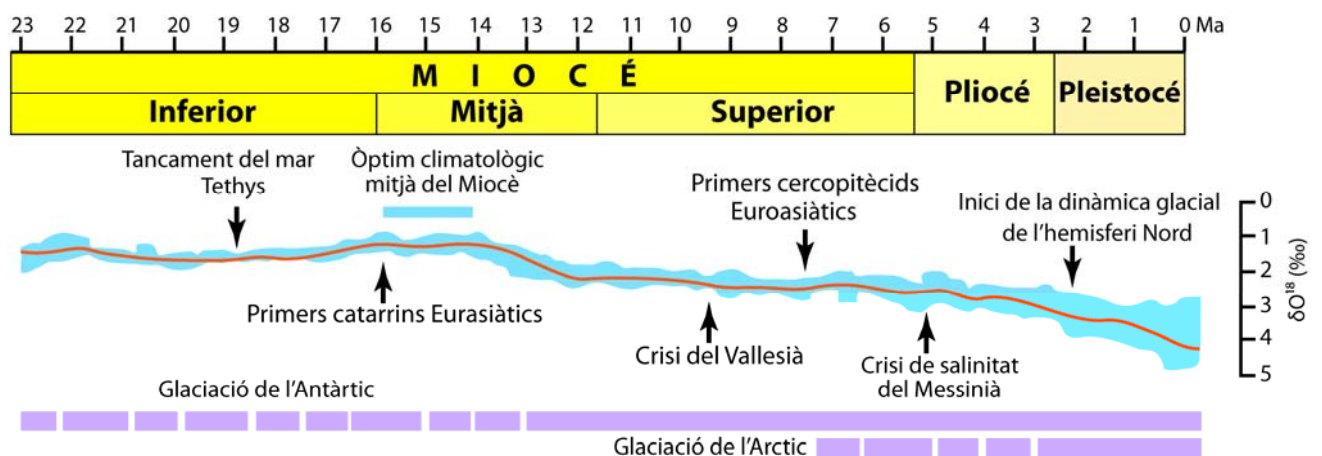


Figura 9. Representació cronològica dels principals processos climatològics durant el Miocè. Imatge modificada de Marigó et al. (2014).

En general, el Miocè (23- 5,3 Ma) (Fig. 9) es caracteritza per uns climes molt més càlids que l'època precedent, l'Oligocè (34-23 Ma). L'hàbitat d'aquests primats durant el Miocè Mitjà (16-11,6 Ma) es caracteritzava per unes condicions subtropicals al llarg de tot el continent europeu i oest d'Àsia (Eronen & Rook, 2004; Agustí, 2007). No obstant, és durant el Miocè Superior (11,6-5,3 Ma) quan es produeix un canvi climàtic global, amb canvis atmosfèrics, en la circulació oceànica degut a l'expansió del gel del continent Antàrtic i en l'orografia del moment, com l'elevació de l'Himàlaia i la formació de l'altiplà tibetà (Agustí et al., 1999b), comportant un canvi en la vegetació i, com a conseqüència, en les faunes del moment. D'aquesta manera, els boscos tropicals de laurisilves que caracteritzaven el continent europeu van ser reemplaçats per ecosistemes molt

més oberts, incloent estepes i sabanes, marcats per una alta estacionalitat i unes condicions més fredes i àrides. Associat a aquest canvi, es van produir canvis en el nivell del mar amb successius episodis de dessecació dels mars interiors del continent europeu, que van facilitar l'intercanvi de fauna entre el continent eurasiàtic i africà via la península Aràbiga (Conroy, 1990; Agustí et al., 1999a). Aquest canvi es va produir de forma gradual i progressiva d'oest a est (Cerling et al., 1997; Eronen & Rook, 2004; Agustí, 2007; Merceron et al., 2010). Aquest procés de substitució de faunes, especialment la dels primats europeus, es va agreujar amb la coneguda crisi del Vallesià al voltant de 9,6 Ma (Agustí & Moyà-Solà, 1990) on la fauna adaptada a temperatures càlides i condicions subtropicals, inclosos la majoria d'espècies d'hominoïdeus, van començar a desaparèixer del continent europeu d'oest a est (Agustí et al., 1999b). Aquest fet va coincidir amb l'extensió d'espècies de cercopitècids a l'Europa més oriental adaptades a aquests nous tipus d'ambients (Begun, 2005, 2007; Eronen & Rook, 2004; Agustí, 2007). En algunes àrees es van mantenir les condicions subtropicals favorables per a aquests primats catarrins, i es van convertir en un refugi temporal per a aquestes espècies (Andrews et al., 1996; Harrison & Rook, 1997; Begun, 2007). Finalment, aquest canvi va culminar amb la crisi de salinitat del Messinià que va comportar la dessecació total del mar Mediterrani al final del Miocè (5Ma) (Hsü et al., 1973; Clauzon et al., 1996; Krijgsman et al., 1999).

1.3.2. Els primats fòssils eurasiàtics del Miocè i Pliocè.

En aquest apartat es descriuen els grups de primats catarrins fòssils trobats en el continent euroasiàtic durant el Miocè i el Pliocè. Com en el cas dels catarrins actuals, es farà referència als membres de la Família Pliopithecoidea com pliopitecoïdeus, i dryopitecins als membres de la Subfamília Dryopithecinae.

a. Família Pliopithecoidea

Els pliopitecoïdeus van ser un grup de catarrins primitiu bastant divers que va viure durant el Miocè entre 17 i 7 Ma, des del nord-est d'Espanya fins l'est de la Xina (Andrews et al., 1996; Harrison & Gu, 1999; Begun, 2002; Alba et al.,

2010b; Marigó et al., 2014). Els fòssils trobats a la Xina, ara fa 17 Ma, representen els primers catarrins en migrar fora d'Àfrica (Harrison & Gu, 1999). Aquests es van dispersar per tot el continent eurasiàtic fins al voltant de 9 Ma (Fig.10), on les condicions tropicals i, per tant, el seu hàbitat, van desaparèixer d'Europa de forma progressiva fins la seva extinció (Harrison, 2013). Aquest grup, que no presenta descendents coneguts, es va caracteritzar per presentar mides corporals entre 3 a 20 kg, i per estar adaptats a dietes que van des d'espècies molt folívores a d'altres més eclèctiques capaces d'explotar fruits tendres i fulles joves (Andrews et al., 1996; Kay & Ungar, 1997; Ungar et al., 2004; Harrison, 2013).

Fins els anys setanta, els pliopitecoïdeus es relacionaven amb els hilobàtids (Zapfe, 1961; Simons, 1972; Simons & Fleagle, 1973) degut a les seves similituds en quan a mida i retenció de trets pleisomòrfics (Szalay and Delson, 1979; Harrison et al., 1991). A l'actualitat es consideren catarrins basals (Andrews et al., 1996; Harrison & Gu, 1999; Begun, 2002; Fleagle, 2013), tot i no presentar caràcters que els uneixin directament amb ells més enllà de la presència de dues premolars. En general, els pliopitecoïdeus es consideren membres molt primitius del grup, originats a l'Àfrica durant l'Oligocè a partir de formes que precedeixen la divisió de Cercopithecoidea i Hominoidea (Harrison & Gu, 1999; Begun, 2002; Harrison, 2013). Aquests primats poden estar relacionats o bé amb els catarrins actuals, ser un llinatge independent dels Propliopithecoidea (de l'Oligocè d'Egipte), o ser un clade germà dels actuals antropoides (platirrins i catarrins) (Begun, 2002). Malgrat els seus caràcters primitius, es caracteritzen per tenir una morfologia dental molt especialitzada (Harrison & Gu, 1999; Begun, 2002), similar a la del platirrins (Begun, 2002). Concretament, les molars són relativament llargues i estretes. A més, la major part de les molars inferiors es caracteritzen per presentar una estructura en forma de triangle a la part anterior del talònid, a excepció de l'espècie *Pliopithecus vindobonensis*, amb crestes oclusals ben desenvolupades (Andrews et al., 1996; Harrison & Gu, 1999; Fleagle, 2013).

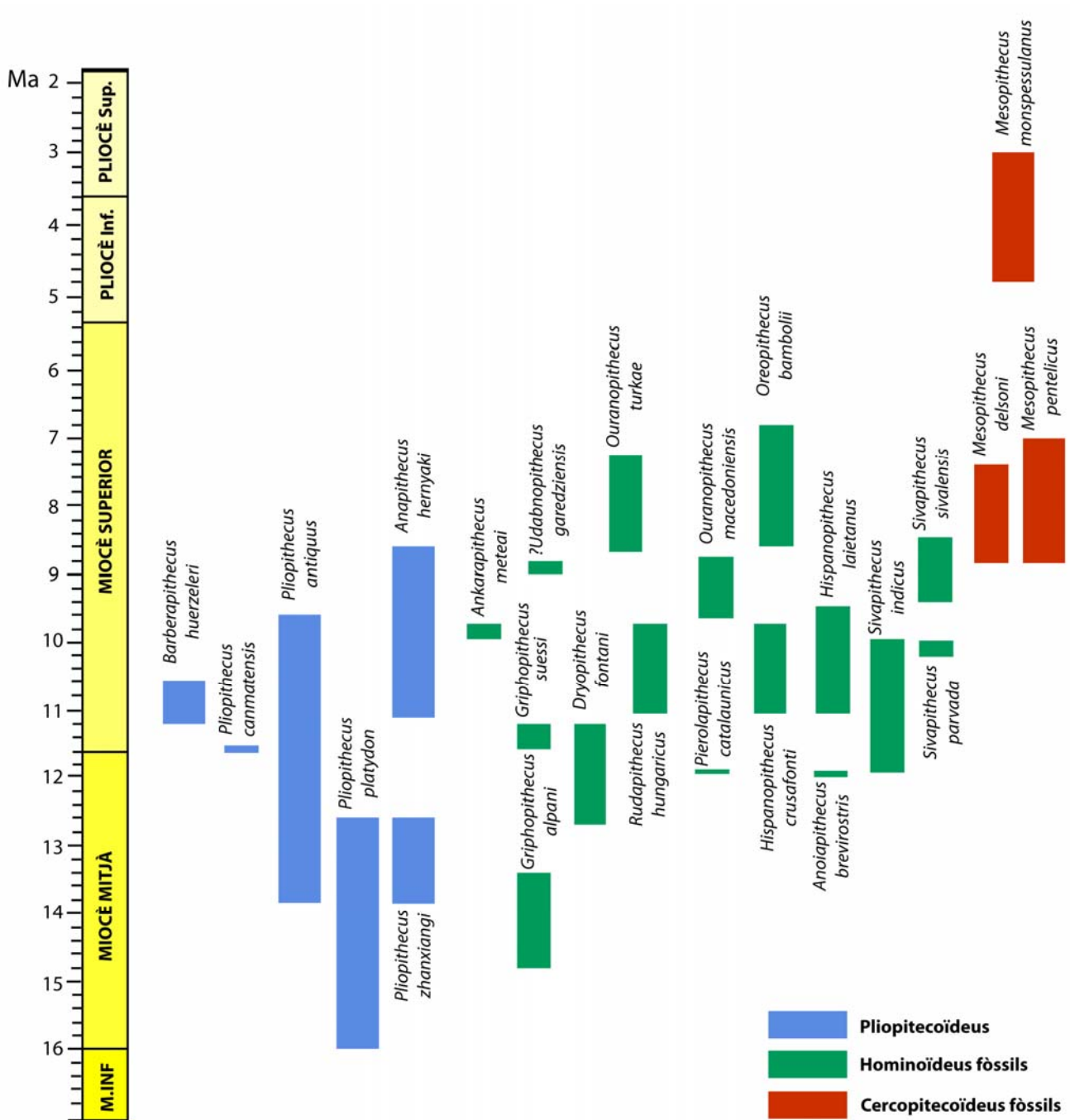


Figura 10. Representació dels pliopitecoïdeus, hominoïdeus i cercopitecoïdeus eurasiàtics que van viure durant el Miocè Mitjà fins al Pliocè Superior. Imatge modificada de Casanovas-Vilar et al. (2011) incloent les espècies de pliopitecoïdeus (Begun, 2002; Marigo et al., 2014) i del gènere *Mesopithecus* (de Bonis et al., 1990; Pradella & Rook, 2007; Koufos, 2009).

Els pliopitecoïdeus es divideixen en tres grups en base a la seva morfologia dental, tot i que les relacions filogenètiques entre ells i la naturalesa d'aquests no està resolta (Andrews et al., 1996; Harrison & Gu, 1999; Begun, 2002; Harrison, 2004; Alba et al., 2010b; Alba & Moyà-Solà, 2012). En general, es classifiquen

en dues famílies, Dionysopithecidae i Pliopithecidae. Aquesta última es divideix en dues subfamílies, Pliopithecinae i Crouzeliinae (Harrison & Gu, 1999; Begun, 2002).

Tot i haver estat un grup molt divers, caracteritzant-se per una radiació bastant reeixida i ser contemporanis amb els hominoïdeus, rarament es troben associats a les mateixes localitats (Andrews et al., 1996; Begun, 2002). Són excepcions els jaciments de Rudabánya (Hungria), Lufeng (Xina) i els de la conca del Vallès-Penedès (Andrews et al., 1996; Wu, 1987; Pan, 1988; Kordos & Begun, 2001; Armour-Chelu et al., 2005; Marigó et al., 2014).

b. Família Hominoidea

Durant el Miocè, els hominoïdeus van ser molt més diversos que a l'actualitat al llarg de tot el continent eurasiàtic (Moyà-solà & Köhler, 1995; Moyà-Solà et al., 2009b; Senut, 2010), no només a nivell taxonòmic sinó també en diferents nínxols ecològics (Fig.10) (Alba et al., 2010a).

El grup, que es va originar a principis del Miocè a partir d'un ancestre africà (Begun, 2002; Harrison, 2010; Senut, 2010), va aparèixer a Europa al voltant de 16,5 Ma a Alemanya i Turquia, amb el gènere *Griphopithecus* (Begun, 2002; Begun et al., 2003; Heizmann & Begun, 2001). El grup va patir una radiació molt diversa, sobretot a partir del Miocè Superior, afavorida per les condicions ambientals i geogràfiques (Fig. 11) (Begun, 2002; Senut, 2010). Aquests primats de diferents mides corporals, van adaptar-se a aquests nous ambients, i presentaven dietes i modes de locomoció diferents (Begun, 2009). Quan les condicions subtropicals van canviar i van donar lloc a ecosistemes més oberts i marcats per una alta estacionalitat, al voltant de 9,6 Ma, aquest grup es va veure obligat a migrar cap a altres zones més australs, refugiar-se en petits reductes de boscos tropicals o simplement extingint-se (Begun et al., 2012; Casanovas-Vilar et al., 2011). La seva extinció en zones més orientals d'Europa, coincideix amb l'aparició d'espècies de colobins com ara *Mesopithecus*. Aquest no és el cas de les àrees de l'Europa occidental, on l'extinció d'aquest grup de primats no va implicar el reemplaçament per altres espècies de primats (Agustí et al., 2003;

Begun, 2005, 2007; Eronen & Rook, 2004; Agustí, 2007). L'últim reducte d'hominoïdeu fòssil correspon a l'espècie endèmica *Oreopithecus*, que va sobreviure a Europa fins fa 7 Ma (Begun, 2007; Casanovas-Vilar et al., 2011).

Degut a l'àmplia diversitat del grup en aquest període i la controvèrsia suscitada a nivell taxonòmic i filogenètic (Moyà-Solà & Köhler, 1995; Begun et al., 1997, 2012; Cameron, 1997; Stewart & Disotell, 1998; Andrews & Bernor, 1999; Moyà-Solà et al., 2004, 2009a, 2009b; Begun & Nargolwalla, 2004; Begun, 2007, 2010; Alba et al., 2010a, 2012; Senut, 2010; Casanovas-Vilar et al., 2011) a continuació s'exposen les característiques dels grups emprats en aquesta Tesi i, en un apartat posterior, les principals relacions filogenètiques proposades.

Els dryopitecins

Els dryopitecins es consideren un grup d'hominoïdeus fòssils inclosos dintre del grup dels grans simis actuals (Moyà-Solà et al., 2009a,b; Begun, 2010; Casanovas-Vilar et al., 2011; Alba, 2012; Begun et al., 2012). Principalment es caracteritzen per presentar mides corporals entre 20-45 kg, amb un dimorfisme sexual relatiu que varia segons les espècies. Entre d'altres trets, la seva morfologia dental es caracteritza per presentar incisives robustes, canines comprimides, premolars i molars allargades medio-distalment, i M1 i M2 amb mides relativament similars (Begun, 2002, 2009).

El gènere *Dryopithecus* va aparèixer fa uns 11-12 Ma, al final del Miocè Mitjà, i està representat per varis espècimens del sud de França, Alemanya, Àustria, Geòrgia i Espanya (Begun, 1992, 2002; Moya-Solà et al., 2009b; Alba, 2012; Begun et al., 2012). Es tracta d'un dels primers dryopitecins en presentar trets característics del grans simis, bàsicament arboris-suspensors amb capacitat per subjectar i grimpar (Rose, 1997; Begun, 2002, 2010). La seva dentició es caracteritza per tenir esmalt prim, molars àmplies amb cúspides arrodonides, similars a la dels ximpanzés actuals (Begun, 2007). Des del seu descobriment, s'han atribuït varies espècies a aquest gènere, tot i que amb les darreres troballes aquest número d'espècies s'ha reduït considerablement, essent *Dryopithecus fontani* (Lartet, 1856) l'espècie tipus (Fleagle, 2013).

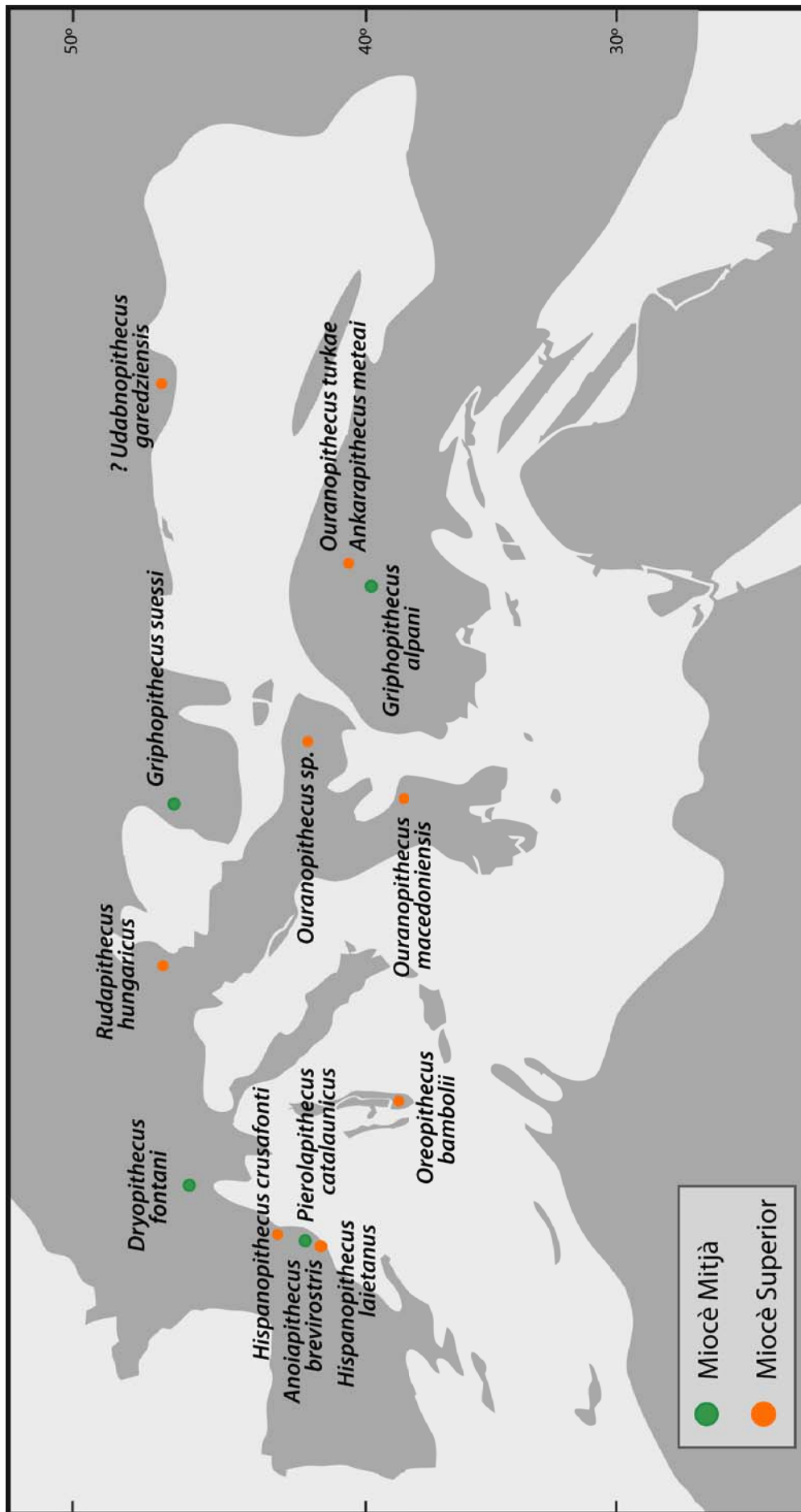


Figura 11. Radiació dels hominoïdeus pel continent eurasiàtic durant el Miocè Mitjà i Superior. Reconstrucció palinopàstica del Miocè Mitjà de Steininger & Rögl (1984).

Altres dryopitecins van aparèixer al final del Miocè Mitjà a la conca del Vallès-Penedès, com són *Pierolapithecus catalaunicus* (Moyà-Solà et al., 2004) i *Anoiapithecus brevirostris* (Moyà-Solà et al., 2009a) ara fa 11,9 Ma, també amb caràcters atribuïbles als grans simis (Begun et al., 2012).

Hispanopithecus és un altre gènere de dryopitecins que va aparèixer a principis del Miocè Superior entre 10 i 9,5 Ma (Alba, 2012; Marigó et al., 2014). Les primeres restes d'aquest taxó trobades a la conca del Vallès-Penedès van ser atribuïdes durant molts anys al gènere *Dryopithecus*, malgrat haver sigut referides a *Hispanopithecus* amb anterioritat (Villalta-Comella & Crusafont-Pairó, 1944). *Hispanopithecus laietanus*, l'espècie tipus, es coneix a partir de restes dentals, cranials i postcranials (Begun & Moyà-Solà, 1990, 1992; Moyà-Solà et al., 1992; Golpe Posse, 1993; Moyà-Solà & Köhler, 1995, 1996; Casanovas-Vilar et al., 2011; Alba et al., 2012). Aquesta espècie presenta unes proporcions de les extremitats i una sèrie d'adaptacions del tronc i de les mans similars a les dels orangutans (Moyà-Solà & Köhler, 1996; Almécija et al., 2007) indicant un tipus de locomoció suspensora (Begun, 2010). En general, presenta uns trets cranio-dentals molt més derivats que els dryopitecins del Miocè Mitjà, que tenen una condició moderna més propera als simis actuals (Alba, 2012). La dentició és bastant similar a la de *Dryopithecus*, amb incisives estretes però amb corones altes, i molars amb cúspides arrodonides i esmalt prim (Ungar, 1996; Begun 2002, 2009; Fleagle, 2013).

Altres espècimens fòssils trobats a la mateixa zona geogràfica s'han atribuït a aquest gènere, coneguts com *Hispanopithecus crusafonti* (Begun, 2009; Casanovas-Vilar et al., 2011; Alba, 2012), inicialment també classificat dins del gènere *Dryopithecus* (Begun, 1992).

Rudapithecus hungaricus és un dryopitecí fòssil que va viure fa 10 Ma durant el Miocè Superior a Rudabánya (Hongria) (Begun, 2002; Kordos & Begun, 2001a, 2002). Són moltes les restes, tant cranials com postcranials, que descriuen aquesta espècie (Begun, 1993; Kordos & Begun, 1997, 2001a,b; Begun & Kordos, 2011), les quals fins fa relativament poc temps s'inclouïen dins l'espècie *Dryopithecus branchoi* juntament amb altres restes dentals d'Alemanya, Àustria i

Geòrgia (Begun & Kordos, 1993; Begun, 2007). Aquesta espècie també ha sigut inclosa recentment al gènere *Hispanopithecus* per altres autors (Moyà-Solà et al., 2009b; Casanovas-Vilar et al., 2011), però en la present Tesi es mantindrà el nom dels seus descobridors. Entre d'altres trets, aquest simi fòssil es caracteritza per mides relativament més petites que els simis actuals, entre 20-40kg, probablement arbori i suspensor (Begun, 1993; Kordos & Begun, 2002; Begun & Kordos, 2011). Les seves característiques dentals són molt similars a les dels gèneres *Dryopithecus* i *Hispanopithecus* (Begun, 2010), entre les quals destaca una dentició canina més allargada i cúspides amb posicions més perifèriques (Begun, 2009).

Degut al seu esmalt prim, les cúspides àmplies i arrodonides de la dentició molar i els valors baixos del *shearing crest* (explicat en l'apartat 2.3.2.) de *Dryopithecus fontani* i *Hispanopithecus laietanus*, suggereixen que aquestes espècies haurien estat predominantment frugívores, sense especialitzacions per objectes durs o folivoria extrema (Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996, 1998; Alba et al., 2010a; Fleagle, 2013). Alba et al. (2010a) proposa que l'esmalt prim de *Dryopithecus fontani* podria ser una estratègia diferent per fer front a fruits durs sense la necessitat de tenir un gruix d'esmalt important, com en el cas dels pitècids (Martin et al., 2003). Les anàlisis de la microestriació oclusal (Ungar, 1996, 1998) també suggereixen que ambdues espècies eren frugívores. No obstant, anàlisis del patró de microestriació bucal i oclusal demostren que *Hispanopithecus laietanus* podria haver consumit recursos tròfics abrasius tals com plantes herbàcies, fulles, medul·les i escorces, així com fruits suculents com ho fan els goril·les en l'actualitat (Galbany et al., 2005; DeMiguel et al., 2014). Aquesta última interpretació és consistent amb la reconstrucció ambiental del seu hàbitat, que hauria estat format per boscos humits molt densos i uniformes, amb algunes àrees més obertes i àrides que començaven a aparèixer per Àsia Menor i l'Est d'Europa (Eronen & Rook, 2004; Marmi et al., 2012), i amb la presència d'hipoplàsies (desenvolupament deficient d'un òrgan o teixit) a la dentició anterior, demostrant períodes d'estrès nutricional estacional on els recursos

tròfics habituals d'aquesta espècie començaven a minvar degut al canvi climàtic (Eastham et al., 2009; Marmi et al., 2012).

S'ha interpretat a *Rudapithecus hungaricus* com a frugívor, igual que els anteriors dryopitecins, així com ho suggereixen les proporcions de les cúspides i les anàlisis del seu *shearing crest* i microestriació dental (Ungar, 1996; Kay & Ungar, 1997). Anàlisis de la forma dental de les incisives (Deane et al., 2013) i de les dimensions mandibulars (Pitirri et al., 2009) han revelat el paper de la dentició anterior en el processament d'aliments durs (e.g., l'extirpació del pericarpi protector dels fruits de consistència dura), suggerint que *Rudapithecus* hauria explotat aquest tipus de fruits quan els fruits de consistència més tova estaven esgotats (Deane et al., 2013). Els estudis paleoambientals indiquen que l'hàbitat de *Rudapithecus* es va caracteritzar per la presència de paisatges de boscos densos amb àrees menys productives (Merceron et al., 2007) i un major grau d'estacionalitat que les típiques zones tropicals i subtropicals d'avui dia (Begun, 2009).

Els dryopitecins més orientals

Degut a les condicions canviants del final del Miocè Superior, van aparèixer a l'Europa més oriental formes més robustes adaptades a ambients més oberts i estacionals. És el cas del gènere *Ouranopithecus*, amb les espècies *O. macedoniensis* i *O. turkae*, homínids que van viure entre 9-10 Ma i 7,4-8,7 Ma al nord de Grècia i Turquia respectivament (Bonis et al., 1975; Bonis & Melentis, 1977; Bonis & Koufos, 1993; Sevim et al., 2001; Güleç et al., 2007) i sembla ser que en altres àrees d'Europa com Bulgària (Spasov et al., 2012). Es tracta d'homínids grans (50-70 Kg) amb caràcters morfològics similars a *Dryopithecus*, tot i que amb un aparell masticatori molt més robust (Begun & Kordos, 1997; Begun, 2002). A nivell dental, es diferencien de la resta de dryopitecins en presentar un gruix d'esmalt dental bastant considerable (Kay, 1981; Ungar & Kay, 1995), molars relativament grans (megadòncia), amb cares oclusals planes i cúspides més àmplies i arrodonides, incisives relativament més llargues mesio-distalment i els mascles presentaven canines superiors més petites (Begun &

Kordos, 1997; Begun, 2007, 2009). Aquesta robustesa en els seus trets va ser interpretada pels autors com a sinapomorfies compartides amb les formes més robustes d'*Australopithecus*, els parantrops (Bonis et al., 1990; Bonis & Koufos, 1993, 1997; Koufos, 2007). En canvi, altres autors consideren que es tracta d'homoplàxies (caràcters adquirits de forma independent) relacionades amb l'estratègia alimentària i, per tant, amb l'aparell masticatori. Aquesta segona interpretació és més veraç perquè quan es tenen en compte altres caràcters, el gènere *Ouranopithecus* apareix com a grup germà dels simis africans i humans (Begun & Kordos, 1997; Begun, 2007, 2009; Güleç et al., 2007; Begun et al., 2012). És per això que autors com David Begun l'inclouen dins del grup dels dryopitecins (Begun, 2002, 2009, 2010).

L'estratègia alimentària d'*Ouranopithecus* s'ha interpretat, a partir dels caràcters robustos abans esmentats i les anàlisis de microestriació dental i morfologia oclusal, com una dieta més abrasiva i formada per objectes resistents. Aquesta dieta inclouria fruits durs, arrels, rizomes, joncs, tubercles, llavors i gramínies (Ungar, 1996; Bonis & Koufos, 1997; Kay & Ungar, 1997; Ungar et al., 2004; Merceron, 2003; Merceron et al., 2005a; DeMiguel et al., 2014), com a resposta a una adaptació a ambients molt més oberts i una marcada estacionalitat (Bonis et al., 1999; Bonis & Koufos, 1997; Merceron et al., 2005b).

Altres formes robustes que van viure a l'Europa més oriental són *Ankarapithecus* a Turquia (Alpagut et al., 1996; Kappelman et al., 2003) ara fa 9,6-9,9 Ma (Casanovas-Vilar et al., 2011) i *Udabnopithecus* a Geòrgia (Gabunia et al., 2001), descrit a partir de fragments maxil·lars, entre 9 i 8,7 Ma (Casanovas-Vilar et al., 2011).

Hominoïdeus asiàtics

Entre els hominoïdeus que van viure durant el Miocè Superior al continent asiàtic destaca el gènere *Sivapithecus*. Aquest grup es coneix principalment per nombroses restes craniodentals i postcranials de jaciments de les muntanyes Siwalik al nord-est de l'Índia, Pakistan i Nepal datades entre 12 i 7,5 Ma (Barrey et al., 2002; Kelley, 2002). S'han descrit tres espècies a partir d'aquestes restes,

S. sivalensis (Pilbeam, 1982), *S. indicus* (Pilgrim, 1910) i *S. parvada* (Kelley, 1988) diferenciades bàsicament per la seva mida corporal (Kelley, 2002). És generalment acceptat que *Sivapithecus* forma el clade germà del gènere *Pongo* (e.g. Ward, 1997; Kelley, 2002; Pilbeam, 2002; Begun, 2007; Begun & Kivell, 2011), encara que presenta trets més robustos. Les corones dentals dels canins són més curtes i robustes. La dentició postcanina es caracteritza per ser gran, amb un gruix d'esmalt dental important, cúspides baixes i arrodonides, i morfologia oclusal plana, sense les característiques crenulacions dels orangutans, i molt més similar a la dentició de formes robustes australopitecines i *Ouranopithecus* (Ward, 1997; Begun, 2005, 2007). Per aquests trets, s'ha suggerit que *Sivapithecus* hauria consumit preferentment objectes durs, com fruits secs i resistents i/o escorça (Flegale, 2013), similars als orangutans (Nelson, 2003), tot i que anàlisis de la microestriació dental indiquen una dieta similar a la dels ximpanzés, formada per fruits tous (Covert & Kay, 1981; Teaford & Walker, 1984). El tipus de locomoció característica d'aquest gènere no està del tot aclarit i ha sigut objecte de moltes controvèrsies (e.g. Pilbeam et al., 1990; Rose, 1997; Ward, 1997; Madar et al., 2002; Begun & Kivell, 2011). *Sivapithecus* presenta una combinació de trets morfològics no trobats en els orangutans actuals ni en cap altre hominoïdeu fòssil o actual (Begun, 2007; Begun & Kivell, 2011). Malgrat que existeixen diferents opinions, aquest hominoïdeu es considera arbori i amb locomoció quadrúpeda pronògrada, en comptes de l'ortògrada suspensora característica dels orangutans (e.p., Pilbeam et al., 1990; Rose, 1997; DeSilva et al., 2010; Begun & Kivell, 2011).

Existeixen altres hominoïdeus fòssils asiàtics, com els gèneres *Gigantopithecus*, *Lufengpithecus* i *Khoratpithecus*, però estan fora de l'objectiu de la present Tesi.

Oreopithecus: l'últim Hominoidea europeu

L'enigma de tots els fòssils europeus del Miocè Superior trobats fins ara el trobem en l'espècie *Oreopithecus* (Gervais, 1872), un hominoïdeu fòssil insular que va viure a la paleo-bioprovincia Tusco-Sardenya entre 9-7 Ma (Delson,

1986; Harrison & Rook, 1997; Köhler & Moyà-Solà, 1997; Rook et al., 2000, 2004; Moyà-Solà et al., 2005; Begun, 2007; Williams, 2008). Es tracta d'un dels primats fòssils del Miocè Superior europeu més ben representat tant a nivell cranio-dental com postcranial, encara que la seva història evolutiva i relació filogenètica amb els altres catarrins no està resolta (Delson, 1986; Harrison & Rook, 1997; Begun, 2007; Begun et al., 2012). Probablement, *Oreopithecus* va ser l'últim supervivent de la gran radiació dels hominoïdeus durant el Miocè a Europa. Mentre la resta d'hominoïdeus s'extingien a causa del canvi climàtic iniciat amb la crisi del Vallesità (9,8 Ma) (Agustí & Moyà-Solà, 1990), *Oreopithecus* va sobreviure segurament pel seu aïllament en els boscos tropicals romanents i gràcies a les seves adaptacions morfològiques (Rook et al., 2000; Williams, 2013). Aquest primat es va extingir al voltant de 7 Ma quan la paleobioprovincia Tuscano-Sardenya es va unir a l'actual península itàlica (Rook et al., 2006; Casanovas-Vilar et al., 2011).

Oreopithecus s'ha classificat com a cercopitecoïdeu (Simpson, 1945, Delson, 1979), simi basal relacionat estretament amb *Dryopithecus* (Harrison & Rook, 1997), membre del clade format per *Pongo* i la resta d'hominoïdeus fòssils europeus del Miocè Superior (Moyà-Solà & Köhler, 1997; Alba et al., 2001), com a hominoïdeu basal però no relacionat amb els altres simis eurasiàtics (Begun et al., 1997; Begun, 2002), o fins i tot com a homínid relacionat amb els primers homínids africans (Hürzeler, 1958, 1960; Williams, 2008). Tot i aquesta controvèrsia, avui dia s'accepta a *Oreopithecus* com a hominoïdeu relacionat amb els grans simis (Harrison & Rook, 1997; Moyà-Solà & Köhler, 1997; Begun, 2002; Rook et al., 2004). Es caracteritza per retenir una sèrie de caràcters primitius i d'altres únics, probablement degut a un període llarg d'evolució endèmica insular i separació geogràfica d'altres competidors (Harrison & Rook, 1997; Begun, 2002). Els seus trets més destacables són, en primer lloc una dentició particular. En general, les seves dents són proporcionalment petites (Rook et al., 2004; Alba et al., 2001), i presenta molars d'esmalt prim, amb cúspides altes que recorden a la condició bilofodonta dels cercopitècids (Begun, 2007). Les molars inferiors presenten una cúspide central, centrocònid,

connectada per les quatre cúspides principals a través de crestes ben desenvolupades (Begun, 2002, 2007). Les seves característiques postcranials indiquen que *Oreopithecus* era un primat arbori amb un mode de locomoció suspensora (Begun et al., 2012), encara que altres autors han suggerit un mode de locomoció bípeda (Köhler & Moyà-Solà, 1997; Williams, 2008).

La morfologia del crani i la dentició d'*Oreopithecus* estan probablement relacionades amb una adaptació a una dieta folívora (Begun, 2007), així com ho atesten estudis de la morfologia cranio-dental i de la microestriació de les seves molars (Salazay & Delson, 1979; Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996; Carnieri & Mallegni, 2003; Williams, 2008, 2013), semblants a la dels colobins. Les seves molars es caracteritzen per presentar un alt quocient de *shearing crest*, en concordança amb una dieta rica en fibra (Kay & Ungar, 1997). Altres caràcters com la cresta sagital, que implica un gran desenvolupament dels músculs temporals, mandíbula robusta i cervell petit, són congruents amb una dieta folívora (Begun, 2002, 2007). No obstant, estudis de la microestriació bucal i oclusal, i de la microtextura dental suggereixen la possibilitat de que *Oreopithecus* es caracteritzés per una dieta més àmplia que incloïa una varietat significativa de material abrasiu, en comptes de l'exclusivitat de les fulles (Galbany et al., 2005; Williams, 2013; DeMiguel et al., 2014).

Filogènia i taxonomia dels dryopitecins i l'origen dels grans simis actuals

Com s'ha comentat en apartats anteriors, el grup dels dryopitecins ha suscitat molt de debat en quan a la seva relació amb els catarrins actuals, especialment amb el grup dels grans simis actuals i humans. Tots els autors coincideixen que aquest grup està relacionat amb els grans simis actuals i que s'han originat a partir d'alguna forma africana del Miocè Mitjà (Andrew & Bernor, 1999; Moyà-Solà et al., 2009b; Alba, 2012; Begun et al., 2012). No obstant, a dia d'avui no hi ha un consens de la taxonomia del grup i de les possibles relacions filogenètiques amb els simis actuals.

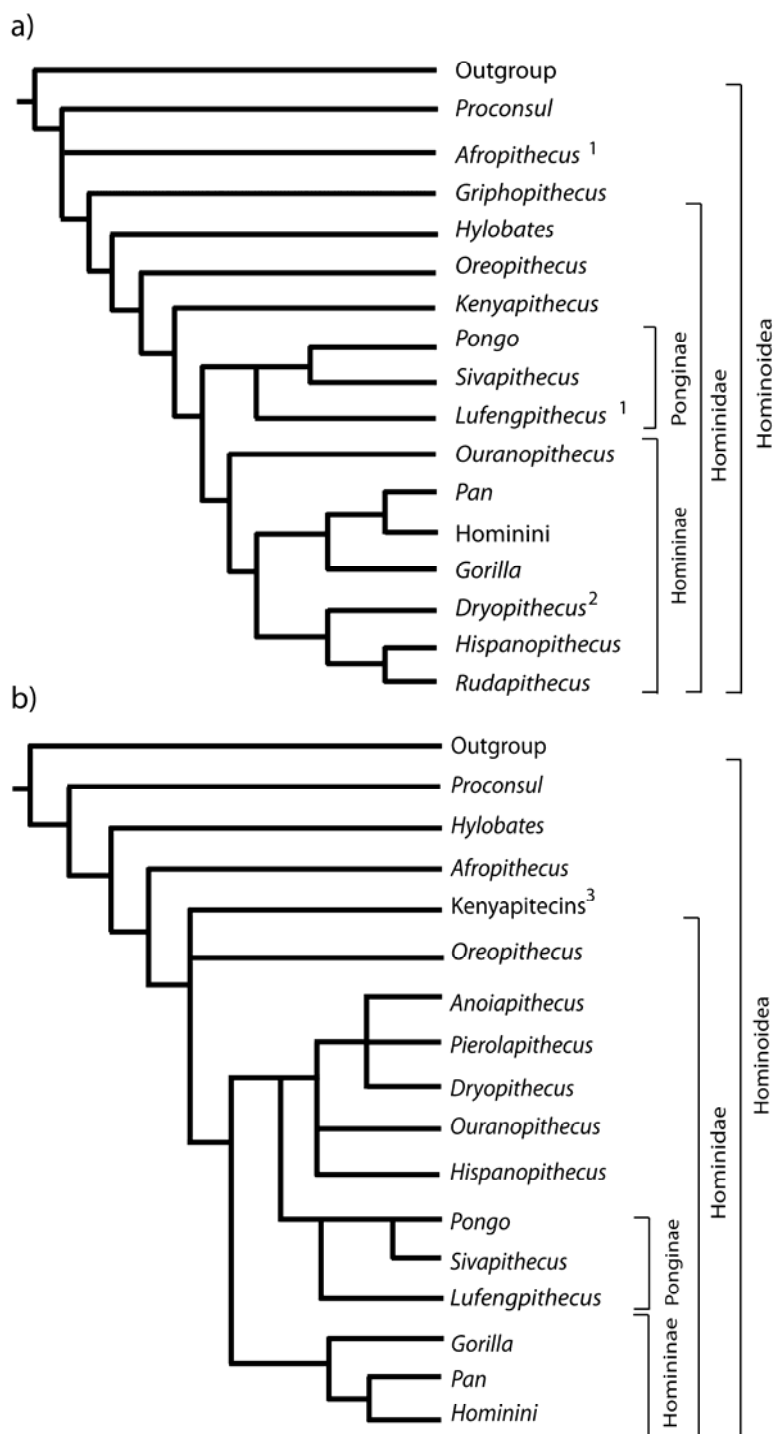


Figura 12. Filogènia i taxonomia comparativa entre les dues hipòtesis més acceptades: a) Begun (2002)¹, Begun et al. (2012) i b) Alba et al. (2010a, 2012).² En aquest gènere s'inclouen *Anoiapithecus* i *Pierolapithecus* (Begun et al., 2012).³ En aquest grup s'inclouen els gèneres *Griphopithecus* i *Kenyapithecus* (Alba et al., 2012).

Per una banda, hi ha autors que inclouen tots els dryopitecins en el grup dels grans simis africans i humans (Fig. 12a), i els consideren membres basals d'aquest grup (Begun et al., 1997, 2012; Stewart & Disotell, 1998; Begun &

Nargolwalla, 2004; Begun, 2005, 2010; Fleagle, 2013). Taxonòmicament, li atorguen la categoria de tribu Dryopithecini, representada pels gèneres *Dryopithecus*, *Hispanopithecus*, *Rudapithecus* i *Ouranopithecus* (Begun, 2009, 2010). En canvi, altres autors consideren que els dryopitecins tenen una relació més directa amb el grup dels pòngins. (Fig. 12b). Alguns (però no tots) dels dryopitecins, com *Ouranopithecus* i *Hispanopithecus*, s'han classificat com a pongins basals (Moyà-Solà & Köhler, 1995, 1996; Cameron, 1997; Alba et al., 2010a); *Dryopithecus* i altres taxons del Miocè Mitjà de la conca del Vallès-Penedès, com *Anoiapithecus* i *Pierolapithecus*, s'han considerat taxons basals dels homínids (Cameron, 1997; Andrews & Bernor, 1999; Moyà-Solà et al., 2004, 2009a, b; Alba et al 2010a); altres consideren tots els dryopitecins homínids basals i/o el taxó germà dels pongins (Alba, 2012) o fins i tot els inclouen tots en el llinatge de *Pongo* (Casanovas-Vilar et al., 2011). Independentment si són homínids o pongins basals, aquesta última vessant inclou tots els dryopitecins en una Subfamília apart, Dryopithecinae, on els diferents gèneres es classifiquen en diferents tribus (Dryopithecini, Hispanopithecini i Ouranopithecini) (Casanovas-Vilar et al., 2011; Alba, 2012).

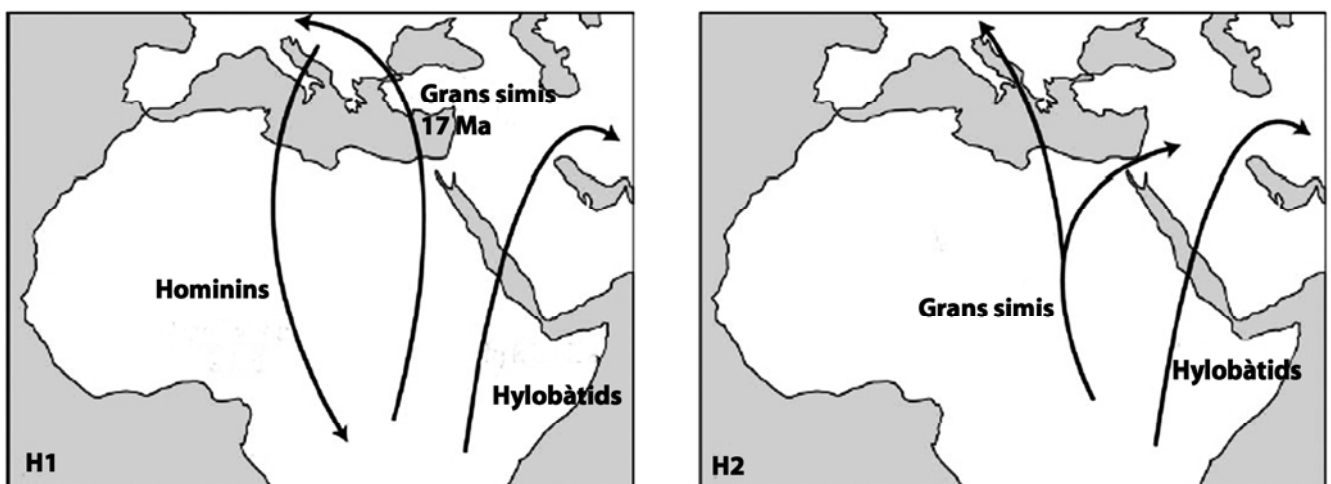


Figura 13. Representació de les dues hipòtesis principals de l'origen geogràfic dels grans simis actuals. Imatge modificada de Cote (2004).

En quan a la seva relació amb els grans simis actuals, i en concret amb els homínids africans, es poden diferenciar dues hipòtesis principals sobre el seu origen geogràfic (Fig. 13) (Cote, 2004). La primera hipòtesi (H_1) suggereix un origen eurasiàtic dels homínids. Hi ha autors (Begun et al., 1997, 2003, 2012; Stewart & Disotell, 1998; Begun & Nargolwalla, 2004; Begun, 2005, 2010; Fleagle, 2013) que proposen que les formes africanes del Miocè Mitjà que van migrar cap a Europa (aproximadament fa 17 Ma) van expandir-se pel continent durant el Miocè Superior augmentant el seu rang de distribució i convertint-se en homínids, mentre els hominoïdeus africans del Miocè s'extingien. Després, aquests homínids europeus van tornar a Àfrica donant lloc a les formes actuals del grup dels goril·les, ximpanzés i el llinatge humà (Begun, 2005; Begun et al., 2012). Les formes que trobem a Àsia (*Sivapithecus*), per una altra banda, es consideren pongins basals (Kelley, 2002; Begun, 2005). Aquesta hipòtesi, segons Begun i col·laboradors, està recolzada, no només per l'absència d'evidència fòssil d'homínids a Àfrica durant el Miocè Superior (Begun, 2002, 2005), sinó per la dispersió general de grans mamífers, inclosos els homínids, entre Europa i Àfrica que es va dur a terme durant el Miocè Superior com a conseqüència del canvi de les condicions ambientals (Fortelius et al., 2006; Pickford et al., 2006; Kovar-Eder et al., 2008; Ivanov et al., 2011).

La segona hipòtesi (H_2) afirma que més d'un llinatge va migrar cap al continent eurasiàtic donant lloc als actuals gibons, orangutans i els simis fòssils europeus del Miocè. Alguns hominoïdeus es van quedar a Àfrica durant el Miocè i van donar lloc als homínids basals que derivarien posteriorment en les formes dels grans simis africans i humans actuals (Agustí et al., 1996; Andrews & Bernor, 1999; Cote, 2004; Pickford & Senut, 2005; Suwa et al., 2007; Bernor, 2007). Alguns autors consideren que l'origen africà dels homínids actuals no s'ha de descartar *a priori* degut a l'absència de registre fòssil durant el Miocè Superior (Moyà-Solà et al., 1999; Pilbeam, 2002; Cote, 2004; Andrews & Kelley, 2007; Senut, 2011; Alba, 2012) i que aquesta pot ser un artefacte atribuïble a que el tipus d'hàbitat no afavoreix a la fossilització, la zona geogràfica és inadequada per mostrejar, les restes fòssils trobades són bastant

pobres i/o falten zones del continent africà per explorar (Moyà-Solà et al., 1999; Ward et al., 1999; Pilbeam, 2002; Cote, 2004; Moyà-Solà et al., 2009b). De fet, s'han trobat restes tan del Miocè Mitjà com del Superior a Àfrica, que suggereixen la presència d'hominoïdeus, i fins i tot homínids, durant aquest període a Àfrica (Ishida & Pickford, 1997; Brunet et al., 2002; Pickford & Senut, 2005; Kunitatsu et al., 2007; Suwa et al., 2007). Està clar que avui dia s'han trobat moltes més espècies al continent eurasiàtic que a l'africà, però el fet que sigui més fragmentat a Àfrica no vol dir que aquestes formes no varen existir en aquest continent (Senut, 2011). Per tant, també es pot considerar un artefacte: és molt més probable trobar l'ancestre dels simis africans a Euràsia ja que hi ha més taxons per escollir (Cote, 2004). Entre els possibles homínids africans, trobem dos taxons descrits a Kenya, *Nakalapithecus* de 9,8Ma (Kunitatsu et al., 2007) i *Samburupithecus* de 9,5 Ma (Ishida & Pickford, 1997), i un a Etiòpia, *Chororapithecus* de 10,5 Ma, el qual s'ha descrit com a possible membre del grup dels goril·les (Suwa et al., 2007). Les restes són bastant escasses i, per tant, els experts són bastant cauts en la seva assignació taxonòmica (Begun 2007; Kunitatsu et al., 2007; Suwa et al., 2007; Begun et al., 2012).

c. Colobins fòssils: el cas de Mesopithecus

L'extinció dels simis durant el Miocè Superior a Europa coincideix amb l'aparició de cercopitècids al mateix continent (Agustí et al., 2003; Clavel et al., 2012). El fet que no coincideixin hominoïdeus i cercopitècoïdeus, deixant de banda les restes dentals trobades a Bulgària d'un possible homínid (Spassov et al., 2012), està relacionat amb el canvi climàtic i ambiental que es va dur a terme al final del Miocè (Agustí et al., 2003; Eronen & Rook, 2004; Merceron et al., 2010) més que una competició directa entre aquests dos grups (Clavel et al., 2012).

Mesopithecus es considera el primer colobí que va viure a Europa (Andrews et al., 1996; Koufos, 2009) durant el Miocè Superior fins al Pliocè Superior (8,5-3Ma) i es va estendre des de l'Europa occidental fins el centre i sud d'Àsia (Pan et al., 2004; Delson et al., 2005; Koufos, 2006; Merceron et al., 2009a; Youlatos

& Koufos, 2010; Alba et al., 2014). A partir de les restes trobades, s'han descrit tres espècies del gènere (Szalay & Delson, 1979; Bonis et al., 1990; Andrews et al., 1996; Jablonski, 2002; Pradella & Rook, 2007; Koufos, 2009): *Mesopithecus pentelicus* del Miocè Superior, *Mesopithecus monspessulanus* del Pliocè, i *Mesopithecus delsoni* descrit en restes trobades a Grècia del Miocè Superior (Bonis et al., 1990). La distribució de *Mesopithecus* coincideix amb un ampli rang de condicions ambientals i climàtiques que van des de paisatges boscosos a l'oest, cap a hàbitats més oberts a l'est (Eronen & Rook, 2004; Merceron et al., 2004). Aquesta versatilitat va poder ser possible gràcies al seu mode de locomoció i dieta (Alba et al., 2014). Les preferències de substrat de *Mesopithecus* varien en funció de les espècies considerades i van des de locomoció arbòria, semiterrestre o terrestre (Szalay & Delson, 1979; Jablonski, 2002; Youlatos, 2003; Escarguel, 2005; Youlatos & Koufos, 2010; Alba et al., 2014).

Els colobins actuals es caracteritzen per ser principalment folívors (Rowe et al., 1996), així com ho demostra la peculiar anatomia del tracte gastrointestinal (Chivers, 1994; Kay & Davies, 1994; Lambert, 1998). No obstant, s'ha suggerit que les dietes folívores dels colobins van derivar de dietes riques en llavors (Chivers, 1994; Kay & Davies, 1994). Aquest fet és concordant amb els resultats d'anàlisis prèvies de les molars de *Mesopithecus*. Anàlisis del *shearing crest*, amb valors més baixos que els actuals colobins, suggereixen que la seva dieta no hauria sigut tan folívora com molts dels seus parents actuals i hauria sigut rica en fruits (Benefit, 2000). Aquesta hipòtesis també està recolzada per l'anàlisi de la microestriació de les molars (Merceron et al., 2009a, b), suggerint que la seva dieta estava formada per llavors, fruits i inclús estructures vegetals subterrànies, en concordança amb la seva locomoció i hàbitat (Koufos, 2009).

Mesopithecus s'ha associat amb els colobins africans (Strasser & Delson, 1987; Hohenegger & Zapfe, 1990) i asiàtics (Delson, 1994; Andrews et al., 1996; Jablonski, 1998, 2002; Pan et al., 2004), i fins i tot s'han suggerit afinitats amb *Semnopithecus* (Delson, 1994) o els micos nassuts *Nasalis*, *Rhinopithecus* i *Pigathrix* (Jablonski, 1998; Groves, 2000; Pan et al., 2004).

2. L'ESTUDI DE LES DENTS

2.1. Importància de l'estudi de les dents

L'objectiu general d'aquesta Tesi Doctoral és aportar eines vàlides per interpretar la morfologia dental dels primats catarrins i entendre tant les relacions filogenètiques com les adaptacions alimentàries, tant de les espècies que trobem avui dia com de les espècies fòssils. Però, per què estudiar les dents? Quines són les seves aplicacions? Què ens poden explicar?

Les dents han sigut i són de gran importància en els camps de la primatologia i paleontologia per diverses raons. En primer lloc, tenen l'avantatge d'estar formades per materials durs i resistent que permeten una excel·lent conservació al llarg del temps (Bailey, 2004; Hillson, 2005) i, a diferència d'altres estructures biològiques, no pateixen canvis estructurals macroscòpics, a banda del desgast, després de la completa mineralització (Polly, 2001). Les dents presenten una gran variabilitat tant en les espècies fòssils com en les actuals i es caracteritzen per canviar relativament lent a nivell evolutiu (Swindler, 1998). Així mateix, són restes que es troben en abundància en el registre fòssil i es conserven relativament en bon estat (Hillson, 2005). Aquestes característiques fan que les dents hagin estat una font d'estudi en nombroses investigacions en la biologia dels primats actuals i fòssils, així com del nostre llinatge evolutiu, ja sigui per inferir en l'ecologia i les adaptacions alimentàries, com en les relacions filogenètiques entre elles.

És molta la informació que es pot extreure a partir de les dents emprant diferents metodologies. Per exemple, la mida dental ha sigut objecte d'estudi de les investigacions clàssiques de la dentició de primats i humans (Hylander, 1975; Swindler, 1976; Kay, 1977a, b; Fleagle, 1978; Gingerich, 1982; Singleton et al., 2011), la majoria de les quals es centraven en l'al·lometria de la dentició i la relació amb l'ecologia tròfica de les espècies. Les diferències intraespecífiques de la mida dental de les canines i molars han sigut utilitzades com a indicadors de dimorfisme sexual tant en espècies actuals com fòssils i semblen correlacionar amb l'organització social de les espècies (Swindler, 1976; Leutenegger & Kelly,

1977; Harvey et al., 1978; Fleagle et al., 1980; Plavcan et al., 1995; Plavcan, 2001).

També s'han desenvolupat diverses tècniques relacionades amb l'anàlisi del desgast dental a diverses escales. La microestriació dental, per exemple, és una eina que ha permès inferir les propietats físiques dels aliments i, per tant, fer una interpretació de la dieta i ecologia tant de les espècies actuals com de les espècies fòssils (Walker et al., 1978; Ungar & Teaford, 1996; Galbany et al. 2002, 2005, 2009; Ungar et al., 2003; Merceron et al., 2004, 2009b, 2010; Scott et al., 2006, 2009; Teaford et al., 2008; Esteban et al., 2009). Estudis del desgast a més gran escala, el desgast dental oclusal, han permès inferir no només les dietes de les espècies, sinó també la seva interacció amb l'ambient i el seu paper en la funcionalitat dental (Evans, 2005; King et al., 2005; Glowacka et al., 2013; Kaiser et al., 2013; Galbany et al., 2014).

L'esmalt de la dentició postcanina ha sigut objecte tant d'estudis de la funcionalitat dental com de la taxonomia de les espècies (Kay, 1981; Shellis et al., 1998; Schwartz, 2000; Shimizu, 2002; Martin et al., 2003; Smith et al., 2003, 2005; Grine et al., 2005; Olejniczak et al. 2008 a, b; Vogel et al., 2008; Alba et al., 2010a). D'aquesta manera se sap que primats amb esmalt gruixut es caracteritzen per consumir aliments durs, tals com fruits secs i llavors, mentre que les espècies amb dietes més folívores presenten molars amb esmalt més prim (Kay, 1981; Schwartz, 2000).

L'anàlisi de la morfologia dental en primats ha demostrat la seva importància en estudis de filogènia i taxonomia (Hayes, 1990; Bailey, 2000, 2002; Martín-Torres et al., 2006; Pilbrow, 2006, 2010; Gómez-Robles et al., 2007, 2008; Skinner et al. 2009, 2010; Liu et al., 2010; Benazzi et al., 2011a; Singleton et al., 2011), sobre el desenvolupament (Reed 1973, Godfrey, 2001), evolució, ecologia i dieta (Kay 1975; Teaford & Ungar, 2000; White, 2009; Cooke, 2011), així com la seva relació amb adaptacions morfològiques a determinades ecologies tròfiques (Pilbrow, 2006, 2007). Són especialment rellevant les tècniques que utilitzen la geometria dels objectes per estudiar la morfologia dels mateixos, així com les tècniques que estudien la topografia oclusal de la dent. Aquestes últimes

ens han demostrat com, per exemple, primats que consumeixen aliments durs i resistents, com la cel·lulosa de les fulles i la quitina dels insectes, tendeixen a tenir molars amb cúspides altes i afilades i altres estructures tallants, mentre que els que consumeixen fruits i llavors relativament durs presenten cúspides baixes i arrodonides (Kay, 1975; Kay & Covert, 1984; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014).

En conjunt, podem dir que les dents representen una font d'informació molt valuosa no només relacionada amb la principal funció biològica d'aquestes, el consum d'aliments, sinó també relacionada amb la genètica de les espècies, i, per tant, en la filogènia de les mateixes.

2.2. Morfologia dental: dieta o filogènia?

Com ja s'ha comentat en l'apartat anterior, la morfologia dental ha sigut útil tant per inferir en la dieta de les espècies com establir relacions filogenètiques. Generalment es diu que la morfologia dental és el reflex del compromís entre influències filogenètiques i funcionals (Klukkert, 2012). Però, què és el que realment ens explica la variabilitat de la morfologia dental en primats catarrins: relacions filogenètiques entre les espècies o adaptacions ecològiques?

Està generalment acceptat que les dents es troben sota un fort control genètic (Scott & Turner, 2008). La recerca en genètica quantitativa de la variació dental en primats demostra que la mida i la forma dental, així com els diferents trets de la corona dental i la fórmula dental de les espècies, estan influenciades per l'efecte additiu dels gens (Swindler, 2002; Bailey, 2008; Scott & Turner, 2008; Rizk et al., 2008; Salazar-Ciudad & Jernvall, 2010).

En termes generals, les anàlisis morfològiques de les estructures anatòmiques, incloses les dents, han sigut emprades per inferir la filogènia de diferents grups taxonòmics, entre ells els primats (Delson & Andrews, 1975; Lockwood et al., 2004; Macholán, 2006; Astúa, 2009; Ivanović, 2009), encara que, segons els caràcters anatòmics emprats, les filogènies poden variar substancialment (Pilbeam, 2002). A més, l'avenç de la biologia molecular i el seu ús en les reconstruccions filogenètiques de les espècies ha mostrat certes incongruències

entre aquestes i les reconstruccions morfològiques tradicionals, posant en dubte la senyal filogenètica intrínseca de la morfologia de les estructures anatòmiques (e.g., Disotell, 1996, 2000; Collard & Wood, 2000; Pilbeam, 2000). La senyal filogenètica s'ha definit com el grau en que les relacions filogenètiques entre els taxons coincideixen amb la similitud fenotípica de les estructures d'interès (Klingenberg & Gidaszewski, 2010). El que ens està indicant és si la morfologia dels caràcters escollits són útils per establir relacions filogenètiques entre les espècies. Si aquesta senyal és alta, s'espera que les formes de les estructures de les espècies més properes filogenèticament siguin molt més similars entre elles respecte les espècies més allunyades (Macholán, 2006; Klingenberg & Gidaszewski, 2010). Malgrat que varis estudis basats en la variabilitat de les formes han trobat una senyal filogenètica positiva en les respectives estructures estudiades (Polly, 2001, 2003; Macholán, 2006; Cardini & Elton, 2008; Astúa, 2009; Ivanović et al., 2009), n'hi ha d'altres que no (Uchida, 1998a; Nicola et al., 2003; Monteiro & Dos Reis, 2005). Per tant, és de gran rellevància caracteritzar la senyal filogenètica dels caràcters estudiats, en el nostre cas la morfologia dental dels primats catarrins, especialment quan les anàlisis inclouen espècimens fòssils, ja que, per la gran majoria d'aquests, no es preserven molècules per fer reconstruccions filogenètiques moleculars.

En la literatura trobem molts estudis que han analitzat la variabilitat morfològica dental de varies espècies i subespècies de primats, així com del llinatge humà (Uchida, 1998a, b; Bailey & Lynch, 2005; Gómez-Robles et al., 2007, 2008, 2013). Varis d'aquests estudis han emprat la morfologia dental per establir relacions filogenètiques entre espècies de primats fòssils amb les espècies actuals (Pan et al., 2004; Pilbrow, 2006, 2010; Singleton et al., 2011), així com per estudiar les relacions entre forma i dieta (Anthony & Kay, 1993; White, 2009).

D'altra banda, la dieta constitueix un dels factors diversificadors de les espècies de primats ja que comporta diferències ecològiques i comportamentals entre elles (Fleagle, 2013). S'ha demostrat com la morfologia funcional i la forma dels caràcters oclusals de les dents estan altament correlacionades amb les

adaptacions alimentàries (Kay & Covert, 1984; Anthony & Kay, 1993; Evans et al., 2007; Boyer 2008; White, 2009; Bunn et al., 2011; Ledogar et al., 2013). Així mateix, l'estudi de la relació entre forma dental i funcionalitat en espècies actuals serveix per inferir en la dieta dels primats fòssils a partir de les seves restes dentals (Bunn & Ungar, 2009).

Degut a aquest doble compromís que presenten les dents entre filogènia i adaptació ecològica, la present Tesi vol analitzar la variabilitat de la morfologia de les dents dels primats catarrins, tant fòssils com actuals, així com els trets oclusals de les mateixes, amb l'objectiu d'establir unes relacions filogenètiques i/o adaptatives. Són varies les tècniques que permeten estudiar la morfologia dental i els trets de les corones dentals. No obstant, el present treball ha emprat dos tipus de metodologies àmpliament utilitzades: la Morfometria Geomètrica, incloent anàlisi de Fourier, per estudiar la morfologia general de les dents, i dos paràmetres de la topografia dental, Índex de Relleu de la Corona dental o *Crown Relief Index* (CRI) i la complexitat dental o *Orientation Patch Count Rotated* (OPCR), per analitzar la morfologia funcional de les mateixes.

2.3. Tècniques d'estudi de la morfologia dental

2.3.1. Morfometria Geomètrica

La Morfometria Geomètrica (MG) s'ha convertit en les últimes tres dècades en una eina molt potent per estudiar els canvis de la forma de trets morfològics en les estructures biològiques, així com les seves implicacions en la ontogènia, filogènia i adaptacions ecològiques (e.g, Vidarsdottir et al., 2002; Bailey & Lynch, 2005; Macholán, 2006; Martínón-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007, 2008; Astúa, 2009; Skinner et al., 2009; White, 2009). Aquesta tècnica ha representat una millora dels resultats respecte a les tradicionals mesures lineals (Navarro et al., 2004; Bernal, 2007). Es tracta d'un conjunt de mètodes que permeten adquirir, processar i analitzar variables que retenen informació geomètrica de la forma dels objectes, a més d'una eina útil per descriure i analitzar aspectes espacials de la variació morfològica, tant visualment com estadísticament, els canvis i diferències en la forma de les estructures biològiques

(Bookstein, 1991; Adams et al., 2004, 2013; Zelditch et al., 2004; Slice, 2005; Gómez-Robles et al., 2007; Baab et al., 2012; Klingenberg, 2013). Aquests mètodes quantifiquen la variació de la forma dels objectes utilitzant les coordenades cartesianes de punts homòlegs després que els efectes no relacionats amb la forma de les estructures siguin eliminats (Adams et al., 2013).

a. Conceptes bàsics

Landmarks: definició i tipologia

Els **landmarks** són punts de coordenades discretes amb correspondència anatòmica entre les estructures biològiques, recognoscibles en tots els espècimens analitzats (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004). L'elecció dels landmarks depèn de la pregunta biològica que ens estem fent i, per tant, aquests han de proveir una cobertura adequada de la morfologia d'aquells caràcters biològicament significatius per respondre a la nostra pregunta inicial (Zelditch et al. 2004). Una de les característiques imprescindibles dels landmarks és que es corresponen d'alguna manera en les formes estudiades (Klingenberg, 2008), independentment si es consideren biològicament homòlegs *stricto sensu*: es poden correspondre tan en sentit geomètric, funcional com biològic. Així, els landmarks poden ser punts precisos en l'objecte d'estudi que poden mostrar algun significat filogenètic, estructural, funcional, de desenvolupament o bioquímic (Fig.14) (Lele & Richtsmeier, 2001).

Bookstein (1991) va classificar els landmarks en tres tipologies diferents. Els landmarks tipus I són els punts òptims, els quals es poden definir localment i estan recolzats per una evidència sòlida o significació biològica, com poden ser la intersecció dels teixits o les sutures cranials. A més, aquests tipus de landmarks permeten identificar les direccions de les forces que afecten a les estructures i/o reconèixer els efectes dels processos que influeixen als landmarks (Zelditch et al., 2004). Els de tipus II són aquells que estan localitzats en els punts màxims i mínims de curvatura de les estructures, com poden ser les cúspides d'una dent. En aquest tipus de landmarks, a diferència dels anteriors, no hi ha informació dels teixits que l'envolten (almenys en una direcció) de tal manera

que no es pot distingir entre les possibles direccions de les forces que afecten la posició d'aquests landmarks. I per últim, els de tipus III es defineixen com els extrems de les estructures o distàncies respecte a un altre punt, com poden ser els punts més extrems del diàmetre o concavitat d'una estructura.

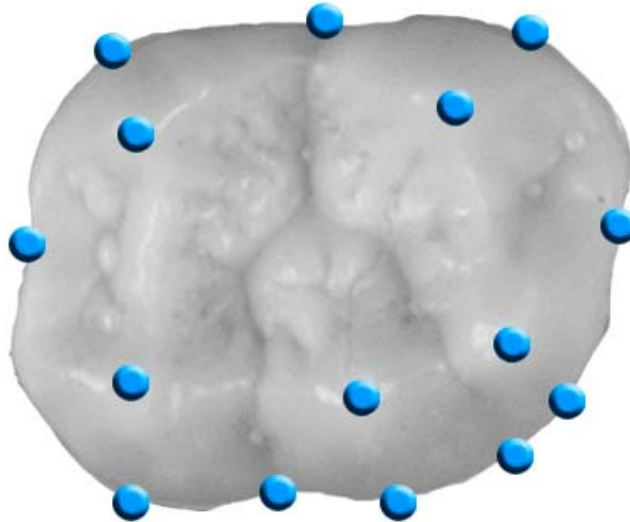


Figura14. Exemple d'una primera molar inferior de *Pan troglodytes* representada per landmarks.

Forma i espai de la forma

Tots els organismes es caracteritzen per tenir una forma i una mida concreta (de l'anglès *shape* i *size*)¹, dos conceptes de la geometria clàssica. En canvi, en la MG s'analitza i s'interpreta tradicionalment la variació de la forma separada de la de la mida (Mitteroecker et al., 2013), tot i que també es poden analitzar conjuntament (Mitteroecker et al., 2004). En MG, la forma es defineix com tota la informació geomètrica que roman quan els efectes de translació, rotació i escalament són eliminats (Kendall, 1977; Bookstein, 1991; Dryden & Mardia, 1998). Dues estructures tenen la mateixa forma si després d'haver-les traslladat, escalat i rotat no presenten diferències entre elles. La forma de les estructures biològiques es poden capturar a través del conjunt o configuració de landmarks (Fig. 14) (Richtsmeier et al., 2002). Per tant, les diferències entre les

¹ En anglès el terme *form* inclou tant la mida (*size*) com la forma pròpiament dita (*shape*). En català no existeixen aquests conceptes equivalents.

configuracions de landmarks dels diferents espècimens d'una mateixa mostra corresponen a les diferències de forma dels mateixos. S'ha de tenir clar, doncs, que no es pot comparar un sol landmark, sinó que és la configuració de landmarks la que defineix la forma de les estructures i, per tant, pot ser objecte de comparació perquè satisfà la definició de forma (Klingenberg, 2013).

Per comprendre els mètodes de morfometria, s'ha de conèixer la definició de l'espai morfomètric. L'espai de la forma de Kendall és una de les bases de la morfometria geomètrica (Kendall, 1977; Bookstein 1991; Dryden & Mardia, 1998). Les possibles formes (amb un número de landmarks i una dimensió concreta) poden ser considerades punts en aquest espai multidimensional (Rohlf, 1998; Klingenberg, 2013). Degut a que els espais de forma són corbats, com l'espai de Kendall, no tenen geometria euclidiana i, per tant, els mètodes convencionals d'estadística lineal multivariant no són apropiats (Kendall et al., 1999; Zelditch et al., 2004; Slice, 2005). No obstant, quan la variació en la forma és relativament petita, es poden utilitzar aproximacions locals de les relacions de distància entre punts a través d'espais lineals euclidians tangents (Zelditch et al., 2004; Slice, 2005; Klingenberg, 2013). Aquesta aproximació és comparable a la que es fa en un mapa de la superfície terrestre. Doncs, els punts que caracteritzen la forma dels objectes es poden projectar a aquest espai tangencial, el qual és lineal i, per tant, es poden aplicar els mètodes estadístics estàndards multivariants.

b. Superposició i distàncies Procrustes

Reprement la definició de forma, la manera d'analitzar la seva variació en un conjunt d'organismes es realitza eliminant els efectes de mida, posició i orientació. Uns dels mètodes que s'inclouen en la MG són els mètodes de superposició on els efectes esmentats són eliminats per tal d'obtenir exclusivament informació sobre la forma de les estructures. El propòsit d'aquests mètodes és ajustar les configuracions dels landmarks en un sistema comú de coordenades, on les coordenades dels landmarks puguin ser utilitzades com a variables de forma (Slice, 2005). Els més utilitzats són els que s'engloben dins

del paradigma de **Procrustes**. Procrustes era un gegant de la mitologia grega que estrenyia a les seves víctimes fins que encaixaven en el seu llit. Doncs, els mètodes de superposició Procrustes desplacen, escalen i roten les configuracions dels landmarks amb l'objectiu de minimitzar les diferències entre elles (Zelditch et al., 2004).

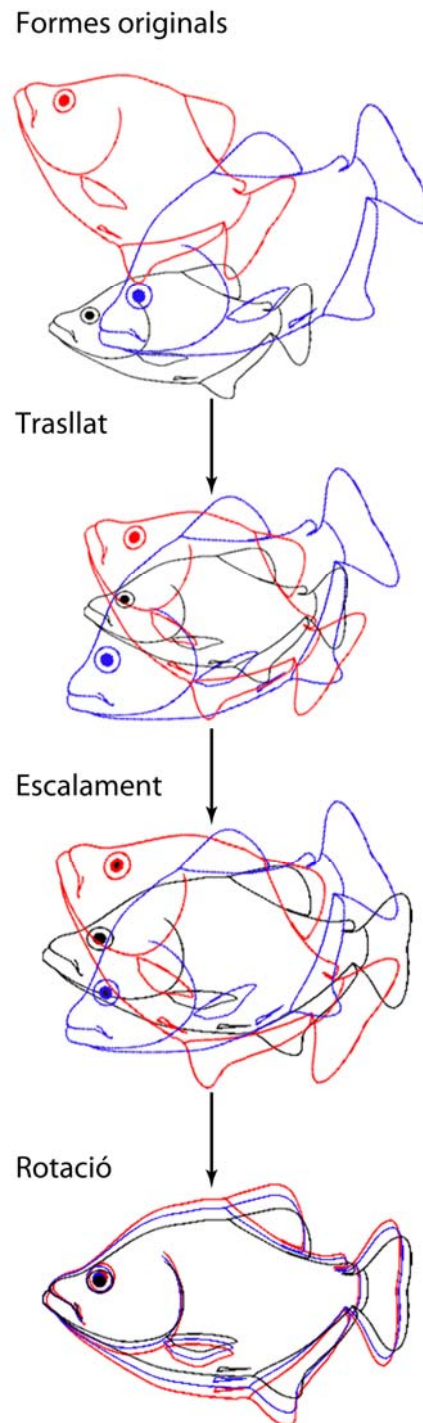


Figura 15. Processos de trasllat, escalament i rotació de les formes originals durant l'anàlisi generalitzada de Procrustes (GPA).

El mètode més utilitzat, l'anàlisi generalitzada de Procrustes (de l'anglès Generalized Procrustes Analysis, GPA) (Gower 1975; Rohlf & Slice, 1990), elimina els efectes aliens a la forma superposant les diferents configuracions de landmarks seguint el criteri dels mínims quadrats (Rohlf, 1990). Es tracta d'un procediment iteratiu el qual ajusta cada configuració el més pròxim possible a la forma mitja de la mostra. En primer lloc, es traslladen totes les configuracions al mateix centre de gravetat o *centroide* (Fig. 15a). A continuació, i per eliminar l'efecte de la mida, s'escalen les diferents configuracions al mateix *centroid size* (Fig. 15b). El *centroid size* és una unitat de mida definida com l'arrel quadrada de la suma de les distàncies al quadrat de cada landmark de la configuració de landmarks al seu centroide (Zelditch et al., 2004). En altres paraules, és una mesura de mida que quantifica l'extensió dels landmarks al voltant del seu centroide (Klingenberg, 2013) i pot ser utilitzada com a variable addicional (Mitteroecker et al., 2004). Aquest darrer pas es realitza dividint cada coordenada de landmark pel *centroid size* de tota la configuració de landmarks. Finalment, totes les configuracions es roten de tal manera que la suma de les distàncies al quadrat entre els landmarks corresponents sigui mínima (Fig. 15c) (Rohlf & Slice, 1990; Dryden & Mardia, 1998; Adams et al., 2004, 2013; Zelditch et al., 2004; Slice, 2005; Klingenberg 2013). Aquest últim pas alinea totes les configuracions prenent com a referència una de les configuracions, que pot ser, per exemple, la primera del conjunt de dades. Aquest alineament es realitza utilitzant l'ajustament dels mínims quadrats Procrustes, de tal manera que la suma de les distàncies al quadrat dels landmarks corresponents de cada configuració i la primera configuració diana sigui mínima. A continuació es calcula la forma promig o consens i totes les configuracions roten per tal d'alinejar-se de nou amb aquesta nova forma consens. La forma promig es torna a calcular a partir d'aquest nou alineament, i aquest pas es repeteix fins que la forma promig no canvia respecte l'anterior.

El resultat d'aquest procediment és que les diferències entre les coordenades de les diferents configuracions de landmarks només expliquen diferències en la forma dels individus que caracteritzen, en haver ésser eliminats els efectes de

mida, posició i rotació (Adams et al., 2004; Slice, 2005; Klingenberg, 2013). La variació de cada landmark després de la superposició és relativa a la posició de tots els landmarks de la seva configuració, és a dir, que la variació d'un dels landmarks depèn de tots els altres (Klingenberg, 2013).

Un cop les configuracions dels landmarks han sigut superposades, les respectives coordenades s'anomenen **coordenades de forma Procrustes**. De la mateixa manera, les distàncies entre dues configuracions de landmarks i, per tant, dues formes diferents dintre de l'espai corb de forma (espai de Kendall) es coneixen com a **distàncies Procrustes** (Mitteroecker & Gunz, 2009). Aquestes es defineixen com l'arrel quadrada de la suma de les distàncies al quadrat entre landmarks homòlegs (o corresponents) un cop les configuracions han sigut superposades pel mètode Procrustes (Zelditch et al., 2004). Aquestes distàncies es poden utilitzar per a subseqüents anàlisis (e.p., Astúa, 2009; Ivanović et al., 2009).

c. Visualització dels canvis en MG

Una de les claus de l'èxit de la MG és que entre els seus mètodes s'inclouen aquells que permeten visualitzar directament els canvis o diferències de les formes entre els individus d'una mostra, coneguts com a **mètodes de deformació**. La tècnica *thin-plate spline* (TPS) permet veure les diferències o canvis de forma com a deformacions de les configuracions de landmarks (Bookstein, 1989; 1991). Es tracta de l'aproximació matemàtica de la idea de D'Arcy Thompson (1917), el qual representava els canvis de la forma entre els organismes vius a partir de grilles de deformacions fetes a mà entre una forma i una altra, a través d'unes funcions determinades que permeten descriure la ubicació relativa dels punts d'una configuració inicial a una altra (Fig. 16) (Richtsmeier et al., 2002; Slice, 2005; Klingenberg, 2013).

La idea és imaginar-se una placa d'acer plana i fina (*thin-plate spline*) que representa la forma d'un dels objectes en dos dimensions. Aquesta, per arribar a aconseguir la forma d'un segon objecte, s'ha de deformar d'alguna manera per ajustar-se a la forma que representa la nova estructura. Degut a que l'acer és dur i

es resistirà a qualsevol deformació, l'energia necessària per doblegar i corbar la placa serà la mínima per ajustar-se a aquest canvi. Aquesta energia, anomenada **bending-energy** i que minimitza la quantitat de canvi, és la funció que s'utilitza generalment per descriure la ubicació relativa de la configuració de landmarks necessària per deformar la graella (Richtsmeier et al., 2002; Zeldith et al., 2004; Mitteroecker & Gunz, 2009; Klingenberg, 2013).

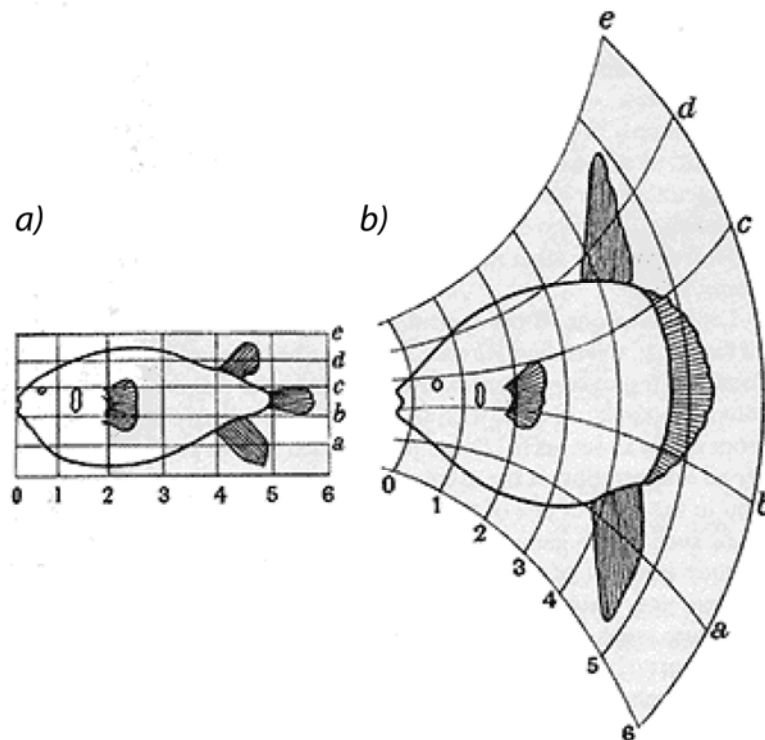


Figura 16. Exemple de deformació del matemàtic D'Arcy Thompson del clàssic *On Growth and Form* (1917).a) Exemplar de *Diodon* geomètricament transformat en b) *Orthogoricus*.

A banda de permetre visualitzar els canvis de forma, la tècnica TPS permet obtenir unes variables de forma susceptibles a ser analitzades estadísticament (Adams et al., 2004, 2013). En aquest cas, no es tracta de la *bending energy*, ja que no és una mesura de distància (Mitteroecker & Gunz, 2009), sinó uns altres components geomètrics. La deformació de les graelles que representen la forma dels objectes es poden descompondre en dos components: el **component uniforme** i el **component no uniforme** (Bookstein, 1991). El primer descriu deformacions que no requereixen energia per transformar la graella, simplement la roten o la inclinen de tal manera que les línies que descriuen la malla romanen

paral·leles després de la deformació (Fig. 17). El component no uniforme descriu deformacions localitzades que no afecten de la mateixa manera en la totalitat de la malla i es pot descompondre en una sèrie de components geomètrics, els anomenats *partial warps*. Cada *partial warp* descriu un patró de desplaçaments relatius dels landmarks basat en la localització i separació d'aquests en la forma de referència. Cada *partial warp* està compost per un vector bi- o tridimensional que mesura la contribució de cada *partial warp* en cadascuna de les dimensions de les coordenades dels landmarks (x i y en 2D; x , y i z en 3D) (Zelditch et al., 2004). En conjunt, el component uniforme i el no uniforme (*partial warps*) descriuen la totalitat de les transformacions de les formes analitzades (Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2013).

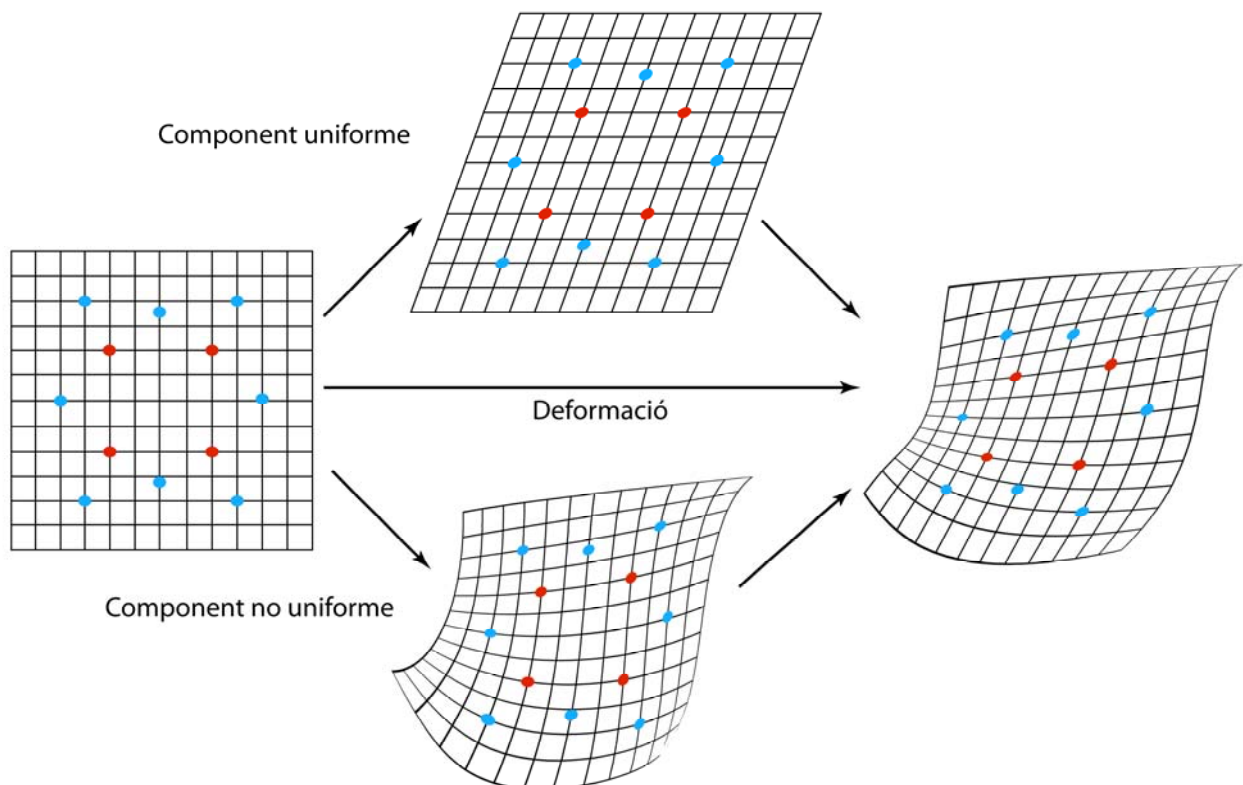


Figura 17. Representació de la deformació d'un objecte a un altre representat per landmarks. La deformació és el resultat de la suma dels dos components: l'uniforme i el no uniforme.

Aquests components o variables poden ser analitzats a través d'anàlisis de components principals (ACP) i anàlisis discriminants (AD) (Zelditch et al., 2004). Ambdós tipus d'anàlisis produeixen noves variables resultants de la combinació lineal de les variables originals, els quals permeten al mateix temps visualitzar els patrons de variació de la mostra (Zelditch et al., 2004).

S'ha de tenir en compte, però, que malgrat que el TPS és un dels mètodes més utilitzats en MG per visualitzar les diferències en la forma dels objectes, els canvis morfològics entre els objectes no solen ser equivalents als de les propietats físiques de la làmina fina d'acer. És a dir, que els algorismes que s'utilitzen per transformar les malles no tenen una base biològica, sinó que funcionen per analogia geomètrica i, per tant, no representen fenòmens biològics, com pot ser, per exemple, l'ontogènia (Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2013). A més, les malles també representen els espais entre els landmarks, on precisament no hi ha dades (Klingenberg, 2013). Amb tot això present, s'ha de ser caut en les interpretacions de les deformacions i no treure conclusions precipitades. Una forma d'ajudar en aquestes interpretacions és afegir informació addicional a les transformacions, dibuixant les connexions que hi ha entre els landmarks (Klingenberg, 2013).

d. Mètodes per analitzar contorns

Com ja s'ha comentat en apartats anteriors, la MG es basa en l'anàlisi de la variabilitat de la configuració de landmarks corresponents a les estructures analitzades. Una de les limitacions d'aquesta metodologia és que un número limitat de landmarks pot resultar insuficient per capturar la morfologia d'algunes estructures (Adams et al., 2004; Pérez et al., 2006). Molts trets interessants corresponen a corbes o àrees on no són recognoscibles punts biològicament significatius o homòlegs entre els espècimens i, per tant, no es pot aplicar el marc teòric de la MG (Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2004). Marcus et al. (2000) van demostrar com morfologies extremadament diferents de cranis de varis ordres de mamífers resultaven morfomètricament uniformes quan s'utilitzaven únicament aquells punts identificables i recognoscibles en tota la mostra. Per

aquestes raons, són necessàries metodologies que permetin analitzar aquestes subestructures, ja sigui conjuntament o de manera independent a les tècniques tradicionals de la MG.

D'aquesta necessitat existeixen una sèrie de metodologies, bàsicament utilitzades per analitzar els contorns i superfícies dels objectes, batejades per Polly (2008) com a mètodes "lliures d'homologia" (de l'anglès *homology free*). Aquestes descriuen la morfologia de les estructures emprant algorismes matemàtics que situen els punts individuals en intervals separats regularment, els quals es poden trobar, o no, en la mateixa estructura homòloga (Polly, 2008). Entre aquestes metodologies, trobem els anomenats *sliding semilandmarks* (Green, 1996; Bookstein, 1997), *pseudo-landmarks* (Benazzi et al., 2012; McCane, 2013; Bailey et al., 2014), anàlisis de Fourier (Frieß & Baylac, 2003) o anàlisis *eigenshape* (Lohmann 1983; MacLeod, 1999). No obstant, aquest terme emprat per Polly (2008) crea debat en quant al principi d'homologia en les diferents tècniques. En el cas dels *sliding semilandmarks*, per exemple, l'objectiu final dels algorismes d'aquesta tècnica és tractar aquests punts que llisquen per la superfície o contorn de les estructures com a landmarks reals per tal d'incloure'ls al marc matemàtic dels propis landmarks i poder-los emprar, si es desitja, en la mateixa anàlisi. En el cas de les anàlisis de Fourier, també s'ha d'establir un punt corresponent o homòleg en l'inici de la definició del contorn de la estructura escollida. Tractant els punts com a landmarks o emprant-ne un com a referència, implica totes les assumpcions de correspondència dels punts i, per tant, d'homologia (Klingenberg, 2008).

Independentment d'aquests mètodes, les tècniques d'anàlisi morfològic del contorn han demostrat ser eficaces en la descripció de les corbes i àrees característiques de diferents estructures biològiques de diverses espècies d'animals, incloent-hi les dents d'homínids (Ferrario et al., 1999; Renaud, 1999; Navarro et al., 2004; Bailey & Lynch, 2005; Martín-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007, 2008; Benazzi et al., 2011a, 2012).

Semilandmarks

La tècnica de *sliding semilandmarks* (Green, 1996; Bookstein, 1997) s'utilitza per descriure corbes o superfícies homòlogues a través d'un conjunt de punts, establint una homologia geomètrica entre aquests en tots els espècimens de la mostra (Gunz & Mitteroecker, 2013). Els punts no necessiten presentar una clara correspondència entre els individus però les corbes i contorns que descriuen es consideren homòlegs (Bookstein et al., 2002; Adams et al., 2004; Pérez et al., 2006). A més, es poden combinar amb landmarks identificats en les estructures en la mateixa anàlisi per a una millor quantificació de la variació de la forma (Adams et al., 2013). Aquesta tècnica amplia el procediment de superposició Procrustes: a part de traslladar, escalar i rotar els landmarks òptimament, els semilandmarks llisquen al llarg del contorn de la corba fins que les posicions dels corresponents punts coincideixen el millor possible al llarg del contorn de la configuració de referència. Una vegada s'ha determinat les posicions optimitzades dels punts, es poden tractar com a landmarks en les posteriors anàlisis estadístiques (Adams et al., 2004).

Una de les avantatges de l'ús de semilandmarks és que s'obté més informació de la forma objecte d'estudi. Conseqüentment, la incorporació d'informació respecte als contorns o corbes que caracteritzen les estructures en les anàlisis de les mateixes poden donar resultats diferents a aquelles anàlisis que, emprant únicament landmarks, no són capaces de distingir entre les diferents formes de la mateixa mostra (Pérez et al., 2006). Els inconvenients d'aquest procediment, però, són que després del lliscament dels semilandmarks, aquests es troben en noves posicions en relació als landmarks i als altres semilandmarks (Zelditch et al., 2004), a més de l'existència de diferents criteris per fer lliscar els semilandmarks i el poc consens respecte les preferències (Pérez et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2011; Gunz & Mitteroecker, 2013).

Un dels criteris més utilitzats és el de minimitzar la *bending energy* de la tècnica de TPS (Bookstein, 1997; Gunz et al., 2005), en el qual la *bending energy* entre totes les formes dels espècimens i la forma consens és minimitzada durant el procés iteratiu de superposició (Zelditch et al., 2004; Pérez et al., 2006; Gunz

& Mitteroecker, 2013). Els semilandmarks no son lliures de moure's en qualsevol direcció: cadascun està limitat a lliscar al llarg de la tangent de la corba on es troba el semilandmark corresponent a la forma consens (Fig. 18a). La forma de la corba en sí no es coneix, de tal manera que aquesta línia tangent es calcula com la línia paral·lela al segment que connecta landmarks contigus (Zelditch et al., 2004). Un altre criteri, suggerit per Sampson et al. (1996), es basa en minimitzar les distàncies Procrustes. La diferència amb l'anterior criteri recau en la manera com llisquen els semilandmarks per minimitzar aquestes distàncies (Fig. 18b). En aquest cas, s'estima la normal (perpendicular a la línia tangent) de la corba de cada semilandmark de la configuració de referència. Cada semilandmark de la resta de configuracions llisca al llarg d'aquesta tangent per alinear-se amb la perpendicular del corresponent semilandmark de la referència. És a dir, en comptes de lliscar per la línia paral·lela a la tangent de la corba com en el criteri anterior, ho fan fins a topar amb la normal projectada del corresponent semilandmark en la configuració de referència (Zelditch et al., 2004).

A part de les diferències en els algorismes emprats per fer lliscar els semilandmarks, aquests dos criteris es distingeixen per la noció d'homologia implícita en les dues aproximacions. La *bending energy* es basa en tots els landmarks i semilandmarks i la suavitat de la deformació de la forma en el conjunt: tots els semilandmarks llisquen junts i estan influenciats pels landmarks anatòmics (Zelditch et al., 2004; Gunz & Mitteroecker, 2013). En canvi, quan es minimitza les distàncies Procrustes, cada semilandmark es desplaça separatament i, a part de la superposició Procrustes, el lliscament no està influenciat per altres landmarks i semilandmarks (Gunz & Mitteroecker, 2013). Quan la variació de la forma és baixa i els semilandmarks no han de lliscar gaire, ambdós criteris donen resultats similars (Gunz & Mitteroecker, 2013). No obstant, altres estudis han demostrat que, tot i que la variació morfològica de la mostra sigui baixa, l'anàlisi de les mateixes estructures emprant els dos criteris per separat produeixen resultats diferents (Pérez et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2011).

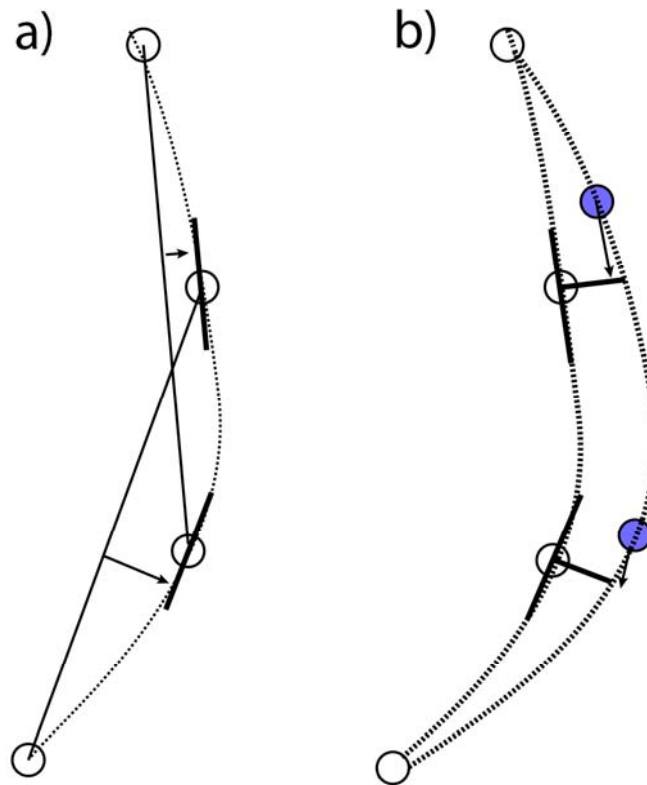


Figura 18. Criteris per fer lliscar els semilandmarks durant el procés de superposició. a) Criteri que minimitza la *bending energy* entre totes les formes dels objectes (Bookstein, 1997; Gunz et al., 2005); b) Criteri que minimitza les distàncies Procrustes entre les formes dels objectes (Sampson et al., 1996). Imatge modificada de Zelditch et al. (2004).

Anàlisi de Fourier

Les anàlisis de Fourier permeten explorar diferències subtils de la forma de les estructures a partir de la caracterització del contorn definit per un número determinat de punts (Williams, 1981; Kuhl & Giardina, 1982; Ferson et al., 1985; Hammer & Harper, 2006). Les anàlisis de Fourier es basen en la reducció o transformació d'una sèrie de coordenades bi- o tridimensionals (en el nostre cas, x i y) a paràmetres de forma (Hammer & Harper, 2006) que seran expressats com a funcions periòdiques anomenades **harmònics**, i analitzades mitjançant anàlisis multivariants (Williams, 1981; Rohlf & Archie, 1984; Lestrel, 1997). D'aquesta manera, el contorn de la forma d'un objecte és el resultat de la suma d'aquestes funcions periòdiques anomenades **sèries de Fourier** (Ferrario et al., 1999; Hammer & Harper, 2006; Souday, 2008). Una de les característiques dels harmònics de Fourier és que els primers contribueixen a la conformació general

de l'objecte de tal manera que com més alt és el rang d'aquest, més detalls del contorn descriu (Fig. 19) (Ferrario et al., 1999; Renaud, 1999; Hammer & Harper, 2006; Souday, 2008; Lazzari et al., 2010). Per contra, com més alt és el rang, més sensibles són a les imprecisions relacionades amb l'adquisició de les dades (soroll) (Renaud, 1999; Souday, 2008). En general, s'ha descrit que un número al voltant de 20-30 harmònics son suficients per definir formes complexes, encara que en ocasions un número menor és suficient (Williams, 1981; Lestrel, 1997; Hammer & Harper, 2006).

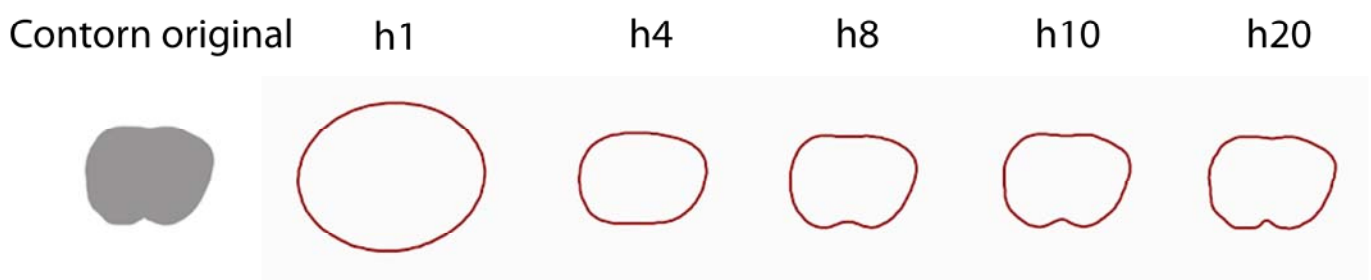


Figura 19. Reconstrucció del contorn d'una M_2 de *Gorilla beringei graueri* per l'addició successiva d'harmònics en l'anàlisi de la forma per sèries de Fourier.

S'ha demostrat en diversos estudis la validesa de les anàlisis de Fourier com a mètode per analitzar la variabilitat de la forma dental així com la classificació filogenètica de diferents espècies (Williams, 1981; Ferrario et al., 1999; Renaud, 1999; Navarro et al., 2004; Bailey & Lynch, 2005). Existeixen dos tipus d'anàlisi de Fourier: el polar (o radial) i les funcions el·líptiques. Les diferències fonamentals es basen en el tipus de coordenada (Hammer & Harper, 2006).

Les anàlisis de Fourier de **tipus polar** o radial s'inicien a partir del càlcul del punt central de l'estructura delimitada pels punts que defineixen el contorn i que servirà d'origen per la conversió a coordenades de tipus polars (Fig. 20) (Hammer & Harper, 2006). A partir del centroide, es tracen una sèrie de vectors fins al contorn separats pel mateix angle ϕ des del punt de referència inicial. Les longituds (r) d'aquests vectors descriuen el contorn en coordenades polars com a funció $r(\phi)$ la qual és de tipus periòdica. El següent pas és interpolar aquests nous punts (els que es desitgin) en intervals angulars equidistants entre 0 i 2π ,

utilitzant una interpolació lineal. El centroide de la nova configuració de punts es pot haver desplaçat lleugerament de la seva posició original, per tant, és necessari tornar a calcular-lo fins que la seva posició s'estabilitzi. Una vegada tenim el contorn de l'estructura definit amb les noves coordenades (polars o radials), aquestes s'ajusten a funcions periòdiques sinusoidals complexes (sinus, cosinus), les quals es poden descompondre en funcions periòdiques elementals, els harmònics (Hammer & Harper, 2006; Souday, 2008).

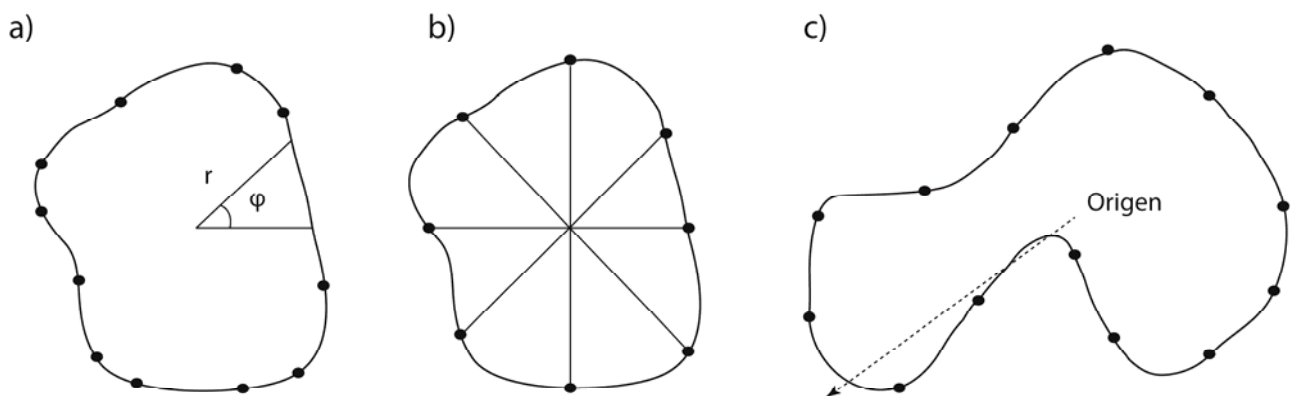


Figura 20. Principi de l'anàlisi de Fourier amb coordenades polars. a) Es digitalitzen onze punts al voltant del contorn en intervals irregulars. El centroide d'aquests punts es calcula i s'empra com l'origen de la conversió de les coordenades polars. b) De la interpolació dels punts originals, es calculen vuit nous punts en increments angulars constants. Aquest pas pot moure el centroide lleugerament, doncs aquest procediment s'ha de repetir fins que les posicions s'estabilitzin. c) En aquesta forma més complexa, el vector que s'origina al centroide travessa el contorn en tres ocasions. No es pot emprar l'anàlisi de Fourier polar en aquests casos. Imatge de Hammer & Harper (2006).

El primer harmònic és un cercle que s'ajusta a la regió de més àrea, el segon harmònic és un lemniscata, el tercer és una figura amb tres lòbuls, i cada harmònic afegeix un lòbul més a la figura. D'aquesta manera, un alt nombre d'harmònics defineixen el contorn de la figura (Fig. 21) (Lestrel, 1997).

La problemàtica associada a aquest tipus de mètode és que, en algunes estructures biològiques, els vectors (r) poden travessar més d'una vegada el contorn de l'objecte (Fig. 20c) i, per tant, la metodologia ja no seria vàlida (Hammer & Harper, 2006). A més, les coordenades polars es troben en funció d'un punt de partida o centroide l'elecció del qual és relativament arbitrària, fent que les comparacions entre espècimens siguin imprecises (Lestrel, 1997). Kuhl i

Giardina (1982) van proposar una alternativa a les sèries de Fourier de tipus polars per eludir aquestes limitacions: les funcions el·líptiques de Fourier.

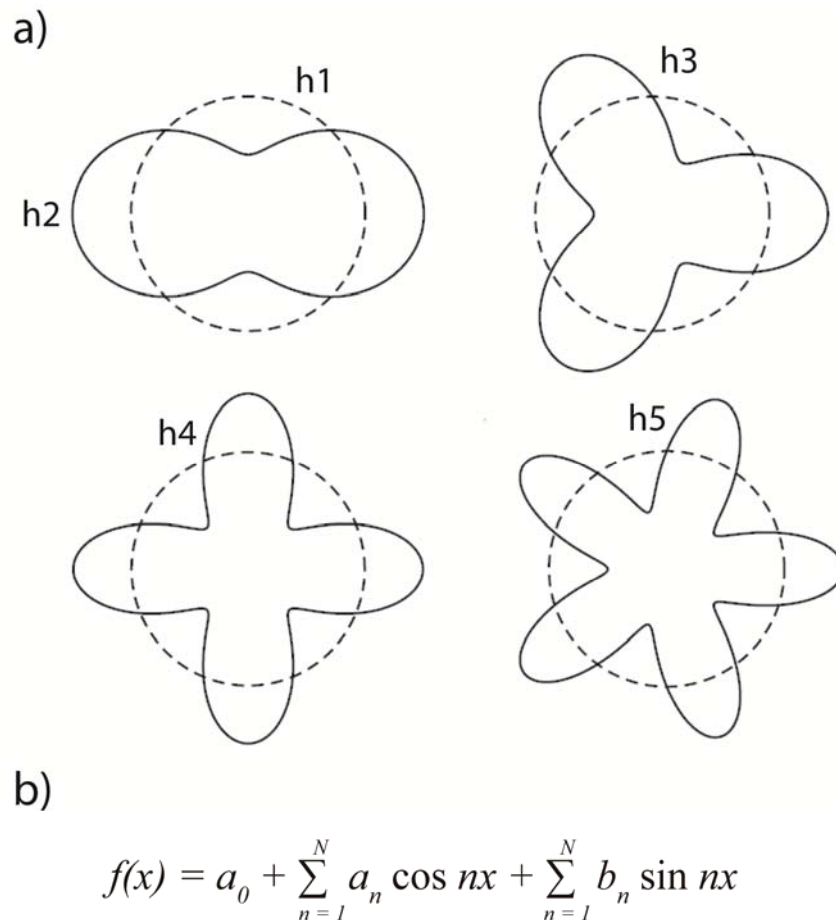
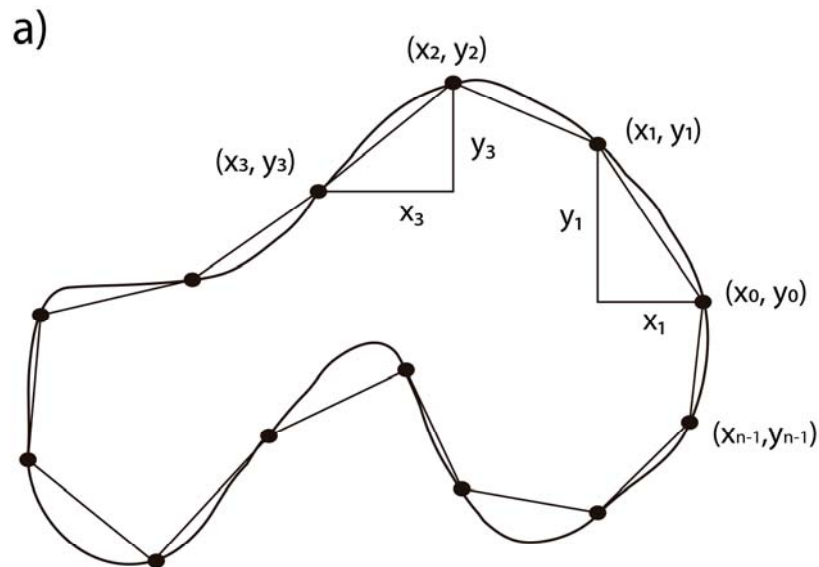


Figura 21. Sèries de Fourier de tipus polar. a) Representació dels 5 primers harmònics de les sèries de Fourier polars (Hammer & Harper, 2006). b) Representació de les sèries de Fourier en coordenades polars: $f(x)$ =funció periòdica corresponent al contorn de l'objecte; n = número d'harmònic; N = número màxim d'harmònics; a_0 = constant que aporta l' h_0 ; a_n = coeficient del terme cosinus de l'harmònic n ; b_n = coeficient del terme sinus de l'harmònic n ; x = valors dels punts al llarg de l'eix x (Lestrel, 1997; Souday, 2008).

Les **funcions el·líptiques** de Fourier (EFA) (Kuhl & Giardina, 1982; Ferson et al., 1985) transformen el contorn de les estructures en la suma d'una sèrie d'el·lipses (Ferrario et al., 1999). Aquesta metodologia no es basa en les coordenades polars sinó en les coordenades cartesianes per separat. Els increments punt a punt de les coordenades x , que defineixen una funció periòdica al llarg del contorn, són subjectes a una descomposició sinusoidal. Independentment, els increments en les coordenades y pateixen la mateixa

descomposició, de tal manera que com a resultat final es poden obtenir quatre coeficients per cada harmònic corresponents a les amplituds de sinus i cosinus dels increments de x i y per separat. Aquests harmònics defineixen el·lipses que es fan cada cop més petites a mesura que descriuen el contorn amb més detall (Fig. 22) (Bailey & Lynch, 2005).



$$x(t) = A_0 + \sum_{n=1}^N a_n \cos nt + \sum_{n=1}^N b_n \sin nt,$$

$$y(t) = C_0 + \sum_{n=1}^N c_n \cos nt + \sum_{n=1}^N d_n \sin nt,$$

Figura 22. Sèries el·líptiques de Fourier (EFA). a) Principi de l'anàlisi d'EFA: la línia corba representa el contorn de la forma de l'objecte, representat per un nombre de punts discrets amb coordenades (x, y) . Els increments de Δx i Δy es defineixen com $\Delta x_i = x_i - x_{i-1}$ i $\Delta y_i = y_i - y_{i-1}$. Aquests es troben subjectes a una anàlisi de Fourier de manera independent on la longitud total (línia recta) representa una tercera variable independent t (Hammer & Harper, 2006). b) Representació de la descomposició sinusoidal de t : n = número d'harmònic; N = número màxim d'harmònics; A_0 = constant que aporta l' h_0 en l'eix x ; a_n = coeficient del terme cosinus de l'harmònic n en l'eix x ; b_n = coeficient del terme sinus de l'harmònic n en l'eix x ; C_0 = constant que aporta l' h_0 en l'eix y ; c_n = coeficient del terme cosinus de l'harmònic n en l'eix y ; d_n = coeficient del terme sinus de l'harmònic n en l'eix y (Lestrel, 1997).

A diferència de les coordenades polars, on necessiten un centroides com a punt inicial, el mètode el·líptic supera aquesta limitació degut a que la orientació es duu a terme utilitzant el centre del primer harmònic i el seu eix major (Ferrario et al., 1999). Un dels inconvenients d'aquesta metodologia, però, és l'augment de la complexitat numèrica (Lestrel, 1997) que pot comportar una redundància en els coeficients resultants (Haines & Crampton, 2000).

2.3.2. Estudis de la topografia dental

Intuïtivament, és lògic pensar que la morfologia dental està altament correlacionada amb les preferències alimentàries de les espècies ja que tenen un paper important en el processament dels aliments, a través de la masticació, abans de ser digerits (Lucas, 2004; Fleagle, 2013). En primats actuals, s'ha demostrat que els grans trets de la morfologia dental de les molars així com la forma dels seus caràcters oclusals, correlacionen significativament amb les conductes alimentàries (Kay, 1975; Teaford & Ungar, 2000; M'Kirera & Ungar, 2003; Boyer, 2008; Boyer et al., 2010; Bunn et al., 2011; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). Generalment s'afirma que les diferents formes dentals estan adaptades per processar un tipus d'aliments essencials, amb unes propietats morfològiques i materials característiques (Kay, 1975; Fleagle, 2013; Lucas, 2004). Així, les espècies que consumeixen aliments durs i resistents, com poden ser la quitina dels insectes o la cel·lulosa de les fulles, tendeixen a tenir molars amb cúspides altes, abruptament inclinades i afilades, i crestes tallants (el que es coneix com un *shearing crest* elevat), per tal de perforar i tallar aquests materials. Per contra, les espècies que consumeixen fruits i llavors relativament durs tendeixen a presentar molars amb cúspides baixes, bulboses i planes, i amb àrees obertes per subjectar i moldre aquest tipus d'aliment (Ungar & M'Kirera, 2003; Merceron et al., 2006; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). Existeix també una relació entre el grau de gruix d'esmalt i la dieta: primats amb l'esmalt fi es caracteritzen per tenir dietes folívores, mentre que els d'esmalt gruixut tendeixen a tenir dietes més dures (Kay, 1981; Schwartz, 2000; Fleagle, 2013; Pampush et al., 2013).

Aquestes presumptes relacions adaptatives de la forma, mida i estructura dental amb la funcionalitat morfològica, han sigut útils per entendre l'ecologia de les espècies de primats actuals i fòssils. Una de les primeres metodologies quantitatives per reconstruir la dieta en funció de la topografia oclusal de les molars és la coneguda com a *shearing quotient* (SQ) promoguda per Kay (1978). El SQ es una mesura del poder de cisellament de la dent i s'obté a partir de la relació entre la suma de les longituds de les crestes tallants i la longitud de la dent en un grup de primats relativament propers. Així, els primats que tenen una dieta insectívora i folívora tendeixen a tenir valors alts de SQ ja que reflecteixen longituds relativament més llargues, potencialment adequades per processar aliments durs com la quitina i/o la cel·lulosa, mentre que els frugívors tendeixen a associar-se amb valors baixos de SQ (Kay & Covert, 1984; Anthony & Kay, 1993; Ungar, 1998; Whinchester et al., 2014). El SQ també s'ha emprat en estudis de primats fòssils, incloent antropoides del Paleògen del Fayum d'Egipte (Kay & Simons, 1980; Kirk & Simons, 2001), catarrins del Miocè (Kay, 1977a, b; Ungar & Kay, 1995), platirrins (Anthony & Kay, 1993; Fleagle et al., 1996), i grans simis del Miocè (Kay & Ungar, 1997). No obstant això, aquesta metodologia presenta una sèrie d'inconvenients. En primer lloc, es basa en la identificació d'una sèrie de landmarks detingudament escollits sobre les crestes oclusals. La mesura d'aquestes superfícies tallants comporta temps, error observacional i sensibilitat a la particularitat de la forma dental o absència dels landmarks anatòmics emprats per fer aquestes mesures (Bunn et al., 2011). Per un altra banda, aquest mètode és sensible al grup filogenètic que es compara (Boyer, 2008). Per exemple, tot i que els hominoïdeus i estrepsirins folívors presenten crestes més llargues que els seus parents omnívors respectivament, el grup d'hominoïdeus presenta valors de SQ més elevats que els estrepsirins (Ungar & Kay, 1995; Kirk & Simons, 2001). Però l'inconvenient més important resideix en que els estudis de SQ estan limitats a dents sense desgast, ja que, com s'ha comentat abans, es basa en una sèrie de landmarks (àpex de les cúspides) que es desgasten ràpidament en el temps (M'Kirera & Ungar, 2003; Bunn et al., 2011).

a. Morfologia dental vs desgast

La morfologia dental, conjuntament amb l'estructura de l'esmalt, estan vinculats a les propietats dels aliments ingerits (Kinzey & Norconck, 1990; Lucas, 2004; Lucas et al 2008; Ledogar et al., 2013), el procés de masticació dels quals comporta una sèrie de canvis graduals en els trets oclusals de les corones dentals (King et al., 2005; Bunn & Ungar, 2009). Aquests estan causats per la pèrdua acumulativa d'esmalt i dentina, degut principalment a l'acció oposada de les dents (atrició) i de la fricció dels aliments durs i abrasius amb la dent (Lucas, 2004; Merceron et al., 2007; Evans, 2013), i, per tant, reflecteix la interacció entre les conductes alimentàries i l'ambient de les espècies (Galbany et al., 2014). Doncs, la Selecció Natural afavorirà aquelles dents que es desgastin de tal manera que mantinguin la seva eficàcia masticatòria durant tota la seva vida (Ungar & Williamson, 2000; M'Kirera & Ungar, 2003; Ungar & M'Kirera, 2003; Dennis et al. 2004; Galbany et al., 2014). Per exemple, els efectes del desgast en primats folívors amb l'esmalt prim, tals com els goril·les o espècies de colobins, formarà talls afilats als voltants de les àrees d'exposició de dentina per tal de millorar l'habilitat tallant i cisellant de la dent (Kay, 1981), mantenint, al mateix temps, el grau de relleu oclusal i funcionalitat per mastegar aliments fibrosos (Glowacka et al., 2013). És també el cas de l'espècie lèmur *Propithecus edwardsi* del bosc tropical de Madagascar que, malgrat la ràpida pèrdua del relleu de la corona dental, en la cara oclusal de les seves molars es formen fulles tallants per tal de mantenir la funció morfològica dental fins a edats força avançades (dues tercers parts de la seva esperança de vida) (King et al., 2005). Per tant, degut a que les dents, en aquest cas molars, comencen a desgastar-se tan bon punt erupcionen (Ungar & M'Kirera, 2003; M'Kirera & Ungar, 2003; Bunn & Ungar, 2009) i existeix la limitació en la variabilitat de desgast dental dels diferents individus en el registre fòssil (Ungar & Williamson, 2000), es necessiten mètodes que siguin capaços d'incloure espècimens desgastats en els estudis de la funcionalitat de la morfologia dental. Això permetria augmentar el número de mostra, facilitar la reconstrucció de les dietes de taxons extingits i proveir de nous i importants coneixements de com actua la selecció natural per

mantenir l'eficiència masticatòria dels aliments amb unes propietats concretes malgrat la pèrdua de teixit dental (Ungar & M'Kirera, 2003; Dennis et al, 2004; Bunn & Ungar, 2009). Recentment, una nova generació de mètodes, coneguts com anàlisis de la topografia dental (Ungar & Williamson, 2000), han permès inferir la dieta de diferents grups de mamífers, inclosos els primats (M'Kirera & Ungar, 2003; Dennis et al., 2004; Ulhaas et al., 2004; King et al., 2005; Merceron et al., 2006; Evans et al., 2007; Boyer, 2008; Bunn & Ungar, 2009; Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012; Wilson et al; 2012; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al, 2014). Aquests estudis han demostrat ser vàlids per inferir la dieta a partir de dents d'espècimens fòssils malgrat el desgast dental (M'Kirera & Ungar, 2003; Ungar & M'Kirera, 2003; Dennis et al., 2004; Merceron et al., 2006; Boyer et al., 2010; Godfrey et al., 2012) i menys sensibles a les influències de la mida dental i filogènia que els mètodes tradicionals, com és el SQ de Kay i col·legues (1978) (M'Kirera & Ungar, 2003; Evans et al, 2007; Boyer, 2008; Boyer et al, 2010; Bunn et al., 2011).

b. Tècniques de topografia dental

Índex de Rellu de la corona dental

Una de les primeres tècniques d'anàlisi de la topografia dental en aparèixer va ser la coneguda com Índex de Rellu de la corona dental (de l'anglès *Crown Relief Index*, CRI) introduïda per Ungar & Williamson (2000) com a mesura de la forma general de la dent (Ungar & M'Kirera, 2003; Bunn et al., 2011). El CRI es defineix com la relació entre el volum tridimensional de la corona dental (3D) i la projecció de l'àrea bidimensional (2D) de la superfície oclusal. Tot i que, segons els autors, la manera d'obtenir aquest coeficient es lleugerament diferent (Ungar & M'Kirera, 2003; Boyer, 2008), es tracta d'una mesura de l'àrea oclusal relativa a l'altura de la corona (Ledogar et al., 2013) i es pot considerar l'extensió tridimensional del SQ de Kay et al. (1978) (M'Kirera & Ungar, 2003). Són varis els estudis que han utilitzat el CRI per diferenciar diferents categories alimentaries en diferents grups de primats, majoritàriament en la segona molar inferior (M'Kirera & Ungar, 2003; Dennis et al., 2004; Ulhass et al., 2004; King

et al., 2005; Merceron et al., 2006; Ungar & Bunn, 2006; Boyer, 2008; Boyer et al., 2010; Bunn & Ungar, 2009; Whinchester et al., 2014). En termes generals, les espècies de primats que consumeixen quantitats importants de carbohidrats estructurals, com són els insectes i les fulles, presenten valors elevats pel CRI. Per tant, insectívors i folívors es caracteritzen per presentar majors valors de CRI, seguit pels omnívors i els frugívors, essent aquests últims els que presenten els valors més baixos de CRI (Whinchester et al., 2014). D'aquesta manera, les espècies de colobins, generalment folívores, presenten valors més elevats que les espècies de cercopitecins frugívores (Ulhaas et al., 2004; Bunn & Ungar, 2009). De la mateixa manera en homínids, els goril·les tendeixen a mostrar valors més alts de pendent i relleu oclusal que els orangutans i ximpanzés (Ungar & M'Kirera, 2003; Merceron et al., 2006). Aquestes relacions també s'han trobat en anàlisis de la topografia dental en molars de primats estrepsirins (Boyer, 2008; Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012) i platirrins (Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014).

Una de les avantatges que ofereix aquesta tècnica en relació als mètodes tradicionals d'estudi de la topografia dental és que és independent dels landmarks que varien o desapareixen a causa del desgast. Tot i que el desgast dental redueix el relleu de la dent a mesura que l'alçada de les cúspides disminueix (Bunn & Ungar, 2009; Evans, 2013), són varis els estudis que han demostrat que les diferències en el relleu oclusal de les molars en diferents espècies de primats hominoïdeus i cercopithecoïdeus es mantenen independentment al desgast (M'Kirera & Ungar, 2003; Ulhaas et al., 2004; Merceron et al. 2006; Bunn & Ungar, 2009; Klukkert et al., 2012). Aquest fet suggereix que moltes de les dents fòssils desgastades es poden incloure en els estudis de funcionalitat dental quan es comparen amb les dents de les espècies actuals amb dietes conegudes i el mateix grau de desgast (Merceron et al., 2006). No obstant això, el CRI és sensible a la variabilitat filogenètica de la mostra (Whinchester et al., 2014). Varis estudis han demostrat que l'eficàcia del CRI per discriminar preferències alimentàries es redueix quan s'inclouen més d'un grup taxonòmic en l'anàlisi de la topografia dental, però incrementa quan s'inclouen altres variables com la

massa corporal o l'àrea oclusal de la primera molar (Boyer, 2008) o segona (Whinchester et al., 2014) molar inferior.

Complexitat oclusal

Un dels aspectes que determina la morfologia funcional de la dent és el grau de processament mecànic que ha de dur a terme, el qual depèn de la dificultat del propi processament dels diferents tipus d'aliments ingerits (Evans et al., 2007). Una forma eficaç d'augmentar la capacitat de processat dels aliments és afegir trets a la cara oclusal de les dents que permetin dividir més quantitat d'aliments en cada mastegada. Com es descriu en Evans et al. (2007), si veiem les dents com a eines que serveixen per trencar i triturar els aliments, la complexitat dental mesura el número d'eines que contenen les dents en la seva superfície oclusal. L'*Orentation Patch Count* (OPC) és una tècnica que mesura el grau de complexitat de la dent. La cara oclusal es divideix en diferents àrees, les quals es caracteritzen per presentar una orientació topogràfica concreta. L'OPC es calcula comptant el número total d'àrees tot considerant les orientacions (Evans et al., 2007). Els autors dels primers estudis analitzaven la complexitat dental a través de l'OPC en el conjunt de premolars i molars d'una àmplia mostra de rosegadors i carnívors. Aquests van demostrar que malgrat els efectes de filogènia i d'escala, les diferents categories alimentàries presentaven valors similars d'OPC en ambdós grups (Evans et al., 2007). Els mateixos autors van corregir els efectes d'orientació de la dent en el càlcul de la complexitat dental rotant la dent uns $5,625^\circ$ en vuit ocasions i calculant la mitjana de totes elles (Evans & Jernvall, 2009). La modificació del mètode es va batejar com a *Orentation Patch Count Rotated* (OPCR) i permetia, ara sí, estudiar la complexitat dental en dents individualitzades (Fig. 23).

La complexitat dental ha demostrat ser un indicador del grau de resistència als aliments de la dieta i distingir els diferents grups de mamífers segons el seu règim alimentari (Evans et al., 2007; Evans & Jernvall, 2009; Santana et al., 2011; Wilson et al., 2012): dents amb una superfície oclusal complexa (valors elevats de OPCR) estan adaptats a consumir aliments durs i difícils de processar

(insectívors i folívors). No obstant això, l'OPCR no va ser capaç de distingir per si sol insectívors de folívors en una mostra de primats estrepsirins (Bunn et al., 2011), segurament perquè l'OPCR no garanteix discernir entre diferents dietes que requereixen el mateix grau de complexitat (Boyer et al., 2010).

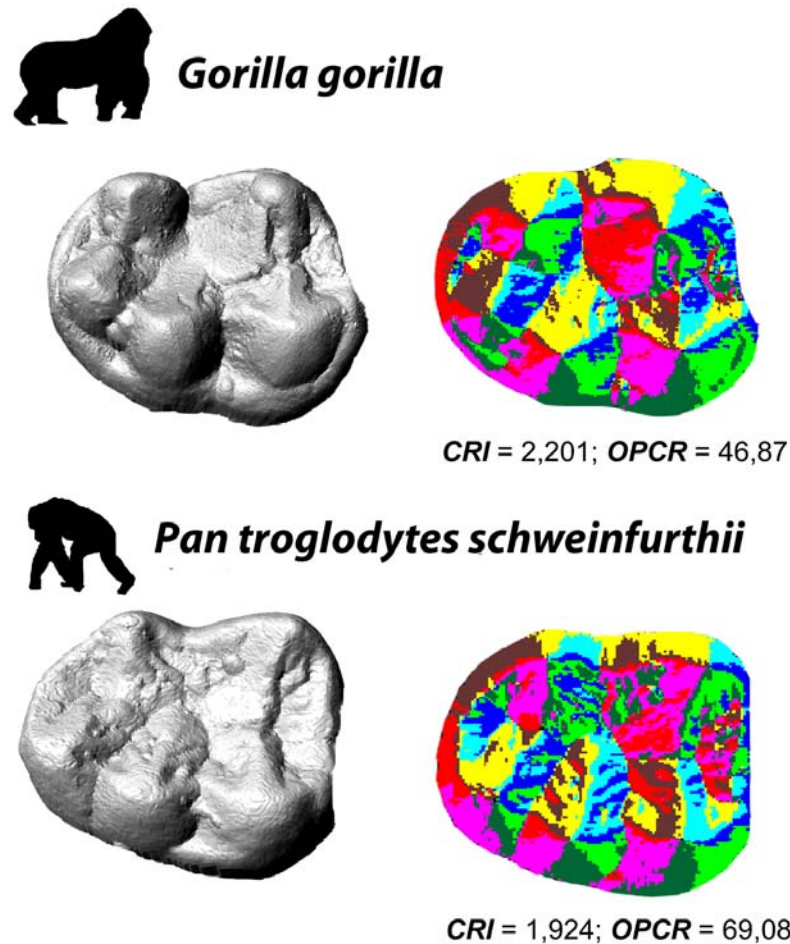
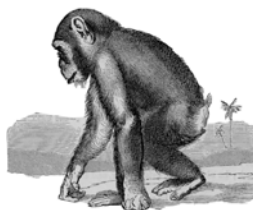


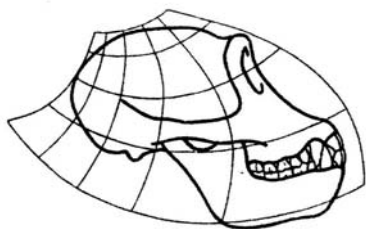
Figura 23. Representació del càlcul de CRI i OPCR en dues molars inferiors de *Gorilla gorilla* (M_1) i *Pan troglodytes schweinfurthii* (M_2).

S'ha d'afegir que, com en el cas del CRI, s'ha observat que quan s'inclouen més de dos grups taxonòmics diferents en la mateixa mostra, les diferències oclusals entre aquests dos grups s'expliquen millor per les diferències taxonòmiques que per consideracions funcionals de la dieta (Whinchester et al., 2014). Malgrat aquests resultats en diferents grups de primats, l'OPCR és la única mesura capaç de capturar la complexitat oclusal associada a les dietes, per tant, constitueix un mètode important per avaluar l'ecologia tròfica dels primats

fòssils al no estar afectat per diferències en el desgast (Evans et al., 2007; Boyer et al., 2010; Bunn et al., 2011).

La combinació de diferents tècniques de la topografia dental en el mateix estudi ha permès caracteritzar els diferents aspectes funcionals de la dent en relació a la dieta en diferents grups de primats (Boyer et al., 2010; Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014) i ha demostrat ser molt més efectiva que qualsevol mètode per si sol (Bunn et al., 2011; Whinchester et al., 2014). En general, CRI i OPCR covarien: valors alts d'ambdues tècniques correlacionen amb dietes dominades per aliments fibrosos i carbohidrats estructurals (Boyer et al., 2010; Bunn et al., 2011). No obstant, això no vol dir que ambdues variables siguin dependents ja que la complexitat dental no té en compte l'angle d'inclinació de la pendent de la dent. Per exemple, una dent que té forma de fulla tallant té un relleu oclusal elevat però una baixa complexitat dental. Per una altra banda, una dent que té un relleu oclusal baix pot presentar petites crenulacions que fan augmentar la seva complexitat oclusal, com en el cas dels pitecins consumidors de llavors dures (Boyer et al., 2010; Ledogar et al., 2013).





Objectius

El treball que es presenta en aquesta Tesi Doctoral se centra en l'estudi de la variabilitat morfològica de les primeres i segones molars inferiors de diverses espècies de primats Catarrhini. L'objectiu general d'aquest estudi és caracteritzar la variabilitat de la morfologia dental d'espècies de catarrins actuals per tal de determinar les relacions filogenètiques i els processos adaptatius d'aquestes espècies, i crear un model ecològic que aportí un millor coneixement de les adaptacions ecològiques i relacions filogenètiques dels primats fòssils. Per aconseguir aquest objectiu general, ha sigut necessària ampliar la mostra de primats catarrins de la col·lecció del laboratori del Dr. Alejandro Pérez-Pérez. Aquest procés ha sigut progressiu al llarg de tota la Tesi Doctoral, de tal manera que els diferents objectius que es descriuen a continuació s'han assolit a partir de la mostra disponible en un moment determinat.

L'objectiu general de la Tesi es pot desglossar en dos tipus d'objectius, uns metodològics i uns altres de caracterització dels trets morfològics de la mostra de primats.

Els **objectius metodològics** es centren en posar a punt la metodologia a emprar per la posterior caracterització de la variabilitat dental en dues dimensions (2D). Aquests es poden dividir en 2 objectius:

- 1) Exploració de la morfologia dental a partir de la caracterització del contorn amb la metodologia de sèries de Fourier. Aquesta exploració implica:
 - 1.1) Estimar l'error intra i interobservador associats a aquesta metodologia.

Per a aquest objectiu es va calcular l'error de medició entre les observacions realitzades d'un mateix investigador i entre les observacions de varis investigadors a partir d'una submostra de segones molars inferiors (M_2) de primats hominoïdeus ($N=16$). A més, es van calcular les correlacions entre les distàncies euclidianes al quadrat de les observacions i es van realitzar Anàlisis Discriminants (AD) per comparar la dispersió i variabilitat de les mesures entre observadors.

- 1.2) Determinar el tipus de sèries de Fourier i el número òptim de punts per caracteritzar el contorn dental de les espècies de catarrins.

Per a aquest objectiu es va emprar la mateixa submostra que l'objectiu anterior (N =16) i es van mesurar els contorns dentals a partir de diferents números de punts i tipus de sèries de Fourier (polar i el·líptica). Es va realitzar una anàlisi multivariant de la variància no paramètrica (NP-MANOVA) per analitzar les diferències de la forma dental entre els taxons considerant cada mètode i número de punts del contorn, i ADs per explorar les diferències metodològiques i taxonòmiques per a cada cas.

Un cop determinat quin és el millor mètode per caracteritzar el contorn dental de les espècies de catarrins, es va analitzar la variabilitat morfològica dental dels catarrins a partir d'una mostra de 86 M₂ mitjançant una Anàlisi de Components Principals (ACP) i una anàlisi de la variància (ANOVA).

- 2) Determinar quin és, entre els mètodes morfomètrics en 2D existents, el que millor s'adequa per estudiar la variabilitat morfològica de les molars inferiors de la mostra de primats catarrins.

Per assolir aquest objectiu es va analitzar la morfologia dental d'una submostra de M₁ de primats hominoïdeus (N =35) a partir de tres models morfomètrics: sèries el·líptiques de Fourier, morfomètria geomètrica emprant solament landmarks, i landmarks i semilandmarks en un mateixa anàlisi. Es van realitzar ACP, AD i ANOVA per a cada mètode i es van calcular les correlacions entre els components principals (CPs) dels diferents models.

Un cop determinada quina és la millor metodologia per explicar la variabilitat morfològica de la mostra d'estudi, els objectius es centren en explorar aquesta variabilitat en una mostra molt més àmplia de primats. Es poden desglossar els següents objectius:

- 3) Estimar si la morfologia dental dels primats catarrins, caracteritzada a partir del contorn i els trets morfològics oclusals, presenten senyal filogenètica; és a dir, si la morfologia dental és útil per establir relacions filogenètiques fiables entre les espècies de primats Hominoidea i Cercopithecoidea.

Per a aquest objectiu, es va analitzar la variabilitat de la morfologia dental d'una mostra de M_1 (N = 301) i M_2 (N = 386) de primats actuals a partir d'una ACP. Per determinar la senyal filogenètica i ecològica de la morfologia dental es va calcular la correlació entre les distàncies morfomètriques de la forma dental, genètiques i tròfiques de les espècies actuals analitzades, a més de representar les seves afinitats en arbres d'anàlisi d'agrupacions Neighbor-Joining (NJ).

- 4) Establir les possibles relacions filogenètiques dels primats fòssils del Miocè i Pliocè amb les espècies actuals a partir de la caracterització morfomètrica de les molars inferiors.

Es van incloure les M_1 (N = 31) i M_2 (N = 42) de les espècies fòssils a l'anàlisi morfomètric de les espècies actuals i es van analitzar les seves afinitats morfològiques amb les espècies actuals a través d'un arbre NJ.

- 5) Estudiar diversos aspectes de la topografia dental de les molars inferiors en espècies fòssils i actuals.

Per assolir aquest objectiu es van analitzar les variables de relleu de la corona dental (*Crown Relief Index*, CRI) i de la complexitat dental (*Orientation Patch Count Rotated*, OPCR) d'una mostra de M_1 (N = 55) i M_2 (N = 52) de primats hominoïdeus, actuals i fòssils, i una espècie de cercopitecoïdeu actual. Es va realitzar una ANOVA-un factor de cadascuna de les variables topogràfiques i molar, amb comparacions múltiples *post-hoc* per aquelles variables significatives, per tal de determinar si existeixen diferències significatives entre les espècies actuals. En cas

de trobar-ne, es van realitzar regressions multivariants entre les variables topogràfiques i el grau de folivoria i frugivorisme de les espècies analitzades.

6) Determinar el paper del macrodesgast dental en la caracterització dels trets oclusals de les molars inferiors.

Es va analitzar la relació dels valors de les variables topogràfiques (CRI i OPCR) amb els valors del desgast dental (PED) de la mostra analitzada mitjançant regressions lineals (RMA, *Reduced Major Axis*) per determinar com afecta el desgast a les variables topogràfiques de la mostra escollida

7) Estimar l'ecologia tròfica d'alguns primats fòssils del Miocè a partir de l'estudi de la topografia dental.

Es van comparar els resultats de les variables topogràfiques significatives de les espècies actuals amb les espècies fòssils *Oreopithecus bambolii*, *Dryopithecus fontani*, *Hispanopithecus laietanus* i *Rudapithecus hungaricus* a través d'una gràfica bivariant del CRI i OPCR per les dues molars.

Finalment, alguns d'aquests objectius s'han assolit i han estat publicats en revistes científiques (Gamarra et al., 2011a, b; 2012); i altres encara estan pendents de ser publicats.





Material i mètodes

3. MATERIAL

3.1. La mostra

Les dents analitzades pertanyen a nombroses espècies de primats actuals i fòssils de les Superfamílies Hominoidea, Cercopithecoidea i Pliopithecoidea. El conjunt de dents de la mostra forma part de la col·lecció de rèpliques dentals del laboratori del Dr. Alejandro Martínez Pérez-Pérez, i majoritàriament recollides en el catàleg editat pel mateix grup de recerca (Galbany et al., 2004a). Aquesta col·lecció s'ha obtingut a partir d'espècimens originals provinents de diverses col·leccions osteològiques de diferents museus, entre els quals trobem l'*American Museum of Natural History*, a New York, EUA (AMNH), el *Royal Museum for Central Africa*, a Tervuren, Bèlgica (MRAC), el *National Museum of Natural History – Smithsonian Institution*, de Washington DC, EUA (NMNH) i l'*Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie*, a Munich, Alemanya (SAPM). A més, per tal d'incrementar la mostra per a la present Tesi Doctoral, aquesta col·lecció s'ha ampliat amb nous motllos dentals de noves espècies i subespècies, les quals vaig obtenir també a partir dels espècimens originals de dues noves col·leccions osteològiques: la de l'*Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* a Brussel·les (IRSNB) i la del Museu de Zoologia de Barcelona (MZB). En aquest treball també s'han inclòs rèpliques dentals de primats obtingudes *in vivo* gràcies a la col·laboració amb el *Project Mandrillus* del *Centre d'Ecologie Fonctionnelle & Evolutive* (CEFE), del *Centre National de la Recherche Scientifique* (CNRS) dirigit per la Dra. Marie Charpentier (<http://www.cefe.cnrs.fr/mandrillus/presentation>), i realitzat al Parc de la Lékédi, al sud-est del Gabon.

La major part dels espècimens fòssils emprats en aquesta Tesi provenen de la col·lecció del Dr. Peter Ungar (University of Arkansas, EUA) obtinguda a partir dels originals de nombroses col·leccions i museus, i de l'Institut Català de Paleontologia a Sabadell (ICP). A més, també s'han inclòs alguns individus del jaciment de Rudabánya (Hongria), el motllos dels quals van ser proporcionats pel Dr. David Begun de la University of Toronto. Una petita part de la mostra,

corresponent a la col·lecció osteològica del *Natural History Museum* de Londres, consisteix en fotografies de la cara oclusal de les dents davant la impossibilitat de l'obtenció de motllos dentals (veure Annex 1). De la mateixa manera, algunes dents fòssils han sigut analitzades a partir d'imatges incloses en les respectives publicacions. En ambdós casos, l'ús de fotografies ha estat suficient per analitzar la forma de la corona dental amb la metodologia morfomètrica utilitzada.

La mostra final estudiada és de 785 dents de diferents individus, 73 de les quals pertanyen a espècimens fòssils. Aquesta mostra està composta per 340 primeres molars inferiors (M_1) i 445 segones molars inferiors (M_2) de primats catarrins actuals i fòssils. Les Taules 1 i 2 mostren un quadre resum del nombre total d'espècies de primats catarrins estudiats, i les col·leccions osteològiques d'origen corresponents, així com el número de M_1 i M_2 en cada cas. No totes les dents de la mostra analitzada han estat incorporades a totes les anàlisis, ja que s'han incorporat els individus idonis per aconseguir els objectius plantejats. En el cas dels objectius metodològics, s'ha emprat una mostra reduïda de primats hominoïdeus actuals per testar les tècniques que millor s'adequaven a la dentició de primats catarrins, a més de considerar un únic tipus de dent. De la mateixa manera, l'anàlisi de la topografia dental només s'ha realitzat a partir d'una submostra d'espècies d'homínids actuals i fòssils i una espècie de cercopitecoïdeu amb dieta coneguda. Per l'anàlisi de la senyal filogenètica, s'ha emprat la major part de la mostra, tan d'espècies actuals com fòssils.

Els primats actuals s'han utilitzat per a realitzar l'estudi comparat de la morfologia i topografia dental, al mateix temps que les relacions filogenètiques i ecològiques dels primats fòssils estudiats. La majoria dels primats actuals analitzats van ser capturats en llibertat al seu hàbitat natural i, per tant, mai no van ser alimentats en condicions de captivitat. Aquells casos en que les dents pertanyien a primats que van estar en captivitat durant part o la totalitat de la seva vida no es van incloure a les anàlisis de topografia dental.

	M ₁ (N)	M ₂ (N)	Col·leccions osteològiques	
Superfamília Hominoidea	Família Hominidae			
	<i>Gorilla beringei graueri</i>	6	21	MRAC
	<i>Gorilla beringei beringei</i>	10	15	MRAC, NMNH
	<i>Gorilla gorilla</i>	20	22	AMNH, NHML, MZB
	<i>Pan troglodytes schweinfurthii</i>	23	38	MRAC, MZB
	<i>Pan paniscus</i>	18	26	MRAC, IRSNB
	<i>Pongo pymaeus</i>	20	29	SAPM
	Família Hylobatidae			
	<i>Hylobates moloch</i>	9	17	SAPM
<i>Hylobates lar</i>	10	14	NHML, IRSNB	
<i>Symphalangus syndactylus</i>	3	6	NHML, IRSNB	
Superfamília Cercopithecoidea	Subfamília Colobinae			
	<i>Colobus angolensis</i>	15	15	NHML, IRSNB
	<i>Colobus guereza</i>	16	18	MZB, NHML, IRSNB
	<i>Semnopithecus entellus</i>	3	2	IRSNB
	<i>Trachypithecus obscurus</i>	1	1	IRSNB
	<i>Trachypithecus auratus</i>	1	1	IRSNB
	<i>Trachypithecus cristatus</i>	2	2	IRSNB
	Subfamília Cercopithecinae			
	<i>Cercocebus torquatus</i>	14	15	MZB, NHML, IRSNB
	<i>Cercopithecus ascanius</i>	6	6	IRSNB
	<i>Cercopithecus lhoesti</i>	4	4	MZB, IRSNB
	<i>Cercopithecus mitis</i>	15	16	NHML, IRSNB
	<i>Cercopithecus neglectus</i>	4	6	IRSNB
	<i>Cercopithecus nictitans</i>	10	16	NHML
	<i>Chlorocebus aethiops</i>	8	9	IRSNB
	<i>Erythrocebus patas</i>	14	14	MZB, NHML, IRSNB
	<i>Lophocebus albigena</i>	4	4	IRSNB
	<i>Macaca mulatta</i>	21	11	IRSNB
	<i>Macaca nemestrina</i>	9	9	IRSNB
	<i>Macaca sylvanus</i>	10	12	IRSNB
	<i>Mandrillus leucophaeus</i>	5	14	NHML, MZB
	<i>Mandrillus sphinx</i>	6	11	MZB, <i>in vivo</i>
	<i>Papio anubis</i>	9	15	NHML
<i>Papio cynocephalus</i>	6	5	IRSNB	
<i>Papio hamadryas</i>	7	9	NHML, IRSNB	
Total	309	403		

Taula 1. Resum dels primats Catarrhini analitzats ordenats alfabèticament per grups. Les subespècies s'han considerat quan ha estat possible. Les col·leccions osteològiques d'origen són: *American Museum of Natural History*, New York, EUA (AMNH); *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, Brussel·les, Bèlgica (IRSNB); *Royal Museum for Central Africa*, Tervuren, Bèlgica (MRAC); *Museu de Zoologia de Barcelona* (MZB); *Natural History Museum of London*, Londres, Regne Unit (NHML); *National Museum of Natural History*, Washington, EUA (NMNH); *Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie*, Munich, Alemanya (SAPM).

		M ₁ (N)	M ₂ (N)	Col·leccions osteològiques d'origen
SpF Pliopithecoidea	<i>Anapithecus hernyaki</i>	2	7	MGS*
	<i>Barberopithecus huerzeleri</i>	1	1	ICP ¹
	<i>Pliopithecus antiquus</i>	2	4	AMNH, NMB*
	<i>Pliopithecus canmatensis</i>	3	2	ICP ²
	<i>Pliopithecus platyodon</i>	-	1	NMB*
	<i>Pliopithecus zhanxiangi</i>	-	1	AMNH*
SpF Cercopithecoidea	<i>Mesopithecus pentelicus</i>	4	6	NMW*
SpF Hominoidea	<i>Dryopithecus fontani</i>	2	3	MNHN, MGSB*
	<i>Hispanopithecus laietanus</i>	5	6	ICP**
	<i>Oreopithecus bambolii</i>	6	4	IGF, NMB, UP, IGUG*
	<i>Ouranopithecus macedoniensis</i>	2	3	AUT*
	<i>Rudapithecus hungaricus</i>	3	3	MNM***
	<i>Sivapithecus sivalensis</i>	1	1 ³	AMNH*
Total		31	42	

Taula 2. Resum d'espècies de primats fòssils analitzades ordenades alfabèticament per grups. La mostra de primats fòssils prové de les col·leccions del Dr. Peter Ungar*, de l'Institut Català de Paleontologia (ICP)** i de la col·lecció del Dr. David Begun***. Algunes de les dents provenen de fotografies de diferents publicacions: ¹Alba & Moyà-Solà, 2012; ²Alba et al., 2010b; ³Kelley, 2002. Les col·leccions d'origen de la mostra són: *American Museum of Natural History*, New York, EUA (AMNH); *Aristotle University of Thessaloniki*, Grècia (AUT); Institut Català de Paleontologia, Sabadell (ICP); *Institute e Museo di Geologia e Paleontologia dell'Università di Firenze*, Florència, Itàlia (IGF); Instituto de Geologia dell' Università Genova, Gènova, Itàlia (IGUG); *Magyar Geologiai Szolgalat*, Budapest, Hongria (MGS); *Musèum National d'Histoire Naturelle*, Paris, França (MNHN); Museo de Geologia del Seminario de Barcelona, (MGSB); *Naturhistorisches Museum Basel*, Basilea, Suïssa (NMB); *Magyar Nezeleti Múzeum*, Budapest, Hongria (MNM); *Naturhistorisches Museum Wien* Viena, Àustria (NMW); *Università di Pisa* (UP).

3.2. Obtenció de la mostra

3.2.1. Rèpliques dentals

Les rèpliques dentals es van obtenir a partir de materials d'alta resolució seguint els procediments estandarditzats descrits a Galbany et al. (2004b, 2006). Les superfícies d'esmail de les dents originals es van netejar amb acetona pura i posteriorment etanol (95%) emprant hisops de cotó. Els motlles es van obtenir *in situ* amb polivinilsiloxà *President microSystemTM-Regular body* (Colténe®), un material molt emprat en el camp de l'odontologia i ortodòncia, que no danya ni altera l'estructura de la dent i ofereix una molt bona replicació de les superfícies

(Beynon, 1987) (Fig. 24). A partir d'aquests motlles negatius es van obtenir les rèpliques o motlles positius en resina epoxy Epo-Tek #301 o poliuretà Feropur PR55+E55 (Feroça®), els quals ofereixen una gran resolució, duresa i estabilitat temporal (Galbany et al., 2006).



Figura 24. Primats de la col·lecció de l'*Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, (Brussel·les, Bèlgica) i procés d'obtenció de motlles dentals.

3.2.2. Fotografies per MG en 2D

La variabilitat morfològica de M_1 i M_2 de la mostra de primats catarrins es va estudiar a partir de fotografies de les rèpliques dentals i les dents originals. Es van obtenir imatges digitals de la cara oclusal de les corones de les rèpliques dentals emprant una càmera digital Nikon D70 amb una lent òptica de 60mm i a una distància mínima de 50 cm (per prevenir la deformació de la imatge) emprant un suport metàl·lic als Centres Científics i Tecnològics (CCiT) de la Universitat de Barcelona. Les rèpliques es van col·locar horitzontalment en un suport anivellades de tal manera que la cara oclusal es mantingués sempre perpendicular

al pla de focus de la càmera (Fig. 25). La mostra del *Natural History Museum* de Londres (NHML) es va fotografiar seguint el mateix procediment. Totes les imatges es van obtenir en format JPG d'alta resolució (1600 x 1200 pixels), a excepció de les fotografies d'alguns espècimens fòssils les quals es van obtenir a partir d'imatges en publicacions (veure Taula 2).

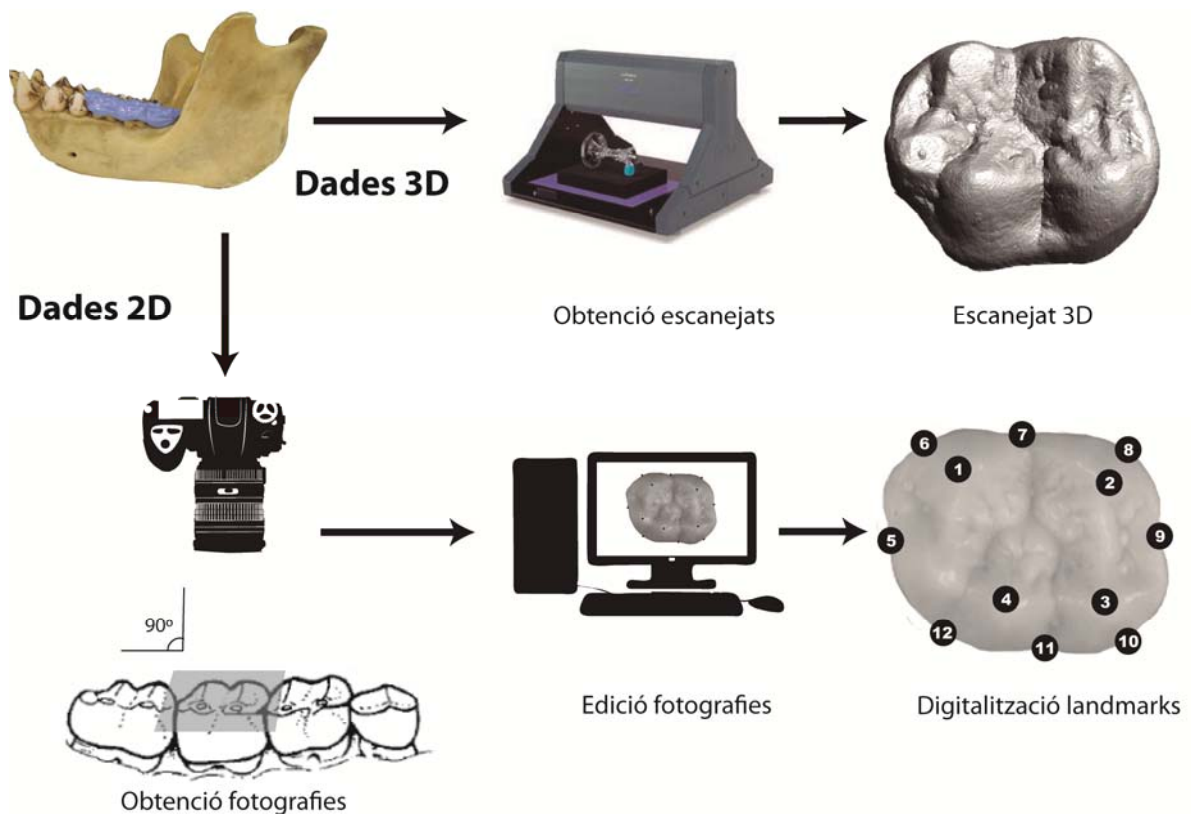


Figura 25. Procés d'obtenció de dades en 2 i 3 dimensions.

Les imatges digitals es van editar amb l'Adobe PhotoshopTM CS orientant les molars en la mateixa posició, amb la cara lingual i bucal a la part superior i inferior de la imatge, respectivament, i la cara mesial i distal a la dreta i esquerra de la imatge (Fig. 26). Per tal d'estandarditzar la mostra es van seleccionar molars dretes que no estiguessin trencades i amb un grau de desgast oclusal que permetés identificar els landmarks per a l'estudi de MG. En el cas que aquestes condicions no es donessin, es va escollir, la molar esquerra de l'individu per augmentar la mostra d'estudi assumint que existeix simetria entre ambdues dents (Dryden & Mardia, 1998).

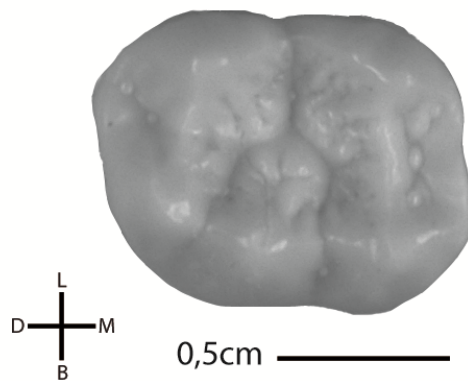


Figura 26. Orientació de les imatges digitals de les molars. La imatge correspon a un M₁ dret de *Pan paniscus* de la col·lecció de l'*Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* (IRSNB).

3.2.3. Escanejats de les dents per l'estudi de la topografia dental

Una part de la mostra obtinguda a partir de les col·leccions osteològiques es va emprar per a analitzar la topografia dental amb l'objectiu d'inferir l'ecologia tròfica dels primats fòssils del Miocè. Les rèpliques es van escanejar amb un escàner 3D amb 0,1 mm de resolució (PIX-4 Pizca Roland). Les dades obtingudes en format .txt es van editar amb els software Rhinoceros v 3.0. El núvol de punts dels escanejats dentals es van retallar manualment a nivell de la línia amelocementària per tal de disposar de la malla 3D de la corona dental i evitar altres estructures com la mandíbula o el paladar (Winchester et al., 2014) (Fig. 25).



4. MÈTODES

El següent apartat està estructurat en dues parts. En la primera s'expliquen els mètodes emprats per assolir els objectius metodològics, és a dir, per explorar quina és la metodologia que millor s'adequa a l'estudi de la morfologia dental dels primats catarrins. La segona part consisteix en descriure els mètodes emprats per estudiar la pròpia variabilitat, alguns dels quals es troben explicats en la part d'exploració de la metodologia.

4.1. Mètodes pels objectius metodològics

Un dels objectius d'aquesta Tesi és trobar la metodologia que millor expliqui la variabilitat morfològica de les molars de primats Catarrhini. Aquest objectiu s'inicia amb l'exploració de diverses tècniques morfomètriques entre les quals trobem les sèries de Fourier i la MG.

4.1.1. Anàlisis de Fourier

En primer lloc es va valorar la tècnica de sèries de Fourier ja que estudis previs havien obtingut resultats positius en quan a l'estudi de la variabilitat dental en diferents grups de mamífers, inclosos els primers homínins (Williams, 1981; Ferrario et al., 1999; Renaud, 1999; Navarro et al., 2004; Bailey & Lynch, 2005). D'aquesta manera es va analitzar la variabilitat del contorn de la corona dental en una mostra de 86 M₂ de varies espècies de primats catarrins (Taula 3). Es va seleccionar la segona molar inferior ja que estudis previs havien mostrat, en primats i homínins en particular, una gran variabilitat morfològica en aquesta dent (Hartman, 1989; Uchida, 1998 a, b; Swindler, 2002; Pilbrow, 2006, 2007) molt superior a la variabilitat trobada en M₁ (Johanson, 1979; Swindler et al., 1998).

Prèviament a l'anàlisi total de la mostra i amb l'objectiu d'estandarditzar i caracteritzar la metodologia de sèries de Fourier, es va calcular, a partir d'una submostra de M₂ de primats homínins (Taula 4), l'error de medició intra i interobservador, es van comparar els dos tipus de sèries de Fourier polar i

el·líptic, i es va analitzar el número òptim de punts per descriure el contorn dental.

Especie	N	Colecció osteològica
<i>Cercopithecus mitis</i>	5	IRSNB
<i>Chlorocebus aethiops</i>	9	IRSNB
<i>Colobus guereza</i>	4	IRSNB, MZB
<i>Erythrocebus patas</i>	4	IRSNB
<i>Gorilla beringei beringei</i>	9	AMNH, MNH, MRAC
<i>Gorilla beringei graueri</i>	9	MRAC
<i>Hylobates moloch</i>	7	SAPM
<i>Lophocebus albigena</i>	4	IRSNB
<i>Macaca mulatta</i>	7	IRSNB
<i>Pan paniscus</i>	8	MRAC
<i>Pan troglodytes</i>	8	MRAC
<i>Papio cynocephalus</i>	4	IRSNB
<i>Pongo pygmaeus</i>	8	SAPM
Total	86	

Taula 3. Mostra de les espècies (ordenades alfabèticament) per explorar la variabilitat del contorn dental de la M₂ amb sèries de Fourier.

Espècie	N	Colecció
<i>Hylobates moloch</i>	4	SAPM
<i>Pongo pygmaeus</i>	4	SAPM
<i>Gorilla beringei graueri</i>	4	MRAC
<i>Pan troglodytes schweinfurthii</i>	4	MRAC
Total	16	

Taula 4. Submostra de M₂ de primats hominoïdeus per l'estandardització i caracterització de la metodologia de sèries de Fourier: càlcul de l'error intra-interobservador, comparació de les sèries de Fourier polar i el·líptic, i número òptim de punts.

a. Càlcul de l'error intra-interobservador

Qualsevol tipus de mesura biomètrica *a priori* està subjecta a possibles errors de precisió del mètode emprat. D'aquesta manera, els resultats en una anàlisi mètrica i morfomètrica de les dents dependrà tant de la variabilitat morfològica intra i interespecífica, així com l'error de medició (EM). L'EM està subjecte no només a les característiques de la mostra, sinó també a factors relacionats amb el

mètode d'anàlisi. D'aquesta manera, l'EM en l'anàlisi i estudi de les dents s'ha d'establir per valorar els efectes de la variabilitat mètrica entre observacions (Harris, 2008) i, en funció del percentatge d'error obtingut, valorar les mesures realitzades per varis observadors i el seu grau d'homogeneïtat en una mateixa anàlisi (Bailey et al., 2004; Galbany et al., 2005).

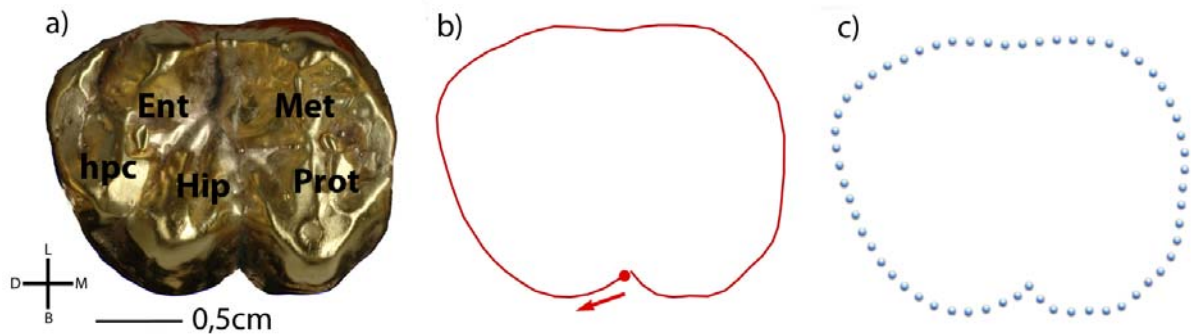


Figura 27: Procés de digitalització del contorn dental amb la metodologia de sèries de Fourier. a) Imatge de la cara oclusal de la dent: Ent (entocònid), Met (metacònid), hpc (hipocònid), Hip (hipocònid), Prot (protocònid); b) Contorn de la dent amb un traçat continu; c) Transformació del contorn en punts (x, y).

La morfologia dental de la submostra de M_2 d'hominoïdeus (Taula 4) es va analitzar a partir de la caracterització del contorn de la corona dental en fotografies de la cara oclusal de les molars amb el software TPSDig2 v 2.10 (Rohlf, 2006), delimitant l'àrea màxima de la corona. Aquest programa permet definir el contorn de la dent amb un traçat continu, el qual es va iniciar sempre des del mateix punt homòleg definit com el solc vestibular format per les cúspides bucals protocònid i hipocònid continuant en sentit mesio-distal (Fig. 27b). L'estandardització d'un punt d'inici en la delimitació del contorn és important per tal d'establir una orientació homòloga evitant així problemes descrits sobre l'arbitrarietat del punt d'origen (Hammer & Harper, 2006). Un cop definit el contorn mitjançant el traçat continu, aquest es va transformar automàticament en un número concret de punts (80 punts) i es van obtenir les coordenades x i y de tots aquests punts (Fig. 27c). Les coordenades (x, y) de cadascun dels punts digitalitzats del contorn per a cada espècimen es van importar i tractar amb el software PAST v 2.17 (Hammer et al., 2001). Com a resultat es van obtenir 10 harmònics, suficients per l'anàlisi preliminar de forma

a partir de sèries de Fourier (Hammer & Harper, 2006), amb els corresponents coeficients.

L'EM en l'anàlisi de la variabilitat morfomètrica a nivell interespecífic es va avaluar a partir de l'anàlisi el·líptic de Fourier (EFA) (Kuhl & Giardina, 1982) i es va establir un número de 80 punts per a la descripció del contorn. Aquest número de punts ha demostrat ser suficient per definir amb precisió la forma del contorn dental en altres espècies d'homínids (Bernal, 2007; Pérez et al., 2006). A partir d'aquí, tres observadors (Obs.n) van definir el contorn de la corona de totes les M₂, 4 vegades cadascun, amb la finalitat de determinar l'EM a nivell intra i inter-observador. Els observadors no van mesurar la mateixa dent de forma consecutiva, per evitar biaix, i no van estar més de dos dies sense mesurar alguna imatge per evitar la pèrdua de pràctica.

Per explorar les diferències entre els errors d'observació intra i interobservador es van realitzar Anàlisis de Components Principals (ACP) dels 16 individus de la mostra a partir dels 10 primers harmònics d'EFA per a cada observador i rèplica. Per l'error del propi observador, es van calcular els errors estàndards a partir dels valors dels individus de cada rèplica en el primer component principal (CP1). L'error intra-observador correspon al promig dels errors de cada individu. Per determinar l'error entre diferents observadors, es va calcular els errors estàndards de cada individu mesurat pels tres observadors. L'error inter-observador correspon al promig d'aquests errors. A més, es van obtenir les matrius de distàncies euclidianes al quadrat per a cada observador i número de rèplica per calcular les correlacions entre les mesures dels observadors i comparar els resultats entre els diferents observadors. Aquestes es van obtenir mitjançant Tests de Mantel (correlacions r de *Pearson*) per correlacionar les matrius de distàncies del mateix observador i entre observadors. Cada test de Mantel consisteix en una correlació entre dues matrius de distàncies. Per últim, es va realitzar una Anàlisi Discriminant (AD) per a cada espècie per avaluar la seva dispersió i variabilitat de les mesures inter-observador, i una AD considerant totes les espècies i observacions per explorar la distribució conjunta.

b. Caracterització de la metodologia: sèries polars vs sèries el·líptiques i número òptim de punts

El mètode de Fourier implica la digitalització o delimitació del contorn a partir d'un número de punts (Hammer & Harper, 2006). En general, s'han de definir tants punts com siguin necessaris per a una correcta representació de la forma. A més, l'ús de sèries de Fourier polars i el·líptiques presenten unes avantatges i uns inconvenients en funció de la forma a analitzar exposats en la part introductòria de la present Tesi.

Per determinar quin és el número òptim de punts per representar el contorn dental de primats catarrins amb el mètode de sèries de Fourier es va transformar el traçat continu definit en cada M_2 de la submostra d'hominoïdeus (Taula 4) en 120, 100, 80, 60, 40 i 30 punts de manera automàtica i separats a una mateixa distància (Fig. 27). El tractament de les coordenades x i y de cadascun dels punts de tots els contorns digitalitzats per a cada espècimen es van importar i tractar de la mateixa manera que l'anàlisi anterior (apartat 4.1.1.a).

Per determinar quin és el mètode que millor explica les diferències del contorn dental es van analitzar tots els espècimens amb els 6 tipus de contorns diferents i amb els dos tipus de sèries. Prèviament es va realitzar una Anàlisi de Components Principals (ACP) amb el màxim número d'harmònics possible per a cada model (polar i el·líptic) per determinar el número d'harmònics que expliquessin el major percentatge de variabilitat de la variància. En tots els casos, en ambdós mètodes i a partir del desè harmònic, el percentatge de la variància va ser del 100%. Per aquest motiu es va estandarditzar a 10 harmònics independentment del número de punts del contorn a considerar. De fet, a partir d'un número superior a 30 punts i entre 8-10 harmònics és recognoscible un major nombre de trets de la forma que romanen estables amb l'increment del número d'harmònics (Fig. 28).

A partir de la matriu de dades dels harmònics obtinguda per a cada model, es va aplicar un test de normalitat Kolmogorov-Smirnov ($p < 0,05$) en el que es va trobar que el 20% dels coeficients dels harmònics de les sèries polars (cos i sin) i un 57,5% dels coeficients en el cas de sèries el·líptiques (cosx, sinx, cosy i siny)

no van mostrar una distribució normal. Estudis previs (Bailey & Lynch, 2005) van emprar un test MANOVA per analitzar les diferències de la forma el·líptica de Fourier en premolars a nivell interespecífic. No obstant, donades les distribucions no-paramètriques detectades en les dades, es va realitzar un NP-MANOVA (MANOVA no-paramètrica) basat en la distància Bray-Curtis i 10.000 permutacions, i un test *post-hoc* de Bonferroni ($p \leq 0,05$) per analitzar les diferències de la forma dental entre els taxons, considerant cada mètode així com el número de punts del contorn. Addicionalment, es van realitzar Anàlisis Discriminants (AD) per explorar les diferències tant metodològiques com taxonòmiques i determinar la classificació correcta dels grups.

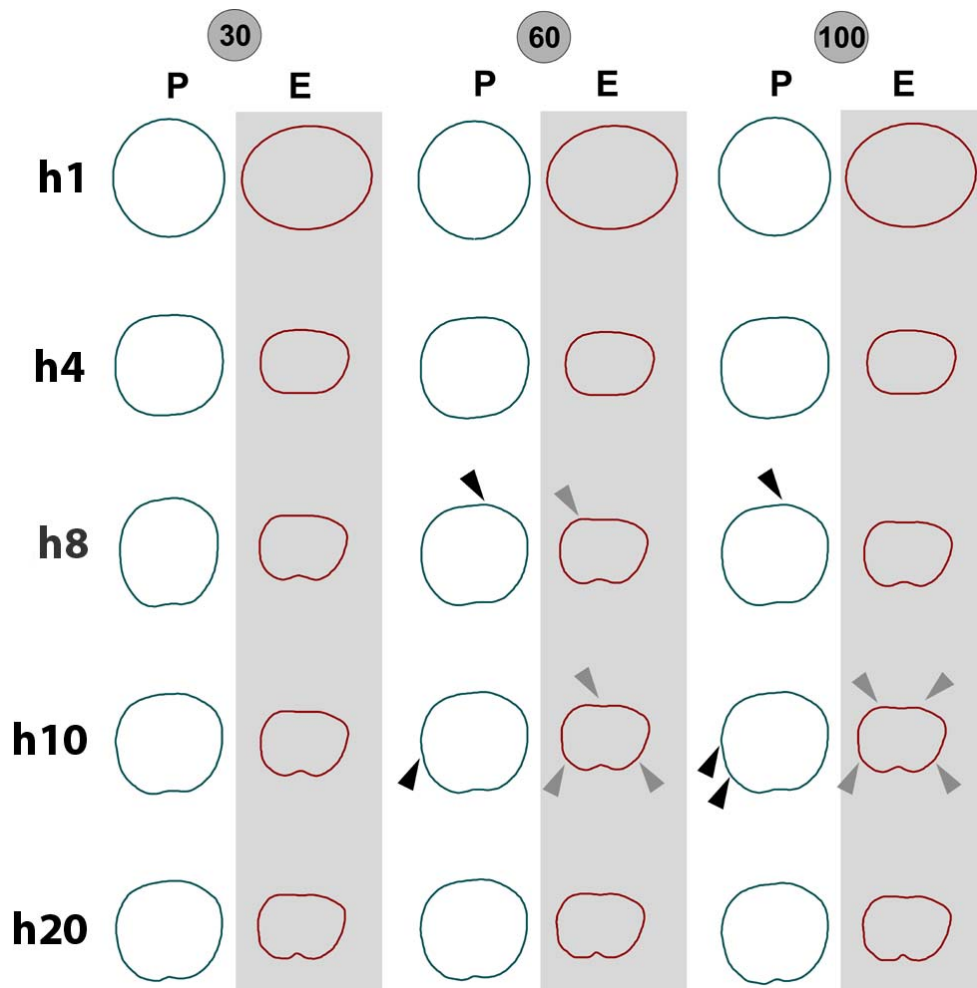


Figura 28: Representació de la forma amb sèries polars (P) i el·líptiques (E) de Fourier en una M_2 de *Gorilla beringei graueri* a partir de tres conjunt de punts de contorn (30, 60 i 100) i segons el número d'harmònics (h1, 4, 8, 10 i 20). Les fletxes indiquen aspectes de la forma recognoscibles amb l'increment en el número d'harmònics i punts que defineixen la forma del contorn dental.

Finalment, un cop considerat l'EM i estandarditzat la metodologia, es va dur a terme l'anàlisi de les 86 segones molars inferiors de les diferents espècies de primats Catarrhini amb una Anàlisi de Components Principals (ACP), així com una anàlisi de la variància dels dos primers components (ANOVA) i comparacions *post-hoc* HSD de Tukey a mode d'exploració prèvia de la variabilitat morfològica dental dels primats catarrins. A més, es va realitzar una Anàlisi Discriminant (AD) per confirmar els resultats de l'ACP i es va calcular el percentatge de classificació correcta a partir de la validació creuada per diferents subgrups i espècies emprats, així com una anàlisi d'associació a partir de les distàncies euclidianes al quadrat. Totes les anàlisis estadístiques per avaluar la tècnica de Fourier es van realitzar amb els paquets estadístics SPSS® 15.0, Past v 2.17 (Hammer et al., 2001) i XLSTAT 2009 per a Windows®.

4.1.2. Comparació de tècniques morfomètriques

El principal problema que ens trobem quan volem estudiar la morfologia dels caràcters anatòmics és escollir el o els mètodes més adequats per dur a terme aquesta anàlisi. De fet, la qualitat intrínseca d'un mètode varia segons els objectes analitzats i el problema que es vol resoldre (Navarro et al., 2004; Bernal, 2007). Conseqüentment, varis estudis s'han centrat en comparar diversos resultats obtinguts amb diferents mètodes en diverses estructures biològiques per resoldre en cada cas una problemàtica particular (Loy et al., 2000; Pérez et al., 2006; Sheets et al., 2006; Bernal, 2007; Benazzi et al., 2011b; Gómez-Robles et al., 2011; McCane, 2013; Corny & Détroit, 2014).

En el present treball, un cop explorada i estandarditzada la tècnica de Fourier, es van analitzar altres metodologies per tal de descriure quina és la que millor diferencia i discrimina la mostra de primats catarrins. La tècnica de Morfometria Geomètrica ha resultat ser una molt bona eina per analitzar la morfologia dental en varies espècies de primats (Bailey & Lynch, 2005; Martín-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007, 2008; Skinner et al., 2009; White, 2009; Cooke, 2011; Singleton et al., 2011). Per aquest i altres motius exposats a la part introductòria, es van comparar 3 metodologies per analitzar la variabilitat

morfològica de les molars dels catarrins emprant una submostra de M_1 de primats hominoïdeus (Taula 5): sèries el·líptiques de Fourier (EFA), Morfometria Geomètrica emprant una combinació de landmarks i semilandmarks (*land-semi*) i Morfometria Geomètrica emprant únicament landmarks (*land*). L'objectiu d'aquesta anàlisi és no només comparar els algoritmes de les tècniques en sí, sinó també comparar la variabilitat morfològica dental descrita a partir de diverses fonts d'informació: el contorn dental i/o la distribució de les cúspides en la cara oclusal de la dent.

Espècie	N	Col·lecció
<i>Hylobates moloch</i>	7	SAPM
<i>Pongo pygmaeus</i>	10	SAPM
<i>Gorilla beringei</i>	8	AMNH, MRAC, NMNH
<i>Pan troglodytes</i>	10	MRAC
Total	35	

Taula 5. Submostra de primats hominoïdeus de M_1 per a la comparació de 3 tècniques morfomètriques: EFA, MG amb una combinació de landmarks i semilandmarks, i MG amb landmarks

a. Adquisició de les dades

La metodologia de Fourier només proporciona informació relativa al contorn de la dent. Es va optar per analitzar la morfologia dental amb EFA i 100 punts de definició del contorn dental ja que va proporcionar els millors resultats per discriminar les M_2 en l'anàlisi prèvia d'exploració d'aquesta tècnica. L'adquisició de les dades és la descrita en apartats anteriors (4.1.1.).

Les dues tècniques de MG emprades permeten obtenir informació tan del contorn dental com la distribució oclusal de les cúspides, així com aquestes últimes afecten al perímetre dental en la mateixa anàlisi. El primer mètode (*land-semi*), consisteix en una combinació de 5 landmarks corresponents als àpex de les 5 cúspides principals (protocònid, hipocònid, hipoconúlid, entocònid i metacònid) i 30 semilandmarks col·locats al voltant del contorn dental. En aquest cas, com que la submostra està composta d'espècies de la Superfamília Hominoidea, els 5 landmarks són recognoscibles en tots els espècimens. Els semilandmarks es van localitzar en la intersecció del perímetre dental amb 30

línies equidistants traçades des del centroide dels 5 landmarks amb el software MakeFan 6.0 en el paquet IMP (Sheets, 2001). El primer semilandmark es va estandarditzar en la intersecció de la primera línia situada després del landmark 1, seguint el criteri de Gómez-Robles et al. (2007) (Fig. 29b).

La segona tècnica de MG (*land*) consisteix en descriure el contorn dental i la distribució de les cúspides únicament amb una configuració de landmarks. En aquest cas, es van distribuir un total de 15 landmarks a la cara oclusal de la dent: 5 landmarks corresponen als mateixos punts de les cúspides que el model anterior, els punts més distals i medials (2 landmarks) de la línia mesio-distal mitja del contorn de la dent, la intersecció dels solcs lingual i bucals en el contorn dental (3 landmarks), i les curvatures màximes de les cúspides (5 landmarks) (Fig. 29c). A la Taula 6 es descriuen detalladament tots els landmarks emprats en aquestes dues tècniques.

Els landmarks i semilandmarks es van digitalitzar emprant el software TPSDig2 v 2.10 (Rohlf, 2006). A continuació, es va dur a terme la superposició de Procrustes amb el software TPSRelw v 1.49 (Rohlf, 2010) en ambdós mètodes i es van obtenir les variables morfològiques (component uniforme i no uniforme) per les anàlisis multivariants.

Per aquesta anàlisi, les molars es van orientar de manera lleugerament diferent a la resta d'anàlisis d'aquest treball de recerca: la cara mesial es va orientar a l'esquerra de la imatge, mentre que la cara distal a la dreta. Aquest canvi d'orientació és degut a que aquesta mostra de primats es va comparar amb una altra mostra d'humans caçadors-recol·lectors, fruit de la col·laboració amb el Departament de Biotecnologia de la Universitat d'Alacant, els quals ja estaven orientats de la forma abans esmentada. No obstant, les conclusions extretes de l'estudi comparatiu a nivell metodològic amb la mostra de primats són independents de l'orientació de les molars ja que, en primer lloc, en morfometria l'ordre dels landmarks o punts de correspondència geomètrica han de, com la seva pròpia definició ho indica, correspondre de la mateixa manera en tots els individus de la mostra analitzada. Per exemple, si el landmark 1 es defineix com

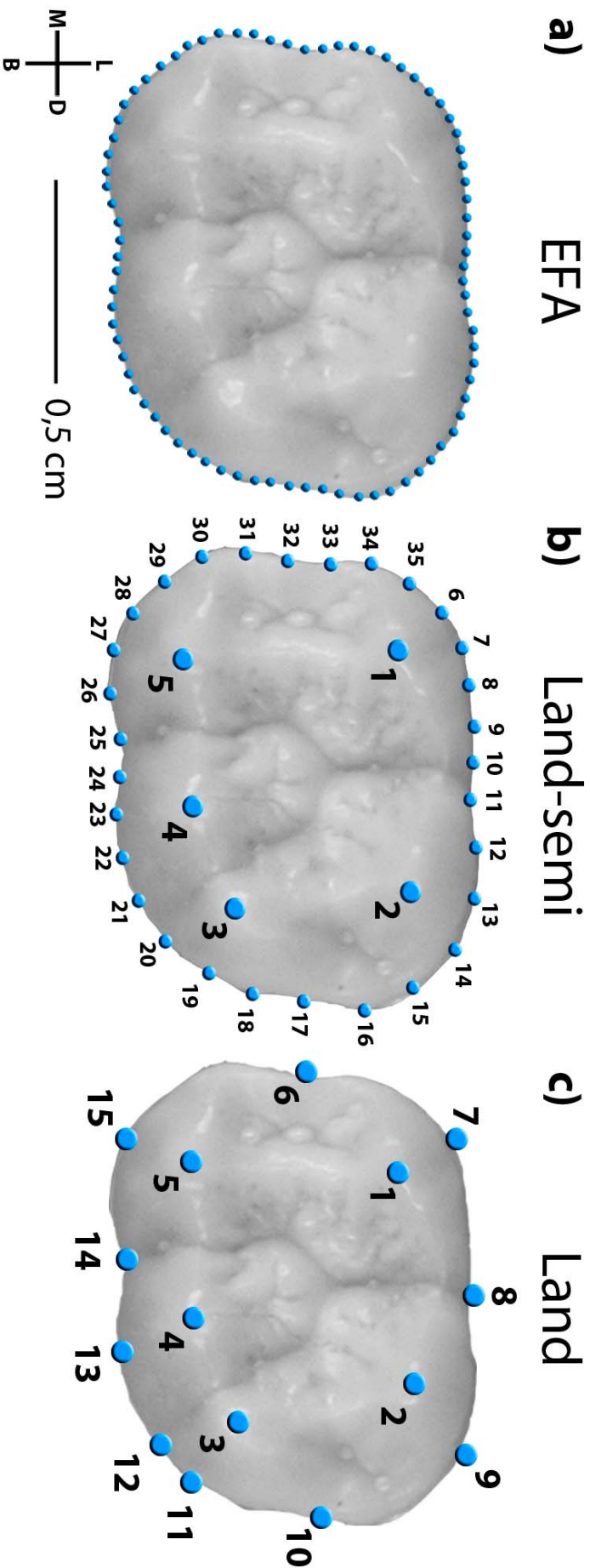


Figura 29. Representació de la caracterització de la morfologia dental de la M₁ a partir de tres mètodes: a) sèries el·líptiques de Fourier (EFA); b) Landmarks i semilandmarks (*land-semi*); c) Landmarks (*land*).

Landmarks			Tipus ¹	Mètode (3T)
3T	SF	Definició		
1	2	Àpex de la cúspide mesio-lingual (Metacònid).	2	<i>land+semi land</i>
2	1	Àpex de la cúspide disto-lingual (Entocònid).	2	<i>land+semi land</i>
3		Àpex de la cúspide distal (Hipoconúlid).	2	<i>land+semi land</i>
4	4	Àpex de la cúspide disto-bucal (Hipoconid).	2	<i>land+semi land</i>
5	3	Àpex de la cúspide mesio-bucal (Protocònid).	2	<i>land+semi land</i>
6	5	Punt més mesial de la línia mesio-distal mitja del contorn dental.	3	<i>land</i>
7		Màxima corbatura de l'Entocònid.	3	<i>land</i>
8*	7	Punt on el solc lingual intersecciona amb el contorn dental.	1-3 ²	<i>land</i>
9		Màxima corbatura de l'Entocònid.	3	<i>land</i>
10	9	Punt més distal de la línia mesio-distal mitja del contorn dental.	3	<i>land</i>
11		Màxima corbatura de l'Hipoconúlid.	3	<i>land</i>
12*	11	Punt on el solc disto-bucal intersecciona amb el contorn dental.	1-3 ²	<i>land</i>
13		Màxima corbatura de l'Hipoconid.	3	<i>land</i>
14*		Punt on el solc mesio-bucal intersecciona amb el contorn dental.	1-3 ²	<i>land</i>
15		Màxima corbatura del protocònid.	3	<i>land</i>
	6*	Punt d'inflexió entre el marge lingual i distal.	3	
	8*	Punt d'inflexió entre el marge lingual i mesial.	3	
	10*	Punt d'inflexió entre el marge bucal i mesial.	3	
	12*	Punt d'inflexió entre el marge bucal i distal.	3	

Taula 6. Definicions dels landmarks emprats en les tècniques de MG; els landmarks marcats amb un * segueixen el criteri de Gómez-Robles et al. 2011. ¹Landmark tipus 1: els localitzats en la juxtaposició dels teixits o estructures; landmark tipus 2: localitzats en mínimes i màximes curvatures locals; landmark tipus 3: punts extrems on almenys falta una coordenada (Bookstein, 1991). ²La localització d'aquests landmarks en la juxtaposició de les estructures els fan similars als landmarks tipus 1, però una de les estructures correspon a la perifèria dental i, per tant, tenen alguna de les mateixes limitacions dels landmarks tipus 3 (Gómez-Robles et al., 2011). 3T: landmarks emprats per l'anàlisi de les tres tècniques; SF: landmarks emprats per l'anàlisi de la senyal filogenètica.

l'apex del protocònid, en tots els individus el landmark 1 correspondrà a l'apex d'aquesta cúspide. A més, aquest estudi analitza les diferències en els algorismes de les tècniques i la informació d'origen, independent de la orientació de les estructures biològiques a estudiar. Els resultats de la comparació de la mostra de primats amb la d'humans no es mostren en la present tesi degut a que es troben fora de l'objectiu principal

b. Anàlisis estadístiques

Les variables morfomètriques obtingudes en els tres mètodes (els coeficients dels harmònics obtinguts, en el cas de EFA, i els *partial warps* derivats de la superposició Procrustes, en el cas dels mètodes de MG) es van emprar per dur a terme una Anàlisi de Components Principals (ACP) i una Anàlisi Discriminat (AD) amb l'objectiu de comparar la variabilitat morfològica de les molars explicada per cada mètode. A més, es va realitzar una anàlisi de la variància (ANOVA) i comparacions múltiples *post-hoc* per determinar si existeixen diferències significatives en els PCs dels diferents mètodes explorats, així com correlacions entre els dos primers PCs obtinguts per a cada mètode. Per últim, es van obtenir els percentatges de classificació correcta a partir dels AD's com a indicadors de l'eficiència de cada mètode per discriminar les espècies d'Hominoidea (Corny & Déroit, 2013). Les anàlisis estadístiques es van obtenir a partir dels softwares SPSS® 15.0, Past v 2.17 (Hammer et al., 2001) i XLSTAT 2009 per a Windows®.

4.2. Mètodes de caracterització de la morfologia dental

Un cop analitzat quina és la metodologia més adequada per a l'anàlisi de la morfologia dental en 2D dels primats catarrinis, es va dur a terme diferents anàlisis per assolir els objectius de caracterització de la morfologia dental en aquestes espècies. En primer lloc, es va explorar la variabilitat morfològica en 2D de la major part de la mostra presentada incloent els primats fòssils del Miocè. Posteriorment, es va estudiar els trets de la topografia oclusal de les molars en una submostra de primats hominoïdeus actuals i fòssils a partir de mètodes tridimensionals amb l'objectiu d'establir relacions ecològiques.

4.2.1. Anàlisi de la morfologia dental en 2D

Degut al doble compromís que presenten les dents entre filogènia i adaptació ecològica (Klukkert, 2012), l'estudi de la variabilitat de la morfologia dental dels primats catarrins comença per determinar quin és el grau d'influència d'aquests dos components per tal d'establir relacions filogenètiques i/o adaptatives.

Per assolir aquest objectiu, es va emprar una àmplia mostra de M_1 i M_2 tan de primats actuals (M_1 , $N = 301$; M_2 , $N = 386$) (Taula 7) com fòssils (M_1 , $N = 31$; M_2 , $N = 42$) (Taula 2). Les espècies de primats actuals es van agrupar per gèneres en les anàlisis multivariants i els arbres filogenètics, a excepció de *Semnopithecus*, agrupat amb *Trachypithecus*, *Chlorocebus* amb *Erythrocebus*, i *Symphalangus* amb *Hylobates* amb l'objectiu de maximitzar la mida mostral dels grups analitzats, i basant-se en filogènies i afinitats morfològiques entre aquests taxons (Strasser & Delson, 1987; Page et al., 1999; Swindler, 2002; Perelman et al., 2011).

En aquesta anàlisi, la configuració de landmarks és lleugerament diferent a l'anàlisi de comparació de tècniques morfomètriques (apartat 4.1.2.) (Taula 6, Fig. 30). En primer lloc, es van emprar un total de 12 landmarks, 4 dels quals corresponen a les cúspides de les molars comuns en tots els catarrins (protocònid, metacònid, hipocònid i entocònid). La cinquena cúspide, l'hipoconúlid, no es va digitalitzar ja que només és present en les espècies de la Família Hominoidea (Swindler, 2002; Fleagle, 2013). En segon terme, es van canviar algunes definicions dels landmarks, concretament les que respecten a la curvatura màxima de les cúspides en el perímetre oclusal. En aquesta nova anàlisi, es va preferir seguir el criteri de Gómez-Robles et al. (2011). Els landmarks es van digitalitzar emprant el software TPSDig2 v 2.10 (Rohlf, 2006) per dues observadores. Per minimitzar l'error inter-observador en la digitalització dels landmarks, les dues observadores van seguir les mateixes definicions estandarditzades i van verificar totes les imatges de les molars digitalitzades conjuntament. A continuació es va dur a terme la superposició Procrustes i es va analitzar la variabilitat de la morfologia dental de la corona de M_1 i M_2 a partir d'ACPs mitjançant el software MorphoJ v. 1.05a (Klingenberg, 2011).

Gènere/ espècie	M₁ (N)	M₂ (N)
Gorilla	36	55
<i>Gorilla beringei graueri</i>	6	15
<i>Gorilla beringei beringei</i>	10	19
<i>Gorilla gorilla</i>	20	21
Pan	40	62
<i>Pan troglodytes</i>	22	36
<i>Pan paniscus</i>	18	26
Pongo	18	25
<i>Pongo pymaeus</i>	18	25
Hylobates*	22	37
<i>Hylobates moloch</i>	9	17
<i>Hylobates lar</i>	10	14
<i>Symphalangus syndactylus</i>	3	6
Colobus	32	31
<i>Colobus angolensis</i>	15	15
<i>Colobus guereza</i>	16	16
Trachypithecus*	8	5
<i>Trachypithecus obscurus</i>	1	1
<i>Trachypithecus auratus</i>	1	1
<i>Trachypithecus cristatus</i>	2	1
<i>Semnopithecus entellus</i>	3	2
Macaca	40	32
<i>Macaca mulatta</i>	21	11
<i>Macaca sylvanus</i>	10	12
<i>Macaca nemestrina</i>	9	9
Papio	22	30
<i>Papio cynocephalus</i>	6	5
<i>Papio hamadryas</i>	7	10
<i>Papio anubis</i>	9	15
Cercocebus		
<i>Cercocebus torquatus</i>	14	15
Lophocebus		
<i>Lophocebus albigena</i>	4	4
Mandrillus	6	19
<i>Mandrillus sphinx</i>	1	5
<i>Mandrillus leucophaeus</i>	5	14
Cercopithecus	39	48
<i>Cercopithecus mitis</i>	15	16
<i>Cercopithecus ascanius</i>	6	6
<i>Cercopithecus l'hoesti</i>	4	4
<i>Cercopithecus neglectus</i>	4	6
<i>Cercopithecus nictitans</i>	10	16
Erythrocebus*	22	23
<i>Erythrocebus patas</i>	14	14
<i>Chlorocebus aethiops</i>	8	9
Total	301	386

Taula 7. Mostra de M₁ i M₂ de primats catarrins actuals analitzats amb les espècies agrupades per gèneres. Alguns grups (*) estan formats per dos o més espècies més relacionades filogenèticament per tal de maximitzar la mida mostral del gènere.

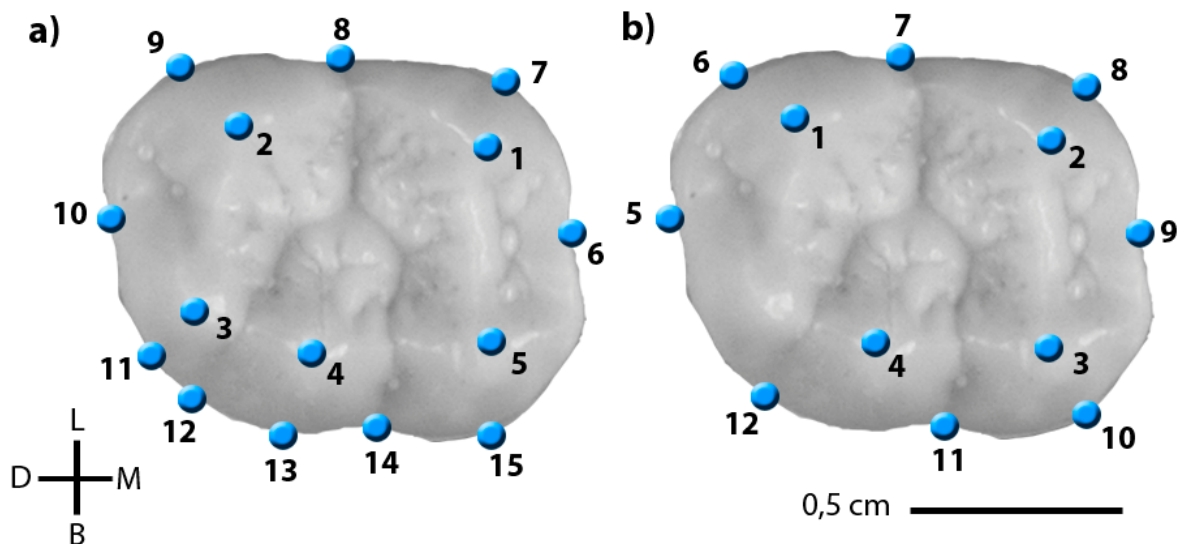


Figura 30. Comparació de les dues configuracions de landmarks emprades en aquesta Tesi: a) anàlisi de la comparació metodològica; b) anàlisi del senyal filogenètic.

a. Anàlisi de la senyal filogenètica i ecològica

En primer lloc, es va obtenir l'arbre filogenètic de les espècies actuals emprades per aquesta anàlisi a partir de dades publicades en la web <http://10ktrees.fas.harvard.edu> (Arnold et al., 2010). Es tracta d'una aplicació *online* que permet obtenir, a partir d'una base de dades genètiques de diversos grups de mamífers, entre els quals es troben nombrosos primats, arbres filogenètics de les espècies d'interès. L'arbre resultant (Fig. 31) és consistent amb altres filogènies de primats Catarrhini ja publicades (Fabre et al., 2009; Perelman et al., 2011; Gilbert, 2013).

Amb l'objectiu de valorar la senyal filogenètica i la importància de l'ecologia tròfica en la morfologia de les molars, es va construir una matriu diagonal de les distàncies morfològiques emprant les distàncies Procrustes entre la forma mitjana de cadascuna de les espècies obtingudes després de la superposició Procrustes (Annex 2). S'ha demostrat que no hi ha pèrdua d'informació filogenètica quan la informació quantitativa de la forma de les estructures s'analitza directament, com és el cas dels mètodes de MG, contràriament al que succeeix quan aquesta és transformada a estats de caràcters o a mesures lineals (Lockwood et al., 2004; Caumul & Polly, 2005; Bjarnason et al., 2011). A més, els mètodes de MG han demostrat ser fiables per quantificar la senyal filogenètica en diverses regions

anatòmiques de diferents taxons (Lockwood et al., 2004; Macholán, 2006; Cardini & Elton, 2008; Ivanović et al., 2009).

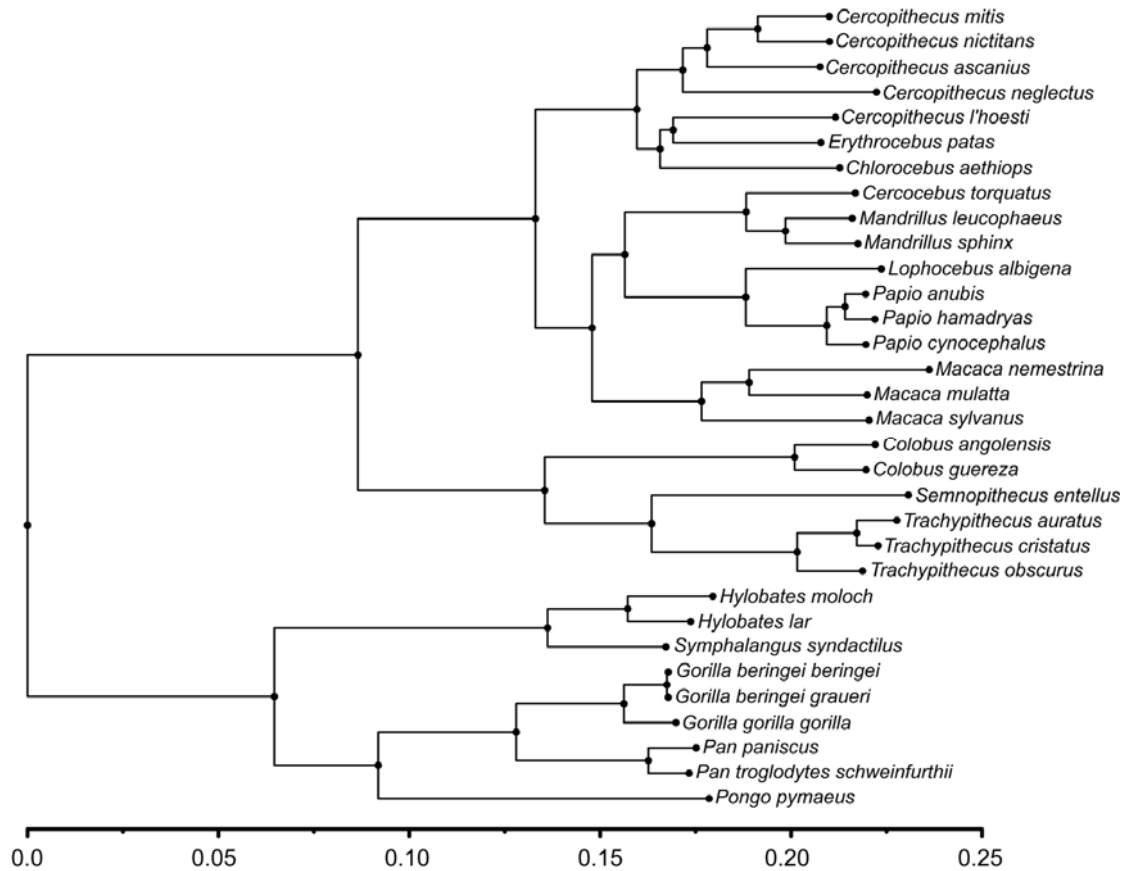


Figura 31. Arbre filogenètic Neighbor-Joining sense arrel derivat de les distàncies genètiques entre les espècies de catarrins actuals emprats.

Per una altra banda, es va obtenir una matriu diagonal de distàncies genètiques de les mateixes espècies a partir de l'arbre filogenètic obtingut (Fig. 31) emprant el software Mesquite 2.75 (build 564) (Maddison & Maddison, 2011) (Annex 2). A continuació, es va calcular la correlació entre les distàncies morfomètriques i les distàncies genètiques a partir d'un test de Mantel amb el software XLSTAT v. 6.01 amb 10.000 permutacions, per determinar el grau de correspondència entre els patrons de dissimilitud de la morfologia dental i distàncies genètiques (Nicola et al., 2003; Polly, 2003; Monteiro & Dos Reis, 2005; Macholán, 2006; Cardini & Elton, 2008; Astúa, 2009; Ivanović et al., 2009).

Finalment, per avaluar la influència de l'ecologia tròfica de les espècies de primats catarrins en la morfologia de les molars en 2D, es va construir una matriu

de distàncies tròfiques derivada de dades publicades sobre la dieta de les espècies emprades (Taula 8). S'ha comprovat en vèries espècies de primats que la dieta d'un únic grup que viu en un hàbitat específic en un moment concret no és representatiu de tota l'espècie (e. G., Chapman et al., 2002; Ganas et al., 2004; Vandercone et al., 2012). Per tant, degut a que la dieta d'una sola espècie varia entre àrees geogràficament separades, i en escales espacials i temporals en la mateixa àrea (Rothman et al., 2007), tan a nivell de disponibilitat de recursos a escala temporal (Russon et al., 2009) com en diferències en la composició vegetal (Kool, 1993), es van escollir varis estudis per espècie sobre l'ecologia tròfica de les mateixes. Les dades seleccionades es van restringir a estudis de llarga duració (almenys 11 mesos de durada) quan era possible, en individus de poblacions salvatges i que analitzessin la dieta en percentatges de temps de conducta alimentària (Taula 8). Per a cada espècie, es va fer el càlcul de la mitjana de cada ítem i es va emprar per a construir una matriu de distàncies tròfiques (distàncies euclidianes al quadrat) amb el paquet estadístic SPSS 15.0.

Malgrat que la mida de les estructures anatòmiques s'ha considerat més variable que la forma i amb poca probabilitat de proporcionar alguna senyal filogenètica, el seu potencial per proveir informació sobre les relacions filogenètiques no s'ha d'excloure *a priori* (Cardini & Elton, 2008). El component al·lomètric en la morfologia de la corona dental es va analitzar mitjançant una anàlisi de regressió múltiple entre el *centroid size*, com a variable que representa la mida, i les coordenades Procrustes amb el software MorphoJ. A continuació, es va construir la matriu de les distàncies de mida entre els taxons a partir dels valors absoluts de les diferències de mida entre les espècies i es va comparar amb la matriu de distàncies genètica emprant el mateix procediment que per estimar la senyal filogenètica de les variables de forma. Per totes les comparacions, es va dur a terme tests de Mantel incloent tota la mostra (catarrins) i ambdues Superfamílies per separat.

Finalment, les afinitats entre els espècimens fòssils amb les espècies actuals es van analitzar incloent-los conjuntament en l'anàlisi de superposició

Espècie	Insectes/animals	Flors	Fruits	Fulles	Llavors	Exhudats	Plantes herbàcies	Bulbs/brots	Escorça	Referències
<i>Chlorocebus aethiops</i>	7,31	9,15	8,75	11,47	5,83	28,62	5,36	0	0	1, 2
<i>Erythrocebus patas</i>	39,21	5,57	12,84	1,46	6,32	30,29	0,1	0	0	1, 3
<i>Papio cynocephalus</i>	1,13	5,38	22,88	2,16	14,79	7,45	13,96	28,22	0	4, 5, 6
<i>Papio anubis</i>	1,16	3,01	31,6	10,9	18,01	0,7	15,9	0,6	0,85	7, 8
<i>Lophocebus albigena</i>	27,51	3,06	31,42	4,39	32,42	0,19	0	0	0	9, 10
<i>Mandrillus spixii</i>	4,9	0,8	46,7	5,7	34,4	0	0	0	0	11
<i>Cercopithecus nictitans</i>	13,55	9,45	51,65	16,5	7,55	0	0	0	0	11, 12
<i>Cercopithecus ascanius</i>	20,77	9,25	55,32	12,3	0,35	0,7	0	0,17	0	12, 13, 16
<i>Cercopithecus mitis</i>	16,14	6,58	49,2	19,2	4,36	0,38	0,66	0,1	0	14, 15, 16, 17
<i>Cercopithecus lhoesti</i>	8,8	4	24,5	3,2	17,8	0	35,2	0	0	18, 19
<i>Cercocebus torquatus</i>	5,25	1	49	5,4	32,9	0	0	0	0	20, 21
<i>Macaca nemestrina</i>	7,5	3,5	79,5	5	1	0	0	0	0	22, 23
<i>Macaca mulatta</i>	6,5	3,85	21,75	4,5	3	0,55	42,2	1,1	0	22, 24
<i>Macaca sylvanus</i>	8,05	2,5	2,55	10,5	29,45	0	27	7,3	0	25, 26
<i>Semnopithecus entellus</i>	0	12,79	15,62	55,01	8,6	0,1	1,05	2,65	2,7	27, 28
<i>Trachypithecus obscurus</i>	0	6,9	31,9	58,05	3,2	0	0	0	0	29, 30
<i>Trachypithecus auratus</i>	0	14	19,45	50	13,05	0	0	0	0	31
<i>Colobus guereza</i>	0	0,45	37,35	52,75	1,2	0	0	0	2,45	32
<i>Colobus angolensis</i>	0	2,95	19,1	47,65	30,3	0	0	0	0	33, 34
<i>Hylobates moloch</i>	1	6,5	60	32,5	0	0	0	0	0	35, 36
<i>Hylobates lar</i>	8,5	2,67	62,67	23,5	0	0	0	0	0	37, 38, 39, 41, 42, 45
<i>Symphalangus syndactylus</i>	6,72	6,44	51,3	34,11	0	0	0	0	0	40, 41, 42, 43, 44, 45, 46
<i>Pongo pygmaeus</i>	2	4	38	19	24	0	0	0	14	47
<i>Pan paniscus</i>	1,05	1,25	63,55	19,45	0	0	12,5	0	1	47, 48
<i>Pan troglodytes</i>	3	5	60	16	5	0	7,5	0	3,5	47, 49
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	7,5	1	48	21	0	0	17	0	6	47

*Continuació Taula 8

Espècie	Insectes/animals	Flors	Fruits	Fulles	Llavors	Exhudats	Plantes herbàcies	Bulbs/brots	Escorça	Referències
<i>Gorilla beringei beringei</i>	0,83	1,03	6,3	2,5	0	0	81,57	0	2,76	47, 50
<i>Gorilla beringei graueri</i>	2,5	2	23	41	0	0	19	0	15	47

Taula 8: Percentatges de temps de conducta alimentària de diferents ítems per totes les espècies recopilats de diferents estudis, excepte per *Trachypithecus cristatus*, *Papio hamadryas*, *Mandrillus leocophaeus* i *Cercopithecus neglectus* els estudis dels quals amb les característiques requerides no estan disponibles: (1) Isbell et al., 1998; (2) Wrangham & Waterman, 1981; (3) Nakagawa, 2003; (4) Bentley-Condit, 2009; (5) Post, 1982; (6) Alberts et al., 2005; (7) Okecha & Newton-Fisher, 2006; (8) Kunz & Linsenmair, 2007; (9) Poulsen et al., 2001; (10) Ham, 1994; (11) Tutin et al., 1997; (12) Chapman et al., 2002; (13) Dades de Struhsaker (1975), (14) Fairgrieve (1995), (15) Rudran (1978a,b) en Chapman et al. 2002; (16) Cords, 1986; (17) Kaplan et al., 1998; (18) Kaplan & Moermond, 2000; (19) Kaplan, 2001; (20) Cooke, 2012; (21) Mitani, 1989; (22) Feetoz, 2012; (23) Hohmann, 2009; (24) Goldstein & Richard, 1989; (25) Hayna et al., 2011; (26) Dades de Ménard (1985), Ménard & Vallet (1986, 1996) en Fooden, 2007; (27) Vandercone et al., 2012; (28) Sayers & Norconk, 2008; (29) Dades de Curtin (1976) en Koyabu & Endo, 2010; (30) Dades de Curtin (1980) en Kool, 1993; (31) Kool, 1993; (32) Fashing, 2001; (33) Maisels et al., 1994; (34) Dades de Moreno-Black & Maples (1977) en Maisels et al., 1994; (35) Kim et al., 2012; (36) Dades de Kappeler (1981, 1984), (37) Ellefson (1967), (38) Barlett (1999), (39) Umponjan (2006), (40) Nurcahyo (2001) en Elder, 2009; (41) Dades de Mackinnon & Mackinnon (1980), (42) Raemaekers (1977), (43) Chivers (1974), (44) West (1981) en Chivers, 2001; (45) Palombit, 1997; (46) Lappan, 2009; (47) Conklin-Brittain et al., 2001; (48) White, 1992; (49) Dades de Morgan & Sanz (2006) en Bogart & Pruetz, 2011; (50) Rothman et al., 2007.

Procrustes. Les distàncies Procrustes derivades es van emprar per a construir un arbre Neighbor-Joining (NJ) amb el software PHYLIP v 3.69 (Felsenstein, 2009) tan del conjunt de catarrins com les Superfamílies per separat. El mètode de NJ, desenvolupat per Saitou i Nei (1987), construeix arbres filogenètics sense arrel (Lockwood et al., 2004) buscant el parell de taxons que minimitza la longitud de les branques internes de l'arbre. Aquest tipus d'anàlisis s'ha aplicat amb èxit en altres estudis que empren matrius de distàncies Procrustes per inferir en les relacions filogenètiques (Lockwood et al., 2004; Macholán, 2006; Bjarnason et al., 2011).

4.2.2. Anàlisi de la topografia dental

Les anàlisis realitzades fins aquest punt s'han centrat en la morfologia dental i, per tant, els trets que la caracteritzen emprant els mètodes de MG en 2D. No obstant, aquests mètodes no tenen en compte el component vertical de la dent i, per tant, alguns aspectes rellevants per l'ecologia tròfica de les espècies, tals com la inclinació i altura de les cúspides, no es poden caracteritzar. L'objectiu dels mètodes de la topografia dental, descrits a la introducció, és caracteritzar precisament aquests aspectes de la cara oclusal de la dent, així com l'altura de les cúspides i corones dentals, a més de relacionar-ho amb les característiques dels aliments consumits per les espècies. No obstant, existeixen una sèrie de factors que poden influir en la caracterització del relleu oclusal de les dents, entre els quals trobem el desgast dental. Aquest factor és summament important quan es vol analitzar el relleu dental de les espècies fòssils ja que, a diferència de l'estudi de les espècies actuals, no es pot fer una tria del grau de desgast oclusal de la mostra a analitzar. Tot i que hi ha estudis que demostren que les característiques del relleu oclusal es mantenen malgrat el desgast en espècies d'hominoïdeus i cercopitecoïdeus (M'Kirera & Ungar, 2003; Ulhaas et al., 2004; Merceron et al. 2006; Bunn & Ungar, 2009; Klukkert et al., 2012) i suggereixen que es poden incloure espècimens fòssils amb el mateix grau de desgast oclusal en les anàlisis, s'ha de tenir en compte aquesta variable abans d'extreure conclusions definitives.

a. Càlcul del desgast i variables de la topografia dental

L'objectiu de caracteritzar la topografia dental d'alguns hominoïdeus fòssils i inferir en la seva possible dieta, passa per determinar si el grau de desgast dental influeix en les variables derivades del seu estudi. Per assolir aquest objectiu es va analitzar una submostra de M₁ (N=55) i M₂ (N=52) de primats actuals hominoïdeus i cercopitecoïdeus amb diferents graus de desgast i tipus de dieta (Taula 9). Les molars de les espècies actuals seleccionades es trobaven dintre del rang de desgast que presentaven les molars de les espècies fòssils (0-11,97% per M₁ i 0-6,47% per M₂) (Merceron et al., 2006) (Annex 3). Les dades relacionades amb la dieta de les espècies actuals són les mateixes que les emprades en l'anàlisi de la influència de la dieta en la morfologia dental (Taula 8).

	M ₁ (N)	M ₂ (N)	Folivoria (%)	Frugivorisme (%)
<i>Gorilla beringei beringei</i>	6	4	83	6,3
<i>Gorilla beringei graueri</i>	4	4	60	23
<i>Gorilla gorilla</i>	4	5	38	48
<i>Mandrillus sphinx</i>	5	6	5,7	46,7
<i>Pan troglodytes schweirfurthii</i>	9	10	23	60
<i>Pongo pygmaeus</i>	13	12	19	38
<i>Oreopithecus bambolii</i>	5	2	–	–
<i>Dryopithecus fontani</i>	1	2	–	–
<i>Hispanopithecus laietanus</i>	5	4	–	–
<i>Rudapithecus hungaricus</i>	3	3	–	–
Total	55	52	–	–

Taula 9: Submostra d'espècies d'hominoïdeus per analitzar la topografia dental de M₁ i M₂. Els % de folivoria i frugivorisme s'han obtingut a partir de la literatura.

Les espècies fòssils analitzades corresponen a *Oreopithecus bambolii*, *Dryopithecus fontani*, *Hispanopithecus laietanus* i *Rudapithecus brancoi*. Mentre *Oreopithecus* s'ha categoritzat com a folívor extrem (Szalay & Delson, 1979; Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996; Carnieri & Mallegni, 2003; Williams, 2008), les altres espècies de dryopitecins s'han identificat com a frugívors amb diferents graus de duresa (Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996, 1998; Kay & Ungar, 1997;

Galbany et al., 2005; Pitirri et al., 2009; Alba et al., 2010a; Deane et al., 2013; De Miguel et al., 2014).

El desgast dental de les molars inferiors es va definir a partir de mesures absolutes (Ulhaas et al., 2004) com és el Percentage d'Exposició de Dentina (PED), a diferència d'altres estudis que empren escales ordinals de desgast (e. g., M'Kirera & Ungar, 2003). Les mateixes fotografies de la cara oclusal de les molars emprades en les anàlisis morfomètriques anteriors es van utilitzar per mesurar el PED dels diferents espècimens a partir dels software ImageJ (Abràmoff et al., 2004) utilitzant procediments estandarditzats en altres estudis (Galbany et al., 2011, 2014). Les àrees d'exposició de dentina i el PED es van calcular per a cada molar dividint la suma de les àrees de l'exposició de dentina entre l'àrea total de la corona dental (Fig. 32).

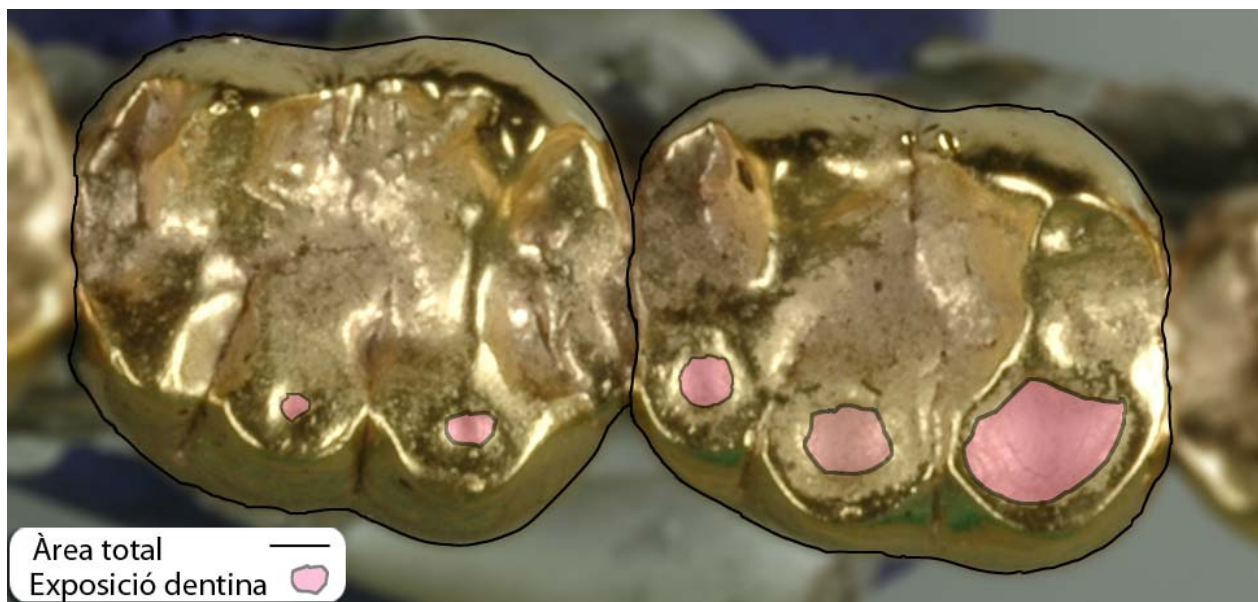


Figura 32. Càlcul de l'exposició de dentina

A partir dels escanejats de les molars obtinguts (Fig. 25) es va calcular les variables del relleu (*Crown Relief Index* - CRI) i complexitat dental (*Orientation Patch Count Rotated* - OPCR) amb el software Surfer Manipulator (Golden Software, Inc). El CRI es va calcular com la relació entre el volum de la corona dental (3D) i la projecció de la seva àrea bidimensional (2D) seguint el mateix procediment que altres autors (Boyer 2008; Boyer et al., 2010; Bunn et al., 2011;

Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). Pel càlcul de la complexitat dental, la cara oclusal es divideix en diferents àrees agrupant punts contigus (mínim 3) amb la mateixa inclinació i orientació, i s'obté el número de la suma total d'aquestes. Per evitar efectes d'orientació de la dent, aquesta es rota en 8 ocasions i la mitjana de totes elles correspon al valor d'OPCR (Evans et al., 2007; Evans & Jernvall, 2009).

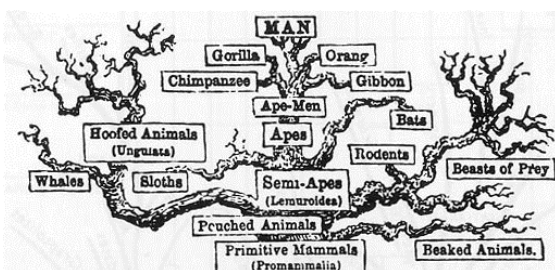
b. Anàlisis estadístiques

Varis estudis han demostrat que les diferències morfològiques entre espècies d'homínids amb dietes diferents es poden comparar malgrat els diferents estadis de desgast (M'Kirera & Ungar, 2003; Ungar & M'Kirera, 2003; Merceron et al., 2006). Per tant, les anàlisis de la topografia oclusal de les molars desgastades es poden comparar entre taxons sempre i quan es pugui identificar i controlar el desgast (Bunn & Ungar, 2009). No obstant, es va analitzar la relació dels valors de les variables topogràfiques (CRI i OPCR) amb els valors del desgast dental (PED) de la mostra analitzada mitjançant regressions lineals (RMA, *Reduced Major Axis*) (Sokal & Rohlf, 1998; Warton et al., 2006) per determinar com afecta el desgast a les variables topogràfiques de la mostra escollida.

Prèviament a l'anàlisi estadístic, es va aplicar la transformació rang (*rank transform*) a les diferents variables degut a la distribució no paramètrica d'algunes variables (Kolmogorov-Smirnov test; $p < 0,05$), a l'heterogeneïtat dels valors i al número reduït de casos en les diferents espècies. Amb aquesta transformació és possible aplicar tan anàlisis paramètriques (ANOVA) com altres no paramètriques (Conover & Iman, 1981). A continuació, les diferències de les variables dependents (PED, CRI i OPCR) entre espècies, tant per la mostra de M_1 com M_2 , es van avaluar mitjançant una anàlisi de la variància (ANOVA-un factor). Per les variables significatives en l'ANOVA, a més es van realitzar comparacions múltiples emprant el test *post-hoc* LSD (*Least significant difference*) de Fisher. Aquest tipus de tractament estadístic és similar a l'aplicat a treballs previs (p.e. Merceron et al., 2006; Bunn & Ungar, 2009; Klukkert et al., 2012). Finalment, per avaluar si les variables estaven relacionades amb la dieta,

es van realitzar regressions multivariants entre CRI i OPCR amb els percentatges de folivoria i frugivorisme. Totes les anàlisis estadístiques es van realitzar mitjançant el software PAST v 2.17 (Hammer et al., 2001).





Resultats i discussió

5. RESULTATS

Part dels resultats i discussió que es presenten en aquest capítol han sigut publicats en revistes científiques de caire antropològic, concretament tots els resultats de les anàlisis que exploren la metodologia de Fourier (Gamarra et al., 2011a,b; Gamarra et al., 2012). En el cas de l'estudi de l'exploració de la variabilitat morfològica dels catarrins a partir de sèries de Fourier, s'han ampliat les anàlisis per tal d'explorar amb més detall els resultats prèviament obtinguts (Gamarra et al., 2012).

5.1. Caracterització de la metodologia

5.1.1. Resultats de les anàlisis de Fourier

a. Error intra i inter-observador

Els valors promig de l'error estàndard de medició intra-observador i inter-observador d'una submostra d'hominoïdeus (Taula 4), mesurats a partir dels valors dels individus en el primer component principal (CP1), es mostren a la Taula 10. S'observa que l'Obs.2 presenta un error de medició superior a la resta d'observadors (4,546%), fins i tot superior a l'error inter-observador (0,046 - 2,264%). No obstant, aquests errors són relativament baixos (< 5%) i, per tant, es pot considerar que no hi ha diferències en les observacions realitzades tant per un mateix observador com entre diferents observadors.

	Obs1	Obs2	Obs3
Obs1	1,441		
Obs2	2,106	4,546	
Obs3	0,046	2,264	1,073

Taula 10. Errors estàndards de medició intra- i inter-observador, calculats a partir del promig dels errors dels valors dels individus en els CP1s de cada rèplica (error intra-observador) i per cada observador (error inter-observador).

Per comparar els resultats entre els diferents observadors, es van calcular les correlacions (r de Pearson), mitjançant els Test de Mantel, entre les matrius de distàncies euclidianes al quadrat per a cada observador (Obs. N) i número de rèplica (Sn) (Taula 11). Aquestes presenten valors entre 0,979 (correlació entre

Obs.1-S3 i Obs. 1-S4) i 0,643 (correlació entre Obs. 1-S4 i Obs. 2-S1). A partir del càlcul dels promigs de les r de Pearson per a cada observador i de les tres comparacions possibles inter-observador (Fig. 33), s'observa com les correlacions mitjanes de les matrius obtingudes pel mateix observador (aproximació a l'error intra-observador) presenta valors promigs més elevats ($r=0,920-0,971$) que les correlacions entre matrius d'observadors diferents (aproximació a l'error inter-observador) ($r=0,758-0,865$).

	Obs. 1-S1	Obs. 1-S2	Obs. 1-S3	Obs. 1-S4	Obs. 2-S1	Obs. 2-S2	Obs. 2-S3	Obs. 2-S4	Obs. 3-S1	Obs. 3-S2	Obs. 3-S3
Obs. 1-S2	0,970										
Obs. 1-S3	0,964	0,971									
Obs. 1-S4	0,967	0,968	0,979								
Obs. 2-S1	0,652	0,679	0,656	0,643							
Obs. 2-S2	0,771	0,793	0,776	0,777	0,896						
Obs. 2-S3	0,747	0,775	0,748	0,744	0,933	0,939					
Obs. 2-S4	0,838	0,861	0,870	0,870	0,892	0,925	0,936				
Obs. 3-S1	0,876	0,880	0,885	0,899	0,719	0,804	0,774	0,885			
Obs. 3-S2	0,850	0,833	0,841	0,872	0,685	0,743	0,733	0,842	0,954		
Obs. 3-S3	0,837	0,838	0,848	0,861	0,695	0,719	0,741	0,851	0,940	0,964	
Obs. 3-S4	0,881	0,868	0,871	0,899	0,646	0,750	0,722	0,828	0,961	0,944	0,937

Taula 11. Matriu de correlació (r de Pearson) entre observadors (Obs. n) i rèplica considerant cada conjunt de mesures realitzades per espècimen (S_n) obtingudes mitjançant Tests de Mantel. En negreta es mostren les correlacions intra-observador, la resta són correlacions inter-observador.

La Figura 34 representa les dues primeres funcions discriminants (FD) obtingudes a partir de l'Anàlisi Discriminant (AD) dels harmònics de Fourier per cadascuna de les espècies analitzades. En tots els casos, les mesures estan discriminades per individu (S_n) i observador (Obs. n), de tal manera que cadascuna de les circumferències corresponen a les 4 mesures d'un mateix individu i observador. En tots els ADs realitzats els individus es van classificar en un 100% dels casos en el grup esperat. En el model de *Gorilla*, les dues primeres FDs (Fig. 34a) expliquen un 81,22% de la variabilitat total de la mostra (FD1=50,99%) i FD2 (30,23%). Els diferents espècimens (S_n) es distribueixen en l'espai de la representació gràfica de l'AD bàsicament al llarg de la FD1. Varis d'aquests espècimens presenten una distribució diferent segons

l'observador: S2 i S3 es caracteritzen per valors negatius per la FD2 per l'Obs. 2, mentre que per la resta d'observadors són positius. A més, S3 per l'Obs. 2, es superposa amb els valors negatius de FD1 de S4. Els espècimens S1 i S4 són els que presenten una major uniformitat dels diferents valors pels diferents observadors, però només S1 es separa de la resta sense solapar-se.

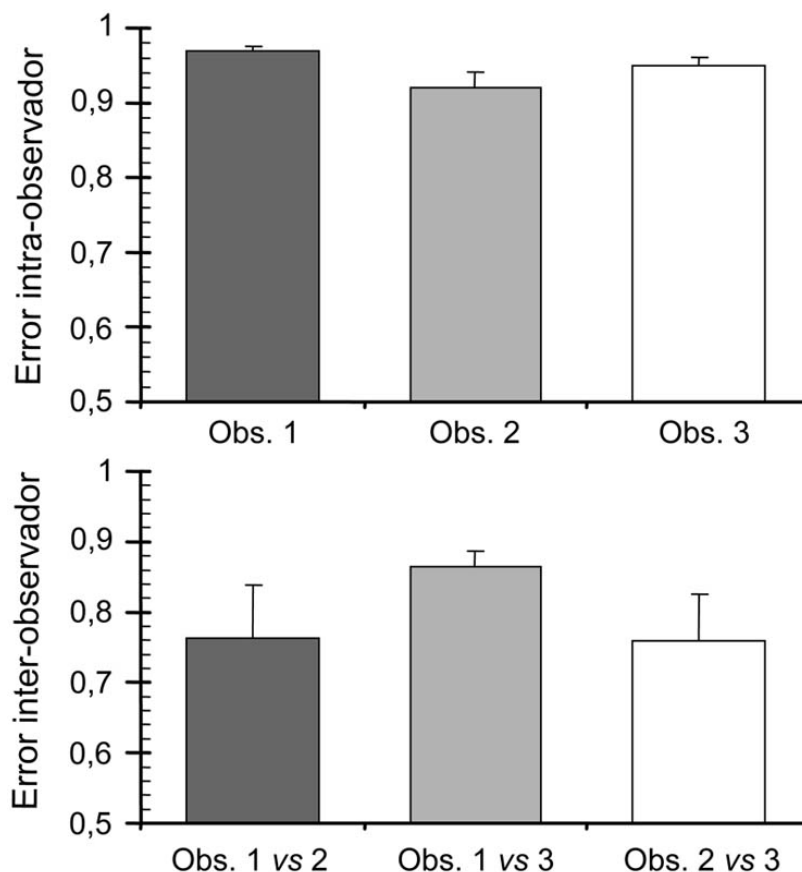


Figura 33. Representació gràfica (promig i desviació estàndard) de les r de Pearson, que reflexa els errors de medició dels contorns de les M_2 dels hominoïdeus analitzats per observador (error intra-observador) i error entre observadors (error inter-observador).

En la variabilitat total representada en l'AD de *Pan* (Fig. 34b), les dues primeres FDs expliquen un 67,45% (FD1=46,11% i FD2=21,34%). De la mateixa manera que *Gorilla*, la mostra es distribueix en l'AD al llarg de la FD1. No obstant en aquest cas, no hi ha cap espècimen que presenti una dispersió notòria. Els espècimens-observacions S1 i S3 queden separats de S2 i S4 per la FD1. A més, les dades d'una de les observacions de S3 (Obs.2) es troben molt properes a les dades d'un observador diferent per S1 (Obs. 1). Els espècimens S2

i S4 es troben solapats en l'espai de l'AD per les diferents observacions, els quals presenten una forma dental molt similar que ha sigut caracteritzada per una alta correlació en tots els casos i observacions.

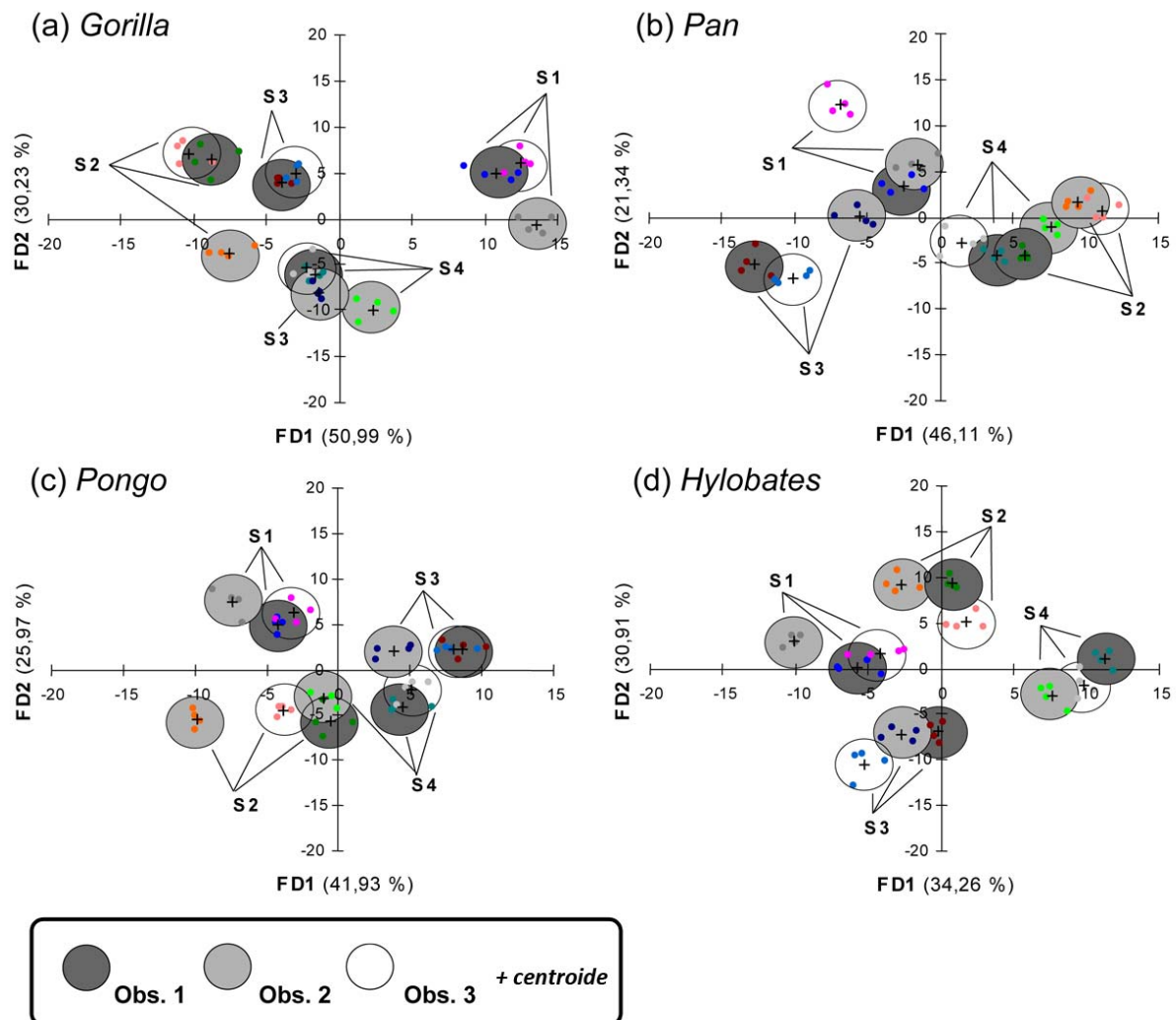


Figura 34. Representació gràfica de les dues primeres funcions discriminants (FD1 i FD2) de l'AD per cada espècie analitzada (*Gorilla*, *Pan*, *Pongo* i *Hylobates*). Cada gràfica mostra la distribució dels quatre subjectes analitzats (S1, S2, S3 i S4) per cadascun dels observadors (Obs. 1, 2 i 3). Les circumferències corresponen a les 4 mesures d'un mateix individu i observador.

L'AD per *Pongo* es representa en la Figura 34c. Les dues primeres FDs expliquen un 67,9% de la variabilitat total (FD1=41,93% i FD2=25,97%). Com en els casos anteriors, les observacions es distribueixen en l'espai de la representació gràfica de l'AD seguint l'eix de la FD1. No obstant, en aquesta ocasió els espècimens es disposen amb valors menys dispersos per a aquesta funció. Els valors dels espècimens S2 i S4 queden solapats en valors de FD2

negatius pels tres observadors. Al mateix temps, S3 i S4 es troben molt propers en l'espai de l'AD, però les observacions de l'espècimen S1 es separa clarament de la resta indicant, pel contrari, una major variabilitat dental intraespecífica.

La variabilitat de la mostra d'*Hylobates* es representa en la Figura 34d. En aquest cas, les dues FDs expliquen un 65,17% amb un pes més equitatiu que en les anteriors ADs (FD1= 34,26% i FD2= 30,91%). Com a resultat, tots els espècimens queden separats uns dels altres, sense solapaments entre els diferents observadors. Els espècimens S2 i S3 són els que més es diferencien de la resta, per a totes les observacions, al presentar els valors per FD2 negatius i positius respectivament. Els espècimens S1 i S4 mostren valors per FD2 positius i negatius, encara que es discriminen un de l'altre al presentar valors oposats per la FD1.

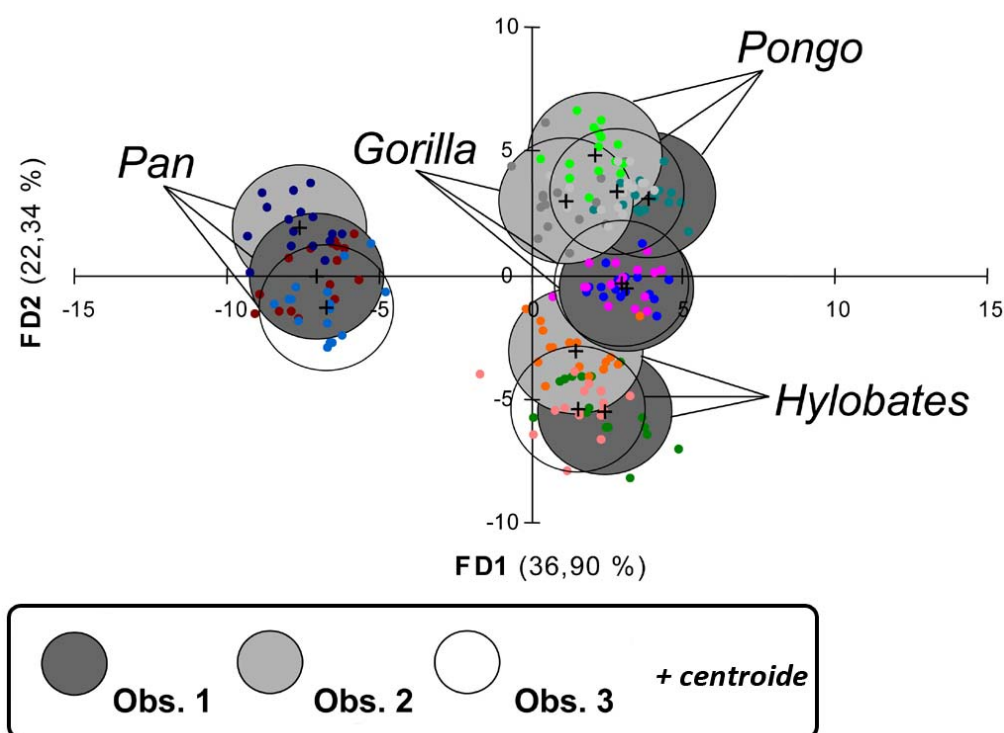


Figura 35. Representació gràfica de les dues primeres funcions discriminants (FD1 i FD2) derivades de l'AD considerant tots els espècimens analitzats i mesures per cadascun dels observadors (Obs. 1, 2 i 3). Les circumferències corresponen a totes les mesures d'un mateix observador i espècie.

Finalment, si considerem totes les mesures realitzades pels observadors i espècies en una única AD i les discriminem per aquests dos factors (Fig. 35), els resultats mostren que les dues primeres FDs expliquen un 89,24% (FD1=36,90%

i $FD2=22,34\%$). La $FD1$ separa clarament la morfologia dental de *Pan* de la resta de gèneres. $FD2$ separa el contorn dels espècimens de *Pongo* i *Hylobates* amb valors positius i negatius respectivament. Malgrat que les mesures de l'Obs. 2 es solapen amb les observacions de *Pongo* del propi observador i amb la dels altres observadors, *Gorilla* es situa amb valors intermedis entre *Pongo* i *Hylobates* per aquesta funció. Malgrat una menor agrupació de *Gorilla* entre observadors (Fig. 34) i un major EM derivat de l'Obs. 2, el mètode d'anàlisi registra les diferències de forma dental interespecífica.

Per tant, els resultats de l'anàlisi de l'error intra- i interobservador indiquen que les mesures realitzades del contorn de la segona molar inferior d'hominoïdeus a partir de sèries el·líptiques de Fourier (EFA) per diferents observadors són comparables i expliquen les mateixes relacions interespecífiques amb un percentatge d'error baix (<5%).

b. Sèries polars vs sèries el·líptiques i número òptim de punts

Sèries polars de Fourier

Aplicant les sèries polars de Fourier en l'estudi de la forma de M_2 en la mateixa mostra de 16 individus que l'anàlisi anterior d'error intra i interobservador (Taula 4), trobem que la significació ($p<0,05$) de les diferències de la forma dental entre els taxons MANOVA-no paramètrica augmenta amb l'increment de punts que defineixen el contorn: 30 ($F=2,212$; $p=0,0054$), 40 ($F=2,207$; $p=0,0046$), 60 ($F=2,472$; $p=0,0024$), 80 ($F=2,494$; $p=0,0013$), 100 ($F=2,514$; $p=0,0009$) i 120 punts ($F=2,527$; $p=0,0006$). Per tant, la caracterització del contorn dental a partir de sèries de Fourier polars permet detectar diferències entre els taxons. A més, en la prova de comparació múltiple (test *post-hoc* de Bonferroni) (Taula 12) s'observa com les diferències interespecífiques detectades ($p<0,05$) en les anàlisis de la forma de la dent entre espècies romanen estables a partir de 60 punts, essent les anàlisis de 30 i 40 punts les que no detecten les diferències entre *Hylobates* i *Pan*.

(a) Polar					(b) El·líptica				
	<i>G</i>	<i>Pg</i>	<i>Hy</i>	<i>Pn</i>		<i>G</i>	<i>Pg</i>	<i>Hy</i>	<i>Pn</i>
30 punts					30 punts				
<i>G</i>	-	0,0266	0,5706	0,029	<i>G</i>	-	0,0814	0,1132	0,0574
<i>Pg</i>		-	0,0558	0,1403	<i>Pg</i>		-	0,2904	0,5963
<i>Hy</i>			-	0,1121	<i>Hy</i>			-	0,4543
<i>Pn</i>				-	<i>Pn</i>				-
40 punts					40 punts				
<i>G</i>	-	0,0299	0,5991	0,0292	<i>G</i>	-	0,0549	0,0826	0,05
<i>Pg</i>		-	0,0588	0,0876	<i>Pg</i>		-	0,1714	0,5405
<i>Hy</i>			-	0,0546	<i>Hy</i>			-	0,4017
<i>Pn</i>				-	<i>Pn</i>				-
60 punts					60 punts				
<i>G</i>	-	0,0289	0,6215	0,0271	<i>G</i>	-	0,0562	0,0587	0,0599
<i>Pg</i>		-	0,0575	0,0904	<i>Pg</i>		-	0,1733	0,5387
<i>Hy</i>			-	0,0263	<i>Hy</i>			-	0,4231
<i>Pn</i>				-	<i>Pn</i>				-
80 punts					80 punts				
<i>G</i>	-	0,0282	0,6603	0,0301	<i>G</i>	-	0,0614	0,0587	0,056
<i>Pg</i>		-	0,0582	0,087	<i>Pg</i>		-	0,14	0,5418
<i>Hy</i>			-	0,0283	<i>Hy</i>			-	0,3455
<i>Pn</i>				-	<i>Pn</i>				-
100 punts					100 punts				
<i>G</i>	-	0,0281	0,7088	0,0283	<i>G</i>	-	0,058	0,0553	0,0564
<i>Pg</i>		-	0,0586	0,0831	<i>Pg</i>		-	0,1382	0,5136
<i>Hy</i>			-	0,0279	<i>Hy</i>			-	0,3176
<i>Pn</i>				-	<i>Pn</i>				-
120 punts					120 punts				
<i>G</i>	-	0,031	0,7143	0,0258	<i>G</i>	-	0,0609	0,0584	0,0598
<i>Pg</i>		-	0,0584	0,0843	<i>Pg</i>		-	0,1444	0,5425
<i>Hy</i>			-	0,0279	<i>Hy</i>			-	0,4074
<i>Pn</i>				-	<i>Pn</i>				-

Taula 12. Comparació múltiple MANOVA-no-paramètrica *post-hoc* de Bonferroni ($p < 0,05$) entre espècies considerant el mètode polar (a) i el·líptic (b) i número de punts de contorn en M_2 . Espècies: *Gorilla beringei* (***G***), *Pongo pygmaeus* (***Pg***), *Hylobates moloch* (***Hy***) y *Pan troglodytes* (***Pn***). $p < 0,05$.

Es van realitzar diferents ADs dels 16 espècimens (Taula 4) en funció del número de punts del contorn (30 a 120 punts) amb l'objectiu de representar les dues primeres FDs (Fig. 36) i classificació correcta de les espècies (factor discriminant) (Taula 13) i així comparar la variabilitat de la mostra en funció del

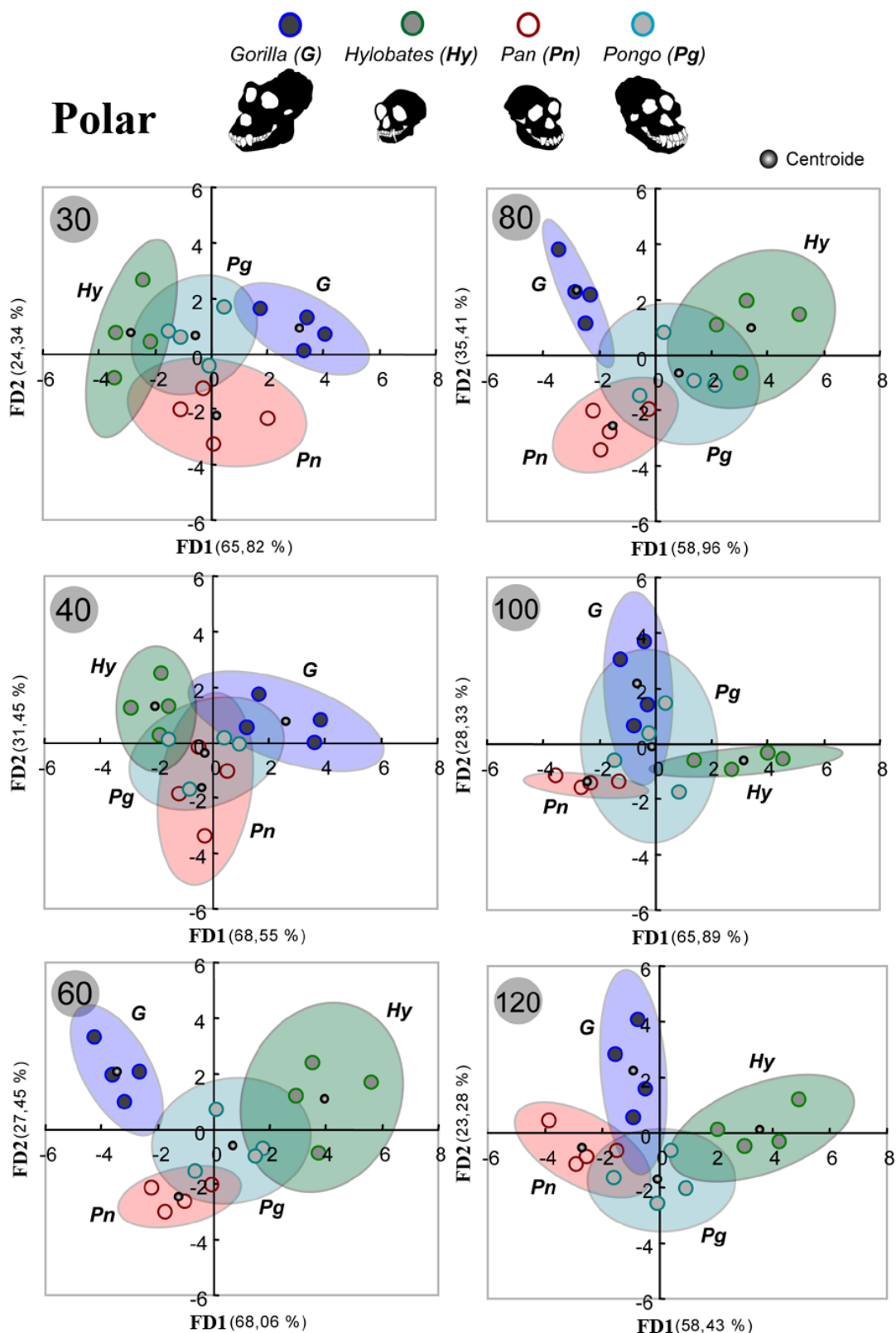


Figura 36. Representació de les dues primeres funcions discriminants (FD) obtingudes a partir de sèries de Fourier (coordenada polar) entre les espècies analitzades considerant la variabilitat en la forma de M_2 per diferent punts de contorn (30 a 120) i el factor espècie com a variable discriminant. Les el·lipses corresponen al 95% de confiança de la mostra.

número de punts. L'estadístic de lambda de Wilks (λ) és significatiu ($p < 0,0001$) en totes les ADs, essent el valor més baix representat per l'AD de 60 punts de contorn ($\lambda=0,011$; $p < 0,0001$) i el més alt el de 40 ($\lambda=0,079$; $p < 0,0001$). La distribució relativa de les espècies en la representació gràfica de les dues FDs (Fig. 36) es diferencien en funció del número de punts emprat. Els gèneres *Gorilla* i *Hylobates* són els que presenten major variabilitat de distribucions en els diferents ADs. La variabilitat explicada per les dues funcions discriminants en les diferents ADs mostra valors elevats (81,71-100%), essent els de 40, 60, 80 i 100 els superiors (95,51-100%). No obstant, existeixen distribucions amb un major grau de solapament entre els diferents individus dels taxons diferents. Les ADs de 40 (100%) i 100 punts (94,23%) són les que indiquen una distribució més aglomerada entre els espècimens, seguit de la representació de 120 punts (81,71%). Les ADs de 30 (90,16%) i 60 punts (65,51%) presenten distribucions més disperses, on cada taxó es troba clarament diferenciat en l'espai gràfic discriminant.

Polar	30	40	60	80	100	120
<i>Gorilla</i>	100,00%	75,00%	100,00%	100,00%	75,00%	75,00%
<i>Hylobates</i>	75,00%	100,00%	50,00%	50,00%	75,00%	100,00%
<i>Pan</i>	100,00%	50,00%	75,00%	75,00%	75,00%	100,00%
<i>Pongo</i>	75,00%	50,00%	50,00%	50,00%	25,00%	75,00%
Total	87,50%	68,75%	68,75%	68,75%	62,50%	87,50%

Elíptica	30	40	60	80	100	120
<i>Gorilla</i>	75,00%	50,00%	75,00%	75,00%	100,00%	75,00%
<i>Hylobates</i>	75,00%	75,00%	75,00%	100,00%	100,00%	100,00%
<i>Pan</i>	75,00%	100,00%	100,00%	100,00%	100,00%	75,00%
<i>Pongo</i>	75,00%	75,00%	75,00%	75,00%	100,00%	75,00%
Total	75,00%	75,00%	81,25%	87,50%	100,00%	81,25%

Taula 13. Percentatges de classificació correcta (%) interespecífica en M_2 a partir d'una matriu de validació creuada considerant la forma polar o el·líptica de Fourier i el número de punts (de 30 a 120). La validació creuada s'ha calculat a partir de la matriu considerant la classificació *a priori* i *a posteriori*, probabilitats de pertinença, coordenades de les observacions i quadrats de les distàncies.

A la Taula 13 s'inclouen els valors de percentatge de classificació interespecífica a partir de la validació creuada de cadascun dels taxons en funció del número de punts del contorn i mètode. Per l'anàlisi de Fourier amb

coordenades polars, existeix certa variabilitat en funció de les morfologies dels taxons i del número de punts emprats. La mostra de *Gorilla* és la que es classifica amb percentatges elevats (75-100%) amb major freqüència que la resta d'espècies; en canvi *Pongo* és el taxó que presenta els valors més baixos. En funció del número de punts del contorn, els percentatges de classificació promig més elevats són aquells contorns definits amb 30 i 120 punts.

Sèries el·líptiques de Fourier

De la mateixa manera que per l'estudi del contorn dental a partir de sèries polars de Fourier, la significació de les diferències de la forma dental entre els taxons (MANOVA- no paramètrica) augmenta amb l'increment de punts del contorn, amb algunes excepcions i grau menor de significació ($p < 0,05$). Per exemple, aquestes diferències no són significatives per 30 ($F=1,838$; $p=0,0721$) i 40 punts ($F=1,829$; $p=0,0605$), trobant una significació estadística per la resta d'anàlisis: 60 ($F=1,962$; $p=0,0452$), 80 ($F=2,05$; $p=0,0327$), 100 ($F=2,089$; $p=0,0028$) i 120 punts ($F=2,04$; $p=0,0335$). No obstant, quan s'aplica el test *post-hoc* de Bonferroni de comparació múltiple (Taula 12), únicament s'observen diferències entre *Gorilla* i *Pongo* ($p < 0,05$) emprant 40 punts de contorn. Des del punt de vista matemàtic, la reducció de les diferències interespecífiques amb respecte al mètode polar, poden ser degudes a una redundància parcial en la producció dels coeficients que expliquen la forma (Haines & Crampton, 2000).

La Figura 37 mostra els ADs dels 16 individus (Taula 4) per a cada número de punts que defineixen el contorn a partir de les sèries el·líptiques de Fourier. Amb una tendència similar a l'anàlisi de coordenades polars, la distribució de les espècies en l'espai discriminant es diferencien en funció del número de punts emprats per definir el contorn. Els gèneres *Hylobates* i *Gorilla* tornen a ser els que presenten major variabilitat en els valors de les dues FDs representades en els diferents ADs. La variabilitat explicada per tots els ADs mostra percentatges també alts (81,33-96,91%), essent els més elevats els de les ADs de 40 (96,91%), 80 (96,55%) i 100 (96,34%) punts de contorn. En les ADs per 30 (81,33%) i 120 punts (88,19%) és on trobem distribucions més solapades entre gèneres. Per la

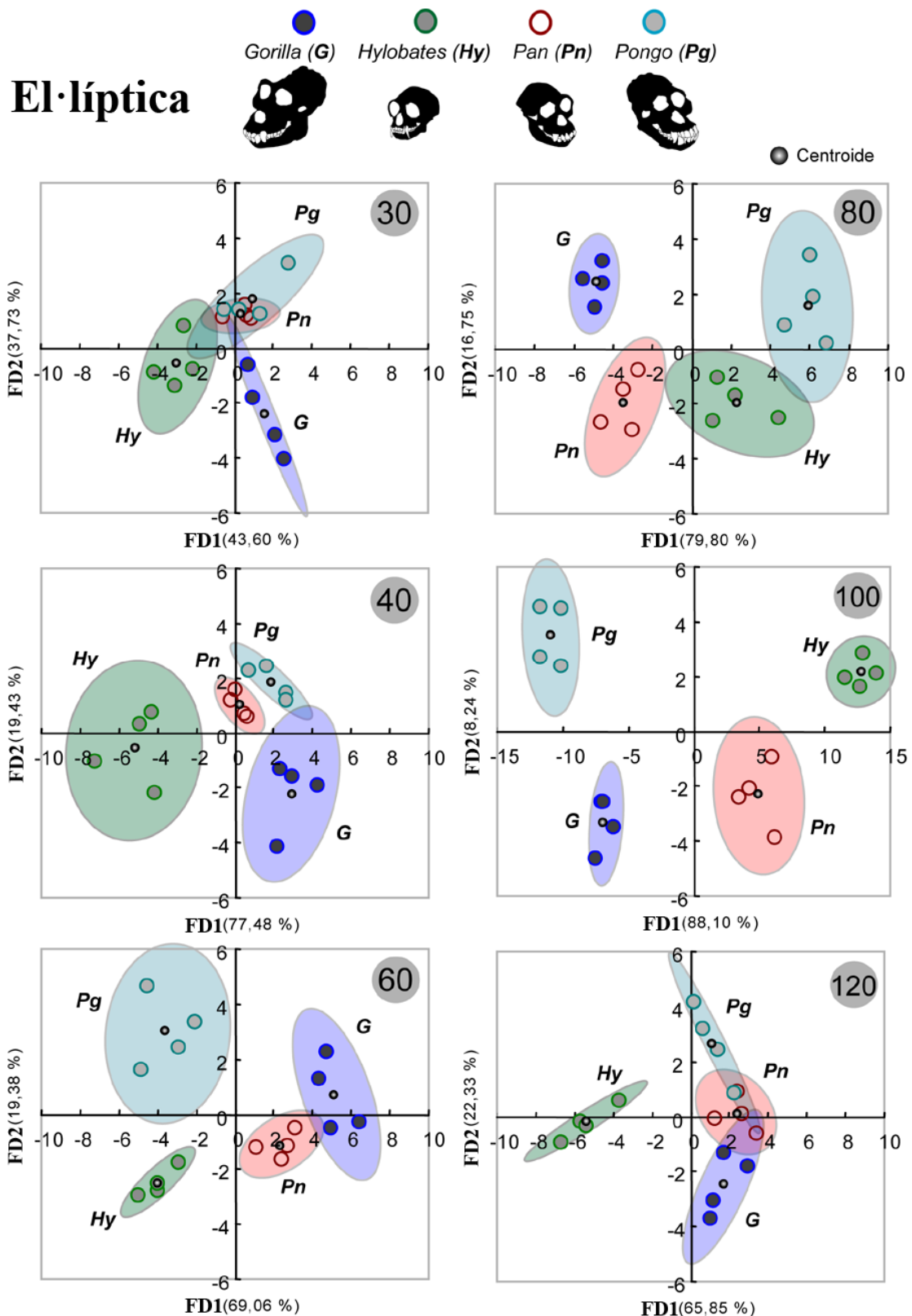


Figura 37. Representació de les dues primeres funcions discriminants (FD) obtingudes a partir de sèries de Fourier (el·líptiques) entre els gèneres analitzats considerant la variabilitat en la forma de M_2 per diferent punts de contorn (30 a 120) i el factor espècie com a variable discriminant. Les el·lipses corresponen al 95% de confiança de la mostra.

resta d'ADs, els taxons es troben millor definits en l'espai del gràfic discriminant.

A diferència dels percentatges de classificació correcta a partir de la validació creuada per l'anàlisi de Fourier polar, en l'anàlisi el·líptic (Taula 13) les espècies es classifiquen amb valors elevats. *Pan* és el que ho fa amb major freqüència (75-100%) en els diferents contorns emprats; el segueixen *Hylobates* i *Pongo*. No obstant, el gènere *Gorilla* i, a diferència de l'anterior anàlisi, és el que presenta amb major freqüència valors inferiors a 100% de classificació. Finalment, el contorn definit amb 100 punts és el que obté el percentatge màxim (100%) per tots els taxons.

Comparacions sèries polars i el·líptiques

Per comparar els mateixos individus definits a partir de contorns diferents (de 30 a 120 punts) en una mateixa anàlisi, es va realitzar una AD a partir dels 10 harmònics ($\lambda=0,001$; $p<0,0001$) que incloïa els 16 individus (Taula 4) amb els 6 contorns respectius (96 casos) (Fig. 38). Per les anàlisis de Fourier amb sèries polars, les dues primeres FD resultants (Fig. 38a) expliquen un 86,77% de la variabilitat total (FD1= 54,79%, FD2=31,98%). Cada punt de la gràfica representa el centroid de cadascun dels taxons estudiats per cadascuna de les conformacions de punts. En general, els contorns descrits amb diferent número de punts pel mateix taxó queden agrupats en el mateix espai de la gràfica discriminant. No obstant, en alguns taxons, els contorns definits amb menor número de punts s'allunyen de la resta. És el cas del contorn de 30 punts en *Hylobates* i *Pongo*, així com dels contorns de 30, 40 i 60 punts en *Pan*. Amb independència del número de punts emprats en el contorn, són evidents les relacions morfològiques entre els diferents gèneres, així com la seva agrupació i variabilitat.

Com en l'anàlisi anterior, es va realitzar una segona AD conjunta per les sèries el·líptiques dels 16 individus ($\lambda=0,001$; $p<0,0001$) (Fig. 38b). Les dues primeres FDs expliquen el 85,60% de la variabilitat total (FD1=65,45%, FD2=20,16%). En general, la majoria de contorns descrits per diferent número de

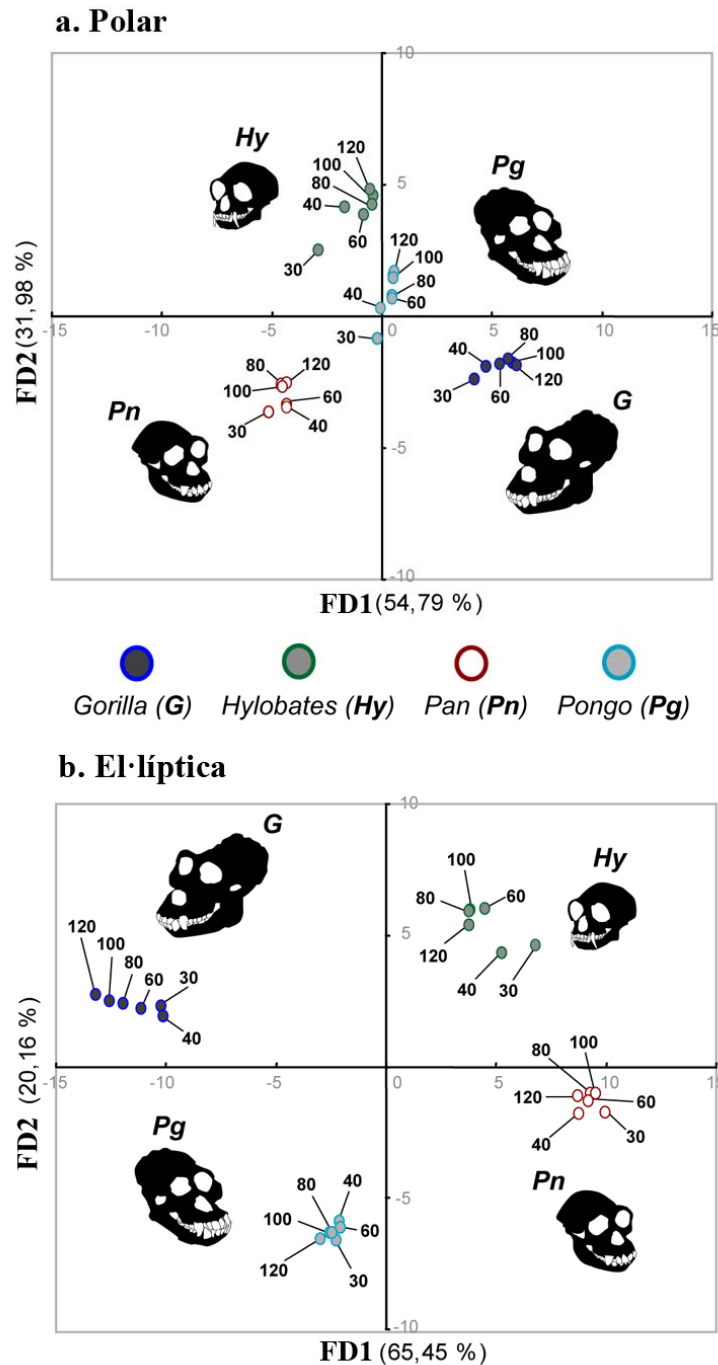


Figura 38. Representació de les dues primeres funcions discriminants (FD) obtingudes a partir de sèries de Fourier, polar (a) i el·líptica (b), entre els gèneres analitzats, considerant la seva variabilitat per diferents punts de contorn (30 a 120).

punts per la mateixa espècie, queden agrupats en el mateix espai de la representació gràfica del AD. No obstant, en el cas d'*Hylobates* els contorns de 30 i 40 punts es diferencien de la resta. El cas de *Gorilla* és similar, on els centroides malgrat trobar-se propers en l'espai discriminant, no presenten una

agrupació tan evident com en *Pongo* i *Pan*. Tot i així, les relacions entre els diferents taxons emprats es mantenen amb independència del número de punts del contorn.

Per tant, els resultats indiquen que existeixen diferències en l'anàlisi del contorn de la segona molar inferior de les espècies d'hominoïdeus en funció del mètode i el número de punts. L'anàlisi del contorn a partir de les sèries el·líptiques de Fourier permet discriminar més clarament les espècies d'hominoïdeus, essent 100 punts el número de punts de contorn que obté millors resultats.

c. Variabilitat morfològica dental dels catarrhins a partir de l'anàlisi de sèries de Fourier

Un cop considerat l'error de medició, avaluat els diferents mètodes de Fourier i el número òptim de punts per definir el contorn, es va dur a terme una anàlisi de 86 M₂ de diferents espècies de primats Catarrhini (Taula 3), incloent tan hominoïdeus com cercopitecoïdeus. Aquesta anàlisi del contorn dental es va realitzar a partir del mètode el·líptic de Fourier (EFA) i 100 punts per definir el contorn amb l'objectiu d'avaluar la variabilitat morfològica dels catarrhins amb aquesta metodologia.

Els resultats de l'anàlisi d'aquesta variabilitat es mostren en la representació dels dos primers Components Principals (CP) de l'ACP (Fig. 39), on la variabilitat total explicada per ambdues funcions és del 95,1%. Malgrat que hi ha un cert solapament, el CP1 (88,91%) explica la major part d'aquesta variabilitat i diferencia principalment la morfologia bilofodonta amb 4 cúspides dels cercopitecoïdeus (valors positius) de la bunodonta amb 5 cúspides dels hominoïdeus (valors negatius). El CP2 explica un percentatge de la variabilitat significativament inferior al primer (6,19%); tot i així, diferencia morfologies dentals més rectangulars (valors positius), com les de *Cercopithecus mitis* i *Chlorocebus aethiops*, de morfologies més quadrades (valors negatius), com *Pongo pygmaeus* i *Lophocebus albigena*. Els contorns dentals dels diferents subgrups (Hominidae i Hylobatidae per hominoïdeus, i Colobinae i

Cercopithecinae per cercopitecoïdeus) no es diferencien ja que queden superposats en el gràfic.

L'anàlisi de la variància (ANOVA) corrobora l'existència de diferències significatives de la morfologia dental de la mostra emprada tan quan es comparen els diferents subgrups de les Superfamílies (en el CP1) com les espècies (ambdós CPs) (Taula 14). A més, les proves *post-hoc* (test HSD de Tukey) mostren que aquesta significació ve donada per les diferències entre els hominoïdeus i els cercopitecoïdeus, tant si s'agrupen per subgrups (hilobàtids i homínids en hominoïdeus, i colobins i cercopitecins en cercopitecoïdeus) (Taula 15) com per espècie (Taula 16), però no per les diferències entre famílies d'Hominoidea i subfamílies de Cercopithecoidea entre sí (Taula 15). Sí que apareixen, però, diferències significatives entre espècies del mateix grup pel CP2: és el cas de les diferències entre morfologies més rectangulars de *Gorilla beringei graueri* i

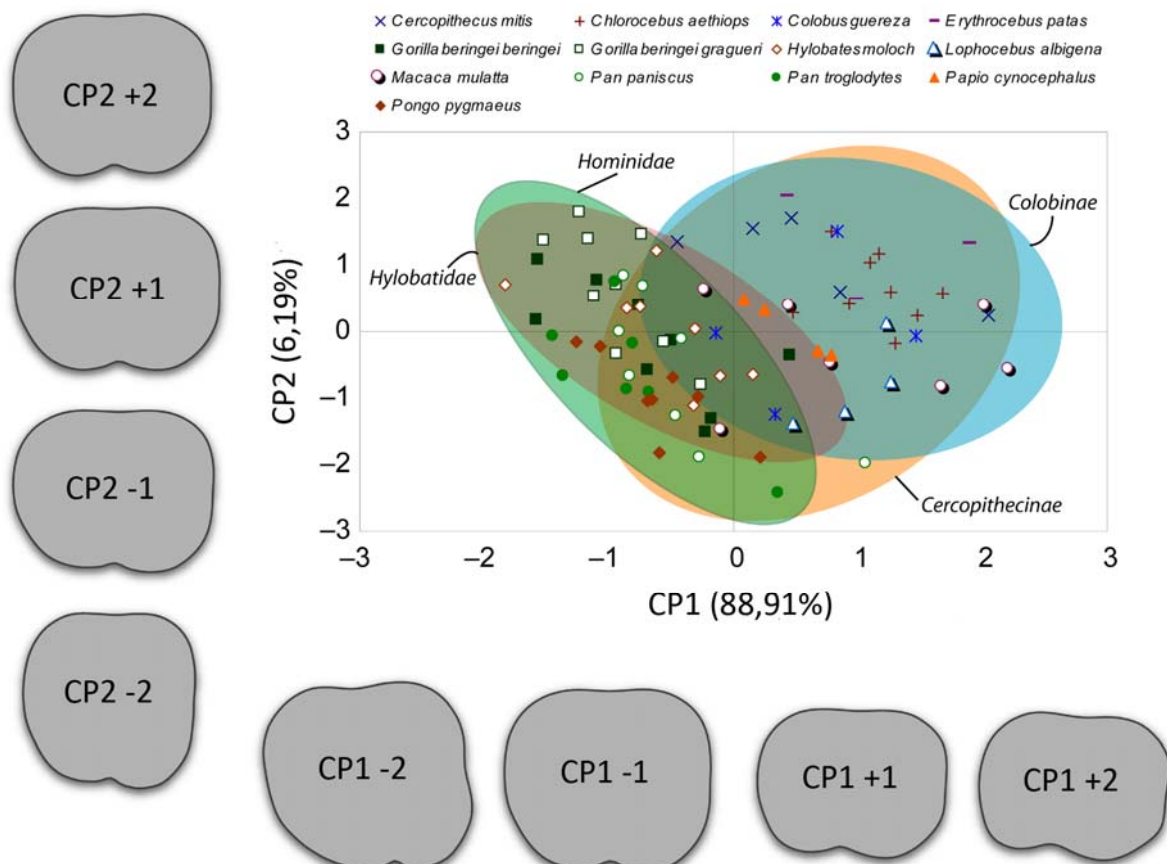


Figura 39. Representació dels dos primers components principals (CP) obtinguts a partir de la descripció del contorn de M₂ de diferents espècies de catarrins mitjançant sèries el·líptiques de Fourier i definit per 100 punts.

Subgrups		SQ	gl	MQ	F	Sig.
PC1	Inter-grups	53,21	3	17,74	45,752	<0, 001
	Intra-grups	31,789	82	0,388		
	Total	84,999	85			
PC2	Inter-grups	7,503	3	2,501	2,6464	0,054
	Intra-grups	77,496	82	0,945		
	Total	84,999	85			

Espècie		SQ	gl	MQ	F	Sig.
PC1	Inter-grups	56,835	12	4,736	12,276	<0, 001
	Intra-grups	28,164	73	0,386		
	Total	84,999	85			
PC2	Inter-grups	36,31	12	3,026	4,5366	<0, 001
	Intra-grups	48,689	73	0,667		
	Total	84,999	85			

Taula 14. Anàlisi de la variància (ANOVA) entre els CP1 i CP2 pels subgrups de les dues Superfamílies (hilobàtids i homínids pels hominoïdeus, i colobins i cercopitecins pels cercopitecoïdeus) i espècies.

PC1	Hominidae	Hylobatidae	Colobinae
Hominidae			
Hylobatidae	-0,12		
Colobinae	-1,322	-1,202	
Cercopithecinae	-1,636	-1,515	-0,313

PC2	Hominidae	Hylobatidae	Colobinae
Hominidae			
Hylobatidae	-0,324		
Colobinae	-0,363	-0,012	
Cercopithecinae	-0,639	-0,315	-0,303

Taula 15. Comparacions múltiples *post-hoc* HSD de Tukey per PC1 i PC2 pel contorn de M₂ a partir de sèries de Fourier el·líptiques per subgrups d'Hominoidea i Cercopithecoidea. Els valors corresponen a la diferència de mitjanes. ***p<0,05**.

morfologies més quadrades de *Pongo pygmaeus* (membres de la mateixa Família) i de *Lophocebus albigena* i *Erythrocebus patas* (membres de la Subfamília Cercopithecinae) (Taula 16).

Degut a que l'ACP és una eina exploratòria de la variació morfològica, és important donar suport a aquestes observacions amb una anàlisi estadística més avançada (Bailey et al., 2014). Així doncs, es van emprar Anàlisis Discriminants

per confirmar si l'ACP captura amb precisió les diferències entre els grups. Els resultats dels AD's estan basats en els 10 primers CPs, els quals expliquen un 98% i un 78,7% de la variabilitat total quan s'agrupen els espècimens per subcategories taxonòmiques i per espècie respectivament (Fig.40). Aquesta anàlisi discrimina les espècies de cercopitecoïdeus de les d'hominoïdeus, tan si

PC1	Gbg	Pp	Hm	Pt	Pp	Gbb	Cg	Cm	Ca	Ep	Pc	Mm
Gbg												
Pp	-0,338											
Hm	-0,363	-0,026										
Pt	-0,124	0,2138	0,2396									
Pp	-0,511	-0,173	-0,147	-0,387								
Gbb	-0,258	0,0794	0,1051	-0,134	0,2524							
Cg	-1,57	-1,228	-1,202	-1,44	-1,055	-1,31						
Cm	-1,56	-1,22	-1,2	-1,43	-1,05	-1,3	0,0069					
Ca	-2,07	-1,74	-1,71	-1,95	-1,56	-1,82	-0,51	-0,517				
Ep	-2,25	-1,91	-1,88	-2,12	-1,74	-1,99	-0,68	-0,687	-0,171			
Pc	-1,39	-1,06	-1,03	-1,27	-0,883	-1,14	0,1714	0,1645	0,6811	0,8517		
Mm	-1,91	-1,57	-1,54	-1,78	-1,4	-1,65	-0,341	-0,348	0,1688	0,3395	-0,512	
La	-1,91	-1,57	-1,55	-1,78	-1,4	-1,65	-0,343	-0,35	0,1665	0,3372	-0,515	-0,002

PC2	Gbg	Pp	Hm	Pt	Pp	Gbb	Cg	Cm	Ca	Ep	Pc	Mm
Gbg												
Ppyg	1,647											
Hm	0,6347	-1,013										
Pt	1,2888	-0,359	0,6541									
Pp	1,2112	-0,436	0,5765	-0,078								
Gbb	0,8251	-0,822	0,1903	-0,464	-0,386							
Cg	0,6223	-1,025	-0,012	-0,667	-0,589	-0,203						
Cm	-0,422	-2,07	-1,057	-1,711	-1,63	-1,247	-1,044					
Ca	0,0364	-1,61	-0,598	-1,252	-1,175	-0,789	-0,586	0,4586				
Ep	-0,634	-2,28	-1,269	-1,92	-1,85	-1,459	-1,257	-0,212	-0,671			
Pc	0,6237	-1,024	-0,011	-0,665	-0,588	-0,201	0,0014	1,0458	0,5872	1,2579		
Mm	0,9303	-0,717	0,2956	-0,358	-0,281	0,1053	0,3081	1,3525	0,8939	1,5646	0,3067	
La	1,4613	-0,186	0,8266	0,1725	0,2501	0,6362	0,839	1,8834	1,4249	2,096	0,8376	0,531

Taula 16. Comparacions múltiples *post-hoc* HSD de Tukey per PC1 i PC2 pel contorn de M₂ a partir de sèries de Fourier el·líptiques per espècies. Els valors corresponen a la diferències de mitjanes. Ca: *Chlorocebus aethiops*; Cg: *Colobus guereza*; Cm: *Cercopithecus mitis*; Ep: *Erythrocebus patas*; Gbg: *Gorilla beringei graueri*; Gbb: *Gorilla beringei beringei*; Hm: *Hylobates moloch*; La: *Lophocebus albigena*; Mm: *Macaca mulatta*; Pc: *Papio cynocephalus*; Pp: *Pan paniscus*; Ppy: *Pongo pygmaeus*; Pt: *Pan troglodytes*. ***p<0,05**

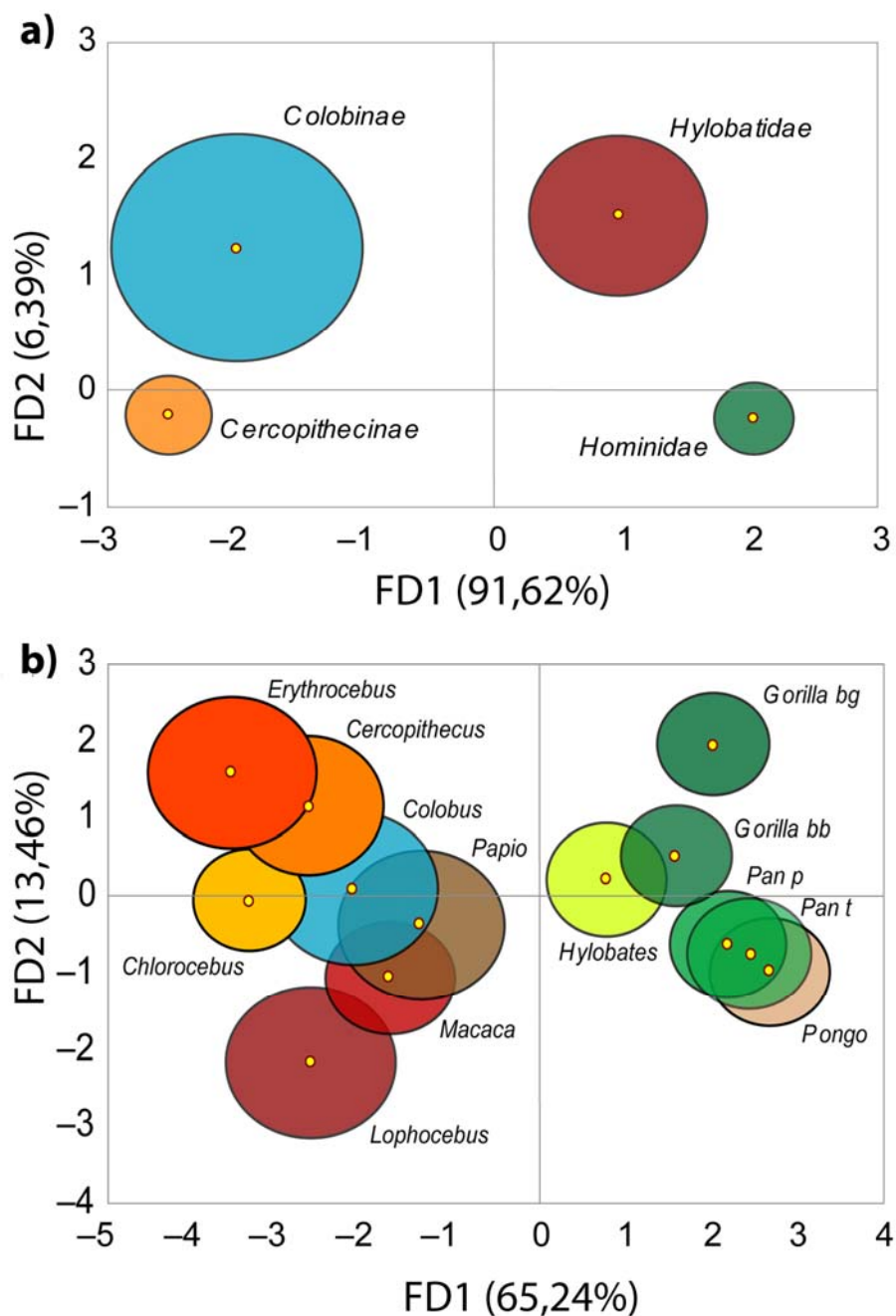


Figura 40. Representació de l'AD de les dues primeres Funcions Discriminants (FD) de l'anàlisi del contorn dental de les M₂ de varis espècimens de catarrhins a partir de sèries el·líptiques de Fourier, agrupats per a) Famílies (hominoïdeus) i Subfamílies (cercopitecoïdeus), i b) espècie.

els espècimens s'agrupen per subcategories taxonòmiques (Fig. 40a) com per espècie (Fig. 40b) per la FD1 (91,62% i 65,24% respectivament). A més, en el primer cas, els espècimens es diferencien inclús per subfamílies (cercopitecoïdeus) i per famílies (d'hominoïdeus) per la FD2 (6,39%) (Fig. 40a). No obstant, per una altra banda, els valors dels percentatges de classificació

Espècie	% correcte	Nº d'espècimens assignats correctament
Cercopithecinae	87,88%	29/33
Colobinae	0,00%	0/4
Hominidae	95,12%	39/41
Hylobatidae	25,00%	2/8
Total	81,40%	86

Taula 17. Percentatges de classificació correcta (%) entre subgrups de Superfamília en M_2 a partir d'una matriu de validació creuada. La validació creuada s'ha calculat a partir de la matriu considerant la classificació *a priori* i *a posteriori*, probabilitats de pertinença, coordenades de les observacions i quadrats de les distàncies.

Espècie	% correcte	Nº d'espècimens assignats correctament
<i>Cercopithecus mitis</i>	20,00%	1/5
<i>Chlorocebus aethiops</i>	55,56%	5/9
<i>Colobus guereza</i>	0,00%	0/4
<i>Erythrocebus patas</i>	50,00%	2/4
<i>Gorilla beringei beringei</i>	33,33%	3/9
<i>Gorilla beringei gragueri</i>	55,56%	5/9
<i>Hylobates moloch</i>	37,50%	3/8
<i>Lophocebus albigena</i>	50,00%	2/4
<i>Macaca Mulatta</i>	42,86%	3/7
<i>Pan paniscus</i>	87,50%	7/8
<i>Pan troglodytes</i>	0,00%	0/7
<i>Papio cynocephalus</i>	25,00%	1/4
<i>Pongo pygmaeus</i>	50,00%	4/8
Total	41,86%	86

Taula 18. Percentatges de classificació correcta (%) interespecífica en M_2 a partir d'una matriu de validació creuada. La validació creuada s'ha calculat a partir de la matriu considerant la classificació *a priori* i *a posteriori*, probabilitats de pertinença, coordenades de les observacions i quadrats de les distàncies.

correcta a partir de la validació creuada del contorn dental de cada subgrup permeten classificar els espècimens de la Subfamília Cercopithecinae i Família Hominoidea amb percentatges relativament elevats (Taula 17). En canvi, els contorns dentals dels hilobàtids gairebé es classifiquen correctament i cap dels espècimens dels colobins es classifica com a tal. Els percentatges de classificació correcta de cadascuna de les espècies emprades (Taula 18) resulten ser encara més baixos en comparació amb les anàlisis anteriors. La majoria de les espècies

es classifiquen correctament amb un percentatge inferior al 50%, arribant a ser nul en alguns casos. Excepcionalment, *Pan paniscus* es classifica amb un percentatge elevat (87,5%).

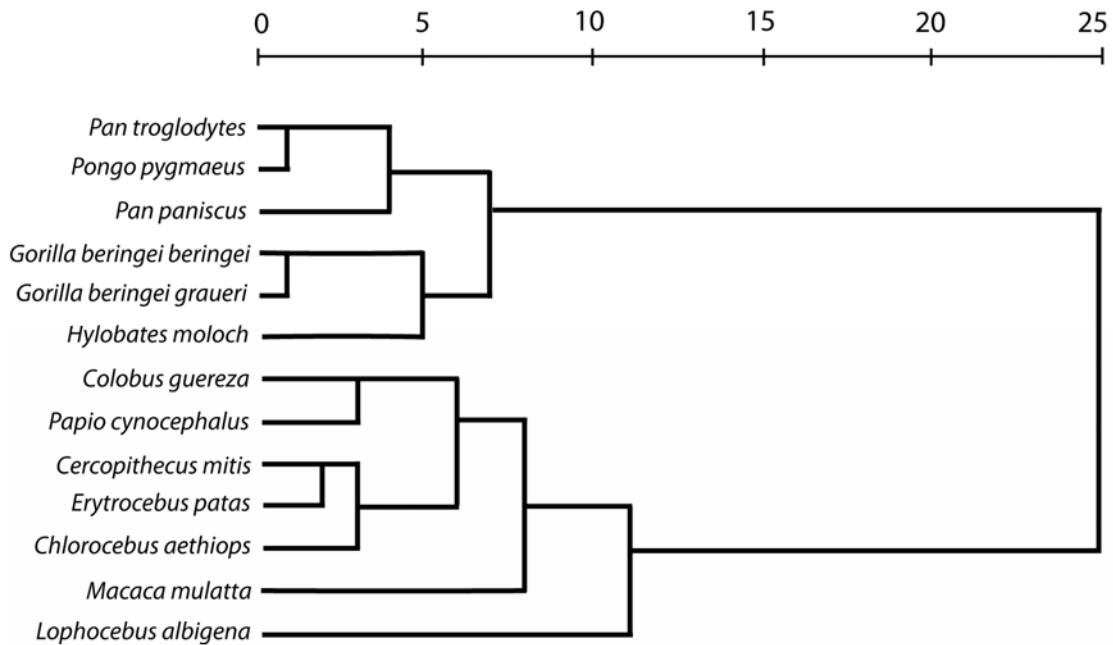


Figura 41. Dendrograma obtingut a partir de l'anàlisi d'associació de les distàncies euclidianes al quadrat dels centroides de l'AD de les espècies de Catarrhini emprades.

Finalment, tot i no observar diferències significatives entre les espècies d'un mateix grup (a excepció d'alguns casos), l'anàlisi d'associació a partir de les distàncies euclidianes al quadrat dels centroides resultants de l'AD permet agrupar les espècies per afinitats morfològiques (Fig. 41). Les dues Superfamílies s'agrupen en clades diferents, com era d'esperar. No obstant, no totes les afinitats morfològiques agrupa les espècies en la mateixa Família (hominoïdeus) o Subfamília (cercopitecoïdeus). En el cas dels hominoïdeus, tot i que les espècies de *Pan* i *Pongo pygmaeus*, membres del grup dels homínids, presenten afinitats morfològiques, les subespècies de *Gorilla beringei* s'agrupen amb *Hylobates moloch*, ambdós membres de Famílies diferents. En el grup dels cercopitecoïdeus, *Colobus guereza*, representant de la Subfamília Colobinae, s'agrupa amb *Papio cynocephalus* (Subfamília Cercopithecinae) i formen un clade germà amb les espècies de la tribu Cercopithecini, *Cercopithecus mitis*, *Erythrocebus patas* i *Chlorocebus aethiops*, mentre que *Lophocebus albigena* i

Macaca mulatta (Tribu Papionini) presenten morfologies menys afins a la resta de cercopitecins.

Per tant, els resultats indiquen que l'anàlisi del contorn de la segona molar inferior de diverses espècies de catarrins a partir de l'EFA detecta les diferències entre les Superfamílies Hominoidea i Cercopithecoidea, però no a nivells taxonòmics inferiors (Família en hominoïdeus i Subfamília en cercopitecoïdeus).

5.1.2. Comparació de tècniques morfomètriques

Un cop explorada la metodologia de Fourier i obtingut els resultats analitzant únicament el contorn dental de diverses espècies de catarrins, es va optar per comparar aquesta i les tècniques de Morfometria Geomètrica per analitzar la variabilitat morfològica dels Hominoidea incloent altres trets de la morfologia dental en una submostra de primats hominoïdeus (Taula 5).

PC	EFA		Land- & Semilandmarks		Landmarks	
	Valor singular	%	Valor singular	%	Valor singular	%
1	0,00673	73,46	0,2147	31,86	0,30144	34,28
2	0,00128	13,95	0,18597	23,9	0,18629	13,09
3	0,00044	4,9	0,12568	10,92	0,15396	8,94
4	0,0002	2,2	0,11091	8,5	0,14715	8,17
5	0,00012	1,35	0,09195	5,84	0,13636	7,01
6	0,00011	1,24	0,07357	3,74	0,12105	5,53
7	0,0000519	0,56	0,06429	2,86	0,10263	3,97
8	0,0000492	0,53	0,06173	2,63	0,08872	2,97
9	0,0000395	0,43	0,05525	2,11	0,08621	2,8
10	0,000028	0,3	0,04913	1,67	0,07827	2,31

Taula 19. Anàlisi de Components Principals (ACP) de M_1 de diverses espècies d'Hominoidea. Valor singular i percentatge de la variància explicada (%) dels 10 primers CPs en funció del mètode.

Per la comparació de tècniques, es van realitzar Anàlisis de Components Principals (ACP), Anàlisis Discriminants (AD) i ANOVA's amb comparacions múltiples (test *post-hoc* HSD de Tukey), per a cada tècnica, a més de correlacions (r de Pearson) dels dos primers CPs. Els percentatges que expliquen la variància dels deu primers CPs en funció del mètode estan representats en la

Taula 19. La variància total explicada pels dos primers CPs en EFA presenta els majors percentatges en relació als altres mètodes amb un 87,41%. El CP1 recull la major part de la variància de la mostra amb un 73,46%, seguit del CP2 amb un percentatge notablement més baix (13,95%). En canvi, el mètode *land* és el que presenta els menors percentatges de la variància total explicada pels dos primers CP's amb 47,37% i no és fins al CP3 que assoleix més del 50% de la variabilitat total de la mostra. El mètode *land-semi* el segueix molt de prop amb un percentatge de la variància dels dos primers CPs lleugerament superior (55,76%). No obstant, el CP1 és inferior al de *land* (31,86% i 34,28% respectivament), encara que el CP2 és superior (23,90% i 13,09% respectivament).

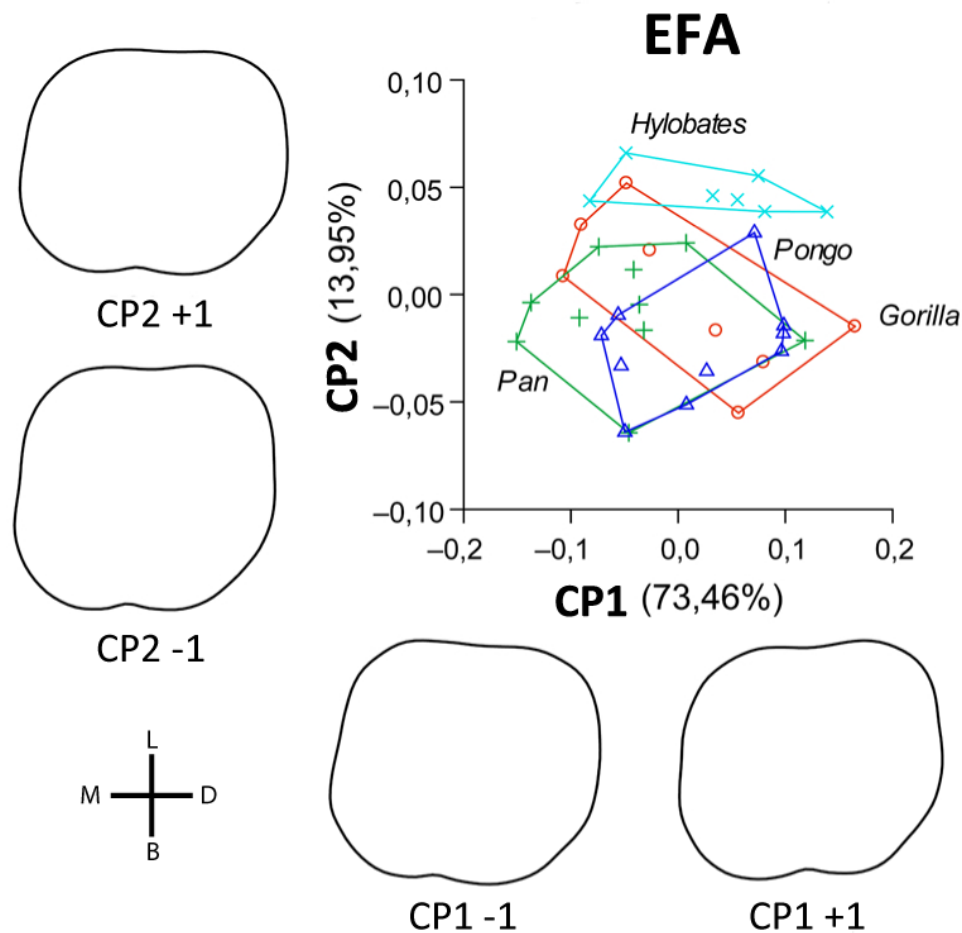


Figura 42. Representació dels dos primers components principals (CP) obtinguts a partir de la descripció del contorn de M₁ de les espècies d'Hominoidea mitjançant sèries el·líptiques de Fourier (EFA).

Tot i que els valors dels CPs en el mètode EFA expliquen millor la variància total de la mostra, les morfologies de les espècies en la representació gràfica dels

dos primers CP's de l'ACP queden bastant solapades al llarg del CP1 (73,46%) amb contorns dentals similars (Fig. 42). En canvi, *Hylobates moloch* queda separat de la resta d'homínids pel CP2 (13,95%). Aquest CP distingeix el desplaçament linguo-distal de l'hipoconúlid en els hilobàtids, mentre que en els homínids aquesta es troba en una posició més bucal. A més, recull el grau de curvatura de les cúspides linguals. Les anàlisis de la variància (ANOVA) en el CP1 i CP2 en el mètode d'EFA corrobora la presència de diferències significatives únicament pel CP2 (Taules 20 i 21). Aquestes diferències es registren entre els espècimens d'*Hylobates* i la resta d'espècies (Taula 21).

EFA		SQ	gl	MQ	F	Sig.
PC1	Inter-grups	0,036	3	0,012	1,911	0,148
	Intra-grups	0,193	31	0,006		
	Total	0,229	34			
PC2	Inter-grups	0,022	3	0,007	11,02	<0,001
	Intra-grups	0,021	31	7E-04		
	Total	0,044	34			

Land-semi		SQ	gl	MQ	F	Sig.
PC1	Inter-grups	0,035	3	0,012	33,69	<0,001
	Intra-grups	0,011	31	3E-04		
	Total	0,046	34			
PC2	Inter-grups	0,017	3	0,006	9,539	<0,001
	Intra-grups	0,018	31	6E-04		
	Total	0,035	34			

Land		SQ	gl	MQ	F	Sig.
PC1	Inter-grups	0,075	3	0,025	47,39	<0,001
	Intra-grups	0,016	31	5E-04		
	Total	0,091	34			
PC2	Inter-grups	0,015	3	0,005	7,729	0,001
	Intra-grups	0,02	31	6E-04		
	Total	0,035	34			

Taula 20. Anàlisis de la variància (ANOVA) entre els CP1 i CP2 entre les M₁ de les espècies d'Hominoidea en funció del mètode.

En el cas del mètode de *land-semi* les espècies ja no es troben tant solapades com en l'anàlisi anterior (Fig. 43). Les espècies d'homínids presenten valors positius (a excepció d'un espècimen de *Gorilla*) pel CP1 (31,86%) i els hilobàtids valors negatius. Les morfologies de *Pan* i *Pongo* queden solapades per

ambdós CPs. El CP2 diferencia els espècimens d'*Hylobates* (majoritàriament negatius) amb els de *Gorilla* (generalment positius). *Pan* i *Pongo* presenten tan valors positius com negatius per aquest CP.

Fourier PC1	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Hylobates</i>
<i>Gorilla</i>			
<i>Pongo</i>	-0,0087		
<i>Hylobates</i>	-0,0277	-0,019	
<i>Pan</i>	0,0564	0,0651	0,0842

Fourier PC2	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Hylobates</i>
<i>Gorilla</i>			
<i>Pongo</i>	0,0236		
<i>Hylobates</i>	-0,0481	-0,0718	
<i>Pan</i>	0,0079	-0,0157	0,0561

Land-semi PC1	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Hylobates</i>
<i>Gorilla</i>			
<i>Pongo</i>	-0,0478		
<i>Hylobates</i>	0,036	0,0838	
<i>Pan</i>	-0,0364	0,0114	-0,0724

Land-semi PC2	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Hylobates</i>
<i>Gorilla</i>			
<i>Pongo</i>	0,0488		
<i>Hylobates</i>	0,0614	0,0126	
<i>Pan</i>	0,0344	-0,0144	-0,027

Land PC1	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Hylobates</i>
<i>Gorilla</i>			
<i>Pongo</i>	0,0425		
<i>Hylobates</i>	-0,0826	-0,1251	
<i>Pan</i>	0,0307	-0,0117	0,1133

Land PC2	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Hylobates</i>
<i>Gorilla</i>			
<i>Pongo</i>	0,0504		
<i>Hylobates</i>	0,0517	0,0013	
<i>Pan</i>	0,0446	-0,0057	-0,007

Taula 21. Comparacions múltiples *post-hoc* HSD de Tukey per CP1 i CP2 pel contorn de M₁ de les espècies *Gorilla beringei*, *Pongo pygmaeus*, *Hylobates moloch* i *Pan troglodytes* en funció del mètode: sèries el·líptiques de Fourier (EFA), landmarks i semilandmarks (*land-semi*), i landmarks (*land*). Els valors corresponen a la diferència de mitjanes. ***p<0,05**.

Aquest mètode, juntament amb el de *land*, recull tan la informació del contorn dental com la distribució relativa de les cúspides en la norma oclusal. En aquest cas, el CP1 recull la mateixa informació del CP2 del mètode de Fourier, fet que explica la correlació entre aquests dos mètodes i CPs (Taula 22). L'hipoconúlid es desplaça linguo-bucalment en els hilobàtids afectant a l'amplada de la molar en l'eix mesio-distal. A més, amb aquest mètode es pot visualitzar com els àpexs de les cúspides es troben més properes al contorn dental en *Hylobates* en comparació a les espècies d'homínids, influenciant en l'eixamplament mesio-

distal de la M_1 . El CP2 recull un apropament- allunyament de les cúspides linguals entre sí, provocant un estretament o eixamplament de la cara lingual en els espècimens amb valors positius i negatius, respectivament, així com una major curvatura de les cúspides linguals, també recollit en el CP2 de Fourier i en la correlació d'aquests dos CPs (Taula 22). A més, també descriu la distància de les cúspides bucals respecte el contorn dental: aquestes es troben més properes al perímetre dental en els valors negatius i a la inversa en els positius (Fig. 43).

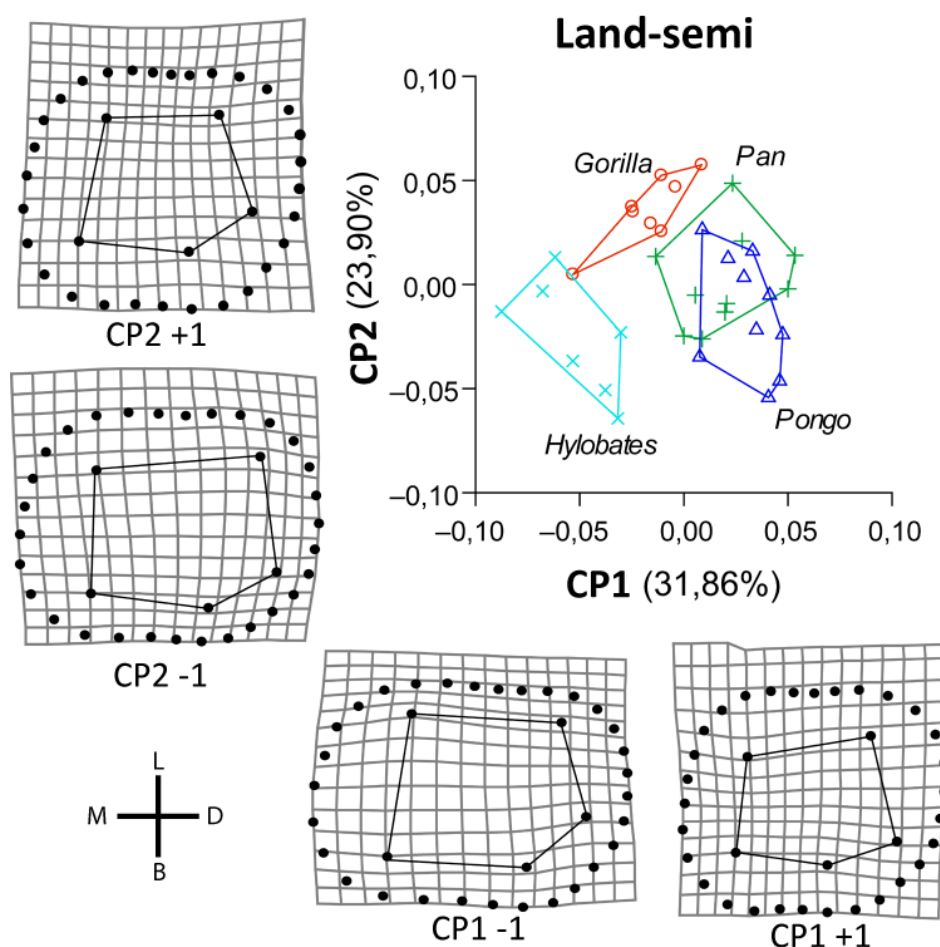


Figura 43. Representació dels dos primers components principals (CPs) obtinguts a partir de la descripció del contorn de M_1 de les espècies d'Hominoidea mitjançant el mètode de landmarks i semilandmarks (*land-semi*).

Els valors de l'anàlisi de la variància (ANOVA) indiquen que les diferències obtingudes entre les espècies són significatives per ambdós CPs (Taula 20). A més, les comparacions múltiples *post-hoc* del CP1 mostren que totes les espècies es diferencien significativament entre sí menys els contorns dentals de *Pan* i

Pongo. En el cas del CP2, les diferències significatives es troben entre la morfologia dels espècimens de *Gorilla* i la resta d'espècies.

CP1	EFA	<i>Land-semi</i>	<i>Land</i>
EFA			
<i>Land-semi</i>	-0,222		
<i>Land</i>	0,250	-0,918**	
CP2	EFA	<i>Land-semi</i>	<i>Land</i>
EFA			
<i>Land-semi</i>	-0,365*		
<i>Land</i>	-0,066	0,792**	
CP1-CP2	CP2 EFA	CP2 <i>Land-semi</i>	CP2 K
CP1 EFA	0	0,034	0,021
CP1 <i>Land-semi</i>	-0,729**	0	-0,221
CP1 <i>Land</i>	0,800**	-0,240	0

Taula 22. Correlacions (*r* de Pearson) dels dos primers CPs entre els diferents mètodes.
p*-valor <0,05; *p*-valor<0,01.

Finalment, en el cas del mètode de *land*, les espècies d'homínids queden més solapades en l'ACP que en l'anàlisi anterior (Fig. 44). El CP1 (34,28%) separa significativament els hilobàtids (valors positius) dels homínids (valors negatius). No obstant, aquests últims queden superposats per valors similars de CP1. El CP2 (13,09%) separa principalment els *Hylobates* dels goril·les però no dels ximpanzés i dels orangutans, de la mateixa manera que ho feia en el mètode anterior. La informació recollida per ambdós CPs és la mateixa que la del mètode de *land-semi*. A més, els valors de l'ANOVA i comparacions *post-hoc* per aquest mètode també mostra les mateixes diferències significatives que l'anàlisi anterior (Taulas 20 i 21). Això és degut a que ambdós mètodes caracteritzen el contorn dental i distribució oclusal de les cúspides en la mateixa anàlisi. Aquesta similitud es corrobora en les correlacions (*r* de Pearson) entre els dos CPs per ambdós mètodes (Taula 22). Per tant, amb el mètode de *land* s'obtenen els mateixos resultats amb menor número de punts.

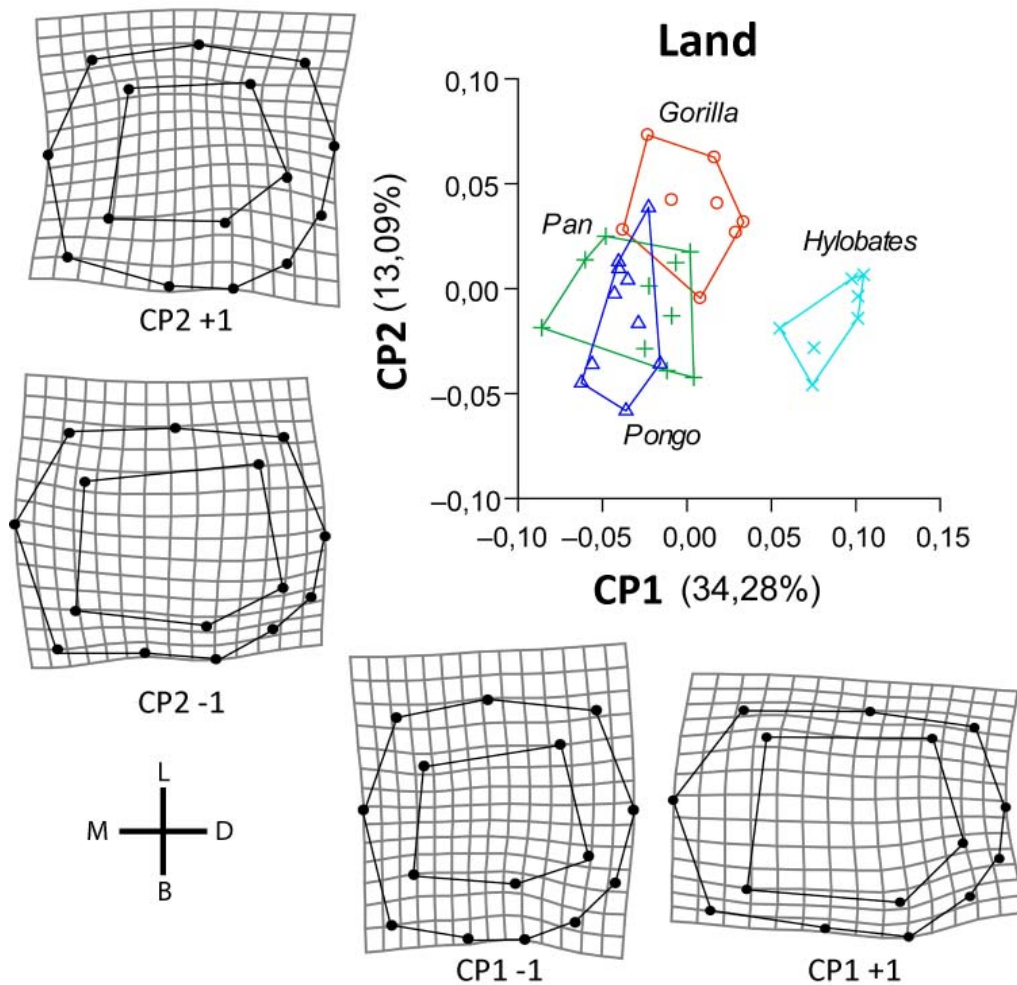


Figura 44. Representació dels dos primers components principals (CPs) obtinguts a partir de la descripció del contorn de M_1 de les espècies d'Hominoidea mitjançant el mètode de landmarks (*land*).

Els resultats obtinguts dels AD pels diferents mètodes comparats es mostren en la Taula 23 i Figura 45. La variància total explicada per les dues primeres Funcions Discriminants (FD) no es diferencien significativament entre els diferents mètodes, amb valors alts compresos entre 81,11% i 86,3%. No obstant, els valors de la FD1 pel mètode de *land* explica el major percentatge de variabilitat (68,33%) respecte les FD1s dels altres dos mètodes (EFA CF1: 44,48%; *land-semi* CF1: 54%) (Taula 23). Les espècies d'Hominoidea es discriminen en totes les ADs excepte en EFA on diversos espècimens de *Pongo* i *Pan* es solapen en les dues FD (Fig. 45a). *Hylobates* es separa de la resta d'homínids en tots els mètodes per la FD1, encara que en el mètode de *land*

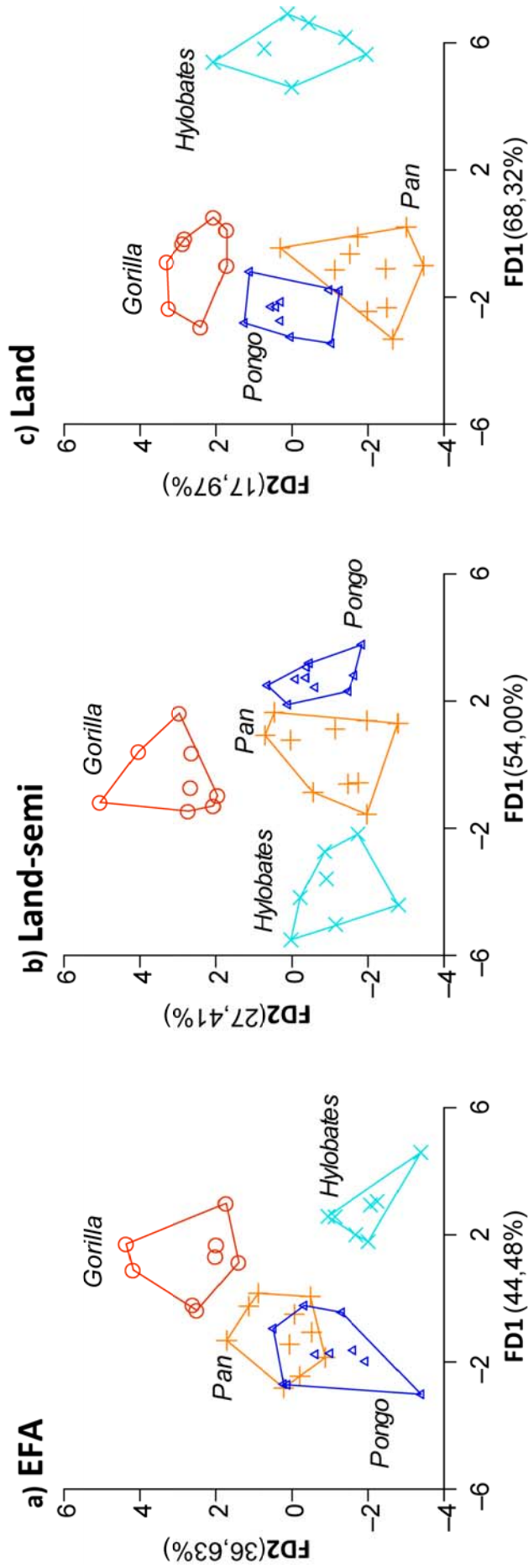


Figura 45. Representació de les ADs de les dues primeres Funcions Discriminants (FD) del l'anàlisi morfomètric de M₁ de les quatre espècies d'Hominoidea en funció dels mètodes de a) EFA, b) Landmarks i semilandmarks (*land-semi*) i c) Landmarks (*land*).

	Valor singular	% Variància explicada	% Variància acumulada
EFA			
F1	3,468	44,48	44,48
F2	2,856	36,63	81,11
F3	1,473	18,89	100
Land-semi			
F1	6,029	54	54
F2	3,06	27,41	81,41
F3	2,075	18,59	100
Land			
F1	11,154	68,33	68,33
F2	2,934	17,97	86,3
F3	2,237	13,7	100

Taula 23. Resultats de les Anàlisis Discriminants (ADs) en funció del mètode. Les ADs es van realitzar emprant els 10 primers CPs.

Mètode	% classificació correcta	Nº d'espècimens assignats correctament
EFA		
<i>Gorilla beringei</i>	75	6/8
<i>Hylobates moloch</i>	100	7/7
<i>Pan troglodytes</i>	70	7/10
<i>Pongo pygmaeus</i>	70	7/10
Land-semi		
<i>Gorilla beringei</i>	87,5	7/8
<i>Hylobates moloch</i>	85,71	6/7
<i>Pan troglodytes</i>	80	8/10
<i>Pongo pygmaeus</i>	90	9/10
Land		
<i>Gorilla beringei</i>	87,5	7/8
<i>Hylobates moloch</i>	85,71	6/7
<i>Pan troglodytes</i>	90	9/10
<i>Pongo pygmaeus</i>	100	10/10

Taula 24. Percentatges de classificació correcta (%) interespecífica en M_1 a partir d'una matriu de validació creuada per a cada mètode: EFA, *land-semi* i *land*. La validació creuada s'ha calculat a partir de la matriu considerant la classificació *a priori* i *a posteriori*, probabilitats de pertinença, coordenades de les observacions i quadrats de les distàncies.

aquesta separació és més accentuada que en la resta (Fig.45c). La FD2 en tots els mètodes separa els goril·les tan dels ximpanzés i orangutans com dels hilobàtids. En el cas del mètode de *land-semi*, *Pan* i *Pongo* presenten els mateixos valors per la FD2 (Fig. 45b); en canvi, la major part dels espècimens de *Pan* en l'AD del mètode de *land* presenten valors negatius per aquesta FD.

Els percentatges de classificació correcta de les espècies a partir dels ADs, resulten lleugerament diferents entre els mètodes emprats (Taula 24). El mètode d'EFA presenta els percentatges de classificació més baixos (78,75% de mitja), a excepció d'*Hylobates* on tots els espècimens es classifiquen correctament a diferència dels altres mètodes. Els mètodes *land-semi* i *land* presenten percentatges similars, encara que el darrer és lleugerament superior (85,8% i 90,8% de mitja, respectivament).

Per tant, les anàlisis de comparació dels diferents mètodes indiquen que tant la tècnica com la informació recollida influeixen en els resultats finals. Les tècniques morfomètriques de *land-semi* i *land* permeten caracteritzar en una mateixa anàlisi tant el contorn dental com els caràcters oclusals, a diferència de l'EFA, i diferencien els hilobàtids de les espècies d'homínids en les funcions que expliquen el major percentatge de variabilitat de la mostra. Tot i que ambdues tècniques recullen la mateixa informació, amb la metodologia de *land* s'empra un menor número de punts i, per tant, suposa una optimització de la caracterització de la morfologia dental.

5.2. Morfologia dental en 2D

Les anàlisis realitzades fins aquest punt han consistit en explorar quina és la tècnica que millor s'adequa a l'estudi de la morfologia de les molars de primats catarrins. La tècnica de Morfometria Geomètrica emprant únicament landmarks ha resultat ser el mètode que recull més informació de la M_1 i la que optimitza el temps de captura de les dades. Per tant, un cop explorada la tècnica es va dur a terme l'anàlisi de la variabilitat morfològica de les molars inferiors (M_1 i M_2) emprant landmarks (Taula 6) en una mostra molt més àmplia gràcies a la visita al *Natural History Museum* de Londres (Taula 7).

Aquestes anàlisis consisteixen en una Anàlisi de Components Principals (ACP) per estudiar la variabilitat de les molars en les espècies de catarrins actuals. A més, es van realitzar correlacions entre les matrius morfomètriques, genètiques i ecològiques a partir de Tests de Mantel amb l'objectiu d'estudiar el grau d'influència de la genètica i la dieta en la morfologia de les dues molars dels espècimens actuals. D'aquesta manera, entenent quins factors afecten a la morfologia de les molars, es poden estudiar les relacions de les espècies fòssils amb les actuals amb anàlisis d'agrupacions de Neighbor-Joining (NJ).

5.2.1. Variabilitat morfològica dels catarrins actuals

Les ACPs de M_1 i M_2 derivades de les anàlisis morfomètriques mostren com les dues Superfamílies, Hominoidea i Cercopithecoidea, es diferencien per la seva morfologia dental. Els dos primers components principals (CP1 i CP2) expliquen el 50,11% de la variabilitat total en M_1 (Fig. 46) i 48,17% en M_2 (Fig. 47).

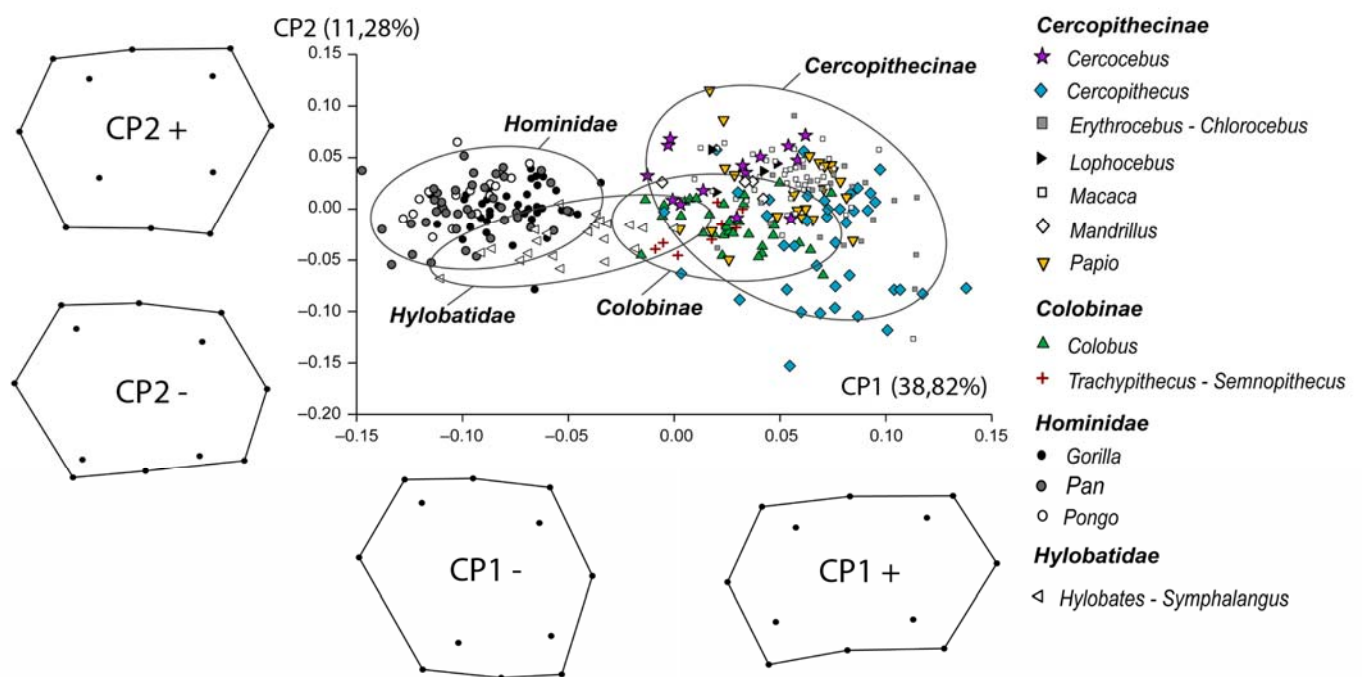


Figura 46. Anàlisi de Components Principals (ACP) de la variabilitat morfològica de M_1 dels primats catarrins actuals. Les el·lipses inclouen un 95% de la regió de confiança de la variabilitat a nivell de Família. Les configuracions dels landmarks que representen la morfologia dental indiquen les deformacions associades als extrems de cadascun dels Components Principals (CP1 i CP2).

En la majoria dels casos, els cercopitecoïdeus presenten valors superiors als hominoïdeus pel CP1 per ambdues molars. Entre els Hominoidea, la Família Hylobatidae presenta valors lleugerament superiors en el CP1 (38,82%) de M₁, tot i que es solapen amb alguns espècimens de *Gorilla* i *Pan*. D'altra banda, *Pongo*, *Pan* i *Gorilla* es solapen significativament en l'espai morfomètric. Entre els Cercopithecoidea, les Subfamílies Colobinae i Cercopithecinae es superposen significativament, tot i que els gèneres dels colobins es troben restringits a valors baixos del CP2 (11,82%).

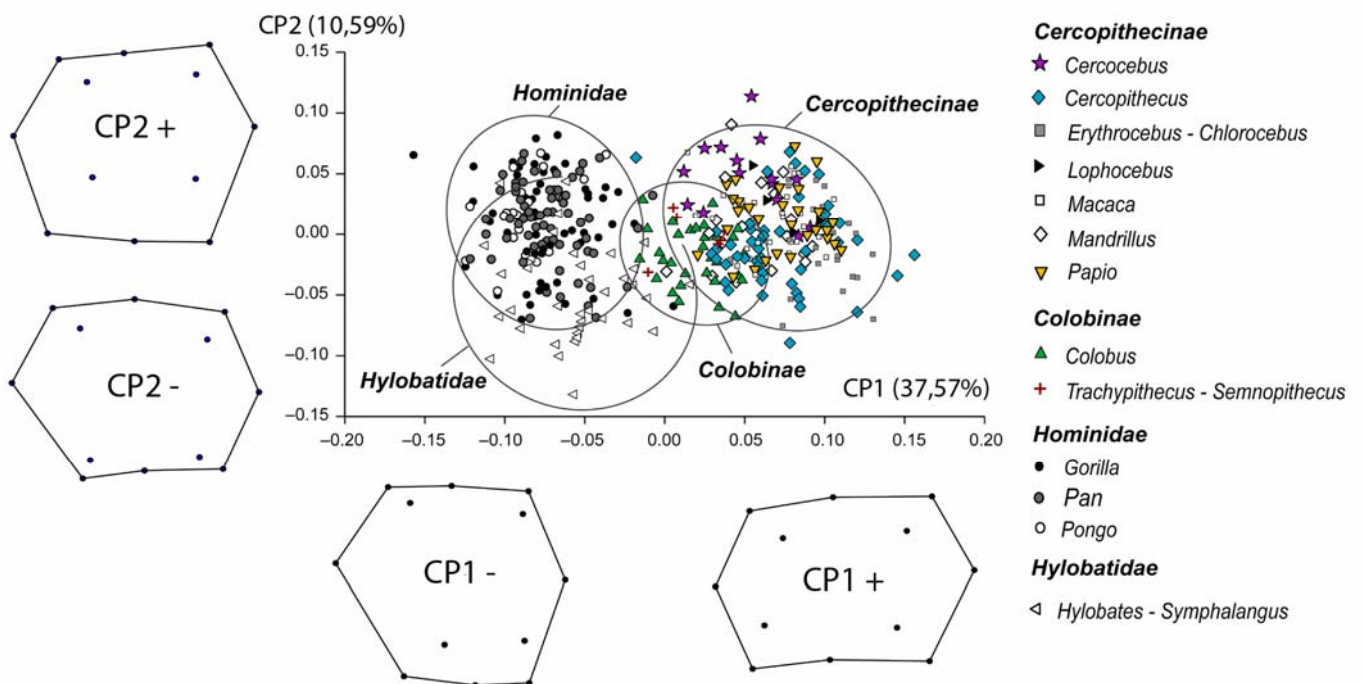


Figura 47. Anàlisi de Components Principals (ACP) de la variabilitat morfològica de M₂ dels primats catarrins actuals. Les el·lipses inclouen un 95% de la regió de confiança de la variabilitat a nivell de Família. Les configuracions dels landmarks que representen la morfologia dental indiquen les deformacions associades als extrems de cadascun dels Components Principals (CP1 i CP2).

Per la M₂, el CP1 (37,57%) també discrimina les dues Superfamílies i, en els cercopitecoïdeus, les dues Subfamílies es solapen parcialment. Entre els hominoïdeus, la majoria dels gèneres es troben superposats, tot i que la major part dels hilobàtids tendeixen a presentar valors inferiors pel CP2 (10,59%).

Com era d'esperar, les diferències principals en la morfologia d'ambdues molars en el grup dels catarrins, mostrades pel CP1 (M₁: 38,82%; M₂:37,57%)

són causades per les diferències en el número de cúspides: els hominoïdeus presenten un talònid més ampli i 5 cúspides, mentre els cercopitecoïdeus presenten la condició derivada de 4 cúspides (absència de l'hipoconúlid). Aquest fet resulta en una distribució diferent de les cúspides afectant la morfologia oclusal de la corona dental d'ambdós grups, tal i com ho representen les configuracions dels landmarks pel CP1 (Figs. 46 i 47). La presència de l'hipoconúlid en els hominoïdeus causa un desplaçament de l'hipocònid mesialment, incrementant la distància relativa entre els landmarks 4 (hipocònid) i 5 (punt més distal del contorn de la corona), mentre que en els cercopitecoïdeus el landmark 4 es troba desplaçat més distalment. Les diferències al llarg de l'eix CP1 (37,57%) de l'M₂ també són indicatives de la proximitat de les cúspides linguals, l'entocònid i metacònid, al perímetre de la corona dental (representacions dentals de la Fig. 47): en hominoïdeus aquestes es troben orientades més mesio-distalment que en els cercopitecoïdeus. El CP2 (M₁: 11,28%; M₂: 10,59%) es troba associat amb la distància de les cúspides bucals al perímetre de la corona dental en ambdues molars, amb valors negatius corresponents a les configuracions amb les cúspides més properes al perímetre dental.

5.2.2. Senyal filogenètica i influència ecològica en la forma i mida de les molars

Les matrius de distàncies morfomètriques i genètiques de les espècies mostren correlacions de Mantel altament significatives (Taula 25), tant per M₁ ($r=0,699$; $p<0,0001$) com per M₂ ($r=0,855$; $p<0,0001$), el que suggereix que la morfologia d'aquestes molars presenta una senyal filogenètica alta per discriminar entre els grups de primats catarrins. Quan la mostra es segmenta per Superfamília i s'analitza per separat, la senyal filogenètica encara és present tot i que amb una correlació (r) menor: en Hominoidea, la senyal filogenètica en M₁ és major que en M₂, mentre que en Cercopithecoidea és el cas contrari. Els tests de Mantel també revelen correlacions significatives amb les diferències de la mida dental i les distàncies genètiques entre els catarrins en ambdues molars

($r=0,336$, $p<0,0001$). Aquests resultats són consistents amb l'anàlisi de regressió múltiple entre la forma i mida dental (Taula 26). No obstant, quan la mostra es segmenta a nivell de Superfamília, es troben correlacions significatives entre les distàncies genètiques i les diferències de mida en els gèneres Hominoidea, però no en els Cercopithecoidea, malgrat el component al·lomètric significatiu en ambdues Superfamílies i molars per separat.

Nivell taxonòmic		M ₁		M ₂	
		r	p-valor	r	p-valor
Catarrhini	DP vs DG	0,699	<0,0001	0,855	<0,0001
	DP vs DD	0,011	0,893	0,161	0,028
	DM vs DG	0,336	<0,0001	0,336	<0,0001
Hominoidea	DP vs DG	0,657	0,008	0,481	0,036
	DP vs DD	-0,061	0,794	0,199	0,399
	DM vs DG	0,634	0,006	0,587	0,017
Cercopithecoidea	DP vs DG	0,24	0,008	0,662	<0,0001
	DP vs DD	-0,045	0,698	0,342	0,001
	DM vs DG	-0,022	0,807	0,005	0,96

Taula 25. Correlacions r de Pearson derivades dels test de Mantel, amb 10.000 permutacions, entre les matrius de distàncies Procrustes (DP) i de mida (DM) derivades de l'anàlisi morfomètric de M₁ i M₂ i les matrius de distàncies genètiques (DG) i dieta (DD) per tota la mostra de catarrins i per cada Superfamília (Hominoidea i Cercopithecoidea) per separat.

Nivell taxonòmic	M ₁		M ₂	
	%	p-valor	%	p-valor
Catarrhine	20,13	<0,0001	14,93	<0,0001
Hominoidea	5,26	<0,0001	7,21	<0,0001
Cercopithecoidea	3,05	<0,0001	3,07	<0,0001

Taula 26. Component al·lomètric en la morfologia d'M₁ i M₂. Els percentatges indiquen la proporció de variabilitat morfològica explicada per la mida dental en la mostra.

Per últim, els tests de Mantel entre les matrius de distàncies morfomètriques i les dietes de les espècies revelen resultats diferents en les dues molars. Les anàlisis amb la M₂ mostren correlacions significatives entre forma i dieta per tota la mostra de primats catarrins; en canvi quan s'analitzen les dues Superfamílies per separat aquesta correlació significativa només es manté en els

cercopitecoïdeus, indicant que la significació de la mostra total és deguda a la influència de les dietes en la forma dental en les espècies Cercopithecoidea. Per la M_1 no es van trobar correlacions significatives entre forma i dieta. Per comprovar aquesta senyal filogenètica a nivell de Superfamília, es va realitzar una anàlisi d'agrupacions (clusters) de Neighbor-Joining (NJ) (Saitou & Nei, 1987) a partir de les distàncies Procrustes entre els gèneres d'Hominoidea i Cercopithecoidea per separat en ambdues molars (Figs. 48 i 49). En el cas d'Hominoidea, l'arbre o cluster per la M_1 (Fig. 48a) diferencia clarament les dues famílies Hominidae i Hylobatidae. En canvi, les afinitats morfològiques a nivell de gènere en els homínids no coincideix amb les filogenètiques (Fig. 31): les espècies de *Pan* s'agrupen amb *Pongo pygmaeus* en comptes amb les de *Gorilla*. En el cas de la M_2 (Fig. 48b), les diferències entre famílies són clares a excepció de l'espècie de *Gorilla gorilla* més propera a les espècies d'hilobàtids. Les relacions de les espècies Hominidae també suggereixen unes afinitats més properes entre *Pan troglodytes* i *Pongo pygmaeus* que amb les dues subespècies de *Gorilla beringei*, però a diferència de l'anterior anàlisi, *Pan paniscus* queda fora del clade *Pongo-Pan*. A més, en la família Hylobatidae, les dues espècies del gènere *Hylobates* queden separades i és *Symphalangus syndactylus* qui s'agrupa amb *Hylobates lar*.

Els arbres obtinguts de les dues molars de cercopitecoïdeus presenten resultats diferents (Fig. 49). En el cas de M_1 , els gèneres de la Subfamília Colobinae presenten afinitats morfològiques amb alguns gèneres de la tribu Papionini (*Mandrillus*, *Lophocebus* i *Cercocebus*) (Fig. 49a). Dintre del grup Cercopithecinae, les afinitats a nivell de tribu ja no es distingeixen, tot i que els membres de la tribu Cercopithecini (*Cercopithecus* i *Erythrocebus-Chlorocebus*) s'agrupen en el mateix cluster. En canvi, per l'arbre filogenètic de M_2 la separació entre les dues Subfamílies és més evident (Fig. 49b). Tot i així, les diferències a nivell de tribu ja no es distingeixen, encara que els gèneres cercopitecinis també s'agrupen com en el cas anterior.

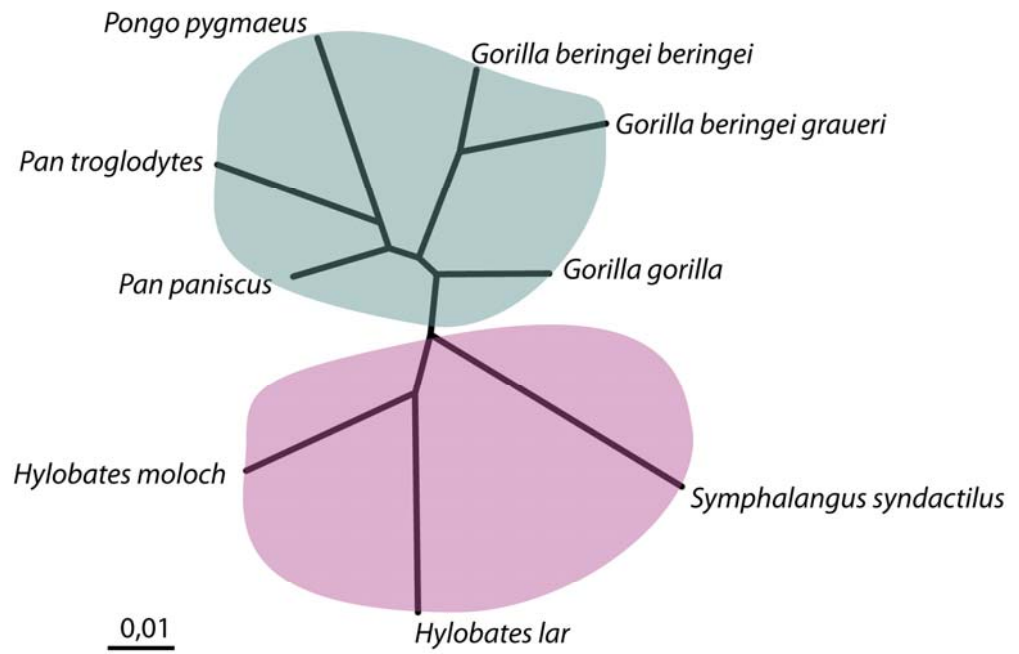
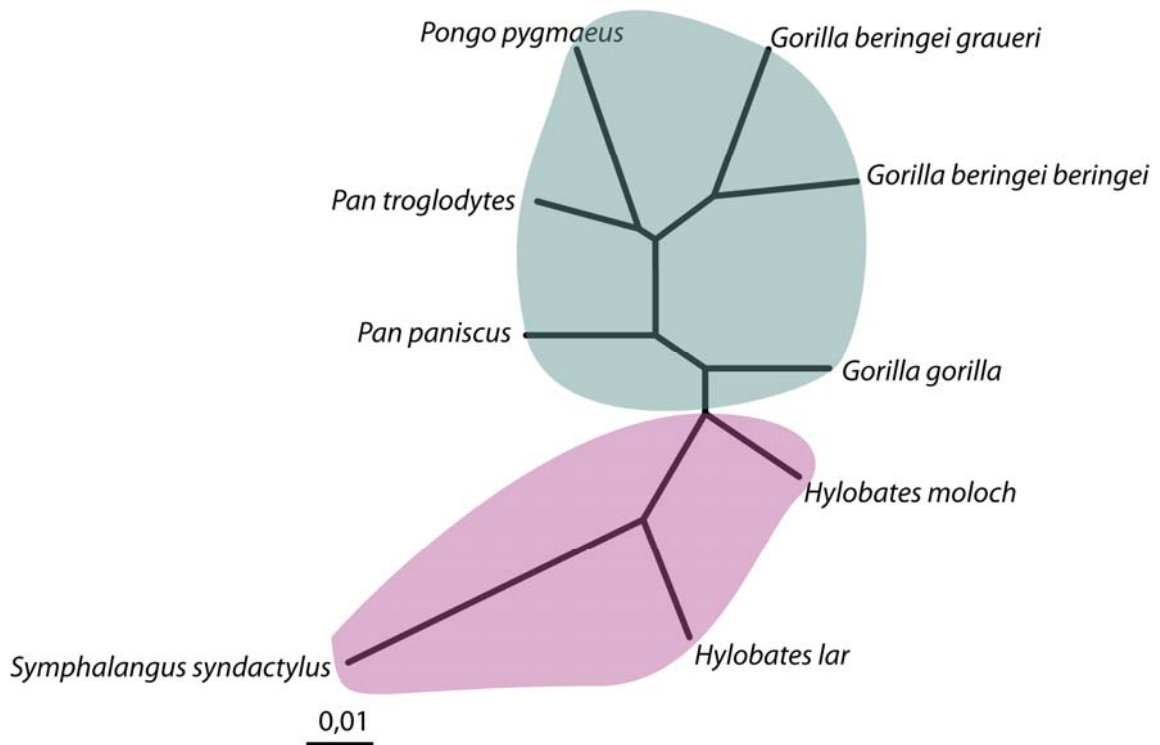
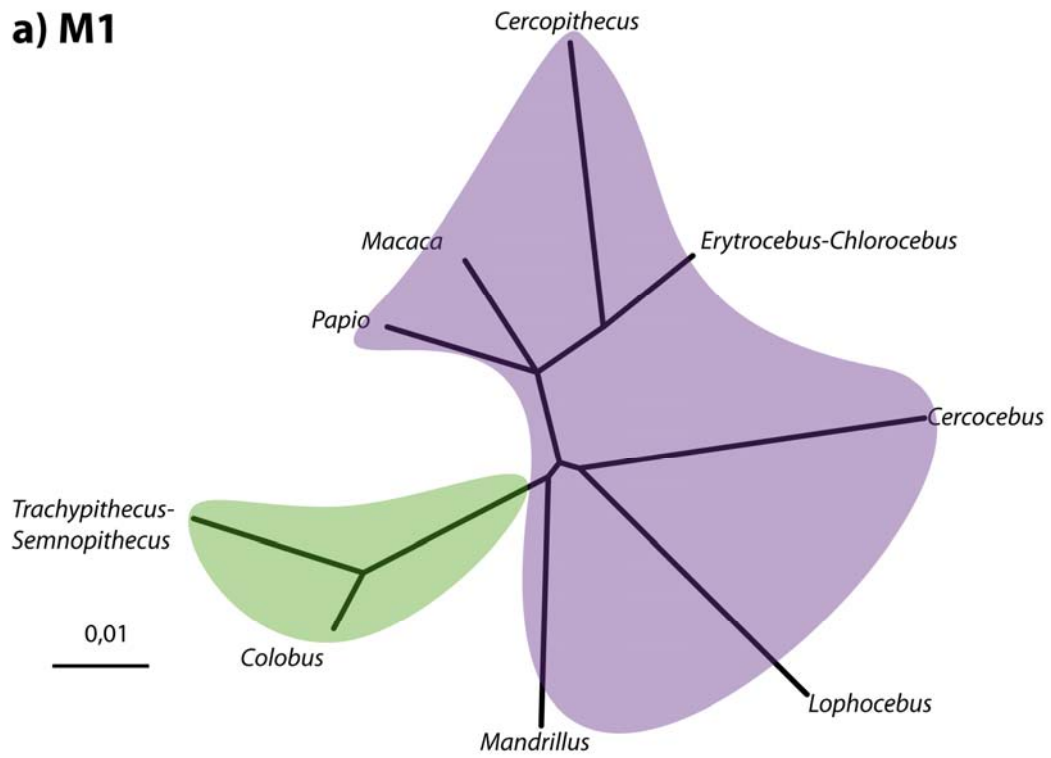
a) M1**b) M2**

Figura 48. Arbre filogenètic Neighbor-Joining derivat de l'anàlisi morfològica de a) M₁ i b) M₂. La mostra inclou espècies actuals de la Superfamília Hominoidea.

a) M1



b) M2

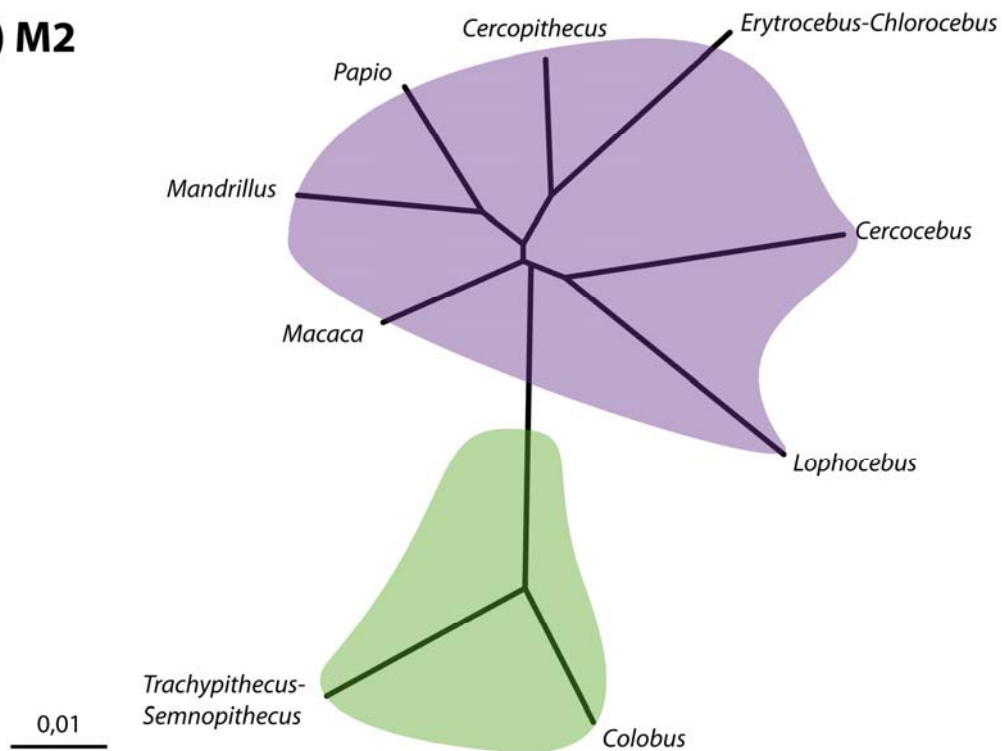


Figura 49. Arbre filogenètic Neighbor-Joining derivat de l'anàlisi morfològic de a) M₁ i b) M₂. La mostra inclou gèneres actuals de la Superfamília Cercopithecoidea.

5.2.3. Arbres d'afinitats morfològiques incloent espècies actuals i fòssils

L'arbre NJ obtingut a partir de les distàncies Procrustes per la M_1 mostra afinitats morfològiques consistents entre els espècimens fòssils i actuals (Fig. 50). Els taxons s'agrupen seguint afinitats taxonòmiques amb una clara separació entre les tres principals Superfamílies de catarrins: Pliopithecoidea, Hominoidea i Cercopithecoidea. Els tres gèneres de pliopitecoïdeus s'agrupen junts com a grup germà dels Hominoidea, on *Barberapithecus* apareix separat del clade *Pliopithecus-Anapithecus*. El fòssil *Oreopithecus* s'inclou dintre dels pliopitecoïdeus, sense mostrar unes afinitats clares amb hominoïdeus ni amb cercopitecoïdeus. El fòssil *Mesopithecus* es situa a la base del grup dels Cercopithecoidea. En quan a la distribució dels gèneres d'Hominoidea, *Hylobates* es troba a la base del grup, seguit pels grans simis actuals i el grup dels dryopitecins, classificats a nivell de tribu per Begun (2010) i a nivell de Subfamília per Casanovas-Vilar et al. (2011) i Alba (2012). Entre aquests, *Rudapithecus* i *Dryopithecus* romanen com a membres basals del grup, mentre que *Hispanopithecus* s'agrupa amb *Pongo*. D'altra banda, *Sivapithecus* i *Ouranopithecus* s'agrupen junts formant un clade germà dels grans simis actuals.

En l'arbre filogenètic NJ de M_2 també es distingeixen les tres Superfamílies i, com en el cas de M_1 , el grup dels pliopitecoïdeus inclou les tres espècies (*Pliopithecus*, *Anapithecus* i *Barberapithecus*) i *Oreopithecus*. No obstant, en aquest cas *Mesopithecus* s'agrupa amb els colobins, els quals es diferencien dels cercopitecins. Dintre del ventall dels Hominoidea, *Rudapithecus* es situa a la base del grup, *Sivapithecus* i *Hispanopithecus* s'agrupen amb *Hylobates*, i *Ouranopithecus* i *Dryopithecus* s'agrupen amb els grans simis actuals.

Per tant, els resultats de l'anàlisi morfomètric de les molars de catarrins permeten diferenciar els trets principals de les Superfamílies Hominoidea i Cercopithecoidea. A més, la morfologia de les molars de catarrins presenten una senyal filogenètica que agrupa les espècies de catarrins fins a nivell de Família en hominoïdeus i Subfamília en cercopitecoïdeus en les anàlisis filogenètiques, indicant així que es poden estudiar les relacions filogenètiques entre espècies

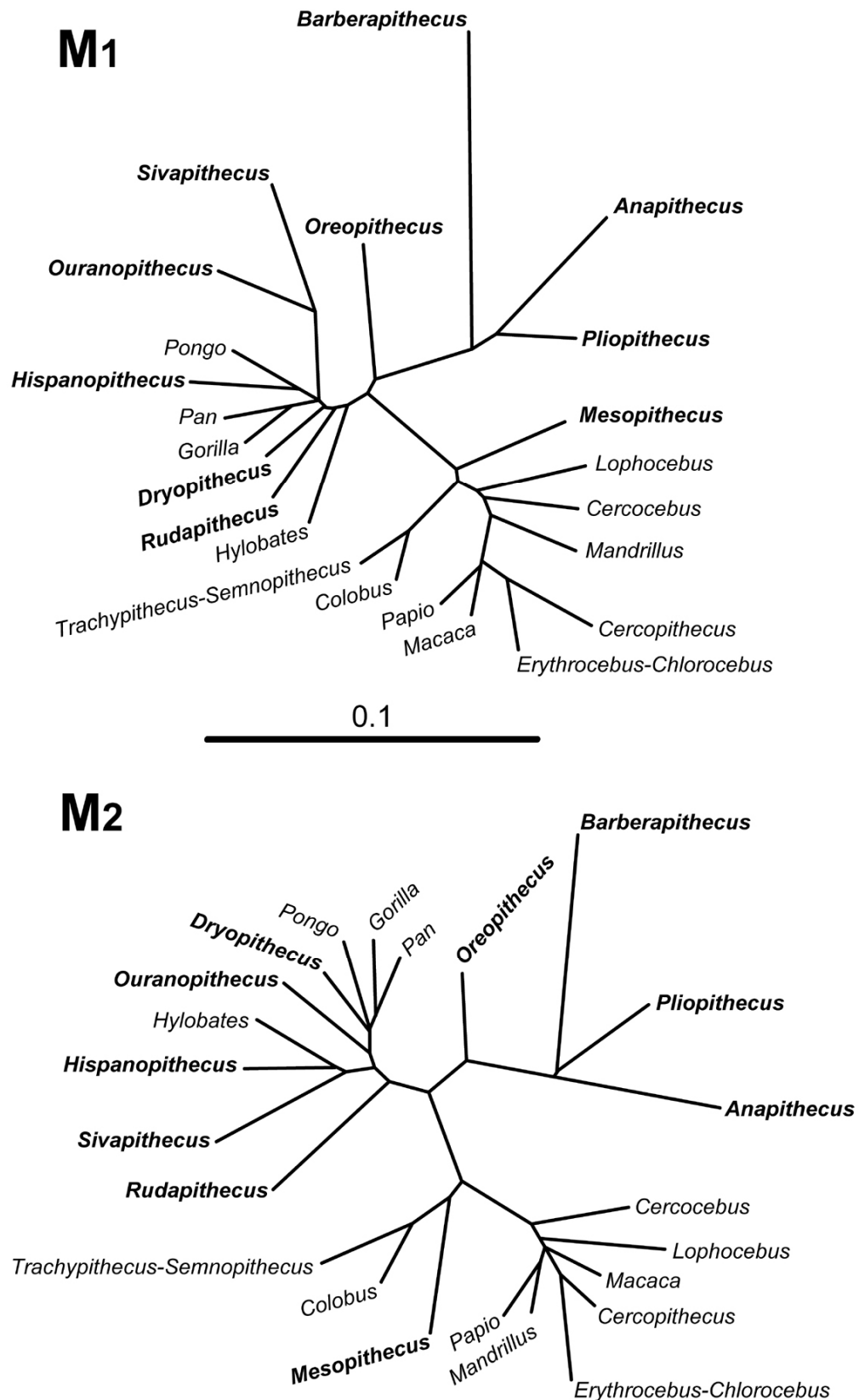


Figura 50. Arbre filogenètic Neighbor-Joining derivat de l'anàlisi morfològic de M₁ i M₂. La mostra inclou gèneres actuals i representants fòssils (negreta).

actuals i fòssils a partir de la morfologia de les molars inferiors. No obstant, la dieta és un factor a tenir en compte en les relacions taxonòmiques inferiors ja que presenta una correlació important amb la morfologia dental de la M₂.

5.3. Topografia dental

Donat que les dents són objectes tridimensionals, qualsevol simplificació en la descripció de la seva morfologia pot resultar en una pèrdua d'informació (Ulhaas et al., 2004). Els resultats de les anàlisis anteriors en 2D suggereixen que a nivells taxonòmics inferiors existeixen una sèrie de factors que poden estar influïent en la morfologia oclusal de les molars inferiors. Entre aquests trets, la dieta ha demostrat ser un factor important en la morfologia dental de moltes espècies de primats (e.g., Anthony & Kay, 1993; Uchida, 1998a; Teaford & Ungar, 2000; White, 2009; Singleton et al., 2011; Whinchester et al., 2014). No obstant, existeixen una sèrie de variables que s'han de tenir en compte abans d'analitzar els trets dentals d'aquestes espècies, com és el cas del desgast, i determinar la seva influència en l'estudi topogràfic de les mateixes.

En aquest apartat, s'ha estudiat com afecta el desgast (Percentatge d'Exposició de Dentina, PED) als trets de la topografia de les molars inferiors (*Crown Relief Index*, CRI, i *Orientation Patch Count Rotated*, OPCR) en una mostra de diverses espècies d'hominoïdeus i una espècie de cercopitecoïdeu a través de regressions lineals i anàlisi de la variància (ANOVA). A més, els valors de les variables topogràfiques de les espècies s'han analitzat a través d'una ANOVA amb comparacions múltiples *post hoc* (LSD de Fisher) per estudiar les diferències entre les espècies. Finalment, s'ha analitzat la relació d'aquestes diferències amb el grau de folivorisme/frugivorisme per determinar la influència de la dieta en els trets de la morfologia de les molars.

5.3.1. Anàlisi del desgast de la mostra i relació amb les variables topogràfiques CRI i OPCR

Les regressions lineals entre les variables topogràfiques (CRI-OPCR) i el desgast (PED) per ambdues molars dels espècimens emprats (Taula 9) indiquen que els valors de les variables topogràfiques disminueixen amb el desgast (valors

negatiu), encara que no significativament (Taula 27). A més, les anàlisis de la variància (ANOVA) de cada variable (Taula 28) ens indiquen que el PED de les molars (M_1 i M_2) no presenta diferències significatives entre els espècimens de les diferents espècies. Per tant, per a la mostra seleccionada, el desgast no altera significativament les variables topogràfiques i permet comparar els valors de les diferents espècies en una mateixa anàlisi.

	CRI - PED			OPCR-PED		
	r	R ²	p-valor	r	R ²	p-valor
M_1	-0,253	0,064	0,11	-0,143	0,021	0,383
M_2	-0,045	0,021	0,779	-0,084	0,007	0,6

Taula 27. Resultats de les relacions entre les variables topogràfiques (CRI i OPCR) amb el desgast (PED) en les dues molars (M_1 i M_2).

5.3.2. Anàlisis de les variables topogràfiques

Per una altra banda, les variables topogràfiques presenten diferències significatives en funció de la molar considerada (Taula 28). Per la M_1 , el CRI mostra diferències molt properes a la significació entre els espècimens de la mostra analitzada ($p=0,051$), mentre que aquestes no existeixen per la variable OPCR. En canvi, per la M_2 les dues variables topogràfiques presenten diferències significatives entre les espècies. Per aquest motiu, es van realitzar anàlisis *post-hoc* per a les dues variables en ambdues molars, excepte per l'OPCR en M_1 , per analitzar detalladament quines són les espècies que presenten aquestes diferències (Taula 29).

Les diferències significatives del CRI en la M_1 les trobem entre les molars de *Gorilla gorilla* amb *Pan troglodytes* i *Pongo pygmaeus*, i les espècies fòssils *Oreopithecus bambolii*, *Hispanopithecus laietanus* i *Rudapithecus hungaricus* amb *Pan troglodytes* (excepte *Oreopithecus*) i *Pongo pygmaeus*. En el cas de la M_2 , les diferències significatives del CRI les trobem entre *Pongo pygmaeus* i *Gorilla beringei graueri* amb *Gorilla gorilla* i *Mandrillus sphinx*. Entre les espècies fòssils, *Hispanopithecus laietanus* i *Rudapithecus hungaricus* es diferencien significativament de *Pongo pygmaeus*, a més de *Gorilla beringei graueri* en el cas d'*Hispanopithecus*. Les diferències dels valors d'OPCR de M_2

		M₁					
		PDE		CRI		OPCR	
	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>de</i>	<i>x</i>	<i>de</i>	<i>x</i>	<i>de</i>
<i>Pan troglodytes schweirfurthii</i>	9	4,29	3,53	1,9	0,14	38,26	5,01
<i>Gorilla gorilla</i>	4	3,02	2,94	2,06	0,13	38,08	7,41
<i>Gorilla beringei beringei</i>	6	4,01	2,82	1,97	0,14	38,57	2,86
<i>Gorilla beringei graueri</i>	4	6,14	4,68	1,93	0,13	45,39	6,12
<i>Pongo pygmaeus</i>	13	3,02	3,79	1,86	0,19	37,48	7,1
<i>Mandrillus sphinx</i>	5	5,65	3,89	2,03	0,23	35,6	14,32
<i>Oreopithecus bambolii</i>	5	5,53	3,46	2,03	0,12	32,32	6,94
<i>Dryopithecus fontani</i>	1	1,56	.	2,39	.	35,77	.
<i>Hispanopithecus laietanus</i>	5	3,38	3,71	2,21	0,46	39,16	6,01
<i>Rudapithecus hungaricus</i>	3	4,45	6,51	2,11	0,18	33,84	7,74
ANOVA	F	0,755		2,083		0,991	
	<i>p</i>	0,658		0,051*		0,462	
		M₂					
		PDE		CRI		OPCR	
	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>de</i>	<i>x</i>	<i>de</i>	<i>x</i>	<i>de</i>
<i>Pan troglodytes schweirfurthii</i>	10	1,89	2,37	1,89	0,11	47,18	9,04
<i>Gorilla gorilla</i>	5	1,04	1,76	1,95	0,08	44,81	6,81
<i>Gorilla beringei beringei</i>	4	2,75	2,54	1,89	0,11	49,97	6,27
<i>Gorilla beringei graueri</i>	4	2,87	1,44	1,77	0,12	53,83	1,32
<i>Pongo pygmaeus</i>	12	1,16	1,73	1,79	0,12	42,7	11,72
<i>Mandrillus sphinx</i>	6	2,86	2,16	2,06	0,23	39,34	8,42
<i>Oreopithecus bambolii</i>	2	1,69	0,55	2,07	0,32	35,29	9,31
<i>Dryopithecus fontani</i>	2	3,31	4,43	1,82	0,28	41,6	5,73
<i>Hispanopithecus laietanus</i>	4	0,16	0,21	2,01	0,23	35,59	4,1
<i>Rudapithecus hungaricus</i>	3	0,57	0,39	1,97	0,19	34,64	3,31
ANOVA	F	1,197		2,312		3,196	
	<i>p</i>	0,322		0,033*		0,005*	

Taula 28. Estadística descriptiva i ANOVA-1 factor entre espècies per les variables analitzades. ***p**< **0,05**.

M1 - CRI	<i>Pts</i>	<i>Gg</i>	<i>Gbb</i>	<i>Gbg</i>	<i>Pp</i>	<i>Ms</i>	<i>Ob</i>	<i>Df</i>	<i>Hl</i>
<i>Pts</i>									
<i>Gg</i>	-17,86*								
<i>Gbb</i>	-8,77	9,08							
<i>Gbg</i>	-4,86	13	3,91						
<i>Pp</i>	1,19	19,05*	9,97	6,05					
<i>Ms</i>	-11,51	6,35	-2,73	-6,65	-12,7				
<i>Ob</i>	-14,71	3,15	-5,93	-9,85	-15,90*	-9,73			
<i>Df</i>	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Hl</i>	-18,11*	-0,25	-9,33	-13,25	-19,30*	-2,33	-3,4	-	
<i>Rh</i>	-20,77*	-2,91	-12	-15,91	-21,97*	4,26	-6,06	-	-2,66

M2 - CRI	<i>Pts</i>	<i>Gg</i>	<i>Gbb</i>	<i>Gbg</i>	<i>Pp</i>	<i>Ms</i>	<i>Ob</i>	<i>Df</i>	<i>Hl</i>
<i>Pts</i>									
<i>Gg</i>	-7,55								
<i>Gbb</i>	-0,35	7,2							
<i>Gbg</i>	12,52	20,07*	12,87						
<i>Pp</i>	10,94	18,49*	11,29	-1,58					
<i>Ms</i>	-12,43	-4,88	-12,08	-24,95*	-23,37*				
<i>Ob</i>	-8,85	-1,3	-8,5	-21,37	-19,79	3,58			
<i>Df</i>	-5,15	-12,7	-5,5	7,37	5,79	-17,5	-14		
<i>Hl</i>	-7,85	-0,3	-7,5	-20,37*	-18,79*	4,58	1	13	
<i>Rh</i>	-7,01	0,53	-6,66	-19,54	-17,95*	5,41	1,83	0,83	0,83

M2 - OPCR	<i>Pts</i>	<i>Gg</i>	<i>Gbb</i>	<i>Gbg</i>	<i>Pp</i>	<i>Ms</i>	<i>Ob</i>	<i>Df</i>	<i>Hl</i>
<i>Pts</i>									
<i>Gg</i>	3								
<i>Gbb</i>	-5,95	-8,95							
<i>Gbg</i>	-12,45	-15,45	-6,5						
<i>Pp</i>	9,13	6,13	15,08*	21,58*					
<i>Ms</i>	11,13	8,13	17,08*	23,58*	2				
<i>Ob</i>	17,8	14,8	23,75*	30,25*	8,66	6,66			
<i>Df</i>	-9,3	-3,3	-15,2	-21,7	-0,16	1,83	8,5		
<i>Hl</i>	21,30*	18,30*	27,25*	33,75	12,16	10,16	3,5	-12	
<i>Rh</i>	23,46*	20,46*	29,41*	35,91*	14,33	12,33	5,66	2,16	2,16

Taula 29. Comparacions múltiples *post-hoc* LSD Fisher per CRI en M₁ i M₂, i OPCR en M₂ entre espècies. Els valors corresponen a la diferència de mitjanes. *Pts*: *Pan troglodytes schweinfurthii*; *Gg*: *Gorilla gorilla*; *Gbb*: *Gorilla beringei beringei*; *Gbg*: *Gorilla beringei graueri*; *Pp*: *Pongo pygmaeus*; *Ms*: *Mandrillus sphinx*; *Ob*: *Oreopithecus bambolii*; *Df*: *Dryopithecus fontani*; *Hl*: *Hispanopithecus laeitanus*; *Rh*: *Rudapithecus hungaricus*. *Dryopithecus fontani* no es va incloure en l'anàlisi de M1 per presentar $n=1$. * $p < 0,05$.

M ₁							
		Pendent	Error	Intersecció	Error	r	p
Folivorisme	CRI	7,98E-05	0,0013	1,9553	0,0617	0,0299	0,9551
	OPCR	0,0655	0,0482	36,4	2,2311	0,5621	0,2456
Frugivorisme	CRI	0,0002	0,0019	1,9502	0,081	0,0553	0,9171
	OPCR	-0,0732	0,0782	41,605	3,2097	-0,4237	0,4023
M ₂							
Folivorisme	CRI	-0,0015	0,0017	1,9491	0,0784	-0,4062	0,4242
	OPCR	0,1476	0,0518	40,679	2,3975	0,8185	*0,0464
Frugivorisme	CRI	0,0021	0,0025	1,8153	0,1044	0,3757	0,4629
	OPCR	-0,1515	0,1101	51,91	4,5168	-0,5668	0,2408

Taula 30. Regressions multivariants entre el grau de folivorisme/frugivorisme i CRI/OPCR entre les espècies per M₁ i M₂.

entre les espècies són molt més evidents. Les dues subespècies de *Gorilla beringei* es diferencien significativament de *Pongo pygmaeus*, *Mandrillus sphinx* i de totes les espècies fòssils, menys *Hispanopithecus laietanus* amb *Gorilla b. graueri*. A més, les espècies d'*Hispanopithecus* i *Rudapithecus* també es diferencien de *Pan troglodytes* i *Gorilla gorilla* significativament.

Els resultats de la relació entre els percentatges de folivorisme i frugivorisme de les espècies actuals i les variables topogràfiques per ambdues molars (Taula 30) indiquen que únicament existeix una relació significativa entre el grau de folivorisme i la complexitat oclusal (OPCR) de les segones molars inferiors. La Figura 52 representa aquesta relació entre la variable topogràfica i el percentatge de folivorisme entre les espècies de primats actuals emprats. Les espècies amb un grau de folivorisme baix en la seva dieta presenten els valors més baixos d'OPCR, com és el cas de *Mandrillus sphinx*; en canvi les espècies amb un percentatge elevat de fulles en la dieta, com el cas de *Gorilla beringei beringei* i *Gorilla beringei graueri*, presenten els valors més alts. *Pongo pygmaeus*, *Pan troglodytes* i *Gorilla gorilla* presenten valors intermedis d'OPCR. Aquesta relació està lligada amb les diferències significatives trobades en els valors d'OPCR en M₂ de les espècies (Taula 29): les espècies més folívores, com són *Gorilla beringei beringei* i *Gorilla beringei graueri* es diferencien d'aquelles espècies amb percentatges de folivoria més baix com *Mandrillus sphinx* i *Pongo pygmaeus*. Per tant, tot i que el CRI mostri diferències significatives entre les

espècies emprades, la variable OPCR mesurada en les M_2 dels espècimens de la mostra ens permet inferir en el grau de folivorisme de la dieta dels espècimens fòssils.

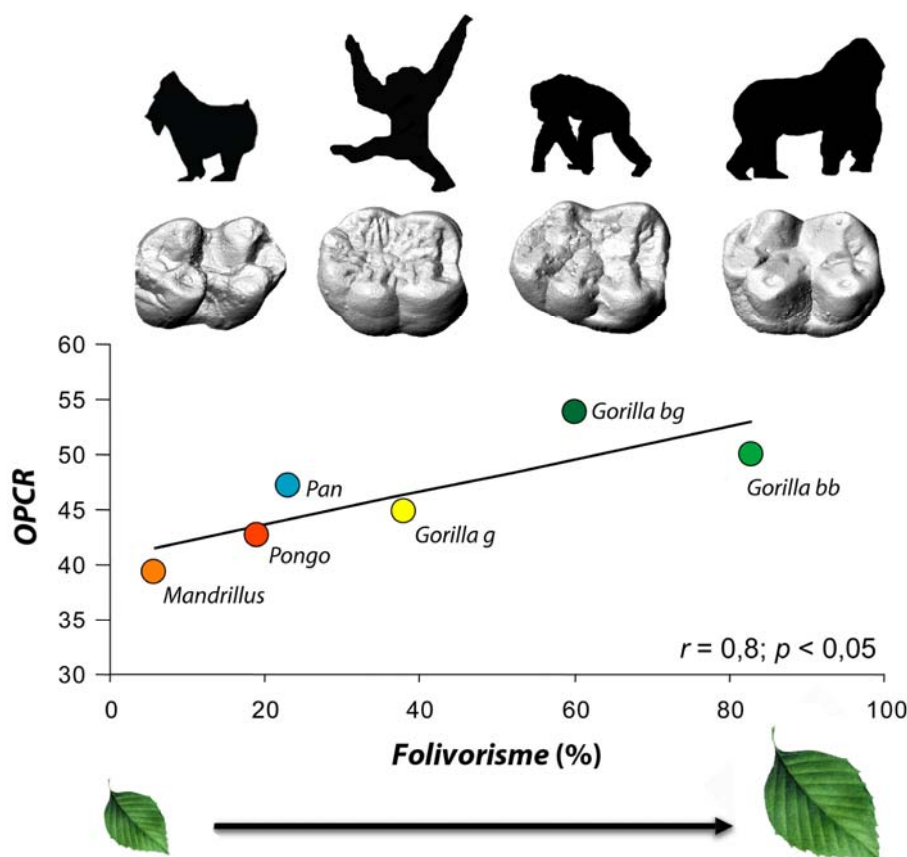


Figura 52. Representació de la relació entre el % de folivorisme i OPCR en M_2

Les Figures 53, 54 i 55 representen els valors de CRI per a M_1 i M_2 , i OPCR per M_2 de les espècies emprades respectivament. Els valors de CRI de M_1 (Fig. 53) de les espècies fòssils es troben entre els més elevats, juntament amb el cercopitècid *Mandrillus sphinx*, el qual es caracteritza per unes molars bilofodontes i dieta d'objectes durs, com llavors i fruits resistents, i *Gorilla gorilla*, homínid de dieta mixta (Taula 8).

Pel que fa a les M_2 (Fig. 54), *Oreopithecus bambolii* és l'espècie que presenta el CRI més elevat seguit de *Mandrillus sphinx* i de les espècies fòssils *Hispanopithecus laietanus* i *Rudapithecus hungaricus*. *Dryopithecus fontani* es

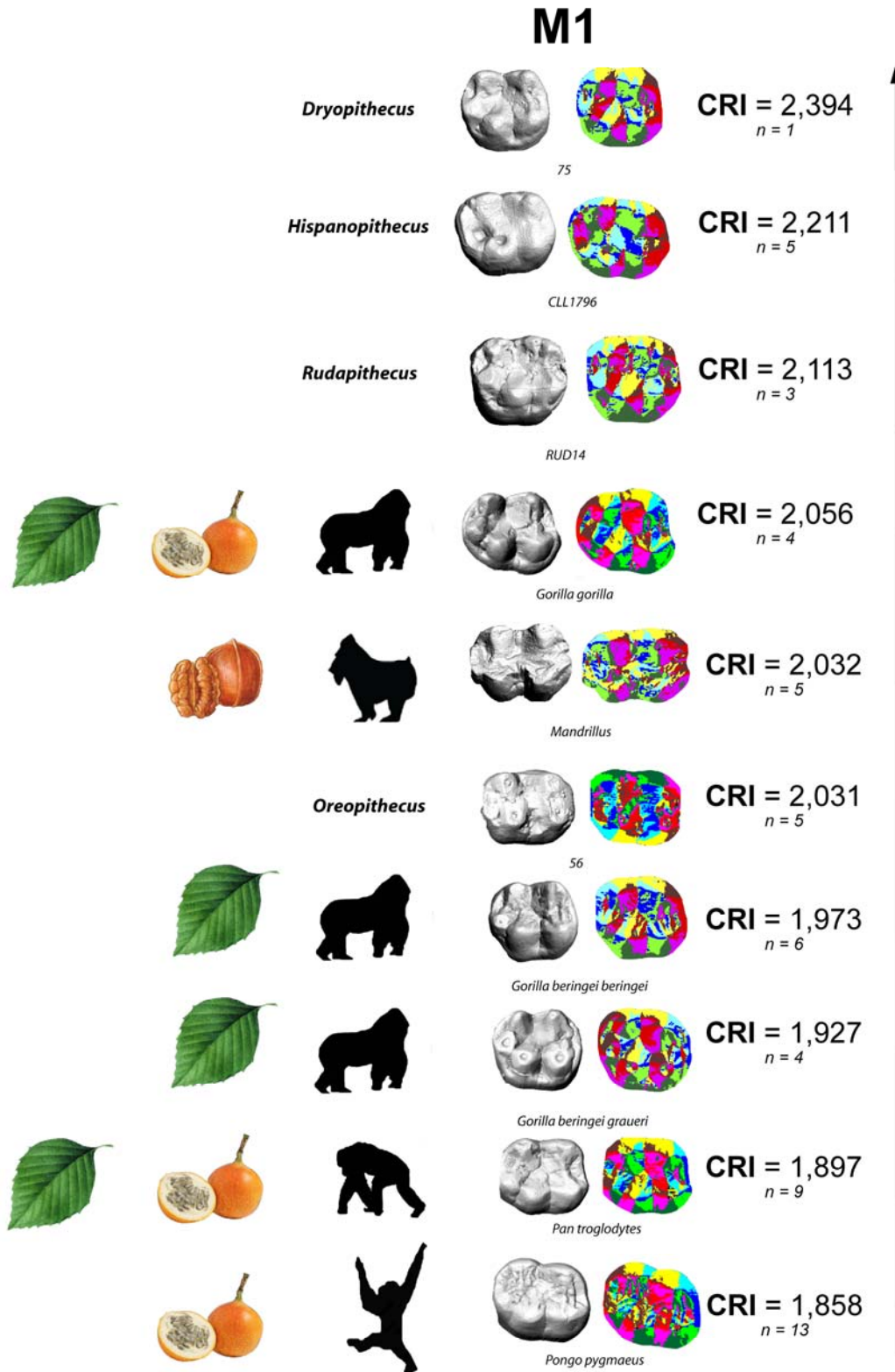


Figura 53. Representació del CRI de M₁ per a totes les espècies. Els valors representen la mitja de tots els espècimens per a cada espècie/gènere.

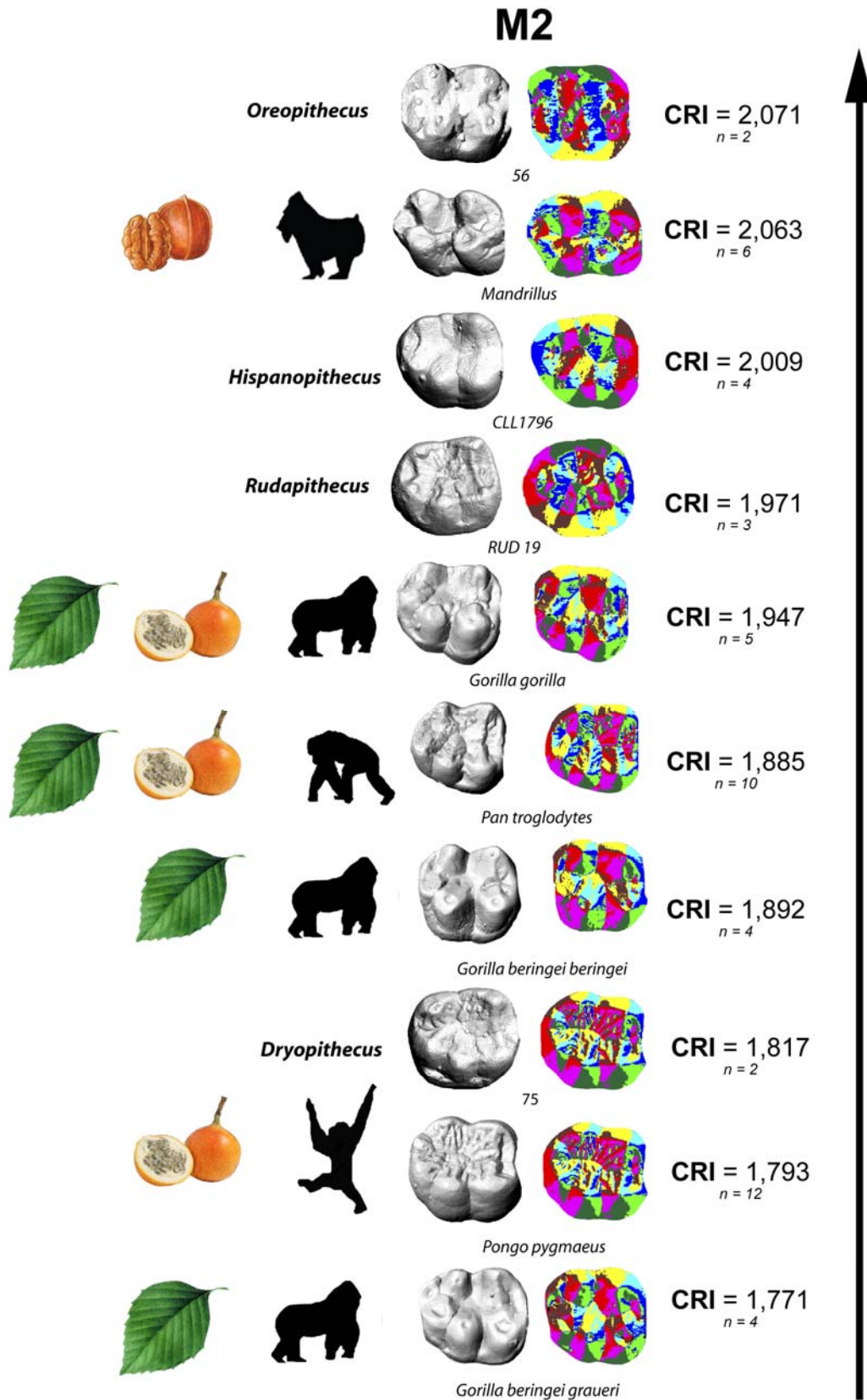


Figura 54. Representació dels valors de CRI de M₂ per a totes les espècies. Els valors representen la mitja de tots els espècimens per a cada espècie/gènere.

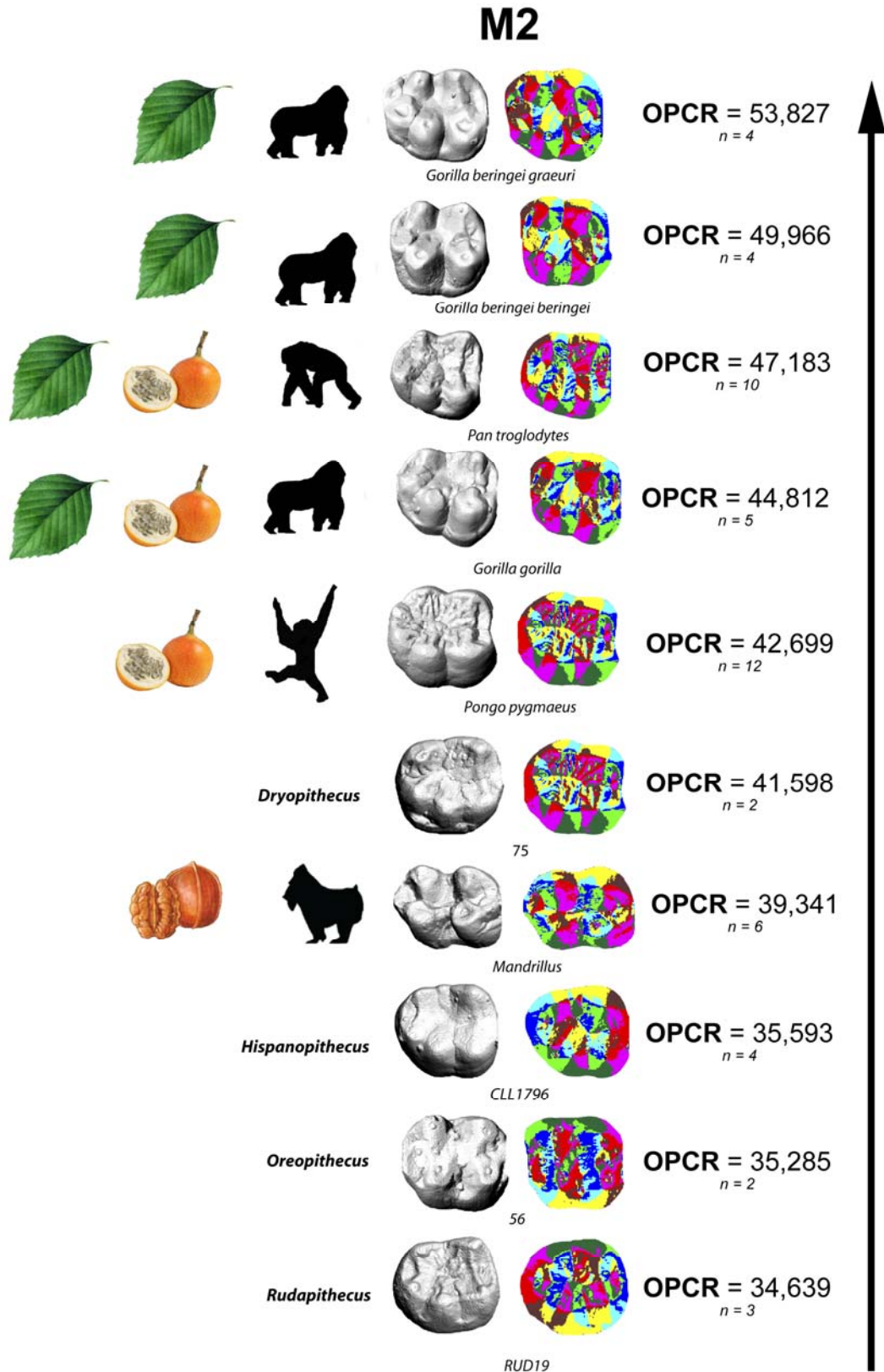


Figura 55. Representació dels valors de OPCR de M₂ per a totes les espècies. Els valors representen la mitja de tots els espècimens per a cada espècie/gènere.

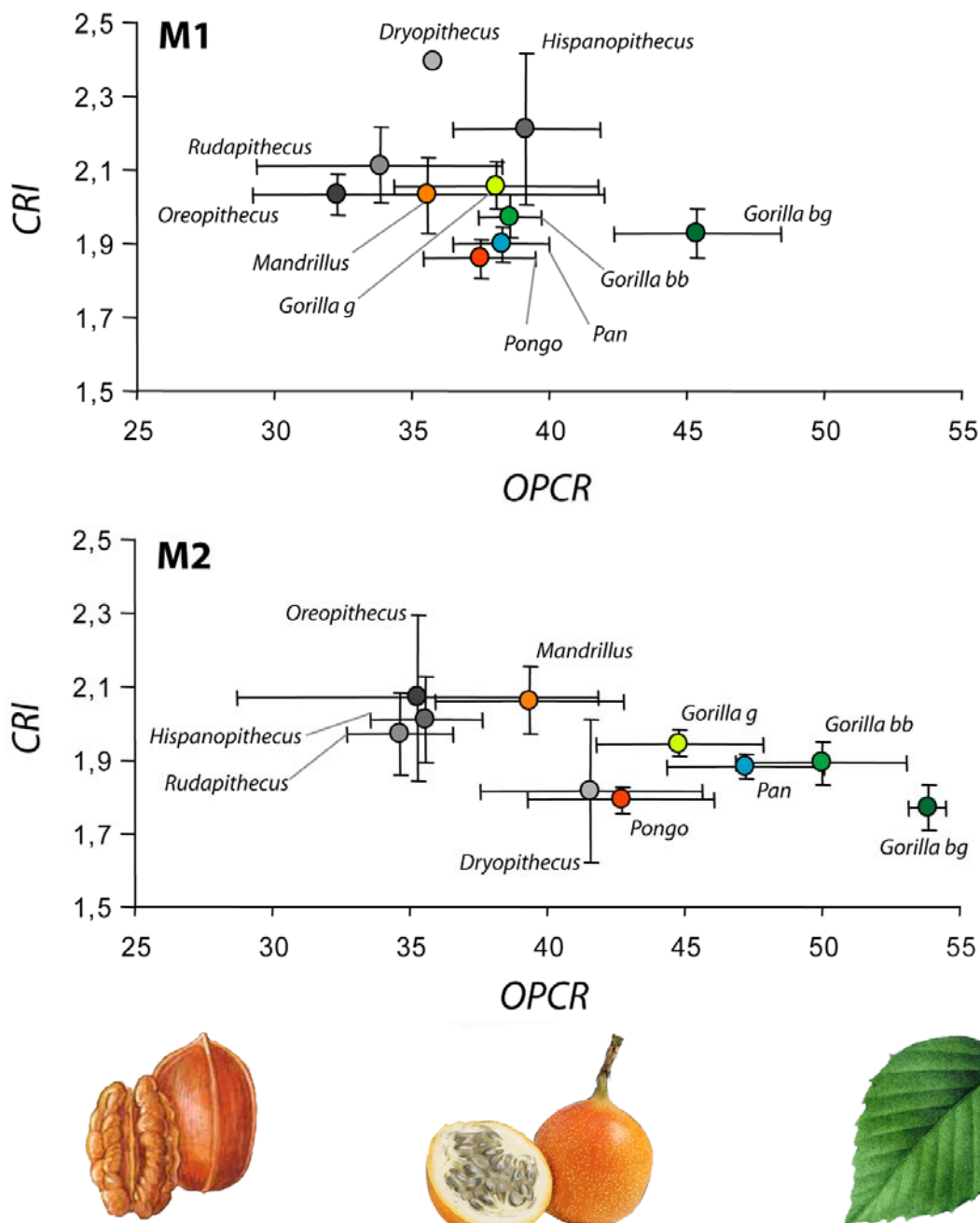


Figura 56. Relació entre CRI i OPCR entre les espècies per M_1 i M_2 .

caracteritza per valors baixos de CRI juntament amb *Pongo pygmaeus*, descrit com a frugívor de fruits durs (Conklin-Brittain et al., 2001). En el cas d'OPCR (Fig. 55), *Rudapithecus*, *Oreopithecus* i *Hispanopithecus* presenten els valors més baixos d'OPCR, fins i tot per sota de *Mandrillus sphinx*. En canvi *Dryopithecus fontani* es caracteritza per valors intermedis entre *Mandrillus sphinx* i *Pongo pygmaeus*, tots dos amb percentatges de folivorisme baix.

Finalment, en la Figura 56 es troben representades totes les espècies en funció dels seus valors de CRI i OPCR. Per la M_1 , les espècies tan amb valors alts (*Dryopithecus fontani* i *Hispanopithecus laietanus*) com baixos (*Pongo pygmaeus* i *Pan troglodytes*) de CRI es caracteritzen per presentar valors intermedis d'OPCR. Tot i no ésser significatiu, espècies amb valors baixos d'OPCR (*Oreopithecus bambolii* i *Rudapithecus hungaricus*) es caracteritzen per valors de CRI relativament alts, mentre que valors alts d'OPCR (*Gorilla beringei graueri*) presenten valors de CRI relativament baixos. En canvi per M_2 , els valors d'aquestes dues variables topogràfiques semblen variar en sentits oposats. Les espècies amb valors d'OPCR baixos presenten valors de CRI alts (*Oreopithecus bambolii*, *Hispanopithecus laietanus*, *Rudapithecus hungaricus* i *Mandrillus sphinx*); i en canvi les espècies amb valors alts d'OPCR (*Gorilla beringei graueri*) es caracteritzen per valors baixos de CRI. En quan als valors intermedis d'OPCR, les espècies (*Dryopithecus fontani*, *Pongo pygmaeus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* i *Gorilla beringei beringei*) presenten una certa variabilitat respecte el CRI, tot i que sempre amb valors inferiors a les espècies amb OPCR baix.



6. DISCUSSIÓ

6.1. Caracterització de la metodologia

6.1.1. Anàlisi de Fourier

a. Error intra i inter-observador

L'estudi de la morfologia dental permet explorar diferències entre taxons i la seva relació filogenètica i fenotípica (Pilbrow, 2006, 2007, 2010; Uchida, 1998a, b). No obstant, l'estudi morfològic de qualsevol estructura biològica que suposi la identificació de punts "òptims" de teixits o estructures i/o la definició del contorn de les mateixes, independentment de la metodologia emprada, implica un cert error de mesura que s'ha d'analitzar. Els treballs realitzats fins la data s'han centrat més en l'error de tipus metodològic que en l'error del propi observador (e.g., von Cramon-Taubadelet et al., 2007; Arnqvist & Martensson, 1998; Rohlf, 2003).

Els resultats de la present anàlisi indiquen un índex de correlació alt entre observacions ($r > 0,75$). Tot i que existeix una menor correlació de distàncies euclidianes al quadrat entre les observacions a nivell inter-observador que intra-observador, observat en estudis previs amb altres metodologies (Kieser, 1990; Galbany et al., 2005), ambdós tipus d'error presenten valors sense significació estadística (<5%). Aquests resultats també són comparables als errors de medició obtinguts en anàlisis odontomètriques per mitjà de tècniques digitals, on la caracterització de la mida dental entre observadors tampoc presenta significació estadística en les seves diferències (Bailey et al., 2004; Pilbrow, 2007). L'EM inter-observador pot augmentar segons el grau d'experiència per part dels observadors (Galbany et al., 2005; von Cramon-Taubadel et al., 2007) i la complexitat de les formes a definir (Bailey et al., 2004). En aquest cas, l'experiència observacional però, no explicaria les diferències observades entre les correlacions intra- i inter-observador com apunten altres treballs (Galbany et al., 2005), ja que els tres observadors mostraven la mateixa a l'inici de l'anàlisi.

Un EM elevat pot representar un problema metodològic d'importància, sobretot per aquelles mostres que presenten una variabilitat fenotípica de la forma reduïda i una gran superposició de les seves formes (Arnqvist & Martensson, 1998; Pérez et al., 2006). No obstant, en aquest cas la variabilitat morfològica està clarament definida a nivell intraespecífic (Fig. 34). En efecte, si es compara la distribució d'*Hylobates* o *Pongo* amb les de *Gorilla* o *Pan*, amb morfologies més variables i complexes, existeix una major variabilitat intraespecífica en els espècimens analitzats d'aquests gèneres. És evident que, en general, per a les espècies Hominoidea, existeix una major complexitat morfològica relativa al número i patró de cúspides. Per exemple, en *Gorilla beringei graueri* podem trobar un patró Y-5 (56,6%) com Y-6 (43,5%) en M₂ i en *Pongo pygmaeus* el patró Y-5 és més freqüent que el de Y-6 (7,2%) en la mateixa dent. No obstant, en *Pan troglodytes schweinfurthii* el patró Y-5 queda representat en un 100% dels casos per M₂ i en *Hylobates* en un 97% (Swindler, 2002). Així doncs, en gèneres com el de *Gorilla*, amb una presència de cúspides extra més variable, aquest factor pot conferir una major complexitat del patró topogràfic i contorn de la dent al considerar diferents espècimens que conformen un grup mostral. En aquesta espècie, el *tuberculum sextum* (cúspide 6) apareix en un 43,5% de mitja dels casos i el *tuberculum intermedium* (cúspide 7) en un 48,6% en M₂, mentre que per *Pan troglodytes* i *Pongo pygmaeus* la seva freqüència és d'un 11,9% i 9,3%, i 7,2% i 36,6% respectivament (Swindler, 2002). En *Hylobates*, la freqüència d'una cúspide extra (*tuberculum intermedium*) es troba en un 18% dels casos estudiats (Swindler, 2002), una baixa freqüència relativa d'un tret que no s'ha observat en la mostra emprada en aquest estudi. És precisament aquesta espècie, juntament amb *Pongo pygmaeus*, les que menys variabilitat han mostrat (Fig. 34c i d). Per tant, la variabilitat intraespecífica de la forma de la dent en una espècie pot influir en l'EM interobservador.

En general, la variabilitat total explicada per les dues primeres funcions discriminants en cadascuna de les ADs són baixes (al voltant del 65-67%) a excepció de *Gorilla* que presenta un 81,22%. No obstant, els espècimens de

Gorilla i *Pan* presenten una major variabilitat (Fig. 34a i b). Aquesta, reflectida en una major dispersió, pot ser atribuïda al dimorfisme sexual en la forma dental d'aquestes espècies. No obstant, estudis morfomètrics previs indiquen que no existeixen diferències significatives entre mascles i femelles quan s'inclouen variables que defineixen la forma dental (Uchida, 1998a, Pilbrow, 2006, 2010). Per una altra banda, en les ADs de *Gorilla*, *Pan* i *Pongo* apareix un major solapament entre diferents espècimens d'origen observacional diferent (Fig. 34). En la majoria dels casos, són els valors de l'Obs.2 els que es distancien de la resta causant un solapament amb les dades d'un altre espècimen i observador diferent. Aquest fet està relacionat amb els errors i correlacions inter-observador que el mateix Obs. 2 presenta amb la resta d'observadors, inferior a la que mostren Obs. 1 i 3 entre ells (Fig.33 i Taules 10 i 11). No obstant, el solapament entre espècimens també pot ser degut a un biaix en la mostra escollida, totalment a l'atzar, presentant morfologies molt similars entre si malgrat la variabilitat interespecífica dental dels Hominoidea en general (Swindler, 2002) i dels analitzats en particular. Malgrat la superposició trobada en l'AD entre espècimens i la baixa variabilitat intraespecífica dels subjectes analitzats, cal destacar que en la gran majoria de les espècies considerades, com succeeix en altres treballs que analitzen l'error metodològic de medició (Bailey et al., 2004; Galbany et al., 2005), les relacions que s'estableixen entre els diferents espècimens són similars, independentment de l'investigador que hagi realitzat l'observació. Si considerem les diferents mesures i la variabilitat interespecífica registrada per cada observador, es fa evident que l'anàlisi de Fourier el·líptic (EFA) registra amb gran precisió les diferències morfomètriques de la dent molar en Hominoidea.

Per tant, es pot concloure que, a partir de l'anàlisi de Fourier el·líptic s'obtenen nivells baixos d'EM (<5%) tan a nivell intra-observador com inter-observador com ho mostren les altes correlacions entre les mesures realitzades pels observadors i rèpliques diferents (Gamarra et al., 2011a).

b. Comparació dels mètodes de Fourier

Un dels objectius metodològics de la present Tesi és comparar dos mètodes d'anàlisi de forma amb sèries de Fourier (polar i el·líptic) per valorar la seva validesa tan metodològica com taxonòmica en l'anàlisi de la variabilitat morfomètrica dental en primats Hominoidea. Les diferències observades en els resultats resideixen, principalment, en la distribució relativa dels individus dels diferents gèneres en els espais de les ADs. En primer lloc, si es compara les ADs d'ambdós mètodes realitzats a partir del mateix número de punts que defineixen el contorn (Figs. 36 i 37), la mostra no es distribueix de la mateixa manera en l'espai discriminant i, per tant, les relacions taxonòmiques que defineixen no són les mateixes per ambdós mètodes. En general, per les anàlisis de Fourier amb sèries polars, les espècies *Pan* i *Pongo* es distribueixen en el mateix espai discriminant en els diferents ADs realitzats a partir de diferent número de punts del contorn, mentre *Hylobates* i *Gorilla* adquireixen posicions oposades per la FD1 en els diversos ADs. Per les anàlisis el·líptiques de Fourier, les distribucions de les espècies són menys coincidents quan es comparen els diferents números de punts. No obstant, les ADs de les sèries polars de Fourier presenten un major grau de solapament que en les de tipus el·líptic, on els taxons es diferencien uns dels altres d'una manera més evident (Figs. 36 i 37).

Avaluant les diferències trobades, aquestes es poden atribuir a un biaix d'informació obtinguda en la definició del contorn per diferent número de punts: determinats trets morfològics no es registren per trobar-se caracteritzats en els espais entre punts o estan poc definits degut a un baix número d'aquests. Per tant, encara que la variabilitat en el número de punts no influeix en la caracterització de la configuració general del contorn i la seva classificació interespecífica (Figs. 36-38), un número reduït incrementa l'error en les funcions que defineixen un contorn (Sheets et al., 2006). En aquest sentit, s'ha descrit que un número elevat d'harmònics implica un major percentatge d'error promig en la caracterització morfològica (Renaud et al., 1996; Renaud, 1999). No és el cas de la present anàlisi ja que totes les ADs s'han realitzat a partir del mateix número d'harmònics. Doncs, malgrat les diferències observades entre les anàlisis de

Fourier polar i el·líptica, la variabilitat interespecífica explicada per ambdós mètodes és similar (ambdós entre 85% i 86% respectivament; Fig. 38) i les relacions taxonòmiques es mantenen amb independència del número de punts emprats per definir el contorn.

Per tant, i a mode de resum, les anàlisis de la forma mitjançant les sèries de Fourier polar o el·líptic es mostra com un mètode per detectar diferències en la morfologia dental dels primats Hominoidea. No obstant, els resultats depenen del número de punts que defineixen el contorn així com del mètode emprat. La distribució dels individus estudiats en les ADs i els percentatges de classificació obtinguts mostren que l'anàlisi de forma de Fourier presenta una gran variabilitat en funció d'aquests, sense poder establir un model específic. Pel contrari, les anàlisis el·líptiques de Fourier presenten una major estabilitat i una millor definició del seu contorn quan s'utilitza el mateix número de punts que l'anàlisi polar. Els números de punts del contorn que obtenen els millors resultats són 80 (promig de 87,25% de classificació correcta) i 100 (classificació correcta de tots els casos) per les sèries el·líptiques (Gamarra et al., 2011b). Per aquest motiu, es va escollir realitzar l'anàlisi de 86 M₂ mitjançant el mètode el·líptic de Fourier (EFA) amb un contorn definit per 100 punts.

c. Variabilitat morfològica del contorn dental dels catarrins a partir de sèries de Fourier

Les anàlisis de les 86 M₂ a partir d'EFA i 100 punts de contorn permeten diferenciar les morfologies dels contorns dentals de les dues Superfamílies actuals dels catarrins, recollida en la distribució dels espècimens al llarg del PC1 (88,91%), les anàlisis de la variància i les comparacions *post-hoc* (Taules 14 i 15), a més de les anàlisis d'associació a partir de les distàncies euclidianes al quadrat dels centroides resultants de l'AD (Fig. 41). Aquestes diferències són degudes a la presència en les molars inferiors de la cúspide buco-distal o hipoconúlid en els hominoïdeus, comportant una organització oclusal diferent en les molars dels cercopitecoïdeus (Swindler, 2002). Aquesta organització no només es reflexa en la cara oclusal de la molar, sinó que influeix en la

morfologia del contorn dental desplaçant, per exemple, el solc buco-mesial (entre l'hipocònid i el protocònid) o eixamplant i estrenyent la molar en sentit distomesial. No obstant, el contorn dental per si sol no explica diferències a nivell de Família, en el cas dels hominoïdeus, i de Subfamília en els cercopitecoïdeus, i molt menys a nivell interespecífic com es mostra en l'alt grau de solapament en els grups d'ambdues Superfamílies en l'ACP (Fig. 39) i en les agrupacions per afinitats morfològiques establertes en l'anàlisi d'associació (Fig. 41). Tampoc es troben diferències significatives entre els subgrups d'hominoïdeus i cercopitecoïdeus (Taula 15 i 16) i el poder de classificació correcte és baix, tan en l'assignació a nivell de subgrups com d'espècie (Taules 17 i 18), malgrat que es reflexa en el gràfic de l'AD (Fig. 40). Tot i que la majoria dels espècimens cercopitecins i homínids es classifiquen correctament a nivell de grup, cap dels espècimens de l'espècie *Colobus guereza* i únic representant dels colobins, es classifica com a tal; el mateix succeeix en el cas dels hilobàtids, on únicament s'assignen correctament 2 individus. A més, el contorn dental a partir d'EFA tampoc reflexa agrupacions degudes a afinitats filogenètiques a nivell de Família.

Altres estudis que analitzen les diferències de la morfologia dental a partir de sèries de Fourier entre rosegadors fòssils (Renaud 1999) o entre Neandertals i humans moderns (Bailey & Lynch, 2005; Souday, 2008), observen diferències significatives entre les espècies comparades i promouen l'ús del contorn dental com a caràcter taxonòmic diferenciador. Tot i que anàlisis anteriors han mostrat percentatges de classificació correcta entre les espècies d'Hominoidea fins i tot amb pocs representants per a cada espècie (apartat 5.1.1.b), la baixa representació mostral d'algunes de les espècies es descarta com a possible causa d'aquests resultats. Tot apunta a que quan la mostra presenta relativament menys variabilitat morfològica, com és el cas del grup dels hominoïdeus, la metodologia d'EFA captura millor les diferències interespecífiques (i.e., Bailey & Lynch, 2005) que quan la mostra presenta una variabilitat morfològica major, com en aquest cas, on s'han emprat tan espècies d'hominoïdeus com cercopitecoïdeus. Quan la variabilitat morfològica augmenta, el mètode de Fourier disminueix la seva capacitat per capturar aquestes variacions més subtils i captura les

diferències més generals, en aquest cas, entre la bilofodontia de 4 cúspides dels cercopitecoïdeus i la bunodontia de 5 cúspides dels hominoïdeus.

Per tant, el contorn de les M₂ de les espècies de catarrins a partir d'EFA no permet explicar les diferències a nivells taxonòmics inferiors a Superfamília. Només és capaç de capturar les diferències interespecífiques quan la variabilitat de la mostra és baixa, és a dir, quan es comparen les espècies dintre de la mateixa Superfamília. Doncs, és necessari explorar altres tècniques que incloguin, a part del contorn dental, altres caràcters oclusals com la distribució relativa de les cúspides amb la finalitat de definir morfologies a nivells taxonòmics inferiors, per una banda, i, per l'altra, determinar quins són els factors que determinen aquesta variabilitat morfològica. Són molts els estudis que han demostrat que la dieta de les espècies influeix de manera significativa en els trets generals de la morfologia dental (e.g., Kay, 1978; Ungar & Kay, 1995; Boyer, 2008; White, 2009; Bunn et al., 2011; Whinchester et al., 2014). Doncs, l'ecologia tròfica és un factor a tenir en compte a l'hora d'explicar les afinitats morfològiques entre els membres dels hominoïdeus i cercopitecoïdeus.

6.1.2. Comparació de tècniques morfomètriques

L'elecció d'un mètode per estudiar la morfologia de les estructures anatòmiques és un pas bàsic en qualsevol estudi de caire biològic o paleobiològic ja que totes les anàlisis posteriors depenen d'aquest i qualsevol canvi pot modificar potencialment els resultats (Navarro et al., 2004). Freqüentment, els estudis que comparen diferents tècniques en la mateixa mostra han demostrat poca coincidència entre els resultats (Loy et al., 2000; Navarro et al., 2004; Pérez et al., 2006; Bernal, 2007; Benazzi et al., 2011b; Gómez-Robles et al., 2011; McCane, 2013), principalment degut al diferent tracte de les dades en els diversos mètodes i establiment de la correspondència entre els punts dels contorns en les anàlisis (Klingenberg, 2008). No obstant, s'ha observat que per algunes dades, les metodologies comparades proporcionen resultats diferents mentre que en d'altres no (McCane, 2013). Això fa que s'hagin de tenir en compte consideracions alienes a la metodologia en el moment de decidir quina és

la millor tècnica per analitzar la mostra interès (Klingenberg, 2008; McCane, 2013).

Els resultats obtinguts de la comparació de diferents mètodes mostren com l'estudi de la morfologia de les molars de les espècies d'Hominoidea depèn del mètode i els trets caracteritzats. Els trets emprats per la caracterització de la morfologia de les estructures anatòmiques depenen de la informació que s'espera obtenir, al mateix temps que la problemàtica que es vulgui abordar. Per tant, la selecció dels landmarks o punts de correspondència en l'estructura anatòmica sota estudi determina els possibles resultats obtinguts (Zelditch et al., 2004). La present anàlisi ha comparat la variabilitat morfològica explicada i el grau de discriminació taxonòmica proporcionada per la morfologia de la M_1 obtinguda a partir de diferents fonts d'informació i aproximacions metodològiques. La tècnica d'EFA només permet caracteritzar la morfologia del contorn dental i els trets oclusals que afecten a la reorganització del perímetre dental amb un número considerable de punts. Els resultats obtinguts indiquen que, tot i que l'AD per aquesta tècnica permet discriminar les morfològiques de la M_1 de les espècies Hominoidea i amb percentatges de classificació correcta importants (78,75%), només es troben diferències significatives entre els hilobàtids i els homínids, i no entre les espècies d'homínids, quan s'analitza la variabilitat de la mostra (Fig. 42 i Taula 21).

El trets oclusals resulten ser biològicament més significatius que les mesures convencionals de la corona dental en conjunt (Peretz et al., 1998; Bernal, 2007) i constitueixen el principal factor contribuent a la variabilitat de les molars (Cooke, 2011; Gómez-Robles et al., 2011). En el cas que es volguessin incloure a l'anàlisi de la morfologia dental, el mètode d'EFA no es pot combinar amb altres mètodes que registrin aquests trets ja que els coeficients de Fourier no compleixen la definició de forma de l'espai de Kendall (Zelditch et al., 2004). Afortunadament, els mètodes basats en landmarks i semilandmarks es poden combinar (Adams et al., 2004, Zelditch et al., 2004) permetent caracteritzar tan la informació proporcionada pels trets oclusals com del contorn de les molars en la mateixa anàlisi (Zelditch et al., 2004; Gómez-Robles et al., 2007, 2008, 2011;

Liu et al., 2010), i més concretament, la distribució de les cúspides i la seva influència en la morfologia del contorn dental. Les diferències entre aquests dos mètodes morfomètrics resideixen en el número de punts emprats per cobrir el contorn dental i el tractament matemàtic de cadascun (Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2004; Pérez et al., 2006; Slice, 2007). Quan es comparen les dues aproximacions, ambdós mètodes correlacionen (Taula 22) ja que detecten els mateixos canvis morfològics entre les espècies, a més de diferenciar significativament les morfologies de les mateixes espècies (Figs. 43 i 44, i Taula 21), amb la diferència que la tècnica de *land* empra un menor número de punts recobrint el contorn dental. Els resultats dels ADs mostren pràcticament les mateixes relacions entre els espècimens, encara que s'obtenen majors percentatges de classificació correcta a partir de la validació creuada amb el mètode de *land*.

Per tant, s'obtenen resultats diferents en l'anàlisi de la morfologia dental de la M_1 en funció de l'aproximació metodològica emprada. Encara que l'EFA permet discriminar i classificar correctament les espècies d'Hominoidea tal i com s'ha demostrat en aquest i apartats anteriors, no permet incloure altres trets biològicament més significatius més enllà del contorn de la corona dental. Els mètodes de landmarks i semilandmarks han demostrat caracteritzar significativament la variabilitat de la mostra emprada, a més de discriminar amb percentatges alts de classificació correcta les espècies d'Hominoidea. No obstant, descriure la morfologia dental dels hominoïdeus emprant únicament landmarks permet optimitzar el temps de digitalització de punts i evita la controvèrsia vers l'ús dels mètodes de lliure-homologia com es el cas dels semilandmarks (Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2008; Bruner & Bastir, 2009).

6.2. Morfologia dental en 2D

L'avenç de la biologia molecular ha qüestionat moltes de les relacions filogenètiques de les espècies actuals basades en l'anàlisi tradicional de la morfologia d'algunes estructures anatòmiques. El problema s'agreuja quan volem incloure en l'estudi espècimens fòssils dels quals, malauradament en molts

casos, no és possible obtenir informació genètica i, per tant, la única informació disponible és la que proporcionen les mateixes estructures anatòmiques trobades. És doncs de rellevant importància conèixer quin tipus d'informació ens aporten les estructures objecte d'estudi i com aquestes relaciona les espècies actuals. En aquest cas, s'ha estudiat quin tipus d'informació ens està revelant la morfologia de les molars inferiors a través de la Morfometria Geomètrica i els trets que la caracteritzen en espècies de primats catarrins amb l'objectiu de poder inferir, amb més o menys certesa, les relacions de les espècies fòssils entre elles i amb les actuals.

La morfologia funcional i les adaptacions tròfiques probablement expliquen l'elevada naturalesa adaptativa de les dents dels primats (Lockwood, 2007) afectant les posicions de les cúspides en la cara oclusal i la seva proximitat al perímetre de la corona dental. La morfologia dental ha sigut àmpliament utilitzada per inferir en els hàbits i adaptacions alimentàries de les espècies de primats (e.g., Kay & Covert, 1984; Anthony & Kay, 1993; Ungar & Kay, 1995; Boyer, 2008; White, 2009; Ledogar et al., 2013) ja que la dieta ha sigut un factor diversificador significatiu, implicant diferències ecològiques i comportamentals entre les espècies de primats (Fleagle, 2013). Les dietes d'insectívors i folívors estan associades amb cúspides esmolades i punxegudes, així com crestes inclinades abruptament, mentre que les dietes frugívores i aquelles basades en la resina dels arbres presenten cúspides baixes i arrodonides, i crestes molt planes (Kay & Covert, 1984). S'ha suggerit que, a nivells taxonòmics inferiors, la variació de la morfologia dental depèn de les relacions filogenètiques entre les espècies en comptes de l'ecologia tròfica de les mateixes (Pagel & Harvey, 1988), on la senyal filogenètica impera malgrat la variació relacionada amb la dieta (Caumul & Polly, 2005). De fet, malgrat que varis estudis han demostrat que la morfologia dental és un reflex de la classificació taxonòmica a nivell específic i subespecífic (Uchida, 1998b; Pan et al., 2004; Pilbrow, 2006, 2010; Singleton et al., 2011), altres suggereixen que les adaptacions al tipus de dieta ha tingut un efecte significatiu en la morfologia dental, concretament en la posició de les cúspides i la morfologia general de la dent, a nivells taxonòmics inferiors

(Anthony & Kay, 1993; Boyer, 2008; White, 2009; Ledogar et al., 2013). Per tant, la morfologia de les molars reflexa tant taxonomia, ja que la classificació tradicional de les espècies s'ha basat en la morfologia de les estructures, així com les adaptacions alimentàries de les espècies (Klukkert, 2012).

6.2.1. Variabilitat morfològica i senyal filogenètica de les molars dels catarrins

a. Morfologia vs genètica

En aquest estudi, la morfologia dental dels primats catarrins presenta una senyal filogenètica elevada a nivells taxonòmics superiors (Superfamília, i en alguns casos, a nivell de Família i Subfamília) com ho mostren les ACPs (Figs. 46 i 47), els tests de Mantel (Taula 25) i els arbres filogenètics (Figs. 48-50). Les morfologies de les molars entre cercopitecoïdeus i hominoïdeus són significativament diferents (Kay & Covert, 1984; Delson et al., 2000; Fleagle, 2013). No obstant, degut a que les dades morfomètriques són dades fenètiques i com a tal representen una barreja de trets homòlegs i homoplàsics (Sneath & Sokal, 1973; Felsenstein, 1982; Macholán, 2006), no s'esperava una senyal filogenètica tan clara. Les dents són estructures altament adaptatives i és probable que molts trets que la caracteritzen siguin caràcters homoplàsics entre diferents taxons, com és, per exemple, el cas de l'evolució independent de l'hipocon en les molars superiors dels mamífers (Hunter & Jernvall, 1995). No obstant, la senyal adaptativa en aquest tipus d'estructura pot ser filogenèticament informativa en alguns grups de mamífers, mentre que en altres no (Lockwood, 2007). Per exemple, a nivells taxonòmics inferiors (gènere o espècie) s'ha trobat que les similituds en la morfologia general de les molars presenten afinitats taxonòmiques en algunes espècies de primats (Uchida, 1998b; Singleton et al., 2011) i adaptacions tròfiques en altres (White, 2009). En l'anàlisi de la morfologia de les molars en catarrins, la principal senyal filogenètica observada en la mostra és el reflex de la reorganització de les posicions de les cúspides en la cara oclusal de les molars causada per l'absència de l'hipoconúlid en els Cercopithecoidea i presència en hominoïdeus. Per tant, aquests dos grups es caracteritzen per unes organitzacions oclusals diferents. Malgrat aquest fet, la

variabilitat de la morfologia de les molars no depèn exclusivament d'aquest tret, així com es demostra en el CP2 de les ACPs (Figs. 46 i 47), el qual reflexa diferències en la proximitat de les cúspides bucals en relació amb el perímetre de la corona dental. De fet, Delson (1973, 1975) va observar diferències en l'eixamplament de la corona de les molars bilofodontes de les diferents espècies de cercopitècids des de l'apex de les cúspides fins la regió cervical de la dent i, concretament, en la cara bucal de les molars, essent molt més ampli en espècies de papionins, com *Cercocebus* i *Papio*, i més estret en les espècies de colobins. Aquesta observació de Delson es reflexa en l'espai entre l'apex de les cúspides bucals (landmarks 4 i 3) amb el contorn bucal de la dent (landmarks 10, 11 i 12) recollit en el CP2 de les ACPs de les dues molars. Aquest caràcter, tot i ésser reflectit en l'anàlisi morfomètric, no serveix per agrupar les espècies segons afinitats filogenètiques en l'espai gràfic de l'ACP.

Quan s'analitza aquesta senyal filogenètica mitjançant arbres filogenètics emprant les distàncies Procrustes derivades de l'anàlisi morfomètric en les dues Superfamílies per separat (Figs. 48 i 49), és possible agrupar els gèneres per afinitats de Família, en el cas dels hominoïdeus, i a nivell de Subfamília en els Cercopithecoidea. És destacable la informació morfomètrica que proporcionen les dues molars inferiors per separat. Així com pels hominoïdeus les diferències entre els subgrups (Família) estan més definides en la M_1 , en el cas dels cercopitecoïdeus les diferències taxonòmiques dels seus grups (Subfamília) són més clares en la M_2 . Varis estudis en hominins han emprat la morfologia de la M_1 per establir diferències taxonòmiques entre Neandertals i humans moderns (Tattersal & Schwartz, 1999; Benazzi et al., 2011b). Per una altra banda, la segona molar inferior en espècies d'hominins ha resultat presentar molta més variabilitat oclusal en quan al número de cúspides (Scott & Turner, 1997), raó per la qual ha fet que la M_2 hagi sigut emprada en estudis d'innovacions evolutives en hominins fòssils (Gómez-Robles et al., 2011). Aquesta variabilitat morfològica també es troba en primats catarrins. En hominoïdeus, la posició del metacònid varia entre M_1 i M_2 , i la presència de cúspides i trets oclusals extrems en M_2 i M_3 és més elevada que en la M_1 (Swindler, 2002). Per exemple, la presència

del caràcter *tuberculum intermedium* en espècies de *Gorilla* varia entre 2,7- 8,3% en M_1 , mentre que en M_2 ho fa entre 51,5-76,5% (Swindler, 2002). Aquesta variabilitat en hominoïdeus, incloent els hominins fòssils, fa pensar que la M_1 és molt més estable morfològicament parlant i que es pot emprar per analitzar relacions filogenètiques i taxonòmiques entre les espècies d'aquest grup. Per una altra banda, en papionins (cercopitecoïdeus) també existeix una certa variabilitat en la presència de caràcters extrems en la cara oclusal de les molars, però aquestes diferències no són tan accentuades com en els hominoïdeus (Swindler, 2002).

Per tant, i a mode de resum de la relació de la morfologia dental vs la genètica, l'anàlisi de la morfologia de les molars a partir del model en 2D de 12 landmarks no permet establir relacions filogenètiques a nivells inferiors en els diferents grups (afinitats a nivells inferiors de Família, en el cas dels hominoïdeus, i de Subfamília en els cercopitecoïdeus). A més, les dues molars ens expliquen diferents tipus de relacions, no només en el mateix grup, sinó aportant informació diferent entre els diferents grups taxonòmics. Això el que ens està indicant és que, per una banda, a nivells taxonòmics inferiors (gènere i/o espècie) estan actuant altres factors aliens a la filogènia que influeixen en la morfologia oclusal de les molars, com és la mida o, més concretament, la dieta de les espècies com ja havien suggerit altres autors (Anthony & Kay, 1993; Uchida, 1998a; Teaford & Ungar, 2007; White, 2009; Singleton et al., 2011) i que, per tant, alguns trets de la morfologia dental d'aquests grups són homoplàsics degut al caràcter altament adaptatiu de les dents (Lockwood, 2007). Per altra banda, aquestes anàlisis ens poden indicar que el model morfomètric proposat no és suficient com per establir relacions filogenètiques a nivells taxonòmics inferiors i que s'han d'afegir altres landmarks que permetin distingir els diferents grups taxonòmics.

b. Morfologia vs dieta

En quan a la influència de la dieta en la morfologia general de les molars, els resultats indiquen que existeix una correlació significativa, tot i ser baixa, en la segona molar inferior en la mostra de catarrins (Taula 25). Aquesta és deguda a

la correlació significativa en el grup dels cercopitecoïdeus, ja que en hominoïdeus aquesta no ho és. En part, aquest resultat pot ser conseqüència de la major diversitat taxonòmica, morfològica, ecològica i tròfica del grup de cercopitecoïdeus (Fleagle, 2013). Per exemple, la mostra de Cercopithecoidea del present treball està representada per 23 espècies amb dietes molt diverses que varien des de predominantment folívors (colobins), fins a frugívors (e.g., *Macaca nemestrina*, *Cercopithecus sp*) i especialitzades en objectes durs (e.g., *Papio sp*, *Mandrillus sphinx*, *Macaca sylvanus*), entre d'altres. En canvi, el grup d'hominoïdeus són molt menys diversos tan a nivell taxonòmic com tròfic comparat amb els cercopitècids, amb dietes gairebé exclusivament folívores (*Gorilla beringei beringei*), frugívores amb fruits de consistència tova (*Pan sp.*, *Hylobates sp*) i dura (*Pongo pygmaeus*) o dietes mixtes (*Gorilla gorilla*, *Gorilla beringei graueri*). No obstant, i en base als resultats obtinguts en els arbres filogenètics, la influència de la dieta en la morfologia o trets oclusals de les dents en hominoïdeus no es descarta *a priori* ja que pot estar influint en la morfologia dental a nivells inferiors.

c. Mida vs genètica

La mida corporal és un factor important relacionat amb els hàbits tròfics (Kay & Covert, 1984; Wright, 2005), encara que l'àrea de la corona dental (com a aproximació de la mida corporal) per si sola no és suficient per explicar les diferències funcionals entre les espècies de primats (Gingerich & Smith, 1984; Kay, 1975). La mida dental, però, sí que presenta una influència en la variabilitat de la morfologia dental en algunes espècies de primats. Singleton et al. (2011) van analitzar les diferències en la morfologia dental de ximpanzés i bonobos (*Pan troglodytes* i *Pan paniscus*) i van demostrar com la forma de les molars inferiors està fortament correlacionada amb la mida amb un alt component al·lomètric, suggerint que es tracta d'un factor important en les diferències morfològiques de les molars inferiors a nivell taxonòmic. White (2009) va mostrar que la mida dental en lèmurs i loris també té una influència al·lomètrica significativa, tot i que baixa, en la forma de les molars, i va suggerir que tant els

hàbits alimentaris com la mida dental són responsables de la morfologia dental. Les anàlisis al·lomètriques d'aquest treball donen suport a aquesta hipòtesi, on la mida de les molars presenta una influència significativa, tot i ser baixa, en ambdues molars, tan per la mostra total de catarrins com per la mostra de les Superfamílies per separat (Taula 26).

Per tant, si existeix una alta correlació entre distàncies morfològiques i genètiques en la mostra de catarrins (Taula 25) i la morfologia de les molars presenta un component al·lomètric significatiu, encara que sigui relativament baix, és d'esperar que les distàncies derivades de les diferències de la mida de les molars de les espècies emprades també presentin correlacions significatives quan es comparen amb les distàncies genètiques. Efectivament, trobem senyal filogenètica, tot i ser baixa ($r=0,336$; $p<0,0001$), en la mida dental quan s'inclou tota la mostra de catarrins. No obstant, aquesta pot ser deguda a la influència de la mida de les molars en Hominoidea, i més concretament a la diferència entre homínids i hilobàtids, ja que quan aquesta relació s'analitza a nivell de Superfamília, només la mostra d'hominoïdeus presenta una correlació filogenètica significativa, inclús més alta que en tota la mostra de catarrins per ambdues molars (Taula 25). No obstant, en Cercopithecoidea no es manté aquesta senyal malgrat el component al·lomètric present en la forma dental.

6.2.2. *Relacions filogenètiques entre les espècies actuals i fòssils del Miocè*

Tan els factors genètics com ambientals han demostrat afectar també a les espècies fòssils (Polly, 2003; Pan et al., 2004; Macholán, 2006; White, 2009; Arias-Martorell et al., 2012; Bennet & Goswami, 2012). A més, la inclusió d'aquestes en les anàlisis comparatives augmenta la variabilitat general del grup (Bennett & Goswami, 2012) i pot ser responsable de les diferents interpretacions de les relacions filogenètiques entre els membres del grup (Stewart & Disotell, 1998; Strait & Grine, 2004). Malgrat que per identificar afinitats evolutives entre els fòssils i els gèneres actuals no ens hem de basar exclusivament en un sol caràcter (Macholán, 2006), en aquest treball intento deduir quines són les afinitats relacionades amb la morfologia de les molars inferiors d'algunes

espècies fòssils amb les d'espècies actuals de catarrins (Fig. 50). A més, es discuteixen els resultats obtinguts tenint en compte els resultats de les anàlisis filogenètiques amb les espècies actuals i les diferents hipòtesis relacionades amb els marcs filogenètics de les espècies emprades.

En primer lloc, la Superfamília Pliopithecoidea és un grup de catarrins ben conegut malgrat que la seva història filogenètica no està del tot aclarida (Begun, 2002). Els gèneres analitzats en aquest treball inclouen *Pliopithecus* i *Anapithecus*, membres de dues famílies diferents (Pliopithecidae i Crouzeliidae, respectivament; Begun, 2002), i *Barberapithecus* classificat recentment en un nou gènere (Alba & Moyà-Solà, 2012). L'anàlisi de NJ de la morfologia oclusal de les molars mostra els pliopitecoïdeus com un grup monofilètic, on *Pliopithecus* i *Anapithecus* es troben més propers que *Barberapithecus*, malgrat que els autors l'inclouen en la mateixa família que *Anapithecus* basant-se en varis trets i peces dentals. Tot i que només s'ha pogut incloure un sol espècimen de *Barberapithecus*, la morfologia característica dels pliopitecoïdeus s'ha pogut caracteritzar.

En el cas dels cercopitecoïdeus, *Mesopithecus* s'ubica a la base del grup en l'arbre de M_1 i entre les espècies de colobins, com era d'esperar, en l'arbre de M_2 . De fet, segons els resultats de la senyal filogenètica (Taula 25) i dels arbres NJ de les espècies actuals (Fig. 49), les relacions filogenètiques a nivells taxonòmics inferiors es troben molt més clares en la M_2 . *Mesopithecus* s'ha relacionat amb els colobins africans (Strasser & Delson, 1987; Hohenegger & Zapfe, 1990) i asiàtics (Delson, 1994; Andrews et al., 1996; Jablonski, 1998, 2002; Pan et al., 2004). En alguns casos, s'han suggerit afinitats amb *Semnopithecus* (Delson, 1994) o els micos nassuts *Nasalis*, *Rhinopithecus* i *Pigathrix* (Jablonski, 1998; Groves, 2000; Pan et al., 2004). Els resultats dels arbres filogenètics mostren afinitats de *Mesopithecus* tan pels colobins africans (*Colobus*) com pels asiàtics (*Trachypithecus-Semnopithecus*) per la M_2 , suggerint que probablement aquest primer cercopitècid europeu (Andrews et al., 1996; Koufos, 2009) hauria retingut trets dentals primitius.

En relació als hominoïdeus, s'ha demostrat que és molt difícil situar els grans simis europeus en un marc filogenètic coherent (Alba, 2012). Aquest fet és atribuïble no només al registre hominoïdeu fòssil incomplet, sinó en l'aparent alt nivell d'homoplàsia documentada en l'evolució dels hominoïdeus (Begun, 2007, Ward, 2007; Alba, 2012). Com a resultat, la controvèrsia i la falta d'acord filogenètic en aquest grup durant molts anys (Moyà-Solà & Köhler, 1995; Begun et al., 1997, 2012; Cameron, 1997; Stewart & Disotell, 1998; Andrews & Bernor, 1999; Moyà-Solà et al., 2004, 2009a, b; Begun & Nargolwalla, 2004; Begun, 2007, 2010; Alba et al., 2010a, 2012; Senut, 2010; Casanovas-Vilar et al., 2011).

Oreopithecus és un dels primats millor representats del Miocè Superior, tan a nivell cranial com postcranial, però el menys comprès de tots ells (Delson, 1986; Harrison & Rook, 1997; Begun, 2007; Begun et al., 2012). L'anàlisi de la morfologia dental del present estudi el situa a la base dels hominoïdeus en ambdues molars, més pròxim, tot i que amb certa distància, als Pliopithecoidea. Aquest resultat dona suport a considerar *Oreopithecus* com a hominoïdeu basal abans de la separació dels hilobàtids, a diferència del que suggereixen alguns autors tenint en comte altres trets cranials i postcranials, els quals el situen com a homínid basal (Harrison & Rook, 1997; Begun, 2002). No obstant, *Oreopithecus* acumula una sèrie de caràcters dentals únics, probablement deguts a un llarg període d'evolució aïllada (Harrison & Rook, 1997) i aquesta particularitat fa que es situï apartat dels hominoïdeus en els arbres filogenètics (Fig. 50).

Dryopithecus i *Rudapithecus* mostren afinitats morfològiques properes amb els grans simis en ambdues molars. *Rudapithecus* roman com a taxó basal en totes dues anàlisis, mentre que *Dryopithecus* es posiciona també com a membre basal en l'anàlisi de M₁ i com a taxó germà de *Pongo*, *Gorilla* i *Pan* en l'anàlisi de M₂. La resta d'hominoïdeus fòssils presenten resultats diferents depenent de la molar considerada. Inesperadament, *Hispanopithecus* s'agrupa amb *Hylobates* en l'anàlisi morfològic de M₂, malgrat haver sigut considerat un homínid basal (Harrison & Rook, 1997), un pòngid basal (Moya-Solà & Köhler, 1995; Casanovas-Vilar et al., 2011) com es reflexa en l'arbre de NJ de M₁, o membre basal dels Homininae (Begun et al., 1997, 2012; Begun, 2009). *Ouranopithecus* i

Sivapithecus s'agrupen junts dintre del grup dels grans simis en l'arbre per M_1 , malgrat que s'accepta que *Sivapithecus* forma part del grup de *Pongo* (Ward, 1997; Kelley, 2002; Pilbeam, 2002; Begun, 2007; Begun & Kivell, 2011) i *Ouranopithecus* en el grup dels hominins. Aquesta associació pot ser deguda al caràcter homoplàsic de la robustesa de les seves molars com a resposta adaptativa a un tipus de dieta i ambient concrets (Begun & Kordos, 1997; Ward, 1997; Begun, 2004; 2007, 2009; Güleç et al., 2007; Begun et al., 2012). No obstant, en l'anàlisi de la M_2 aquesta relació no es manifesta: *Ouranopithecus* es troba més proper als grans simis actuals i *Dryopithecus*, i *Sivapithecus* presenta afinitats amb *Hylobates* i *Hispanopithecus*.

La inclusió de les espècies fòssils en l'anàlisi de la morfologia de les molars inferiors ha alterat les relacions filogenètiques entre les espècies actuals, tant dels hominoïdeus com dels cercopitecoïdeus. Si abans les relacions entre els homínids no coincidien amb les dades genètiques (clade *Pongo-Pan*), amb les espècies fòssils del Miocè aquestes relacions si que ho fan (clade *Gorilla-Pan*, Fig. 50), demostrant que la inclusió de les espècies fòssils en les anàlisis filogenètiques augmenta la variabilitat del grup i modifica les interpretacions filogenètiques entre els membres del grup (Stewart & Disotell, 1998; Bennett & Goswami, 2012). L'arbre NJ de M_1 (Fig. 50) és l'únic que segueix afinitats filogenètiques, a diferència del l'arbre NJ de M_2 , ja que distingeix clarament les dues famílies Hylobatidae i Hominidae com ho feia en les anàlisis de les espècies actuals (Fig. 48). A més, inclou els dryopitecins entre les espècies d'homínids, en concordança amb les afinitats proposades d'aquest grup amb els grans simis actuals (Moyà-Solà et al., 2009a, 2009b; Begun, 2010; Casanovas-Vilar et al., 2011; Alba, 2012; Begun et al., 2012). No obstant, els espècimens dryopitecins es troben dispersos entre els grans simis i no s'agrupen com a grup taxonòmic com s'ha proposat. Els dryopitecins s'han inclòs alternativament en el llinatge dels pongins (Moyà-Solà & Köhler, 1995; Alba et al., 2010a; Casanovas-Vilar et al., 2011), com a grup germà d'aquests (Alba, 2012), o relacionats estretament amb els hominins africans (Begun et al., 1997, 2012; Begun, 2010). En el cas dels cercopitecoïdeus, la inclusió de *Mesopithecus* permet separar les dues

Subfamílies en la M_1 , a diferència de l'anàlisi emprant únicament espècies actuals. En la M_2 la inclusió del colobin fòssil no altera l'arbre i es mantenen les relacions.

6.2.3. Origen dels grans simis africans

Els resultats dels arbres filogenètics obtinguts a partir de la morfologia de les molars de la mostra utilitzada recolzen la hipòtesi de l'origen eurasiàtic de la Família Hominidae i una posterior dispersió dels ancestres dels hominins cap a Àfrica (Begun et al., 1997, 2012; Stewart & Disotell, 1998; Begun & Nargolwalla, 2004; Alba & Moyà-Solà, 2009; Moyà-Solà et al., 2009a; Alba et al., 2010a). Segons l'arbre per la M_1 obtingut, el grup dels hominoïdeus hauria patit dues dispersions al continent euroasiàtic: una donant lloc als hilobàtids cap al continent asiàtic i l'altra a la gran radiació dels grans simis al llarg de tot el territori euroasiàtic durant el Miocè Mitjà i Superior (Fig. 51). Aquest fet està recolzat per la posició basal de *Dryopithecus* en l'arbre NJ de M_1 , com altres autors han suggerit (Cameron, 1997; Andrews & Bernor, 1999; Moyà-Solà et al., 2004, 2009a, b; Alba et al. 2010a), i amb la relació entre els grans simis *Pan*, *Gorilla* i *Pongo* amb el grup dels dryopitecins. Els ancestres dels grans simis africans haurien tornat cap a Àfrica donant lloc a les espècies de grans simis actuals. Ara bé, els resultats obtinguts no permeten considerar amb certesa que aquests ancestres ja fossin hominins (Begun et al., 1997, 2003, 2012; Stewart & Disotell, 1998; Begun & Nargolwalla, 2004; Begun, 2005, 2010; Fleagle, 2013). En primer lloc, la posició basal de *Dryopithecus* i, especialment la de *Rudapithecus*, no coincideix amb la interpretació d'aquests fòssils com a hominins basals (Begun et al., 2012), però sí en considerar aquest darrer taxó en un gènere diferent a *Hispanopithecus* (Begun, 2009). A més, s'ha d'afegir la posició d'*Hispanopithecus* més propera al grup dels pongins que als hominins (Moya-Solà & Köhler, 1995; Alba et al., 2010a; Casanovas-Vilar et al., 2011). No obstant, la posició d'*Oreopithecus* i l'agrupació homoplàsica de *Sivapithecus* amb *Ouranopithecus* en el mateix cluster i no amb *Pongo* (e.g. Ward, 1997;

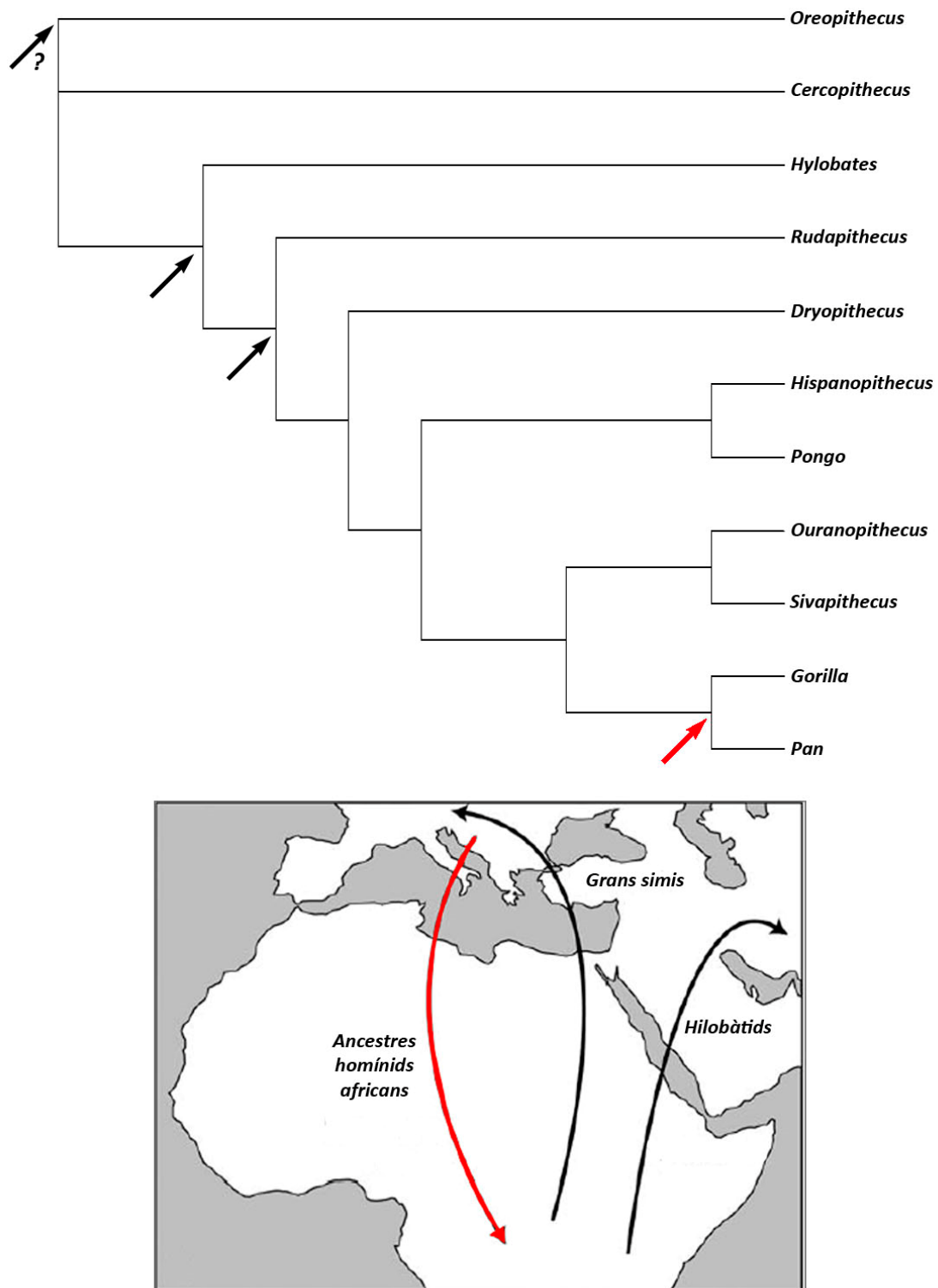


Figura 51. Arbre NJ de la M_1 obtingut a partir de les distàncies Procrustes emprant els gèneres d'Hominoidea actuals i fòssils i el gènere *Cercopithecus* com a *outgroup*. Les fletxes negres indiquen dispersions cap al continent europeu i la vermella cap al continent africà.

Kelley, 2002; Pilbeam, 2002; Begun, 2007; Begun & Kivell, 2011) fa pensar que les relacions amb les altres espècies també puguin ser-ho, així com s'ha demostrat en altres caràcters dintre del grup d'hominoïdeus (Begun, 2007, Ward, 2007). Malgrat aquesta agrupació, *Ouranopithecus* és l'únic fòssil del Miocè euroasiàtic que s'agrupa com a clade germà dels grans simis africans i es podria considerar membre dels hominins (Begun et al., 1997, 2012; Begun & Kordos, 1997; Begun, 2009). Per tant, i en vista dels resultats obtinguts, la informació filogenètica que proporciona la morfologia de les molars a partir de les espècies d'hominoïdeus fòssils i actuals emprades mitjançant un model morfomètric s'ha d'interpretar amb precaució a nivells taxonòmics inferiors.

La inclusió d'altres espècimens fòssils com *Anoiapithecus* o *Pierolapithecus* (encara que d'aquest darrer no s'han trobat M_1 inferiors) i els fòssils africans *Nakalapithecus* (Kunimatsu et al., 2007), *Samburupithecus* (només dentició superior, Ishida & Pickford, 1997) i *Chororapithecus* (Suwa et al., 2007) en l'anàlisi podria proporcionar un esquema diferent a l'obtingut, així com s'ha demostrat en incloure les espècies fòssils en la mateixa anàlisi que les actuals. *Anoiapithecus* i *Pierolapithecus* s'han interpretat com a homínids basals degut a la presència de trets facials sinapomòrfics amb els grans simis i a la retenció d'alguns trets kenyapitecins (possibles ancestres dels homínids) (Moyà-solà et al., 2004, 2009b; Alba et al., 2010a). *Chororapithecus* i *Nakalapithecus* han sigut relacionats pels propis descobridors amb els goril·les i *Ouranopithecus* respectivament (Kunimatsu et al., 2007; Suwa et al., 2007), i *Samburupithecus* amb el grup dels grans simis africans i humans (Ishida & Pickford, 1997). Doncs, és necessària una mostra fòssil més àmplia per extreure unes interpretacions finals, no només incloent noves troballes encara per descobrir, sinó aquelles que estan disponibles en col·leccions osteològiques però no són accessibles.

6.3. Topografia dental

6.3.1. Influència del desgast en la topografia dental

L'estudi de la morfologia funcional dental en diverses espècies de primats ha permès establir una relació entre els trets oclusals de les molars amb les dietes de

vàries espècies de primats tan actuals com fòssils (Kay, 1978; Ungar & Kay, 1995; Boyer, 2008; Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). No obstant, la gran majoria d'aquests estudis han emprat dents sense desgast. S'ha de tenir en compte que el grau variable de desgast dental produït per la interacció amb els aliments pot emascarar les relacions reals entre dieta i morfologia, essent d'especial rellevància quan s'inclouen espècimens fòssils amb diferent grau de desgast (Dennis et al., 2004). Molts estudis han demostrat que, malgrat el desgast dental, les característiques topogràfiques de les molars de les espècies de primats es mantenen, sempre i quan es comparin graus de desgast similars (M'Kirera & Ungar, 2003; Ungar & M'Kirera, 2003; Ulhaas et al., 2004; Merceron et al., 2006; Bunn & Ungar, 2009; Klukkert et al., 2012). Tot i així, abans d'extreure conclusions finals és necessari determinar el grau d'influència d'aquesta covariable en la mostra d'estudi. Els resultats obtinguts de les regressions lineals (Taula 27) i l'anàlisi de la variància (Taula 28) demostren que el diferent grau de desgast de la mostra emprada, mesurat quantitativament a partir del PED, no emmascara els trets característics de cadascuna de les espècies emprades. En altres paraules, es poden comparar les espècies de grans simis i *Mandrillus sphinx* en diferents estadis de desgast, sempre i quan es trobin en el mateix rang de desgast i aquest no sigui extrem, i obtenir els mateixos resultats. Aquest fet no només permet caracteritzar els trets topogràfics de les molars inferiors de les espècies actuals a partir de les variables CRI i OPCR, sinó també emprar mostres més àmplies amb diferent grau de desgast i estudiar la topografia dental de les espècies fòssils independentment d'aquest.

S'ha de tenir en compte, però, que malgrat que els valors de les variables topogràfiques disminueixen a mesura que augmenta el desgast, aquesta relació no és significativa (Taula 27). No obstant, només s'ha emprat una mostra afitada on el rang del desgast no superava el 12% i, per tant, no es poden extreure conclusions generalitzades de com es comporten les variables topogràfiques quan el desgast supera aquest rang en les espècies de grans simis i *Mandrillus sphinx*. Dennis et al. (2004) van observar que en mones udoladores (*Alouatta palliata*) es

produïa una disminució del relleu oclusal a mesura que es desgastava la dent. Altres autors van trobar la mateixa relació en goril·les, ximpanzés i altres espècies de cercopitècids (M'Kirera & Ungar, 2003; Ungar & M'Kirera 2003; Bunn & Ungar, 2009). A més, van observar com el relleu oclusal augmentava en dents extremadament desgastades degut a les noves conques que es formaven (M'Kirera & Ungar, 2003). S'ha demostrat també en estudis de poblacions de primats actuals com el desgast disminueix el relleu oclusal de manera significativa però manté la seva funcionalitat i l'eficiència mecànica de les dents al llarg de la vida de l'individu, tant en sifaques (*Propithecus edwardsi*), com en goril·les de muntanya (*Gorilla beringei beringei*) (King et al., 2005; Glowacka et al., 2013). En papions (*Papio cynocephalus*) i mandrils (*Mandrillus sphinx*), tot i caracteritzar-se per diferents graus de desgast degut als diferents tipus de dieta i composició del sòl de l'hàbitat on viuen (Galbany et al., 2014), aquesta funcionalitat també es manté malgrat el desgast i els hi permet continuar essent mecànicament eficients per processar aliments específics. Concretament, les seves molars desgastades presenten un relleu dental baix que els hi permet ser mecànicament més eficients per processar objectes durs degut a una distribució més uniforme de les forces oclusals (Kay, 1981; Ungar, 2005). Doncs, l'estudi de mostres molt més àmplies de poblacions de primats vius, amb sèries de desgast i altres variables conegudes, com la composició del sòl de l'hàbitat on viuen, permetrà conèixer com afecta el desgast en les diferents variables topogràfiques estudiades i, per tant, a la funcionalitat dental.

6.3.2. Anàlisis de les variables topogràfiques

a. Diferències entre M_1 i M_2

La major part dels estudis que han analitzat la topografia dental de les molars de diferents espècies de primats s'han centrat en la segona molar inferior (e.g., Ungar & M'Kirera, 2003; Merceron et al., 2006; Boyer, 2008; Bunn et al., 2011; Whinchester et al., 2014) i només un en la primera i segona molar en primats cercopitecoïdeus (Bunn & Ungar, 2009). Aquests autors van estudiar la topografia dental de les molars de quatre espècies de cercopitècids i van observar

que la informació proporcionada per les dues molars és diferent i que, per tant, no són directament comparables. Els resultats de l'anàlisi topogràfica del present treball corrobora aquesta conclusió en espècies d'hominoïdeus i *Mandrillus sphinx*, en la mateixa línia que les anàlisis filogenètiques anteriors. Tot i que ambdues molars presenten diferències significatives entre el CRI de les diferents espècies (Taula 29) i aquesta no presenta correlacions significatives amb la dieta (Taula 30), els tests *post-hoc* mostren significacions diferents entre ambdues molars (Taula 29): únicament coincideixen en diferenciar *Pongo pygmaeus* de *Gorilla gorilla* i les espècies fòssils *Hispanopithecus laietanus* i *Rudapithecus hungaricus*. També coincideixen en caracteritzar *Pongo pygmaeus* amb els valors més baixos de CRI de tota la mostra i *Hispanopithecus laietanus* i *Rudapithecus hungaricus* amb valors elevats. És a dir, que caracteritzen els extrems del relleu de la corona dental de la mateixa manera però no les posicions intermèdies. No obstant, únicament M₂ proporciona diferències significatives dels valors d'OPCR de les diferents espècies emprades. Aquests resultats concorden amb els de les relacions morfomètriques de les espècies catarrhins (Fig. 50): mentre M₁ agrupa les espècies per afinitats filogenètiques a nivells taxonòmics superiors, M₂ és incapaç de fer-ho i es regeix per altres factors, com és, en aquest cas, la dieta (desenvolupat en apartats posteriors).

b. CRI i dieta

La topografia oclusal de les molars inferiors ha demostrat diferenciar grans categories alimentàries en diferents espècies de primats (Kay & Covert, 1984; Anthony & Kay, 1993; Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1998; M'Kirera & Ungar, 2003; Dennis et al., 2004; Ulhaas et al., 2004; King et al., 2005; Merceron et al., 2006; Boyer, 2008; Bunn & Ungar, 2009; Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012; Wilson et al., 2012; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). Tot i així, el bagatge filogenètic juga un paper important en la manifestació de les adaptacions (Kay & Ungar, 1997). Per exemple, estudis del *shearing quotient* (SQ) demostren que els hominoïdeus, cercopitecoïdeus i platirrins folívors presenten valors més alts que els frugívors en cadascun dels grups esmenats. No obstant,

els cercopitecoïdeus presenten crestes relativament més llargues que els hominoïdeus, i aquests al mateix temps, més llargues que els platirrins (Kay & Covert, 1984). Whinchester et al. (2014) va observar que el CRI era relativament inefectiu en predir dietes quan incloïa platirrins i prosimis en la mateixa mostra. Per tant, com que la filogènia determina el punt de partida per la morfologia, s'ha d'anar amb precaució quan s'interpreta la dieta de les espècies fòssils a partir de la mostra de comparació d'espècies actuals escollida (Teaford & Ungar, 2007; Whinchester et al., 2014).

La significació funcional del CRI encara no està del tot aclarida (Boyer et al., 2010). Hi ha dues possibles raons per augmentar el CRI: 1) millorar l'habilitat de la superfície dental per fragmentar els aliments, tals com incrementar l'altura de les cúspides o la longitud de les crestes (Evans & Sanson, 1998), i 2) incrementar la resistència al desgast proporcionant més quantitat de superfície per desgastar, com per exemple cúspides també més altes o la hipsodòncia (Boyer et al., 2010). En general, les espècies més folívores i insectívores presenten valors de CRI alts, seguit d'omnívors, frugívors i espècies que ingereixen aliments durs (Boyer, 2008; Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). Els resultats de CRI per ambdues molars de *Mandrillus sphinx* el situen en valors intermedis en M_1 i en els valors més alts en M_2 , malgrat que per la seva dieta basada en aliments relativament durs (Lahm, 1986; Tutin et al., 1997) s'esperaven els valors més baixos. Aquesta discordança pot ser deguda al bagatge filogenètic, observat en altres variables topogràfiques (Kay & Covert, 1984), i, com a conseqüència, derivat de la seva morfologia bilofodonta. La inclusió de més espècies i número de mostra d'espècies de cercopitecoïdeus permetria confirmar aquesta hipòtesi i determinar si les espècies de cercopitecoïdeus presenten generalment valors de CRI més elevats que les espècies Hominoidea.

Per una altra banda, malgrat que en altres espècies de primats el CRI (calculat incloent tota la corona dental) ha permès diferenciar grans categories alimentàries (Boyer, 2008; Boyer et al., 2010; Bunn et al., 2011; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014), en la mostra d'hominoïdeus i cercopitecoïdeus

escollida aquesta diferenciació no s'ha observat. Altres estudis que analitzen la topografia dental a partir del relleu oclusal de M_2 mitjançant metodologies lleugerament diferents¹ o amb SQ (Kay, 1978) en gorilles, ximpanzés i orangutans, han trobat diferències del relleu i pendent oclusal relacionades amb grans categories alimentàries (Ungar & Kay, 1995; M'Kirera & Ungar, 2003; Ungar & M'Kirera, 2003; Merceron et al., 2006). Malgrat que aquests estudis no analitzen la relació directa entre el grau de folivorisme/frugivorisme de les dietes dels grans simis, conclouen que les espècies més folívores (en la seva mostra és l'espècie *Gorilla gorilla*), es caracteritzen per relleus oclusals significativament superiors al de les espècies més frugívores, *Pan troglodytes troglodytes* i *Pongo pygmaeus*. No obstant, no van trobar diferències significatives entre *Pan* i *Pongo*, presentant aquest últim un relleu oclusal lleugerament superior al primer. Si només tenim en compte aquestes espècies de la present mostra, aquests resultats coincideixen en l'anàlisi de CRI de M_1 on els valors de *Gorilla gorilla* són significativament més elevats que *Pan troglodytes schweinfurthii* i *Pongo pygmaeus*. A més, aquests últims no són significativament diferents entre ells tot i que, en aquest cas, *Pan troglodytes schweinfurthii* presenta valors de CRI lleugerament superiors a *Pongo pygmaeus*. Si es compara amb la mateixa molar, M_2 , aquests resultats ja no coincideixen: encara que *Gorilla gorilla* presenta valors de CRI superiors a *Pan troglodytes schweinfurthii* i *Pongo pygmaeus*, aquests únicament són significatius amb el gran simi asiàtic. Si tenim en compte la resta d'espècies d'homínids actuals emprats en el present treball, la relació entre espècies folívores i CRI elevat ja no es compleix. Per la M_1 , tot i que les espècies de *Gorilla*, en general més folívores (en termes de percentatge), presenten valors més elevats de CRI que les espècies frugívores d'altres gèneres (Fig. 53), entre elles aquesta relació no existeix: *Gorilla gorilla*, l'espècie amb menys folivorisme entre les espècies de *Gorilla*, és la que presenta els valors més elevats comparat amb *Gorilla beringei beringei*, categoritzat com a folívor

¹ La metodologia emprada per aquests autors consisteix en calcular el relleu oclusal a partir del pla oclusal de la dent que queda per sobre del punt més baix de la conca central (Ungar & Williamson, 2000) de manera que només es caracteritza el relleu de les cúspides, a diferència del mètode de CRI emprat en aquest treball on s'inclou tota la corona dental (Boyer, 2008; Boyer et al., 2010; Bunn et al., 2011; Ledogar et al., 2011; Whinchester et al., 2014).

extrem (Conklin-Brittain et al., 2001). Aquestes diferències, però no són significatives. Aquesta relació tampoc no es compleix per a la M_2 , on *Gorilla gorilla* encapçala de nou els valors de CRI i *Gorilla beringei beringei* i *Gorilla beringei graueri* presenten valors similars o inferiors a les espècies *Pan troglodytes schweinfurthii* i *Pongo pygmaeus* respectivament (Fig. 54). Tot i així, aquestes diferències són únicament significatives entre els valors de CRI de *Gorilla gorilla* i *Gorilla beringei graueri* per la M_2 . Aquestes diferències amb els resultats d'estudis previs poden ser degudes a la metodologia emprada que, tot i caracteritzar el relleu oclusal de les molars, només inclouen informació de les cúspides. A més, les anàlisis de regressions multivariants entre el grau de folivorisme/frugivorisme i CRI en M_1 i M_2 demostren que no hi ha una correlació significativa entre la dieta i aquesta variable per a la mostra emprada en aquest treball (Taula 30).

També s'ha suggerit que els aliments de baixa qualitat nutricional que s'ingereixen quan els aliments preferents no estan disponibles a la natura, els aliments clau o *fallback*, influeixen en les especialitzacions morfològiques de les dents, entre d'altres aspectes (Teaford & Ungar, 2007; Harrison & Marshall, 2011). Quan baixa la disponibilitat de fruits, *Gorilla gorilla* pot alimentar-se de plantes herbàcies de la mateixa manera que ho fa *Gorilla beringei beringei* durant tot l'any (Tutin & Fernandez, 1993). Per tant, les espècies que depenen més d'aquests recursos en èpoques d'escassetat, han d'estar adaptats morfològicament per processar aquests aliments. Com apuntava Kinzey (1978), la morfologia dental és un reflex no només dels aliments predilectes, sinó dels que s'ingereixen menys habitualment en períodes crítics per a la supervivència de l'individu. Aquesta hipòtesi pot explicar els elevats relleus dentals presents en *Gorilla gorilla* respecte a les altres espècies de *Gorilla*, aparentment més folívores.

Per tant, tot i que CRI presenta diferències significatives en les dues molars, les relacions entre dieta i CRI és problemàtica. Potser, la categorització tradicional de les dietes en folívora/frugívora/omnívora no expliquen les diferències entre les espècies. Segurament el CRI respon a altres factors tals com

les propietats mecàniques dels aliments i al seu processament (Whinchester et al., 2014); o bé, com apunta Godfrey et al. (2012), els recursos ingerits per una espècie actual poden no ser els aliments pels quals les seves dents estan adaptades a processar. Es tractaria doncs del reflex d'un canvi en el comportament alimentari tan ràpid que l'evolució no ha tingut temps a remodelar la forma de la dent. Està clar, doncs, que la metodologia i la mostra emprada no permeten relacionar el CRI i dieta de forma clara.

c. OPCR i dieta

En general, la complexitat dental s'ha relacionat amb el grau de resistència dels aliments: dents amb una superfície oclusal complexa (valors elevats d'OPCR) estan adaptats a consumir aliments durs i difícils de processar, com la quitina dels insectes o la cel·lulosa de les fulles (Evans et al., 2007; Boyer et al., 2010; Godfrey et al., 2012). Per tant, aquest tipus d'aliments necessita una superfície complexa amb múltiples "eines" per ser trinxat i trossejat abans de ser ingerit (Evans et al., 2007). Alguns autors, han suggerit que l'OPCR, com aproximació de la complexitat dental, és una mesura directa de la funcionalitat dental en animals amb dietes fibroses, tals com els folívors (Boyer et al., 2010). Estudis de la complexitat dental en lèmurs (Godfrey et al., 2012) han trobat diferències significatives entre les espècies folívores i les frugívores/omnívores i una relació amb el grau de folivoria en espècies fòssils de plesiadàpids (Boyer et al., 2010). Aquests autors suggereixen que la forma dental no respon únicament a les propietats mecàniques dels aliments consumits, sinó també a les necessitats energètiques i al metabolisme dels animals: certs aliments requereixen una major reducció abans de ser ingerits per tal de maximitzar el seu valor nutricional. Per contra, l'anàlisi d'OPCR en espècies d'estrepsirins no distingeix entre folívors i insectívors (Bunn et al., 2011), suggerint que aquesta variable no garanteix discernir entre diferents dietes que requereixen el mateix grau de complexitat (Boyer et al., 2010). Per una altra banda, s'ha demostrat que valors alts de complexitat dental poden ser el reflex de la presència de crenulacions a la cara oclusal de la dent en espècies de primats pitecins especialitzats en el consum de

llavors durs i resistents (Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). Això significa que valors alts de la complexitat dental no tenen una única associació funcional, sinó que poden ser deguts tant a l'augment de crestes i superfícies tallants com per la presència de crenulacions de l'esmalt a la cara oclusal de la dent.

Els resultats del present treball indiquen que existeixen diferències significatives entre els valors de la complexitat dental (OPCR) de les espècies i que aquestes diferències presenten una correlació significativa amb el percentatge de folivoria en la dieta per la M₂ (Taula 30 i Fig. 52), com altres autors han demostrat (Boyer et al., 2010; Godfrey et al., 2012). En general, les espècies més folívores, *Gorilla beringei graueri* i *Gorilla beringei beringei* presenten valors d'OPCR significativament diferents a les espècies de primats actuals amb percentatges de folivoria més baixos, com són *Pongo pygmaeus* i *Mandrillus sphinx*. Whinchester et al. (2014) afirmen que la complexitat dental també està relacionada amb les propietats mecàniques dels aliments. Doncs, les diferències significatives abans esmentades també es poden explicar per diferències en el grau de duresa dels aliments de les dietes. *Pongo pygmaeus* i *Mandrillus sphinx* es caracteritzen per ingerir un gran percentatge de fruits de consistència dura i llavors (Tutin et al., 1997; Conklin-Brittain et al., 2001). En general, les espècies de primats que mengen aliments durs i trencadissos tendeixen a presentar superfícies oclusals de les molars planes i amb cúspides arrodonides (Ungar, 2005) i, per tant, no requereixen molta complexitat (valors baixos d'OPCR), com en *Pongo* i *Mandrillus*. S'ha d'afegir que, tot i que *Pongo* presenta crenulacions a les superfícies oclusals de les seves molars, els valors d'OPCR es troben entre els més baixos a diferència dels valors alts d'altres espècies de primats amb la mateixa característica dental i tipus de dieta (Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014).

Els valors de les espècies amb dieta predominantment frugívora de consistència tova però amb certa dependència en estructures vegetals, com *Gorilla gorilla* i *Pan troglodytes schweifurthii*, no es diferencien significativament amb cap espècie actual de dieta coneguda (però sí amb els

fòssils, discutit en apartats posteriors). Aquesta absència de diferències pot ser deguda a que, com s'argumentava en apartats anteriors, la topografia dental també està adaptada a aquells aliments que s'ingereixen en èpoques de baixa disponibilitat de recursos predilectes, fet que explicaria que no siguin tan diferents de les espècies més folívores. En general, les subespècies de *Pan troglodytes* ingereixen una quantitat important de fulles, escorça, tija, plantes herbàcies terrestres i alguns fruits més fibrosos (Conklin-Brittain et al., 2001; Harrison & Marshall, 2011) quan els fruits més tous són escassos. El mateix succeeix en el cas de *Gorilla gorilla*, el qual incrementa la seva ingesta de plantes herbàcies terrestres i altres aliments més fibrosos (Conklin-Brittain et al., 2001; Harrison & Marshall, 2011).

Per tant, l'OPCR en la M₂ de les espècies actuals d'Hominoidea i Cercopithecoidea analitzades permet diferenciar espècies predominantment folívores amb valors alts i espècies amb dietes caracteritzades no només amb un consum baix de fulles en les seves dietes, sinó també caracteritzada per aliments durs amb valors de complexitat baixos. Aquesta significació permet inferir les dietes de les espècies de primats fòssils en relació al seu grau de folivorisme i intuir la duresa dels aliments ingerits.

d. Relació entre les variables topogràfiques CRI i OPCR

Són diversos els estudis que han combinat vàries variables topogràfiques en el mateix estudi per caracteritzar la dieta de diferents espècies de primats actuals i fòssils (Boyer et al., 2010; Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). En general, demostren que l'ús combinat d'aquestes variables és molt més efectiu que emprar cadascuna de les variables de forma separada (Bunn et al., 2011; Whinchester et al., 2014). A més, conclouen que aquestes covarien de tal manera que les espècies amb dietes folívores tendeixen a presentar valors alts per ambdues variables (Boyer et al. 2010; Whinchester et al., 2014) amb algunes excepcions (Ledogar et al., 2013).

En el present estudi aquesta relació no s'ha observat amb la mostra d'hominoïdeus i cercopitecoïdeu emprada. En primer lloc, no es pot afirmar que

aquestes dues variables covariïn en la M_1 ja que únicament el CRI presenta diferències significatives entre les espècies (Taula 29). En el cas de la M_2 , ambdues variables són significatives però només l'OPCR correlaciona amb la dieta (Taula 30 i Fig. 52). A més, solament coincideixen en diferenciar significativament *Gorilla beringei graueri* i *Mandrillus sphinx* (Taula 29) que són precisament les dues espècies amb els valors més extrems per ambdues variables (Figs. 54-56). *Gorilla beringei graueri* es caracteritza per valors alts d'OPCR, associat al grau de folivorisme en la dieta. En canvi, tot i que en altres espècies de primats el folivorisme també està associat a valors alts del relleu oclusal, *Gorilla beringei graueri* es caracteritza per valors baixos de CRI. En l'altre extrem, *Mandrillus sphinx* es caracteritza per valors de complexitat baixos i CRI alts. Els valors de la complexitat s'associen al baix percentatge de folivoria en la seva dieta i una proporció important d'objectes durs. En canvi el relleu oclusal es relaciona amb el seu bagatge filogenètic ja que, malgrat que *Pongo pygmaeus* presenta el mateix tipus de dieta, es caracteritza per valors baixos de relleu oclusal, confirmant que la morfologia bilofodonta de les molars resulta en valors més alts per les corones dentals. La resta de les espècies actuals amb valors intermedis d'OPCR presenten certa variabilitat en els valors de CRI (Fig. 56). Les espècies relativament més frugívores, *Gorilla gorilla* i *Pan troglodytes schweinfurthii*, presenten topografies intermèdies entre la folivoria extrema i la reduïda, tot i que els valors d'OPCR s'acosten més al de dietes folívores per la dependència d'aquests recursos en èpoques d'escassetat. Els valors de CRI, tot i ser intermedis entre els dos extrems, són superiors als de *Pongo pygmaeus* en concordança amb els autors que suggereixen que la dieta basada en objectes durs presenta relleus oclusals més baixos (Ledogar et al., 2013). Els valors de complexitat de *Pongo*, però, no coincideixen amb els mateixos autors, ja que s'esperaven valors superiors degut a la presència de crenulacions, però sí concorden amb una dieta amb percentatges de folivoria baixos. Els valors de *Gorilla beringei beringei*, folívor extrem, són difícils d'interpretar ja que s'esperava que presentés valors superiors a *Gorilla beringei graueri* per ambdues variables.

Doncs, tot i que existeix una relació entre els trets oclusals i una categorització àmplia dels règims alimentaris de les espècies de primats (Bunn & Ungar, 2009), com s'ha demostrat en la correlació de la complexitat dental i el grau de folivoria de les dietes de les espècies de la present mostra, aquesta no sembla covariar amb el relleu de la corona dental de les mateixes. S'ha suggerit que la manca de diferències significatives en les variables topogràfiques entre les espècies d'una mateixa categoria alimentària és el reflex d'una limitació en la resolució d'aquestes tècniques per detectar variacions subtils de la dieta, és a dir, variacions en el percentatge dels ítems principals (Bunn & Ungar, 2009). Per tant, les relacions entre aquestes dues variables per la present mostra s'han d'analitzar amb precaució a falta d'una millor interpretació del CRI.

6.3.3. Dietes dels espècimens fòssils

Les adaptacions alimentàries han sigut considerades significativament importants per entendre la dispersió dels hominoïdeus africans cap al continent euroasiàtic i les seves posteriors radiacions (Alba et al., 2010; Alba, 2012; DeMiguel et al., 2014). S'ha proposat que les cúspides arrodonides de les molars i l'esmalt prim de *Dryopithecus fontani*, *Hispanopithecus laietanus* i *Rudapithecus hungaricus* recorden a la morfologia dental de les espècies predominantment frugívores (Kay & Ungar, 1997; Alba et al., 2010a; Fleagle, 2013). Anàlisis del SQ suggereixen que aquestes espècies haurien consumit fruits tous, ja que presenten longituds de les crestes similars a les que tenen espècies frugívores actuals d'Hominoidea com els gibons i els ximpanzés, sense les especialitzacions típiques d'extrema folivoria o d'aliments durs (Ungar & Kay, 1995). S'ha suggerit que les molars amb esmalt prim de *Dryopithecus fontani* podrien haver sigut una estratègia diferent capaç de fer front a fruits durs sense la necessitat de presentar molars amb esmalt gruixut com en el cas d'alguns pitecins (Alba et al., 2010a), els quals utilitzen la dentició anterior per trencar els aliments durs i la posterior (les molars d'esmalt prim) per processar els aliments més tous (Martin et al., 2003). Anàlisis de la forma de les incisives (Deane et al., 2013) i de les dimensions mandibulars (Pitirri et al., 2009) en *Rudapithecus hungaricus*

confirmen aquesta hipòtesi, revelant el paper de la dentició anterior en el processament d'aliments durs en períodes de baixa disponibilitat de fruits suculents. La morfologia general de les dents i el gruix de l'esmalt dental s'ha considerat indicadors tan de les adaptacions alimentàries com de restriccions filogenètiques, de tal manera que ambdues són molt més informatives sobre què podien menjar les espècies fòssils en comptes del que realment menjaven (Grine et al., 2012). A més, tant la morfologia com el gruix dental s'han considerat un reflex d'algunes especialitzacions morfològiques per fer front a períodes d'escassetat de recursos habituals (Kinzey, 1978; Robinson & Wilson, 1998; Teaford & Ungar, 2007; Harrison & Marshall, 2011). Per exemple, s'ha suggerit que primats amb un gruix d'esmalt dental considerable és el resultat de consumir objectes de consistència dura com a aliments *fallback* durant les èpoques d'escassetat (Lambert et al., 2004). No obstant, la presència d'un esmalt gruixut no és conseqüència únicament d'aquest consum puntual, sinó que també es pot considerar una adaptació a un consum d'aliments durs durant totes les èpoques de l'any (McGraw et al., 2014).

Els estudis de microestriació dental proporcionen una evidència directa de l'abrasivitat de la dieta, i, per tant, permeten determinar quins aliments ingerien potencialment (Teaford & Ungar, 2007). Estudis del patró de la microestriació dental vestibular han demostrat que *Hispanopithecus laietanus* podria haver consumit recursos tròfics abrasius, tals com plantes herbàcies, fulles, medul·les i escorces, així com també fruites suculentes associades a períodes estacionals, com ho fan *Gorilla gorilla gorilla* (Galbany et al., 2005). No obstant, anàlisis del patró de microestriació oclusal indiquen que *Hispanopithecus*, *Rudapithecus* i *Dryopithecus* haurien presentat no només una dieta basada en fruits tous (Ungar 1996, 1998), sinó una dieta intermèdia sense cap espècie anàloga actual en la que incloïa també aliments de consistència dura consumits en períodes d'escassetat (DeMiguel, 2014). Tan les propostes de dieta fibrosa abrasiva (Galbany et al., 2005) com la basada en aliments durs (Deane et al., 2013; DeMiguel, 2014) emprats com a aliments *fallback*, concorda amb les reconstruccions de l'hàbitat d'aquestes espècies format per boscos humits i molt densos amb algunes àrees

més obertes i àrides que començaven a aparèixer per Àsia Menor i l'Est d'Europa (Eronen & Rook, 2004; Merceron et al., 2007; Marmi et al., 2012). A més, les hipoplàsies lineals de l'esmalt dental observades en la dentició anterior d'*Hispanopithecus laietanus* (Eastham et al., 2009) indiquen que haurien patit episodis periòdics de malnutrició com a conseqüència de les fluctuacions estacionals en l'abundància de recursos habituals (Eastham et al., 2009; Marmi et al., 2012), suggerint, per tant, que haurien consumit altres tipus d'aliments *fallback* durant l'estació desfavorable (DeMiguel et al., 2014).

Pel que fa als resultats obtinguts en el present estudi, els resultats de l'anàlisi topogràfica de la M₂ (Fig. 56) indiquen que *Rudapithecus* i *Hispanopithecus* no s'assemblen a cap tipus de topografia present en les espècies actuals. Es caracteritzen per valors d'OPCR molt baixos en comparació a les espècies actuals, suggerint que la seva morfologia dental no estava adaptada a consumir grans quantitats de fulles. A més, ambdues espècies únicament no presenten diferències significatives en els valors d'OPCR amb les espècies consumidores d'aliments durs *Pongo pygmaeus* i *Mandrillus sphinx* (Taula 29), indicant, doncs, una adaptació a aquest tipus d'aliment en períodes estacionals, així com altres autors han suggerit (Alba et al., 2010a; Deane et al., 2013; DeMiguel et al., 2014). Per contra, sí que presenten valors de CRI significativament diferents a *Pongo pygmaeus*. A falta d'una interpretació clara del relleu de la corona dental en hominoïdeus, les diferències poden ser degudes a un bagatge filogenètic com en el cas de *Mandrillus sphinx*, o bé a una especialització alimentària diferent a qualsevol espècie Hominoidea actual (DeMiguel et al., 2014). *Dryopithecus fontani* presenta característiques topogràfiques (OPCR i CRI) similars a les de *Pongo pygmaeus* (Fig. 56), suggerint una dieta basada en fruits i llavors de consistència dura al llarg de tot l'any (Vogel et al., 2008; Alba et al., 2010a; DeMiguel et al., 2014) i baix percentatge de folivoria.

Segons anàlisis de la morfologia cranio-dental i microestriació oclusal, s'ha proposat *Oreopithecus bambolii* com a folívor extrem (Salazay & Delson, 1979; Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996; Carnieri & Mallegni, 2003; Williams, 2008), amb una dieta similar a la d'algunes espècies de colobins. Per contra, estudis més

recents del patró de microestriació dental, tant vestibular com oclusal, interpreten *Oreopithecus* com a frugívor eclèctic, amb una dieta molt versàtil que li hauria permès explotar altres recursos tals com aliments més fibrosos de les plantes i objectes més durs (Galbany et al., 2005; Williams, 2013; DeMiguel et al., 2014). Els resultats del present treball semblen confirmar aquesta darrera hipòtesi. Els baixos valors de complexitat dental (similars a *Rudapithecus* i *Hispanopithecus*) indiquen que *Oreopithecus* no es pot considerar un folívor extrem, tal i com s'havia suggerit (Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996). A més, presenta diferències significatives d'OPCR per M₂ amb les espècies folívores *Gorilla beringei* i *Gorilla beringei graueri* (Taula 29). No obstant, no es diferencia significativament de *Pan troglodytes schweinfurthii*, predominantment frugívor, de *Gorilla gorilla* de dieta mitxa (frugívor/folívor), ni de *Pongo pygmaeus* i *Mandrillus sphinx* consumidors d'aliments durs. Per tant, segons aquests resultats es pot interpretar que la morfologia de la M₂ d'*Oreopithecus* està adaptada a una dieta frugívora tan d'aliments durs com tous. Els valors alts de CRI, similars a *Mandrillus sphinx* semblen indicar també influències filogenètiques. No obstant, també s'ha suggerit que el seu alt relleu dental recorda a la dels suïds omnívors, família de mamífers que inclou animals com el porc (Moyà-Solà & Köhler, 1997; Alba et al., 2001), en concordança amb els valors de microestriació oclusal (DeMiguel et al., 2014).

En resum, la topografia dental de les espècies d'hominoïdeus fòssils indiquen que estaven adaptades a diferents graus de frugívorisme i, sobretot, a fer front als períodes d'escassetat de recursos amb aliments durs. Segons anàlisis de microestriació dental (Galbany et al., 2005; Williams, 2013; DeMiguel et al., 2014), *Rudapithecus hungaricus*, *Hispanopithecus laietanus* i *Oreopithecus bambolii* haurien consumit aliments més abrasius i durs en períodes de baixa disponibilitat de fruits tous com a conseqüència dels períodes estacionals i *Dryopithecus*, a més, ho hauria fet al llarg de tot l'any. Aquestes espècies al estar especialitzades en un nínxol tròfic específic i no estar adaptades a una dieta predominantment folívora, va provocar que fracassessin quan es produïren els canvis climàtics i ambientals cap a una estacionalitat més marcada al final del

Miocè. S'ha suggerit que la vulnerabilitat del grans simis als canvis ambientals i, per tant, del seu hàbitat, no s'han d'atribuir a una preferència al frugivorisme, sinó a una adaptació especialitzada a un nínxol ecològic concret (DeMiguel et al., 2014).

6.4. Síntesi

En general, les anàlisis realitzades en aquesta Tesi han demostrat que, en primer lloc, la metodologia juga un paper important a l'hora d'estudiar les característiques morfològiques de les molars inferiors de les espècies de catarrins. L'estudi de la morfologia dental a partir de la caracterització dels contorns a través de l'EFA de les espècies d'hominoïdeus ha mostrat baixos errors de medició tant a nivell intra-observador com inter-observador en la M_2 , indicant que les afinitats filogenètiques establertes dels espècimens entre diferents observacions són les mateixes i que, per tant, es poden comparar els resultats entre investigadors. No obstant, aquestes relacions entre els hominoïdeus no van més enllà dels nivells taxonòmics de Superfamília en la M_2 , es a dir, que l'anàlisi del contorn dental a partir d'EFA no permet agrupar les espècies d'hominoïdeus i cercopitecoïdeus per Famílies i Subfamílies, respectivament.

L'anàlisi de la morfologia dental de les molars inferiors d'hominoïdeus també està influenciada pel tipus de metodologia emprada i els trets morfològics caracteritzats, així com ho demostra la comparació de diferents tècniques, tant entre sèries de Fourier polar i el·líptica, com les metodologies de Morfometria Geomètrica de landmarks i semilandmarks. El mètode d'EFA permet discriminar i classificar correctament les espècies d'Hominoidea. No obstant, no permet incloure trets biològicament més significatius més enllà del contorn de la corona dental. Els mètodes de landmarks i semilandmarks, en canvi, permeten caracteritzar significativament la variabilitat de la mostra emprada incloent trets del perímetre i la corona dental a més de discriminar amb percentatges alts de classificació correcta les espècies d'Hominoidea. La descripció de la morfologia dental dels hominoïdeus emprant únicament landmarks, però, permet optimitzar

el temps de digitalització de punts i evita la controvèrsia vers l'ús del mètode de semilandmarks.

En segon lloc, aquesta Tesi ha demostrat que la morfologia dental de M_1 i M_2 de primats catarrins està influenciada tant per factors filogenètics com tròfics. La morfologia de les molars, caracteritzada a partir de la configuració de 12 landmarks en 2D, presenta una senyal filogenètica elevada a nivells taxonòmics superiors (Superfamília), reflex de la reorganització de les cúspides a la cara oclusal de les molars deguda a l'absència de l'hipoconúlid en els cercopitecoïdeus i presència en hominoïdeus. A més, l'anàlisi morfomètric 2D permet agrupar les espècies de catarrins actuals en arbres filogenètics per afinitats taxonòmiques fins al nivell de Família, en els hominoïdeus, i a nivell de Subfamília en els cercopitecoïdeus. Les afinitats morfològiques de les dues molars, però, expliquen diferents tipus de relacions entre espècies de la mateixa Superfamília, a més d'aportar informació diferent entre cercopitecoïdeus i hominoïdeus. En general, les anàlisis de la morfologia dental en 2D indiquen que la M_1 es mostra com una estructura útil per establir relacions filogenètiques, mentre que la M_2 reflexa un compromís entre filogènia i ecologia tròfica de les espècies, com ho demostra l'existència d'una correlació significativa de la morfologia de la M_2 amb la dieta en les espècies de catarrins i les anàlisis de topografia dental.

En relació a aquestes últimes, el diferent grau de desgast de la mostra emprada, mesurat quantitativament a partir del PED, ha demostrat no emmascarar els trets topogràfics característics de cadascuna de les espècies, fet que permet incloure espècies fòssils en l'anàlisi topogràfic de les molars. No obstant, la informació topogràfica proporcionada i les diferències significatives obtingudes entre les espècies de les dues molars inferiors són, en la mateixa línia que les anàlisis morfològiques, diferents i, per tant, no són directament comparables. Les dues variables topogràfiques de relleu (CRI) i complexitat dental (OPCR) no mostren una relació clara entre elles en la mostra d'hominoïdeus i cercopitecoïdeu emprada, considerant-les, per tant, variables independents per aquesta anàlisi. El CRI, tot i presentar diferències significatives

entre les espècies, no mostra una correlació significativa amb la dieta de les espècies emprades per ambdues molars, malgrat que sí que ho fa en altres espècies de primats i, per tant, no permet diferenciar grans categories alimentàries per la mostra escollida. En canvi l'OPCR de M_2 sí que presenta diferències significatives entre les espècies i està associat a una correlació significativa amb el percentatge de folivoria en la dieta i al grau de duresa dels aliments.

L'anàlisi dels factors que afecten la morfologia dental (filogènia i ecologia tròfica) i explica les relacions entre les espècies de catarrins actuals, permet analitzar i entendre les relacions de les espècies fòssils amb les actuals. La inclusió de les espècies fòssils en l'anàlisi de la morfologia de les molars inferiors ha demostrat alterar les relacions filogenètiques entre les espècies actuals tant del grup dels hominoïdeus com dels cercopitecoïdeus. Aquesta inclusió, a més, augmenta la variabilitat del grup i modifica les interpretacions filogenètiques entre els membres del grup. En relació a les afinitats entre les espècies actuals i fòssils, l'anàlisi morfomètric de les molars inferiors permet agrupar les tres Superfamílies de catarrins per separat en els arbres filogenètics obtinguts. Els pliopitecoïdeus s'agrupen com a grup monofilètic, on *Pliopithecus* i *Anapithecus* es troben més propers que *Barberapithecus* per ambdues molars. El colobí fòssil *Mesopithecus* s'agrupa amb les espècies de cercopitecoïdeus per les dues molars i és en l'anàlisi de M_2 on s'agrupa amb les espècies de colobins actuals. Respecte els hominoïdeus fòssils, la morfologia dental d'*Oreopithecus* el situa com a hominoïdeu basal abans de la separació dels hilobàtids per ambdues molars. En el cas dels dryopitecins, la morfologia dental de les seves M_1 presenta afinitats amb el grup dels grans simis actuals (Hominidae), en concordança amb altres autors. No obstant, aquests no s'agrupen com a grup taxonòmic separat dels homínids actuals. El pongí fòssil *Sivapithecus* no s'agrupa amb *Pongo* com era d'esperar i la relació establerta entre aquesta espècie i *Ouranopithecus* per l'anàlisi de la M_1 segurament és conseqüència d'una associació homoplàsica. Els resultats filogenètics obtinguts a partir de la mostra utilitzada recolzen la hipòtesi de l'origen eurasiàtic de la Família Hominidae i una posterior dispersió dels

ancestres dels hominins cap a Àfrica. No obstant, els resultats obtinguts no permeten considerar amb certesa que aquests ancestres (dryopitecins) ja fossin hominins.

Finalment, els resultats de l'anàlisi de la topografia dental de les espècies d'hominoïdeus fòssils indiquen que aquestes estaven adaptades a diferents graus de frugivorisme i, sobretot, a fer front als períodes d'escassetat de recursos amb aliments durs. La morfologia oclusal de la M₂ dels dryopitecins *Rudapithecus hungaricus* i *Hispanopithecus laietanus* estaria adaptada a un consum baix de fulles al llarg de tot l'any i d'aliments durs en els períodes d'escassetat. *Dryopithecus fontani* presentava una topografia adaptada a una dieta basada en fruits i llavors de consistència dura i baix percentatge de folivoria al llarg de tot l'any. En canvi, la morfologia oclusal d'*Oreopithecus bambolii* indica que estava adaptada a una dieta frugívora, tan d'aliments durs com tous, i no a la folivoria extrema que altres autors consideren.

6.5. Perspectives de futur: noves anàlisis i noves tècniques

En Ciència es repeteix sempre el mateix patró: les noves respostes generen noves preguntes i això és el que la fa atractiva. L'estudi de la morfologia de les molars de catarrins ha demostrat que les espècies de catarrins es poden agrupar segons les seves afinitats taxonòmiques: les espècies de cercopitecoïdeus per una banda i les d'hominoïdeus per l'altra. Aquesta conclusió no és nova: la presència en uns i l'absència en altres d'una cinquena cúspide, l'hipoconúlid, és un tret que els diferencia a simple vista. No obstant, no existeix cap estudi fins la data d'avui que hagi realitzat una anàlisi de la morfologia dental a partir de la tècnica de Morfometria Geomètrica de diverses espècies de catarrins en la mateixa mostra. Els resultats indiquen que, no només la morfologia de les molars diferencia les espècies per Superfamília, sinó que a més permet diferenciar les espècies en Famílies, en el cas dels hominoïdeus, i en Subfamílies en els cercopitecoïdeus.

El problema principal d'incloure totes les espècies de catarrins en una mateixa anàlisi morfomètrica és trobar els mateixos landmarks homòlegs en hominoïdeus i cercopitecoïdeus, i això passa per obviar la posició relativa de

l'hipoconúlid amb les altres cúspides i el contorn dental en la mostra d'hominoïdeus. En el present treball s'han realitzat anàlisis incloent únicament espècies de la mateixa Superfamília i han demostrat ser eficients en la separació d'aquestes pels respectius subgrups taxonòmics. No obstant, no ha sigut capaç d'agrupar les espècies per nivells taxonòmics inferiors. Com s'ha comentat, una de les possibles raons és que a nivells taxonòmics inferiors existeixen altres factors que influeixen en la morfologia dental i, per tant, en la distribució de les cúspides. La dieta és un més que possible candidat, així com indiquen les correlacions de la morfologia dental amb la dieta i les anàlisis de la topografia dental de la present Tesi. No obstant, seria interessant aprofundir en aquestes diferències en les Superfamílies per separat i caracteritzar trets exclusius de cada grup, com la cinquena cúspide en els hominoïdeus.

Aquestes noves anàlisis, però, haurien d'incloure més mostra no només d'espècies actuals (mai no és suficient), sinó d'aquelles espècies fòssils disponibles en molts museus i centres de recerca paleontològica que “no es poden emprar”. Un dels aspectes que fa gran a la Ciència (i a la vida real, perquè no) són els fruits de la col·laboració mútua entre persones amb els mateixos interessos però amb coneixements diferents. Malgrat aquest aspecte lògic i universal, en aquest món científic semblen tenir més prioritat els interessos individuals que els col·lectius. Ja que els resultats d'aquest treball indiquen que les relacions filogenètiques entre les espècies actuals es veuen modificades per la inclusió de les espècies fòssils, com més espècies fòssils es puguin incloure en l'estudi, més coneixement de la variabilitat i relacions interespecífiques del grup s'obtindrà.

La Morfometria Geomètrica és una tècnica que ha avançat al llarg dels gairebé trenta anys d'existència. Un d'aquests avenços més importants ha sigut analitzar la morfologia de les estructures en tres dimensions (Adams et al., 2013). Són molts els estudis que han emprat les tècniques de MG en 3D per analitzar la morfologia a nivell cranial i postcranial (e. g. Terhune et al., 2007; Baab, 2008; Milne et al., 2009; Sztencel-Jablonka et al., 2009; Gilbert, 2011; Arias-Martorell et al., 2012; Bello-Hellegouarch et al., 2013). En canvi, la majoria dels estudis que

analitzen la morfologia dental de les espècies a partir de les tècniques morfomètriques ho fan amb dades en dues dimensions, bàsicament per la seva practicitat, pels problemes associats a l'adquisició de dades en 3D (aparells costosos, resolució limitada amb els aparells actuals) (Adams et al., 2013) i l'escassetat de tècniques disponibles que es puguin emprar amb estructures més petites, com les dents, en 3D (Cooke, 2011). Són pocs els estudis que han emprat tècniques de MG en 3D a l'estudi de la variabilitat morfològica dental en primats. Cooke (2011) ha pogut diferenciar, a partir d'un model de landmarks en 3D, espècies de platirrins actuals amb diferent tipus de dieta, fet que els hi ha permès inferir les paleodietes d'espècies fòssils. Altres autors, han emprat les tècniques de MG en caracteritzar el tret tridimensional de la intersecció entre la dentina i l'esmalt (de l'anglès *enamel-dentine junction*, EDJ) a partir d'imatges de μ CT (*micro-computed tomography*) (Skinner et al., 2008, 2009; 2010). Aquests estudis han demostrat, no només que l'EDJ és útil per diferenciar taxonòmicament espècies i subespècies d'hominoïdeus actuals i fòssils, sinó que a més és un caràcter útil a emprar per aquells fòssils amb desgast de l'esmalt important. Per tant, l'estudi tridimensional de la variabilitat morfològica de les molars de catarrins, i en el seu defecte dels hominoïdeus i cercopitecoïdeus per separat, no només de la morfologia externa, sinó d'altres estructures com l'EDJ, ens poden aportar nous coneixements. En primer lloc, quina informació addicional ens aporta respecte l'anàlisi en 2D. En efecte, és d'esperar que el component vertical aportí informació directa de l'altura i inclinació de les cúspides i, per tant, de les diferents adaptacions als diferents tipus de dietes en hominoïdeus i cercopitecoïdeus, així com ho ha fet en platirrins (Cooke, 2011). Per una altra banda, en augmentar el número de dimensions i, per tant, aportar informació més completa de la morfologia dental, ens pot acabar d'aclarir quins són realment els factors que influeixen en la morfologia dental dels diferents grups estudiats.

L'estudi de la topografia dental ha demostrat ser útil en la caracterització dels trets oclusals de les molars de diferents espècies d'hominoïdeus i *Mandrillus sphinx*. No obstant, els resultats obtinguts en la present Tesi no coincideixen amb

altres estudis que diferencien les categories alimentàries d'altres espècies de primats a partir de les mateixes variables topogràfiques (Ulhaas et al., 2004; Boyer, 2008; Bunn & Ungar, 2009; Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012; Ledogar et al., 2013; Whichester et al., 2014). Únicament s'ha trobat una correlació entre la complexitat dental (OPCR) de la M₂ amb la dieta i, més concretament, amb el grau de folivorisme ingerit de les espècies emprades. En aquest sentit, seria interessant incloure més mostra en l'estudi de la topografia dental per aprofundir en l'anàlisi topogràfic en diferents sentits. En primer lloc, s'ha demostrat que les diferències topogràfiques trobades entre diferents grups d'espècies és degut a un bagatge filogenètic (Kay & Ungar, 1997). Per exemple, estudis del *shearing quotient* (SQ) demostren que els hominoïdeus, cercopitecoïdeus i platirrins folívors presenten valors més alts que els frugívors en cadascun dels grups esmenats. No obstant, els cercopitecoïdeus presenten crestes relativament més llargues que els hominoïdeus, i aquests al mateix temps, més llargues que els platirrins (Kay & Covert, 1984). En canvi, Whinchester et al. (2014) van observar que el CRI era relativament inefectiu en predir dietes quan incloïa platirrins i prosimis en la mateixa mostra. Per tant, augmentar la mostra d'espècies de cercopitecoïdeus seria útil per determinar si les diferències trobades entre *Mandrillus sphinx* i la resta d'hominoïdeus és degut a aquest efecte filogenètic, i si els trets topogràfics de les mateixes categories alimentàries són els mateixos malgrat les diferències filogenètiques, com succeeix en altres grups de mamífers (Evans et al., 2007). En segon lloc, aquest augment de la mostra permetria estudiar la morfologia bilofodonta del grup de cercopitecoïdeus a partir de les variables topogràfiques (CRI i OPCR) i analitzar la seva correlació amb la dieta (Ulhaas et al., 2004; Bunn & Ungar, 2009).

En relació a la topografia dental, recentment s'ha creat una altra variable topogràfica anomenada *Dirichlet normal energy* (DNE) (Bunn et al., 2011). Aquesta variable mesura la desviació de l'objecte tridimensional respecte el pla, es a dir, quantifica la curvatura de la superfície a partir dels canvis dels vectors normals (relatius a la superfície) de la superfície de la dent. Els

avantatges de la DNE és que és independent de la posició, orientació i escala inicial de l'objecte i no es basa en landmarks (Bunn et al., 2011). Són varis els

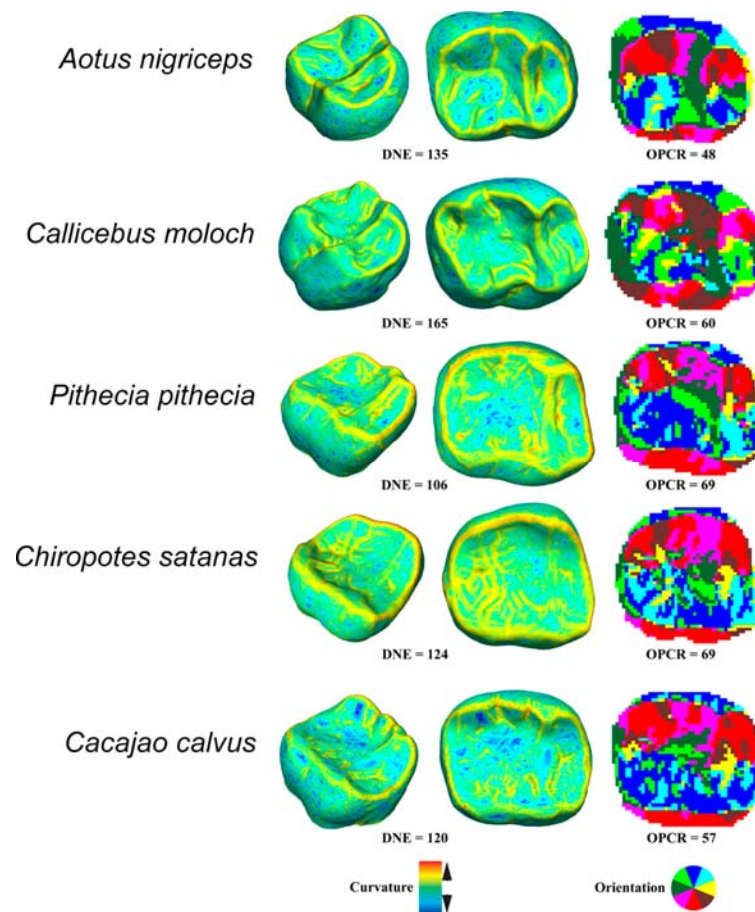
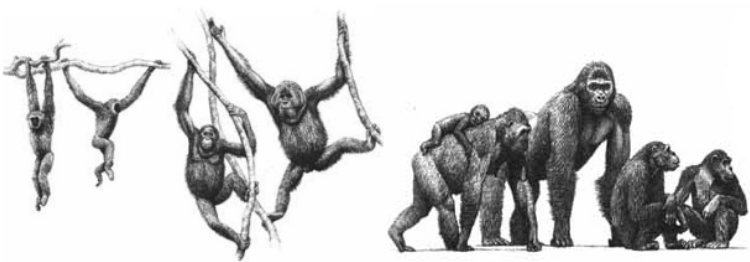


Figura 57. Anàlisi de la topografia de les segones molars inferiors de varies espècies de platirrins a partir de la *Dirichlet normal energy* (DNE) i l'*Orientation patch count rotated* (OPCR). Imatge de Ledogar et al., 2013)

estudis que han emprat aquesta variable a l'anàlisi de la morfologia dental d'espècies de primats (Bunn et al., 2011; Godfrey et al., 2012; Ledogar et al., 2013; Whinchester et al., 2014). Tots ells han demostrat que no només la DNE és útil per inferir les dietes tan d'espècies actuals com fòssils, sinó que l'ús conjunt de CRI, OPCR i DNE en la mateixa anàlisi permet fer una inferència més acurada de la dieta de les espècies. Aquesta variable encara no s'ha emprat en cap estudi de primats hominoïdeus i cercopitecoïdeus, per tant, juntament amb l'ampliació de la mostra de cercopitecoïdeus i l'aplicació conjunta de totes les variables topogràfiques permetria no només aprofundir en el coneixement de la topografia dental d'aquestes espècies, sinó fer una inferència més acurada de les espècies fòssils d'hominoïdeus i cercopitecoïdeus existents.



Conclusions

Conclusions metodològiques

- L'estudi de la morfologia de les molars d'espècies d'Hominoidea depèn del mètode emprat i dels trets morfològics caracteritzats.
- Les sèries el·líptiques de Fourier (EFA) caracteritzen únicament el contorn dental i permeten comparar els resultats entre investigadors degut als baixos errors de medició tan a nivell intra-observador com inter-observador.
- La caracterització del contorn dental a partir de l'EFA i 100 punts de contorn de les espècies actuals no permet explicar les diferències a nivells taxonòmics inferiors a Superfamília quan es comparen hominoïdeus i cercopitecoïdeus en la mateixa anàlisi. Només és capaç de mostrar les diferències interespecífiques quan la variabilitat de la mostra és baixa, és a dir, quan es comparen les espècies de la mateixa Superfamília per separat.
- L'EFA permet discriminar i classificar correctament les espècies d'Hominoidea.
- Els mètodes de landmarks i semilandmarks permeten caracteritzar significativament la variabilitat de la mostra emprada incloent trets del perímetre i la corona dental, a més de discriminar les espècies d'Hominoidea.
- La descripció de la morfologia dental dels hominoïdeus emprant únicament landmarks permet optimitzar el temps de digitalització de punts i evita la controvèrsia vers l'ús del mètode de semilandmarks.

Conclusions sobre la senyal filogenètica en les molars dels catarrins

- La senyal filogenètica elevada en la morfologia de les molars dels primats catarrins indica que aquesta es pot emprar per diferenciar les espècies filogenèticament fins al nivell de Família en hominoïdeus i Subfamília en cercopitecoïdeus.
- Les afinitats morfològiques de les dues molars expliquen diferents tipus de relacions entre espècies de la mateixa Superfamília, a més d'aportar informació diferent entre cercopitecoïdeus i hominoïdeus. En hominoïdeus, les diferències entre les Famílies estan més definides en la M_1 , mentre que en

cercopitecoïdeus les diferències taxonòmiques dels seus grups (Subfamília) són més clares en la M_2 .

- La M_1 es mostra com una estructura útil per establir relacions filogenètiques, mentre que la M_2 reflexa un compromís entre filogènia i ecologia tròfica de les espècies.
- La mida de les molars inferiors presenta un component al·lomètric baix però significatiu en la morfologia de les molars de les espècies de catarrins. A més, presenta una senyal filogenètica significativa deguda a la diferència de la mida de les molars entre les espècies del grup dels hominoïdeus.

Conclusions sobre les relacions entre la morfologia dental de les espècies actuals i fòssils

- L'ús de les espècies fòssils en l'estudi de la morfologia dental augmenta la variabilitat del grup i modifica les interpretacions filogenètiques tant entre els membres del grup dels hominoïdeus com cercopitecoïdeus.
- L'anàlisi morfomètrica de les molars inferiors separa les tres Superfamílies de catarrins i permet agrupar-les en *clusters* diferents.
- Els pliopitecoïdeus constitueixen un grup monofilètic on *Pliopithecus* i *Anapithecus* es troben més propers que *Barberapithecus* per ambdues molars.
- El colobí fòssil *Mesopithecus* es caracteritza per morfologies dentals similars a les de les espècies de cercopitecoïdeus, tot i que la M_2 és més afí a les dels colobins actuals.
- Segons la morfologia d'ambdues molars, *Oreopithecus* és un hominoïdeu basal que va aparèixer abans de la separació dels hilobàtids.
- Les espècies de dryopitecins presenten afinitats amb el grup dels grans simis actuals (Hominidae) per la morfologia de la M_1 , en concordança amb altres autors. No obstant, aquests no s'agrupen com a grup taxonòmic separat dels homínids actuals.
- La morfologia dental del pongí fòssil *Sivapithecus* no presenta afinitats amb *Pongo*, espècie actual filogenèticament més propera. La similitud entre la morfologia de la M_1 entre *Sivapithecus* i *Ouranopithecus* és conseqüència d'una associació homoplàstica.

- Els resultats obtinguts a partir de la mostra utilitzada recolzen la hipòtesi de l'origen eurasiàtic de la Família Hominidae i una posterior dispersió dels ancestres dels hominins cap a Àfrica.
- La morfologia de les molars no permeten considerar els dryopitecins com a hominins.

Conclusions sobre l'anàlisi de la topografia dental

- El desgast de la mostra emprada no afecta a l'estudi de la topografia dental de les diferents espècies, permetent incloure les espècies d'hominoïdeus fòssils.
- La informació topogràfica proporcionada i les diferències significatives obtingudes entre les espècies de les dues molars inferiors són diferents i, per tant, no són directament comparables.
- La variable topogràfica de relleu dental (CRI) no permet diferenciar grans categories alimentàries, a diferència d'altres estudis de primats, al no estar correlacionada amb la dieta malgrat presentar diferències significatives entre les espècies.
- La complexitat dental de la M₂, mesurada a través de l'OPCR, està significativament correlacionada amb el grau de folivoria de les dietes de les espècies emprades, permetent diferenciar espècies predominantment folívores amb valors alts i espècies amb un consum baix de fulles i aliments durs amb valors baixos.
- La topografia dental és el reflex de l'adaptació als aliments *fallback*.
- Les dues variables topogràfiques CRI i OPCR es poden considerar variables independents al no mostrar una relació clara entre elles en la mostra d'hominoïdeus i cercopitecoïdeu escollida.

Conclusions de la interpretació de la dieta d'hominoïdeus fòssils

- Les espècies d'hominoïdeus fòssils estaven adaptades a diferents graus de frugivorisme i, sobretot, a fer front als períodes d'escassetat de recursos amb aliments durs.

- *Rudapithecus hungaricus* i *Hispanopithecus laietanus* estaven adaptats a un consum baix de fulles al llarg de tot l'any i aliments durs en els períodes d'escassetat.
- *Dryopithecus fontani* estava adaptat a una dieta basada en fruits i llavors de consistència dura i baix percentatge de folivoria al llarg de tot l'any.
- *Oreopithecus bambolii* no es pot considerar un folívor extrem. La seva morfologia dental estava adaptada a una dieta frugívora, tan d'aliments durs com tous.





Bibliografia

A

- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J. Ram, S. J., 2004. Image processing with Image, J. Biophotonics International 11, 36-43.
- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. Ital. J. Zool. 71, 5-16.
- Adams, D.C., Rohlf, F. J., Slice, D.E., 2013. A field comes of ages: geometric morphometrics in the 21th century. Hystrix 24, 7-14.
- Agustí, J., 2007. The biotic environments of the Late Miocene hominids. En: Henke W., Tattersall I. (Eds.), Handbook of Paleanthropology. Vol. 2: Primate Evolution and Human Origins. Springer, Berlin, pp. 921-977.
- Agustí, J. & Moyà-Solà, S., 1990. Mammal extinctions in the Vallesian (Upper Miocene). En: Kauffman, E. G. (Ed.), Extinction events in Earth History. Vol IV. Lecture Notes in Earth Events. Springer, Berlin-Verlag, pp. 425-432.
- Agustí, J., Köhler, M., Moyà-Solà, S., Cabrera, L., Garcés, M., Parés, J. M., 1996. Can Llobateres: the pattern and timing of the Vallesian hominoid radiation reconsidered. J. Hum. Evol. 31, 143-155.
- Agustí, J., Rook, L., Andrews, P., 1999a. Hominoid evolution and climatic change in Europe. Volume I. The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe. Cambridge University Press, Cambridge, 512 p.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Llenas, M., 1999b. Mammal turnover and global climates change in the Late Miocene terrestrial record of the Vallè-Penedès basin (NE Spain). En: Agustí, J., Rook, L., Andrews, P. (Eds.), Hominoid evolution and climatic change in Europe. Volume I. The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 397-412.
- Agustí, J., Sanz de Siria, A., Garcés, M., 2003. Explaining the end of the hominoid experiment in Europe. J. Hum. Evol. 45, 145-153.
- Alba, D. M., 2012. Fossil apes from the Vallè-Penedès Basin. Evol. Anthropol. 21, 254-269.
- Alba, D. M. & Moyà-Solà, S., 2009. The origin of the great-ape-and-human clade (Primates: Hominidae) reconsidered in the light of recent hominoids findings from the Middle Miocene of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain). Paleolusitana 1, 75-83.
- Alba, D. M. & Moyà-Solà, S., 2012. A new pliopithecoid genus (Primates : Pliopithecoidea) from Castell de Barberà (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, Spain). Am. J. Phys. Anthropol. 147: 88-112.
- Alba, D. M., Moyà-Solà, S., Köhler, M., 2001. Canine reduction in the Miocene hominoid *Oreopithecus bambolii*: behavioural and evolutionary implications. J. Hum. Evol. 40, 1-16.
- Alba, D. M., Fortuny, J., Moyà-Solà, S., 2010a. Enamel thickness in the Middle Miocene great apes *Anoiapithecus*, *Pierolapithecus* and *Dryopithecus*. Proc. R. Soc. B. 277, 2237-2245.
- Alba, D. M., Moyà-Solà, S., Malgosa, A., Casanovas-Vilar, I., Robles, J.M., Almécija, S., Galindo, J., Rotgers, C., Bertó Mengual, J.V., 2010b. A new species of Pliopithecus Gervais, 1849 (Primates: Pliopithecidae) from the Middle Miocene (MN8) of Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, Catalonia, Spain). Am. J. Phys. Anthropol. 141, 52-75.
- Alba, D. M., Almécija, S., Casanovas-Vilar, I., Méndez, J.M., Moyà-Solà, S., 2012. A partial skeleton of the fossil great ape *Hispanopithecus laietanus* from Can Feu and the mosaic evolution of crown-hominoid positional behaviors. Plos One 7(6): e39617.

- Alba, D.M., Delson, E., Carnevale, G., Colombero, S., Delfino, M., Giuntelli, P., Pavia, M., Pavia, G., 2014. First joint record of *Mesopithecus* and cf. *Macaca* in the Miocene of Europe. *J. Hum. Evol.* 67, 1-18.
- Alberts, S. C., Hollister-Smith, J. A., Mututua, R., Sayialel, S. N., Muruthi, P. M., Warutere, J. K., Altmann, J., 2005. Seasonality and long-term change in a savanna environment. In: Brockman, D. K., van Schaik, C. P. (Eds.), *Seasonality in Primates: studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge University Press, New York, pp. 157-195.
- Almécija, S., Alba, D. M., Moyà-Solà, S., Köhler, M., 2007. Orang-like manual adaptations in the fossil hominoid *Hispanopithecus laietanus*: first steps towards great ape suspensory behaviours. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* 274, 2375-2384.
- Alpagut, B., Andrews, P., Fortelius, M., Kappelman, J., Temizsoy, I., Çelebi, H., Lindsay, W., 1996. A new specimen of *Ankarapithecus meteai* from the Sinap Formation of central Anatolia. *Nature* 382, 349-351.
- Andrews, P. & Bernor, R.L., 1999. Vicariance biogeography and paleocology of Eurasian Miocene hominoid primates. En: Agustí, J., Rook, L., Andrews, P. (Eds.), *Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 454-481.
- Andrews, P. & Kelley, J., 2007. Middle Miocene Dispersals of Apes. *Folia Primatol.* 78, 328-343.
- Andrews, P., Harrison, T., Delson, E., Bernor, R- L., Martin, L., 1996. Distribution and biochronology of European and Southwest Asian Miocene Catarrhines. En: Bernor, R. L., Falhbush, V. & Mittman, H. W. (Eds.), *The evolution of Western Eurasian mammal faunas*. Columbia University Press, New York, pp. 168-207.
- Amkel-Simons, F., 2007. *Primate Anatomy, An Introduction 3rd Edition*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, 724 p.
- Anthony, M.R.L. & Kay, R.F., 1993. Tooth form and diet in Ateline and Alouattine primates: reflections on the comparative method. *Am. J. Sci.* 293, 356-382.
- Arias-Martorell, J., Potau, J.M., Bello-Hellegouarch, G., Pastor, J.F., Pérez-Pérez, A., 2012. 3D geometric morphometric analysis of the proximal epiphysis of the hominoid humerus. *J. Anat.* 221, 394-405.
- Armour-Chelu, M., Andrews, P., Bernor, R. L., 2005. Further observations on the primate community at Rudabánya II (late Miocene, early Vallesian age), Hungary. *J. Hum. Evol.* 49, 88-98.
- Arnold, C., Matthews, L. J., Nunn, C. L., 2010. The *10kTrees Website*: A New Online Resource for Primate Phylogeny. *Evol. Anthropol.* 19, 114-118.
- Arnqvist, G. & Martensson, T., 1998. Measurement error in geometric morphometrics: empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shapes. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 44, 73-96.
- Astúa, D., 2009. Evolution of scapula size and shape in Didelphid marsupials (*Didelphimorphia: Didelphidae*). *Evolution* 63, 2438-2456.

B

- Baab, K. L., 2008. The taxonomic implications of cranial shape variation in *Homo erectus*. *J. Hum. Evol.* 54, 827-847.
- Baab, K.L., McNulty, K. P., Rohlf, J., 2012. The shape of human evolutions: a geometric morphometrics perspective. *Evol. Anthropol.* 21, 151-165.
- Bailey, S. E., 2000. Dental morphological affinities among late Pleistocene and recent humans. *Dental Anthropology* 14, 1-8.
- Bailey, S. E., 2002. A closer look at Neandertal postcanine dental morphology. I. The mandibular dentition. *New Anatomy* 269, 148-156.

- Bailey, S., 2004. A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins. *J. Hum. Evol.* 47, 183-198.
- Bailey, S. E. & Lynch, J. M., 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neandertals and anatomically modern humans. *Am. J. Phys. Anthropol.* 126, 268-277.
- Bailey, S. E., Pilbrow, V. C., Wood, B. A., 2004. Interobserver error involved in independent attempts to measure cusp base areas of Pan M1s. *J. Anat.* 205, 323-331.
- Bailey, S. E., Benazzi, S., Souday, C., Astorino, C., Paul, K., Hublin, J. J., 2014. Taxonomic differences in deciduous upper second molar crown outlines of *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* and *Homo erectus*. *J. Hum. Evol.* 72, 1-9.
- Barlett, T. Q., 1999. Feeding and ranging behavior of the white-handed gibbon (*Hylobates lar*) in Khao Yai Natural Park, Thailand. Tesis Doctoral, Washington University-St. Louis.
- Barry, J. C., Morgan, M. E., Flynn, L. J., Pilbeam, D., Behrensmeyer, A. K., Raza, S. M., Khan, I. A., Badgley, C., Hicks, J., Kelley, J., 2002. Faunal and environmental change in the late Miocene Siwaliks of northern Pakistan. *Paleobiol. Mem.* 28, 1-72.
- Begun, D. R., 1992. *Dryopithecus crusafonti* sp. nov., a new Miocene hominid species from Can Ponsic (Northeastern Spain). *Am. J. Phys. Anthropol.* 87, 291-310.
- Begun, D. R., 1993. New catarrhine phalanges from Rudabánya (northeastern Hungary) and the problem of parallelism and convergence in hominoid postcranial morphology. *J. Hum. Evol.* 24, 373-402.
- Begun, D. R., 2002. European hominoids. En: Hartwig, W. C. (Ed.), *The primate fossil record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 339-368.
- Begun, D. R., 2005. *Sivapithecus* is east and *Dryopithecus* is west, and never the twain shall meet. *Anthropol. Sci.* 113, 53-64.
- Begun, D., 2007. Fossil record of Miocene hominoids. En: Henke, W. & Tattersall, I. (Eds.), *Handbook of Paleanthropology*. Vol. 2: Primate Evolution and Human Origins. Springer, Berlin, pp. 921-977.
- Begun, D.R., 2009. Dryopithecins, Darwin, de Bonis, and the European origin of the African apes and human clade. *Geodiversitas* 31, 789-816.
- Begun, D.R., 2010. Miocene hominids and the origins of the African apes and humans. *Annu. Rev. Anthropol.* 39, 67-84.
- Begun, D. R., & Kivell, T. L., 2011. Knuckle-walking in *Sivapithecus*? The combined effects of homology and homoplasy with possible implications for pongine dispersals. *J. Hum. Evol.* 60, 158-170.
- Begun, D. R. & Kordos, L., 1993. Revision of *Dryopithecus brancoi* SCHLOSSER 1901 based on the fossil hominoid material from Rudábanya. *J. Hum. Evol.* 25, 271-286.
- Begun, D. R. & Kordos, L., 1997. Phyletic affinities and functional convergence in *Dryopithecus* and other Miocene and living hominids. En: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, New York, pp. 291-316.
- Begun, D. R. & Kordos, L., 2011. New postcrania of *Rudapithecus hungaricus* from Rudábanya (Hungary). *Am. J. Phys. Anthropol.* S52:86.
- Begun, D. R. & Moyà-Solà, S., 1990. New Miocene hominoid specimens from Can Llobateres (Vallès Penedès, Spain) and their geological and paleoecological context. *J. Hum. Evol.* 19, 255-268.
- Begun, D. R. & Moyà-Solà, S., 1992. A new partial cranium of *Dryopithecus laietanus* from Can Llobateres. *Am. J. Phys. Anthropol.* S14:47.

- Begun, D.R. & Nargolwalla, M.C., 2004. Late Miocene hominid biogeography: some recent perspectives. *Evol. Anthropol.* 13, 234-38.
- Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D., 1997. Events in hominoid evolution. En: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, New York, pp. 389-415.
- Begun, D. R., Güleç, E., Geraads, D., 2003. Dispersal patterns of Eurasian hominoids: implications from Turkey. *Deinsea* 10, 23-39
- Begun, D.R., Nargolwalla, M.C., Kordos, L., 2012. European Miocene hominids and the origin of the African ape and human clade. *Evol. Anthropol.* 21, 10-23.
- Bello-Hellegouarch, G., Potau, J. M., Arias-Martorell, J., Pastor, J. F., Pérez-Pérez, A., 2013. Brief communication: Morphological effects of captivity: A geometric morphometric analysis of the dorsal side of the scapula in captive-bred and wild-caught hominoidea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 152, 306-310.
- Benazzi, S., Coquerell, M., Fiorenza, L., Bookstein, F., Stanislav, K., Kullmer, O., 2011a. Comparison of dental measurement systems for taxonomic assignment of first molars. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 144, 342-354.
- Benazzi, S., Fiorenza, L., Katina, S., Bruner, E., Kullmer, O., 2011b. Quantitative assessment of interproximal wear facet outlines for the association of isolated molars. *Am. J. Phys. Anthropol.* 144, 309-316.
- Benazzi, S., Fornai, C., Buti, L., Toussaint, M., Mallegni, F., Ricci, S., Gruppioni, G., Weber, G. W., Condemi, S., Ronchitelli, A., 2012. Cervical and crown outline analysis of worn Neanderthal and modern human lower second deciduous molars. *Am. J. Phys. Anthropol.* 149, 537-546.
- Benefit, B. R., 2000. Old World monkey origins and diversification: an evolutionary study of diet and dentition. En: Whitehead, P. F. & Jolly, C. J. (Eds.), *Old Worlds Monkeys*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 133-179.
- Bennett, C.V. & Goswami, A., 2012. Morphometric analysis of cranial shape in fossil and recent Euprimates. *Anatomy Research International*. doi:10.1155/2012/478903, 7p.
- Bentley-Condit, V. K., 2009. Food choices and habitat use by the Tana river yellow baboons (*Papio cynocephalus*): a preliminary report on five years of data. *Am. J. Primatol.* 71, 432-436
- Bernal, V., 2007. Size and shape analysis of human molars: comparing traditional and geometric morphometric techniques. *Homo* 58, 279-296.
- Bernor, R.L., 2007. New apes fill the gap. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 19661-19662.
- Beymon, A. D., 1987. Replication technique for studying microstructure in fossil enamel. *Scanning Microsc.* 1, 663-669.
- Bjarnason, A., Chamberlain, A.T., Lockwood, C.A., 2011. A methodological investigation of hominoid craniodental morphology and phylogenetics. *J. Hum. Evol.* 60, 47-57.
- Bogart, S. L. & Pruett, J. D., 2011. Insectivory of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal. *Am. J. Phys. Anthropol.* 145, 11-20.
- Bonis, L. de & Melentis, 1977. Un Nouveau genre de primate Hominaide dans le Vallésien de Macédonie. *C. R. Acad. Sci. Paris* 284, 1393-1396.
- Bonis, L. de & Koufos, G., 1993. The face and mandible of *Ouranopithecus macedoniensis*: description of new specimens and comparisons. *J. Hum. Evol.* 24, 469-491.
- Bonis, L. de & Koufos, G., 1997. The phylogenetic and functional implications of *Ouranopithecus macedoniensis*. En: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, New York, pp. 317-326.

- Bonis, L. de, Bouvrain, G., Melentis, J., 1975. Nouveaux restes de primates hominoïdes dans le Vallésien de Macédoine (Grèce). C. R. Acad. Sci. Paris 182, 379-382.
- Bonis, L. de, Bouvrain, G., Geraads, D., Koufos, G., 1990. New hominid skull material from the late Miocene of Macedonia in northern Greece. *Nature*, 345, 712-714.
- Bonis, L. de, Bouvrain, G., Koufos, G. D., 1999. Paleoenvironments of late Miocene primate localities in Macedonia. En: Agustí, J., Rook, L., Andrews, P. (Eds.), *Hominoid evolution and climatic change in Europe. Volume I. The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 413-435.
- Bookstein, F. L., 1989. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE T. Pattern. Anal.* 11, 567-585.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric tools for landmarks data*. Cambridge University Press, Cambridge, 512 p.
- Bookstein, F. L., 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Med. Image Anal.* 1, 225-243.
- Bookstein, F. L., Streissguth, A. P., Sampson, P. D., Connor, P. D., Barr, H. M., 2002. Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage* 15, 233-251.
- Boyer, D. M., 2008. Relief index of second mandibular molars is a correlate of diet among prosimian primates and other euarchontan mammals. *J. Hum. Evol.* 55, 1118-1137.
- Boyer, D. M., Evans, A. R., Jernvall, J., 2010. Evidence of dietary differentiation among late Paleocene–early Eocene plesiadapids (Mammalia, primates). *Am. J. Phys. Anthropol.* 142, 194-210.
- Bruner, E., & Bastir, M. 2009. Landmarks could slide, brain can not: interpreting models of shape variation. *Paleontol. J. Evol.* 3, 33.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H. T., Likius, A., Ahounta, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J-R., Bonis, L. de, Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchar, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Campomanes, P., Ponce DeLeon, M., Rage, J-C., Sapanat, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaux, P., Virrior, L., Zazzo, A., Zollikofer, C., 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418, 145-151.
- Bunn, J. M. & Ungar, P. S., 2009. Dental topography and diets of four Old World monkey species. *Am. J. Primatol.* 71, 466-477.
- Bunn, J. M., Boyer, D. M., Lipman, Y., St Clair, E. M., Jernvall, J., Daubechies, I., 2011. Comparing Dirichlet normal surface energy of tooth crowns, a new technique of molar shape quantification for dietary inference, with previous methods in isolation and in combination. *Am. J. Phys. Anthropol.* 145, 247-261.
- C**
- Cameron, D. W., 1997. A revised systematic scheme for the Eurasian Miocene fossil Hominidae. *J. Hum. Evol.* 33, 449-477.
- Cardini, A. & Elton, S., 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biol. J. Linn. Soc.* 93, 813-834.
- Carnieri, E., & Mallegni, F., 2003. A new specimen and dental microwear in *Oreopithecus bambolii*. *Homo* 54, 29-35.
- Casnovas-Vilar, I., Alba, D.M., Garcés, M., Robles, J.M., Moyà-Solà, S., 2011. Updated chronology for the Miocene hominoid radiation in Western Eurasia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 108, 5554-5559.

- Caumul, R. & Polly, P.D., 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* 59, 2460-2472.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quadek, J., Eisenmann, V., Ehleringer, J. R., 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389, 153-158.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Cords, M., Gathua, J.M., Gautier-Hion, A., Lambert, J.E., Rode, K., Tutin, C.E.G, White, L.J.T., 2002. Variation in the diets of *Cercopithecus* species: differences within forest, among forest, and across species. En: Glenn, M.E., Cords, M. (Eds.), *The guenon: diversity and adaptation in African monkeys*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 325-350.
- Chivers, D. J., 1974. The siamang in Malaya: a field study of a primate in a tropical rain forest. *Contrib. Primatol.* 4, 1-335.
- Chivers, D. J., 1994. Functional anatomy of the gastrointestinal tract. En: Davies, A. G., Oates, J. F. (Eds.), *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour, and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 205-227.
- Chivers, D. J., 2001. The swinging singing apes: fighting for food and family in far-east forests. En: Chicago Zoological Society (Ed.), *The Apes: Challenges for the 21st Century*, Brookfield Zoo, May 10-13, 2000, Conference Proceedings. Brookfield, Illinois, pp. 1-28.
- Clauzon, G., Suc, J-P., Gautier, F., Berger, A., Loutre, M-F., 1996. Alternate interpretation of the Messinian salinity crisis: Controversy resolved? *Geology* 24, 363-366.
- Clavel, J., Merceron, G., Hristova, L., Spassov, N., Kovachev, D., Escarguel, G., 2012. On *Mesopithecus* habitat: Insights from late Miocene fossil vertebrate localities of Bulgaria. *J. Hum. Evol.* 63, 162-179.
- Collard, M. & Wood, B., 2000. How reliable are human phylogenetic hypotheses? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97, 5003-5006.
- Conklin-Brittain, N. L., Knott, C. D., Wrangham, R. W., 2001. The feeding ecology of apes. En: Chicago Zoological Society (Ed.), *The Apes: Challenges for the 21st Century*, Brookfield Zoo, May 10-13, 2000, Conference Proceedings. Brookfield, Illinois, pp. 167-174.
- Conover, W. J. & Iman, R. L., 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *Amer. Statist.* 35, 124-129.
- Conroy, G. C., 1990. *Primate Evolution*, first edn. W.W. Norton & Company, New York, 492 p.
- Cooke, S.B., 2011. Paleodiet of extinct Platyrrhines with emphasis on the Caribbean forms: three-dimensional geometric morphometrics of mandibular second molars. *Anat. Rec.* 294, 2073-2091.
- Cooke, C. A., 2012. *The Feeding, Ranging, and Positional Behaviors of *Cercocebus torquatus*, the Red-Capped Mangabey, in Sette Cama Gabon: A Phylogenetic Perspective*. Tesis Doctoral, The Ohio State University, Columbus.
- Cords, M., 1986. Interspecific and intraspecific variation in diet of two forest guenons, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*. *J. Anim. Ecol.* 55, 811-827.
- Corny, J. & Détroit, F., 2014. Technical Note: Anatomic identification of isolated modern human molars: Testing procrustes aligned outlines as a standardization procedure for elliptic fourier analysis. *Am. J. Phys. Anthropol.* 153, 314-322.
- Cote, S., 2004. Origins of the African hominoids: an assessment of the palaeobiogeographical evidence. *C.R. Palevol.* 3, 323-340.

- Covert, H. H. & Kay, R. F., 1981. Dental microwear and diet: implications for determining the feeding behaviors of extinct primates, with a comment on the dietary pattern of *Sivapithecus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 55, 331-336.
- Curtin, S. H., 1976. Niche separation in sympatric Malaysian leaf monkeys (*Presbytis obscura* and *Presbytis melalophos*). *Yearb. Phys. Anthropol.* 20, 421-439.
- Curtin, S. H., 1980. Dusky and banded leaf monkeys. En: Chivers, D. J. (Ed.), *Malayan Forest Primates*. Plenum Press, London, pp. 107-145.

D

- Deane, A. S., Nargolwalla, M. C., Kordos, L., Begun, D. R., 2013. New evidence for diet and niche partitioning in *Rudapithecus* and *Anapithecus* from Rudabánya, Hungary. *J. Hum. Evol.* 65, 704-714.
- Delson, E., 1973. Fossil colobine monkeys of the Circum-Mediterranean region. *Ann. Arbor, University of Michigan*.
- Delson, E., 1975. Evolutionary history of the Cercopithecidae. En: Szalay, F. (Ed.), *Approaches to primate Paleobiology: contributions to Primatology*. S. Karger, Basel, pp. 167-217.
- Delson, E., 1979. *Oreopithecus* is a cercopithecoid after all. *Am. J. Phys. Anthropol.* 50, 431-432.
- Delson, E., 1986. An anthropoid enigma: Historical introduction to the study of *Oreopithecus bambolii*. *J. Hum. Evol.* 15, 523-531.
- Delson, E., 1994. Evolutionary history of the colobine monkeys in paleoenvironmental perspective. En: Davies, A.G., Oates, J.F. (Eds.), *Colobine monkeys: their ecology, behavior and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 11-43.
- Delson, E., & Andrews, P., 1975. Evolution and interrelationships of the catarrhine primates. En: Lockett, W. P. & Szalay, F. S. (Eds.), *Phylogeny of the Primates*. Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 405-446.
- Delson, E., Tattersall, I., Van Couvering, J.A., Brooks A. S. (Eds.), 2000. *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*, second ed. Garland/Taylor & Francis, New York, 800 p.
- Delson, E., Thomas, H., Spassov, N., 2005. Fossil old world monkeys (Primates, Cercopithecidae) from the Pliocene of Dorkovo, Bulgaria. *Geodiversitas* 27, 159-166.
- Dennis, J. C., Ungar, P. S., Teaford, M. F., Glander, K. E., 2004. Dental topography and molar wear in *Alouatta palliata* from Costa Rica. *Am. J. Phys. Anthropol.* 125, 152-161.
- DeMiguel, D., Alba, D. M., Moyà-Solà, S., 2014. Dietary specialization during the evolution of Western Eurasian hominoids and the extinction of European great apes. *Plos One* 9, e97442.
- DeSilva, J. M., Morgan, M. E., Barry, J. C., Pilbeam, D., 2010. A hominoid distal tibia from the Miocene of Pakistan. *J. Hum Evol.* 58, 147-154.
- Disotell, T. R., 1996. The phylogeny of Old World Monkeys. *Evol. Anthropol.* 5, 18-24.
- Disotell, T. R., 2000. Molecular systematics of the Cercopithecidae. In: Whitehead, P., F., Jolly, C.J. (Eds.) *Old World Monkeys*. Cambridge University Press, New York, pp. 29-56.
- Donohue, S. L., DeSantis, L. R. G., Schubert, B. W., Ungar, P. S., 2013. Was the Giant Short-Faced Bear a Hyper-Scavenger? A New Approach to the Dietary Study of Ursids Using Dental Microwear Textures. *Plos One* 8 (10): e77531.
- Doran-Sheehy, D., Mongo, P., Lodwick, J., Conklin-Brittain, N. L., 2009. Male and female western gorilla diet: preferred foods, use of fallback resources, and implications for

ape versus Old World monkey foraging strategies. *Am. J. Phys. Anthropol.* 140, 727-738.

Dryden, I. L. & Mardia, K. V., 1998. *Statistical shape analysis*. John Wiley & Sons, New York, 376 p.

E

Eastham, L., Skinner, M. M., Begun, D. R., 2009. Resolving seasonal stress in the Late Miocene hominoid *Hispanopithecus laietanus* through the analysis of the dental developmental defect linear enamel hypoplasia. *J. Vert. Paleontol.* 29:91A.

Elder, A. A., 2009. Hylobates diets revisited: the importance of body mass, fruit availability, and interspecific competition. En: Lappan, S., Whittaker, D. J. (Eds.), *The Gibbons, Developments in Primatology: Progress and Prospects*, pp. 133-159.

Ellefson, J. O., 1967. *A natural history of gibbons in the Malay Peninsula*. Tesis Doctoral, University of California, Berkeley.

Eronen, J., T., & Rook., L., 2004. The Mio-Pliocene European primate fossil record: dynamics and habitat tracking. *J. Hum. Evol.* 47, 323-341.

Escarguel, G., 2005. Mathematics and the life way of *Mesopithecus*. *Int. J. Primatol.* 26, 801-823.

Estebarez, 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.

Evans, A. R., 2005. Connecting morphology, function and tooth wear in microchiropterans. *Biol. J. Linn. Soc.* 85, 81-96.

Evans, A. R., 2013. Shape descriptors as ecometrics in dental ecology. *Hystrix* 24, 133-140.

Evans, A. R. & Jernvall, J., 2009. Patterns and constraints in carnivoran and rodent dental complexity and tooth size. *J. Vert. Paleo.* 29:24A.

Evans, A. R., Wilson, G. P., Fortelius, M., Jernvall, J., 2007. High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature* 445, 78-81.

F

Fabre, P-H., Rodrigues, A., Douzery, E. J. P., 2009. Patterns of macroevolutions among Primates inferred from a supermatrix. *Mol. Phyl. Evol.* 53, 808-825.

Fairgrieve, C., 1995. *The Comparative ecology of blue monkey (Cercopithecus mitis stuhlmanni) in logged and unlogged forest, Budongo Forest Reserve, Uganda: the effect of logging on habitat and population density*. Tesis Doctoral, University of Edinburgh, Edinburgh.

Fashing, P. J., 2001. Feeding ecology of guerezas in the Kakamega forest, Kenya: The Importance of moraceae fruit in their diet. *Int. J. Primatol.* 22, 579-609.

Feeroz, M. M., 2012. Niche separation between sympatric pig-tailed macaque (*Macaca leonina*) and rhesus macaque (*M. mulatta*) in Bangladesh. *J. Primatol.* 1 (106), 2.

Felsenstein, J., 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees. *Q. Rev. Biol.* 57, 379-404.

Felsenstein, J., 2009. *PHYMLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.69*. Department of Genoma Science, University of Washington, Seattle, WA, USA.

Ferrario, V. F., Sforza, C., Tartaglia, G. M., Colombo, A., Serrao, G., 1999. Size and shape of the human first permanent molar: a Fourier analysis of the occlusal and equatoriañ outlines. *Am. J. Phys. Anthropol.* 108, 281-294.

Ferson, S. F., Rohlf, F. J., Koehn, R. K., 1985. Measuring shape variation of two dimensional outlines. *Systematic Zool.* 34, 59-68.

Fleagle, J. G., 1978. Size distributions of living and fossil primate faunas. *Paleobiology* 4, 67-76.

- Fleagle, J. G., 2002. The primate fossil record. *Evol. Anthropol.* 11(S1), 20-23.
- Fleagle, J. G., 2013. *Primate Adaptation & Evolution*, 3rd edition. Academic Press, New York, 441 p.
- Fleagle, J. G., Kay, R. F., Simons, E.L., 1980. Sexual dimorphism in early anthropoids. *Nature* 287, 328-330.
- Fleagle, J. G., Kay, R. F., Anthony, M. R. L., 1996. Fossil New World monkeys. En: Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L., Flynn, J. J. (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics*. Smithsonian Institution, Washington, D. C., pp. 473-495.
- Fooden, J., 2007. Systematic Review of the Barbary Macaque, *Macaca sylvanus* (Linnaeus, 1758). *Field. Zool.* 113, 1-58.
- Fortelius, M., Eronen, J., Liu, L., Pushkina, D., Tesakov, A., Vislobokova, I., Zhang, Z., 2006. Late Miocene and Pliocene large land mammals and climatic changes in Eurasia. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 238, 219-227.
- Frieß, M. & Baylac, M., 2003. Exploring artificial cranial deformation using elliptic Fourier analysis of Procrustes aligned outlines. *Am. J. Phys. Anthropol.* 122, 11-22.
- G**
- Gabunia, L., Gabashvili, E., Vekua, A., Lordkipanidze, D., 2001. The late Miocene hominoid from Georgia. En: Bonis, L. de, Koufos, G., Andrews, P. (Eds.), *Phylogeny of the Neogene hominoid primates of Eurasia*. Cambridge University Press, London, pp. 316-325.
- Galbany, J., Martínez, L.M., Pérez-Pérez, A., 2002. Variabilidad del patrón de microestriación dentaria en primates Hominoideos: ¿una cuestión de especie o entorno ecológico? *Rev. Esp. Antropol. Fís.* 23, 77-83.
- Galbany, J., Martínez, L. M., Hiraldo, O., Espurz, V., Estebanz, F., Sousa, M., Martínez López-Amor, H., Medina, A. M., Farrés, M., Bonnín, A., Bernis, C., Turbón, D., Pérez-Pérez, A., 2004a. *Teeth: Catálogo de los moldes de dientes de homínidos de la Universitat de Barcelona*. Universitat de Barcelona, Barcelona, 193 p.
- Galbany, J., Martínez, L.M., Pérez-Pérez, A., 2004b. Tooth replication techniques, SEM imaging and microwear analysis in Primates: methodological obstacles. *Anthropologie* 42, 5-12.
- Galbany, J., Moyà-Sola, S., Pérez-Pérez, A., 2005. Dental microwear variability on buccal tooth enamel surfaces of extant Catarrhini and Miocene fossil *Dryopithecus laietanus* (Hominoidea). *Folia Primatol.* 76, 325-341.
- Galbany, J., Estebanz, F., Martínez, L.M., Romero, A., De Juan, J., Turbón, D., Pérez-Pérez A., 2006. Comparative analysis of dental enamel polyvinylsiloxane impression and polyurethane casting methods for SEM research. *Microsc. Res. Tec.* 69, 246-252.
- Galbany, J., Estebanz, F., Martínez, L.M., Pérez-Pérez, A., 2009. Buccal dental microwear variability in extant African Hominoidea primates: taxonomy *versus* ecology. *Primates* 50, 221-230.
- Galbany, J., Altmann, J., Pérez-Pérez, A., Alberts, S. C., 2011. Age and individual foraging behavior predict tooth wear in Amboseli baboons. *Am. J. Phys. Anthropol.* 144, 51-59.
- Galbany, J., Romero, A., Mayo-Alesón, M., Itsoma, F., Gamarra, B., Pérez-Pérez, A., Willaume, E., Kappeler, P.M., Charpentier, M.J.E., 2014. Age-related tooth wear differs between forest and savanna primates. *Plos One* 9 (4), e94938.
- Gamarra, B., Romero, A., Pérez-Pérez, A., Galbany, J., 2011a. Análisis del error de medición y variabilidad interespecífica morfométrica de Fourier en M₂ de primates Hominoidea. *Rev. Esp. Antropol. Fís.* 32, 56-66.

- Gamarra, B., Romero, A., Pérez-Pérez, A., Galbany, J., 2011b. Caracterización morfològica del M₂ de primates Hominoidea a partir de anàlisis de Fourier. *Rev. Arg. Antropol. Biol.* 13, 29-41.
- Gamarra, B., Romero, A., Artero, M., Nova-Delgado, M., Pérez-Pérez, A., Galbany, J., 2012. Anàlisis de Fourier en molares de primates: evaluació metodològica y variabilidad morfométrica dental. En: Turbon, D., Fañanás, L., Rissech, C., Rosa, A. (Eds.), *Biodiversidad humana y Evolucion*. Universitat de Barcelona, pp. 445-449.
- Ganas, J., Robbin, M.M., Nkurunungi, J.B., Kaplin, B.A., McNeilage, A., 2004. Dietary variability of mountain gorillas in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Int. J. Primatol.* 25, 1043-1072.
- Gervais, P., 1872. Sur un singe fossile, d'espèces non encore décrite, qui a été découvert au Monte-Bamboli (Italie). *C. R. Acad. Sci. Paris* LXXIV, 1217-1223.
- Gilbert, C. C., 2011. Phylogenetic analysis of the African papionin basicranium using 3-D geometric morphometrics: the need for improved methods to account for allometric effects. *Am. J. Phys. Anthropol.* 144, 60-71
- Gilbert, C. C., 2013. Cladistic analysis of extant and fossil African papionins using craniodental data. *J. Hum. Evol.* 64, 399-433.
- Gingerich, P. D., 1982. Correlation of tooth size and body size in living Hominid Primates, with a note on relative brain size in *Aegyptopithecus* and *Proconsul*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 47, 395-398.
- Gingerich, P.D. & Smith, B.H., 1984. Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores. En: Jungers, W.L. (Ed.), *Size and scaling in primate biology*. Plenum Press, New York, pp. 257-272.
- Glowacka, H., Catlett, K.K., Schwartz, G.T., Mudakikwa, A., Bromage, T.G., Cranfield, M.R., Fawcett, K.A., McFarlin, S.C., 2013. Abstract: Molar wear in a wild population of known-age mountain gorillas from Volcanoes National Park, Rwanda. *Am. J. Phys. Anthropol.* S56: 131.
- Godfrey, L. R., Samonds, K. E., Jungers, W. L., Sutherland, M. R., 2001. Teeth, brains and Primate life histories. *Am. J. Phys. Anthropol.* 114, 192-214.
- Godfrey, L. R., Winchester, J. M., King, S. J., Boyer, D. M., Jernvall, J., 2012. Dental topography indicates ecological contraction of lemur communities. *AM. J. Phys. Anthropol.* 148, 215-227.
- Goldstein, S. J. & Richard, A. F., 1989. Ecology of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Northwest Pakistan. *Int. J. Primatol.* 10, 531-567.
- Golpe Posse, J. M., 1993. Los Hispanopitecinos (Primates, Pongidae) de los yacimientos del Vallès Penedès (Cataluña, España). II: Descripción del material existente en el Instituto de Paleontología de Sabadell. *Paleontol I Evol.* 26-27: 151-224.
- Gómez-Robles, A., Martín-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Margvelashvili, A., Arsuaga, J.L., Pérez-Pérez, A., Esteban, F., Martínez, L.M., 2007. A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape. *J. Hum. Evol.* 55, 627-638.
- Gómez-Robles, A., Martín-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Prado, L., Sarmiento, S., Arsuaga, J.L., 2008. Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene *Homo*. *J. Hum. Evol.* 55, 627-638.
- Gómez-Robles, A., Olejniczak, A. J., Martín-Torres, M., Prado-Simón, L., Bermúdez de Castro, J. M., 2011. Evolutionary novelties and losses in geometric morphometrics: a practical approach through hominin molar morphology. *Evolution* 65, 1772-1790.

- Gómez-Robles, A., de Castro, J. M. B., Arsuaga, J. L., Carbonell, E., Polly, P. D., 2013. No known hominin species matches the expected dental morphology of the last common ancestor of Neanderthals and modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 18196-18201.
- Goodman, M., Porter, C.A., Czelusniak, J., Page, S.L., Schneider, H., Shoshani, J., Gunnell, G., Groves, C.P., 1998. Towards a phylogenetic classification of Primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. *Mol. Phylogenet. Evol.* 9, 585-598.
- Gower, J. C., 1975. Generalized procrustes analysis. *Psychometrika* 40, 33-51.
- Green, W.D.K., 1996. The thin-plate spline and images with curving features. En: Mardia, K.V., Gill, C.A., Dryden, I.L. *Image Fusion and Shape Variability*. University of Leeds, Leeds, pp. 79-87.
- Grine, F. E., Spencer, M. A., Demes, B., Smith, H. F., Strait, D. S., Constant, D. A., 2005. Molar enamel thickness in chacma baboon, *Papio ursinus* (Kerr 1792). *Am. J. Phys. Anthropol.* 128, 812-822.
- Grine, F. E., Sponheimer, M., Ungar, P. S., Lee-Thorp, J., Teaford, M. F., 2012. Dental microwear and stable isotopes inform the paleoecology of extinct hominins. *Am. J. Phys. Anthropol.* 148, 285-317.
- Gregory, W. K., 1916. Studies on the evolution of the primates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 35, 239-257.
- Gregory, W. K., 1992. *The Origin and evolution of the human dentition*. Williams and Wilkins Company, Baltimore.
- Groves, C. P., 2000. The phylogeny of the Cercopithecoidea. En: Whitehead, P.F., Jolly, C.J. (Eds.), *Old World monkeys*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 77-98.
- Groves, C. P., 2001. *Primate taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington DC. 350p
- Güleç, E. S., Sevim, A., Pehlevan, C., Kaya, F., 2007. A new great ape from the late Miocene of Turkey. *Anthropol. Sci.* 115, 153-158.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Bookstein, F. L., 2005. Semilandmarks in three dimensions. En: Slice, D. E. (Ed.), *Modern morphometrics in physical anthropology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 73-98.
- Gunz, P. & Mitteroecker, P., 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix* 24, 103-109.

H

- Haines, A. J. & Crampton, J. S., 2000. Improvements to the method of Fourier shape analysis as applied in morphometric studies. *Paleontology* 43, 765-783.
- Ham, R. M., 1994. Behaviour and ecology of grey-cheeked mangabeys (*Cercocebus albigena*) in the Lope Reserve, Gabon. Tesis Doctoral, University of Stirling, Scotland.
- Hammer, Ø. & Harper, D. A. T., 2006. *Paleontological data analysis*. Blackwell Pub, Pxford, 351 p.
- Hammer, Ø., Harper, D., Ryan, P. D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontol. Electronica* 4(1): 9pp.
- Harris, E. F., 2008. Statistical applications in dental anthropology. En: Irish, J. D. & Nelson, G. C. (Eds.), *Technique and application in dental anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 35-67.
- Harrison, M. E. & Marshall, A. J., 2011. Strategies for the use of fallback foods in apes. *Int. J. Primatol.* 32, 531-565.

- Harrison, T., 2004. The zoogeographic and phylogenetic relationships of early catarrhine primates in Asia. *Anthropol. Sci.* 113, 43-51.
- Harrison, T., 2010. Dendropithecoidea, Proconsuloidea, and Hominoidea. En: Werdelon, L., Sanders, W. J. (Eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, pp. 429-469.
- Harrison, T., 2013. Catarrhine Origins. En: Begun, D. R. (Ed.), *A Companion to Paleoanthropology*. Wiley-Blackwell, Hoboken, pp. 376-396.
- Harrison, T., & Rook, L., 1997. Enigmatic anthropoid or misunderstood ape? The phylogenetic status of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. En: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, New York, pp. 327-362.
- Harrison, T. & Gu, Y., 1999. Taxonomy and phylogenetic relationships of early Miocene catarrhines from Sihong, China. *J. Hum. Evol.* 37, 225-277.
- Harrison, T., Delson, E., Guan, J., 1991. A new species of *Pliopithecus* from the middle Miocene of China and its implications for early catarrhine zoogeography. *J. Hum. Evol.* 21, 329-361.
- Hartman, S. E., 1989. Stereophotogrammetric analysis of occlusal morphology of extant Hominoid molars: phonetics and function. *Am. J. Phys. Anthropol.* 80, 145-166.
- Hartwig, W. C., 2002. *The primate fossil record*. Cambridge University Press, Cambridge, 530p
- Harvey, P. H., Kavanagh, M., Clutton-Brock, T. H., 1978. Sexual dimorphism in primate teeth. *J. Zool.* 186, 475-485.
- Hayes, V.J., Freedman, L., Oxnard, C. E., 1990. The Taxonomy of Savannah Baboons: An Odontomorphometric Analysis. *Am. J. Primatol.* 22, 171-190.
- Hayna, G., Ménard, N., Qarro, M., Tattou, M. I., Fuse, M., Vallet, D., Yamada, A., Go, M., Takafumi, H., Tsujino, R., Agetsuma, N., Wada, K., 2011. Dietary adaptations of temperate primates: comparisons of Japanese and Barbary macaques. *Primates* 52, 187-198.
- Heizmann, E. P. J. & Begun, D. R., 2001. The oldest Eurasian hominoid. *J. Hum. Evol.* 41, 463-481.
- Hillson, S., 2005. *Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge, 373 p.
- Hohenegger, J. & Zapfe, H., 1990. Craniometric investigation on *Mesopithecus* in comparison with two recent colobines. *Beiträge. Paläontol. Öster.* 16, 111-144.
- Hohmann, G., 2009. The diets of non-human primates: frugivory, food processing, and food sharing. En: Hunlin, J-J., Richards, M. P. (Eds.), *The evolution of hominin diets. Integrating approaches to the study of Palaeolithic subsistence*. Springer, Netherlands, pp. 1-14.
- Hsü, K. J., Cita, M. B., Ryan, W. B. F., 1973. The origin of the Mediterranean evaporites. *Initial Rep. Deep Sea Drill. Proj.* 13, 1203-1231.
- Hunter, J.P. & Jernvall, J., 1995. The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 92, 10718-10722.
- Hürzeler, J. 1958. *Oreopithecus bambolii* Gervais a preliminary report. *Verh. Naturf. Ges. Basel* 69, 1-47.
- Hürzeler, J., 1960. The significance of *Oreopithecus* in the genealogy of man. *Triangle* 4, 164-174.
- Hylander, W.L., 1975. The human mandible: lever or link?. *Am. J. Phys. Anthropol.* 43, 227-242.

I

- Isbell, L. A., Pruetz, J. D., Young, T. P., 1998. Movements of vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource size, density, and distribution. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42, 123-133.
- Ishida, H. & Pickford, M., 1997. A new Late Miocene hominoid from Kenya: *Samburupithecus kiptalami* gen. et sp. nov. *C R Acad. Sci. Paris* 325, 823-829.
- Ivanov, D., Utescher, T., Mosbrugger, V., Syabryaj, S., Djordjević-Milutinović, D., Molchanoff, S., 2011. Miocene vegetation and climate dynamics in eastern and central Paratethys (southeastern Europe). *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 304, 262-275.
- Ivanović, A., Sotiropoulos, K., Džukić, G., Kalezić, M.L., 2009. Skull size and shape variation versus molecular phylogeny: a case study of alpine newts (*Mesotriton alpestris*, Salamandridae) from the Balkan Peninsula. *Zoomorphology* 128, 157-167.

J

- Jablonski, N. G., 1994. Convergent evolution in the dentitions of grazing macropodine marsupials and the grass-eating primate *Theropithecus gelada*. *J. Roy. Soc. West. Austral.* 77, 37-43.
- Jablonski, N., 1998. The evolution of the doucs and snub-nosed monkeys and the question of the phyletic unity of the odd-noses colobines. En: Jablonski, N.G. (Ed.), *The natural history of the doucs and snub-nosed monkeys*. World Scientific Publishing, Singapore, pp. 13- 52.
- Jablonski, N.G., 2002. Fossil Old World monkeys: The late Neogene radiation. In: Hartwing, W. (Ed.), *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 255-299.
- Johanson, D. C., 1979. A consideration of the “*Dryopithecus pattern*”. *Ossa* 6, 125-137.

K

- Kaiser, T. M., Müller, D. W. H., Fortelius, M., Schulz, E., Codron, D., Clauss, M., 2013. Hypsodonty and tooth face development in relation to diet and habitat in herbivorous ungulates: implications for understanding tooth wear. *Mammal Review* 43, 34-46.
- Kanamori, T., Kuze, N., Bernard, H., Malim, T. P., Kohshima, S., 2010. Feeding ecology of Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus morio*) in Danum Valley, Sabah, Malaysia: a 3-year record including two mast fruiting. *Am. J. Primatol.* 71, 1-21.
- Kaplin, B.A., 2001. Ranging behavior of two species of guenons (*Cercopithecus lhoesti*) and *C. mitis doggetti*) in the Nyungwe Forest Reserve, Rwanda. *Int. J. Primatol.* 22, 521-548.
- Kaplin, B. A. & Moermond, T.C., 2000. Foraging ecology of the mountain monkey (*Cercopithecus lhoesti*): implications for its evolutionary history and use of disturbed forest. *Am. J. Primatol.* 50, 227-246.
- Kaplin, B. A., Munyaligoga, V., Moermond, T.C., 1998. The influence of temporal changes in fruit availability on diet composition and seed handling in blue monkeys (*Cercopithecus mitis doggetti*). *Biotropica* 30, 56-71.
- Kappeler, M., 1981. The Javan silvery gibbon (*Hylobates lar moloch*): ecology and behavior. Tesis Doctoral, University of Basel, Basel.
- Kappeler, M., 1984. Diet and feeding behavior of the moloch gibbon. En: Preuschoft, H., Chivers, D. J., Brockelman, W. Y., Creel, N. (Eds.), *The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioral Biology*. Edinburgh University Press, Edinburgh, pp. 228-241.
- Kappelman, J., Richmond, B. G., Seiffert, E. R., Maga, A. M., Ryan, T. M., 2003. Hominoidea (Primates). En: Fortelius, M., Kappelman, J., Sen, S., Bernor, R. (Eds.),

- Geology and Paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey. Columbia University Press, New York, pp. 90-124.
- Kay, R.F., 1975. Functional adaptations of primate molar teeth. *Am. J. Phys Anthropol.* 43, 195-216.
- Kay, R. F., 1977a. The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early catarrhines. *Am. J. Phys. Anthropol.* 46, 327-352.
- Kay, R. F., 1977b. Diets of the early Miocene African hominoids. *Nature* 268, 628-630.
- Kay, R. F., 1978. Molar structure and diet in extant Cercopithecoidea. En: Butler, P. M. & Joysey, K. (Eds.), *Development, Function and Evolution of Teeth*. Academic Press, London, pp. 309-339.
- Kay, R. F., 1981. The nut-crackers—a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *Am. J. Phys. Anthropol.* 55, 141-151.
- Kay, R.F. & Covert, H.H., 1984. Anatomy and behavior of extinct primates. En: Chivers, D.J., Wood, B.A., Bilsborough, A. (Eds.), *Food acquisition and processin in primates*. Plenum Press, New York, pp. 467-508.
- Kay, R. F. & Simons, E. L., 1980. The ecology of oligocene African anthropoidea. *Int. J. Primatol.* 1, 21-37.
- Kay, R. F. & Ungar, P. S., 1997. Dental evidence for diet in some Miocene catarrhines with comments on the effects of phylogeny on the interpretation of adaptation. En: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, New York, pp. 131-151.
- Kay, N. B. K. & Davies, A. G., 1994. Digestive physiology. En: Davies, A. G., Oates, J. F. (Eds.), *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour, and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 229-249.
- Keiser, J. A., 1990. *Human adult odontometrics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kelley, J., 1988. A new large species of *Sivapithecus* from the Siwaliks of Pakistan. *J. Hum. Evol.* 17, 305-324.
- Kelley, J., 2002. The hominoid radiation in Asia. En: Hartwig, W. C. (Ed.), *The primate fossil record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 369-384.
- Kendall, D., 1977. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Probab.* 9, 428-430.
- Kendall, D. G., Barden, D., Carne, T. K., Le, H., 1999. *Shape and shape theory*. John Wiley & Sons, New York, p. 318.
- Kim, S., Lappan, S., Choe, J. C., 2012. Responses of Javan gibbon (*Hylobates moloch*) groups in submontane forest to monthly variation in food availability: evidence for variation on a fine spatial scale. *Am. J. Primatol.* 74, 1154-1167.
- King, S.J., Arrigo-Nelson, S. J., Pochron, S.T., Semprebon, G.M., Godfrey, L.R., Wright, P.C., Jernvall, J., 2005. Dental senescence in a long-lived primate links infant survival to rainfall. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 102, 16579–16583.
- Kinzey, W. G., 1978. Feeding behavior and molar features in two species of titi monkey. En: Chivers, D. J. & Herbet, J. (Eds.), *Recent advances in Primatology*. Academic Press, New York, pp. 373-385.
- Kinzey, W. G. & Norconk, M. A., 1990. Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 81, 5-15.
- Kirk, E. C. & Simons, E. L., 2001. Diets of fossil primates from the Fayum Depression of Egypt: a quantitative analysis of molar shearing. *J. Hum. Evol.* 40, 203-229.
- Klingenberg, C. P., 2008. Novelty and “Homology-free” Morphometrics: What’s in a Name?. *Evol. Biol.* 35, 186-190.
- Klingenberg, C. P., 2011. *MorphoJ*. Faculty of Life Sciences, Univ. of Manchester, Manchester, UK.

- Klingenberg, C.P., 2013. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix*. 24, 15-24.
- Klingenberg, C.P. & Gidaszewski, N.A., 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Syst. Biol.* 59, 245-261.
- Klukkert, Z. S., Teaford, M. F., Ungar, P. S., 2012. A dental topographic analysis of chimpanzees. *Am. J. Phys. Anthropol.* 148, 276-284.
- Köhler, M., & Moyà-Solà, S., 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 11747-11750.
- Kool, K. M., 1993. The diet and feeding behavior of the silver leaf monkey (*Trachypithecus auralis sondaicus*) in Indonesia. *Int. J. Primatol.* 14, 667-700.
- Kordos, L. & Begun, D. R., 1997. A new reconstruction of RUD 77, a partial cranium of *Dryopithecus brancoi* from Rudábánya, Hungary. *Am. J. Phys. Anthropol.* 103, 277-294.
- Kordos, L. & Begun, D. R., 2001a. Primates from Rudábánya: allocation of specimens to individuals, sex and age categories. *J. Hum. Evol.* 40, 17-39.
- Kordos, L. & Begun, D. R., 2001b. A new cranium of *Dryopithecus* from Rudábánya, Hungary. *J. Hum. Evol.* 41, 689-700.
- Kordos, L. & Begun, D. R., 2002. Rudábánya: a Late Miocene subtropical swamp deposit with evidence of the origin of the African apes and humans. *Evol. Anthropol.* 11, 45-57.
- Koufos, G. D., 2006. Palaeoecology and chronology of the Vallesian (late Miocene) in the Eastern Mediterranean region. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.* 234, 127-145.
- Koufos, G. D., 2007. Potential hominoid ancestors for Hominidae. En: Henke W., Tattersall I. (Eds.), *Handbook of Paleanthropology. Vol. 2: Primate Evolution and Human Origins*. Springer, Berlin, pp. 1347-1377.
- Koufos, G. D., 2009. The Neogene cercopithecids (Mammalia, Primates) of Greece. *Geodiversitas* 31, 817-850.
- Kovar-Eder, J., Jechorek, H., Kvaček, Z., Parashiv, V., 2008. The integrated plant record: an essential tool for reconstructing Neogene zonal vegetation in Europa. *Palaios* 23, 97-111.
- Koyabu, D. B. & Endo, H., 2010. Craniodental mechanics and diet in Asian Colobines: morphological evidence of mature seed predation and sclerocarpy. *Am. J. Phys. Anthropol.* 142, 137-148.
- Krijgsman, W., Hilgen, F. J., Raffi, I., Sierro, F. J., Wilson, D. S., 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature* 400, 652-655.
- Kuhl, F. P. & Giardina, C. R., 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Comp. Graph. Imag. Proc.* 18, 236-258.
- Kunimatsu, Y., Nakatsukasa, M., Sawada, Y., Sakai, T., Hyodo, M., Hyodo, H., Itaya, T., Nakaya, H., Saegusa, H., Maxurier, A., Saneyoshi, M., Tsujikawa, H., Yamamoto, A., Mbua, E., 2007. A new Late Miocene great ape from Kenya and its implications for the origins of African great apes and humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 19220-19225.
- Kunz, B.K. & Linsenmair, E., 2007. The disregarded west: diet and behavioral ecology of olive baboons in the Ivory Coast. *Folia Primatol.* 79, 31-51.
- L**
- Lahm, S. A., 1986. Diet and habitat preferences of *Mandrillus sphinx* in Gabon: implications of foraging strategy. *Am. J. Primatol.* 11, 9-26.
- Lambert, J. E., Chapman, C. A., Wrangham, R. W., Conklin-Brittain, N. L., 2004. The hardness of cercopithecine foods: implications for the critical function of enamel thickness in exploiting fallback foods. *Am. J. Phys. Anthropol.* 125, 363-368.

- Lappan, S., 2009. Flowers are an important food for small apes in Southern Sumatra. *Am. J. Primatol.* 71, 624-635.
- Lartet, E., 1856. Note sur un grand singe fossile qui se rattache au groupe des singes supérieurs. *C. R. Acad. Sci.* 43, 219-223.
- Lazzari, V., Aguilar, J. P., Michaux, J., 2010. Intraspecific variation and micro-macroevolution connection: illustration with the late Miocene genus *Progonomys* (Rodentia, Muridae). *Paleobiology* 36, 641-657.
- Ledogar, J. A., Winchester, J. M., St Clair, E. M., Boyer, D. M., 2013. Diet and dental topography in pitheciine seed predators. *Am. J. Phys. Anthropol.* 150, 107-121.
- Lehman, S. M. & Fleagle, J. G., 2006. *Primate biogeography. Progress and Prospects.* Springer, New York, 548 p.
- Lele, S. & Richtsmeier, J. T., 1991. Euclidean distance matrix analysis: A coordinate-free approach for comparing biological shapes using landmark data. *Am. J. Phys. Anthropol.* 86, 415-427.
- Lestrel, P. E., 1997. Introduction and overview of Fourier descriptors. En: Lestrel, P. E. (Ed.), *Fourier descriptors and their applications in biology.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 22-44.
- Leutenegger, W. & Kelly, J. T., 1977. Relationship of Sexual Dimorphism in Canine Size and Body Size to Social, Behavioral, and Ecological Correlates in Anthropoid Primates. *Primates* 18, 117-136.
- Liu, W., Clarke, R., Song, X., 2010. Geometric morphometric analysis of the early Pleistocene hominin teeth from Jianshi, Hubey Province, China. *Sci. China Earth Sci.* 53, 1141-1152.
- Lockwood, C.A., 2007. Adaptation and functional integration in primate phylogenetics. *J. Hum. Evol.* 52, 490-503.
- Lockwood, C.A., Kimbel, W.H., Lynch, J.M., 2004. Morphometrics and hominoid phylogeny: support for a chimpanzee-human clade and differentiation among great ape subspecies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 101, 4356-4360.
- Lohmann, G., 1983. Eigenshape analysis of microfossils: a general morphometric procedure for describing changes in shape. *Math. Geol.* 15, 659-672.
- Loy, A., Busilacchi, S., Costa, C., Ferlin, L., Cataudella, S., 2000. Comparing geometric morphometrics and outline fitting methods to monitor fish shape variability of *Diplodus puntazzo* (Teleostea: Sparidae). *Aquacul. Eng.* 21, 271-283.
- Lucas, P. W., 2004. *Dental functional morphology. How teeth work.* Cambridge University Press, Cambridge, 372p.
- Lucas, P. W., Constantino, P. J., Wood, B. A., 2008. Inferences regarding the diet of extinct hominins: structural and functional trends in dental and mandibular morphology within the hominin clade. *J. Anat.* 212, 486-500.

M

- Macholán, M., 2006. A geometric morphometric analysis of the shape of the first upper molar in mice of the genus *Mus* (Muridae, Rodentia). *J. Zool.* 270, 672-681.
- MacKinnon, J. R. & MacKinnon, K. S., 1980. Niche differentiation in a primate community. En: Chivers, D. J. (Ed.), *Malayan Forest Primates: Ten Years' Study in Tropical Rain Forest.* Plenum Press, New York, pp. 167-190.
- MacLeod, N., 1999. Generalizing and extending the eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology* 25, 107-138.
- Madar, S. I., Rose, M. D., Kelley, J., MacLatchy, L., Pilbeam, D., 2002. New *Sivapithecus* postcranial specimens from the Siwaliks of Pakistan. *J. Hum. Evol.* 42, 705-752.
- Maddison, W.P., Maddison, D.R., 2011. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.* Version 2.75. <http://mesquiteproject.org>.

- Maisels, F., Gautier-Hion, A., Gautier, J.-P., 1994. Diets of two sympatric colobines in Zaire: more evidence on seed-eating in forests on poor soils. *Int. J. Primatol.* 15, 681-701.
- Marcus, L., Hingst-Zaher, E., Zaher, H., 2000. Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix* 11, 27-47.
- Marigó, J., Susanna, I., Minwer-Barakat, R., Madurell-Malapeira, J., Moyà-Solà, S., Casanovas-Vilar, I., Robles, J. M., Alba, D. M., 2014. The primate fossil record in the Iberian Peninsula. *J. Iber. Geol.* 40, 179-211.
- Marmi, J., Casanovas-Vilar, I., Robles, J.M., Moyà-Solà, S., Alba, D.M., 2012. The paleoenvironment of *Hispanopithecus laietanus* as revealed by paleobotanical evidence from the Late Miocene of Can Llobateres 1 (Catalonia, Spain). *J. Hum. Evol.* 62, 412-423.
- Martin, L. B., Olejniczak, A. J., Maas, M. C., 2003. Enamel thickness and microstructure in pitheciin primates, with comments on dietary adaptations of the middle Miocene hominoid *Kenyapithecus*. *J. Hum. Evol.* 45, 351-367.
- Martinón-Torres, M., Bastir, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez, A., Sarmiento, S., Muela, A., Arsuaga, J.L., 2006. Hominin lower second premolar morphology: evolutionary inferences through geometric morphometric analysis. *J. Hum. Evol.* 50, 523-533.
- McCane, B., 2013. Shape variation in outline shapes. *Syst. Biol.* 62, 134-146.
- McGraw, W. S., Vick, A. E., Daegling, D. J., 2014. Dietary variation and food hardness in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*): Implications for fallback foods and dental adaptation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 154, 413-423.
- Ménard, N., 1985. Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie: I. Régime en chenaie decidue. *Revue d'Ecologie* 40, 451-466.
- Ménard, N. & Vallet, D., 1986. Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie: II. Régime en forêt sempervirente et sur les sommets rocheux. *Revue d'Ecologie* 41, 173-192.
- Ménard, N. & Vallet, D., 1996. Demography and ecology of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in two different habitats. En: Fa, J. E., Lindburg, D. G. (Eds.), *Evolution and ecology of macaque societies*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 106-131.
- Merceron, G., 2003. Analyse de la micro-usure dentaire de primates et d'ongulés du Miocène supérieur de Méditerranée orientale : implications paléo-biologiques et paléo-environnementales. Tesis Doctoral, University of Poitiers, França.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., Heintz, E., 2004. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 207, 143-163.
- Merceron, G., Blondel, C., De Bonis, L., Koufos, G. D., Viriot, L., 2005a. A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaios* 20, 551-561.
- Merceron, G., De Bonis, L., Viriot, L., Blondel, C., 2005b. Dental microwear of the late Miocene bovids of northern Greece: Vallesian/Turolian environmental changes and disappearance of *Ouranopithecus macedoniensis*? *Bull. Soc. Géol. Fr.* 176 (5), 475-484.
- Merceron, G., Taylor, S., Scott, R., Chaimanee, Y., Jaeger, J. J., 2006. Dietary characterization of the hominoid *Khoratpithecus* (Miocene of Thailand): evidence from dental topographic and microwear texture analyses. *Naturwissenschaften* 93, 329-333.

- Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., Kaiser, T. M., 2007. Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *J. Hum. Evol.* 53, 331-349.
- Merceron, G., Scott, R.S., Geraads, D., Spassov, N., Ungar, P., 2009a. Folivory or fruit/seed predation for *Mesopithecus*, an earliest colobine from the late Miocene of Eurasia? *J. Hum. Evol.* 57, 732-738.
- Merceron, G., Koufos, G. D., Valentin, X., 2009b. Feeding habits of the first European colobine, *Mesopithecus* (Mammalia, Primates): evidence from comparative dental microwear analysis with modern cercopithecids. *Geodiversitas* 31, 865-878.
- Merceron, G., Kaiser, T. M., Kostopoulos, D. S., Schulz, E., 2010. Ruminant diets and the Miocene extinction of European great apes. *Proc. R. Soc. B.* 277, 3105-3112.
- Milne, N., Vizcaíno, S. F., Fericola, J. C., 2009. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *J. Zool.* 278, 48-56.
- Mitani, M., 1989. *Cercocebus torquatus*: Adaptive feeding and ranging behaviors related to seasonal fluctuations of food resources in the tropical rain forest of South-western Cameroon. *Primates* 30, 307-323.
- Mitteroecker, P. & Gunz, P., 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evol. Biol.* 36, 235-247.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K., Bookstein, F. L., 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *J. Hum. Evol.* 46, 679-698.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Windhager, S., Schaefer, K., 2013. A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix* 24, 59-66
- M'Kirera, F. & Ungar, P. S., 2003. Occlusal relief changes with molar wear in *Pan troglodytes* and *Gorilla gorilla gorilla*. *Am. J. Primatol.* 60, 31-41.
- Monteiro, L.R. & Dos Reis, S.F., 2005. Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 43, 332-338.
- Moreno-Black, G. S. & Maples, W. R., 1977. Differential habitat utilization of four Cercopithecidae in a Kenyan forest. *Folia Primatol.* 27, 85-107.
- Morgan, D. & Sanz, C., 2006. Chimpanzee feeding ecology and comparisons with sympatric gorillas in Goulougo Triange, Republic of Congo. En: Boesch, C., Hohmann, G., Robbins, M. M. (Eds.), *Feeding ecology in apes and other primates*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 97-122.
- Moyà-Solà, S. & Köhler, M., 1995. New partial cranium of *Dryopithecus* Lartet, 1863 (Hominoidea, Primates) from the upper Miocene of Can Llobateres, Barcelona, Spain. *J. Hum. Evol.* 29, 101-139.
- Moyà-Solà, S. & Köhler, M., 1996. A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great ape locomotion. *Nature* 379, 156-159.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., 1997. The phylogenetic relationships of *Oreopithecus bambolii*. *C. R. Acad. Sci. Paris* 324, 141-148.
- Moyà-Solà, S., Gilbert, J., Begun, D. R., 1992. New specimens of *Dryopithecus laietanus* from the Vallès Penedès, Catalonia, Spain. Abstracts of the XIV Congress of the International Primatological Society, 261.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D. M., 1999. Primate evolution-In and out of Africa. *Curr. Biol.* 9, R548-R549.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., 2004. *Pierolapithecus catalaunicus*, a new middle Miocene great ape from Spain. *Science* 306, 1339-1344.

- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Rook, L., 2005. The *Oreopithecus* thumb: a strange case in hominoid evolution. *J. Hum. Evol.* 49, 395-404.
- Moyà-Solà, S., Alba, D.M., Almécija, S., Casanovas-Vilar, I., Köhler, M., De Esteban-Trivigno, S., Robles, J.M., Galindo, J., Fortuny, J., 2009a. A unique Middle Miocene European hominoid and the origins of the great ape and human clade. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106, 9601-9606.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Robles, J.M., Cabrera, L., Garcés, M., Almécija, S., Beamud, E., 2009b. First partial face and upper dentition of the Middle Miocene hominoid *Dryopithecus fontani* from Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, NE Spain: taxonomic and phylogenetic implications. *Am. J. Phys. Anthropol.* 139, 126-145.

N

- Nakagawa, N., 2003. Seasonal, sex and interspecific differences in activity budgets and diets of patas monkeys (*Erythrocebus patas*) and tanzania monkeys (*Cercopithecus aethiops tanzania*) living sympatrically in Northern Cameroon. *Primates* 41, 161-174.
- Navarro, N., Zatarain, X., Montuire, S., 2004. Effects of morphometric descriptor changes on statistical classification and morphospaces. *Biol. J. Linn. Soc.* 83, 243-260.
- Nelson, S. V., 2003. The extinction of *Sivapithecus*: faunal and environmental changes surrounding the disappearance of a Miocene hominoid in the Siwaliks of Pakistan. Brill, Boston, 138p.
- Nicola, P.A., Monteiro, L.R., Pessôa L. M., Von Zuben F.Z., Rolf, F.J., Dos Reis, S.F., 2003. Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 80, 385-396.
- Nurcahyo, A. 2001. Jelajah harian, daerah jelelah, pakan dan makan serta calling pada siamang (*Hylobates syndactylus*). Bogor: Wildlife Conservation Society-Indonesia Program.

O

- Okecha, A. A. & Newton-Fisher, N. E., 2006. The diet of olive baboons (*Papio anubis*) in the Budongo Forest Reserve, Uganda. En: Newton-Fisher, N. E., Notman, H., Paterson, J. D., Reynolds, V. (Eds.), *Primates of Western Uganda*. Springer, New York, pp. 61-73.
- Olejniczak, A. J., Smith, T. M., Wang, W., Potts, R., Ciochon, R., Kullmer, O., Schrenk, F., Hublin, J-J., 2008a. Molar Enamel Thickness and Dentine Horn Height in *Gigantopithecus blacki*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 135, 85-91.
- Olejniczak, A. J., Tafforeau, P., Feeney, R. N. M., Martin, L. B., 2008b. Three-dimensional primate molar enamel thickness. *J. Hum. Evol.*, 54, 187-195.

P

- Page, S. L., Chiu, C-H., Goodman, M., 1999. Molecular Phylogeny of Old World monkeys (Cercopithecidae) as inferred from γ -globin DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 13, 348-359.
- Pagel, M.D. & Harvey, P.H., 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. *Q. Rev. Biol.* 63, 413-440.
- Palombit, R. A., 1997. Inter- and intraspecific variation in the diets of sympatric siamang (*Hylobates syndactylus*) and lar gibbons (*Hylobates lar*). *Folia Primatol.* 68, 321-337.
- Pampush, J. D., Duque, A. C., Burrows, B. R., Daegling, D. J., Kenney, W. F., McGraw, W. S., 2013. Homoplasy and thick enamel in primates. *J. Hum. Evol.* 64, 216-224.

- Pan, Y., 1988. Small fossil primates from Lufeng, a latest Miocene site in Yunnan Province, China. *J. Hum. Evol.* 17, 359-366.
- Pan, R., Groves, C., Oxnard, C., 2004. Relationships between the fossil colobine *Mesopithecus pentelicus* and extant Cercopithecoids, based on dental metrics. *Am. J. Primatol.* 62, 287-299.
- Perelman, P., Johnson, W.E., Roos, C., Seuánez, H.N., Horvath, J.E., Moreira, M.A.M., Kessing, B., Pontius, J. Roelke, M., Rumpler, Y., Schneider, M.P.C., Silva, A., O'Brien, S.J., Pecon-Slattery, J., 2011. A molecular Phylogeny of living primates. *Plos Genet.* 7: e1001342.
- Peretz, B., Nevis, N., Smith, P., 1998. Morphometric analysis of developing crowns of maxillary primary second molars and permanent first molars in humans. *Arch. Oral Biol.* 43-525-533.
- Perez, S. I., Bernal, V., Gonzalez, P. N., 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *J. Anat.* 208, 769-784.
- Pérez-Pérez, A., Galbany, J., Romero, A., Martínez, L. M., Estebanz, F., Pinilla B., Gamarra B., 2010. Origen y evolución de los dientes: de los cordados primitivos a los humanos modernos. *Rev. Esp. Antrop. Fís.* 31, 167-192.
- Pickford, M. & Senut, B., 2005. Hominoid teeth with chimpanzee-and-gorilla-like features from the Miocene of Kenya: implications for the chronology of ape-human divergence and biogeography of Miocene hominoids. *Anthropol. Sci.* 113, 95-102.
- Pickford, M., Wanas, H., Soliman, H., 2006. Indications for a humid climate in the Western Desert of Egypt 11-10 Myr ago: evidence from Galagidae (PrimateS, Mammalia). *C. R. Palevol.* 5, 935-943.
- Pilbeam, D. R., 1982. New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan. *Nature* 295, 232-234.
- Pilbeam, D., 2000. Hominoid systematic: the soft evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97, 10684-10686.
- Pilbeam, D. R., 2002. Perspectives on the Miocene Hominoidea. En: Hartwig, W. C. (Ed.), *The primate fossil record.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 303-310.
- Pilbeam, D.R., Rose, M.D., Barry, J.C., Shah, S.M.I., 1990. New *Sivapithecus humeri* from Pakistan and the relationship of *Sivapithecus* and *Pongo*. *Nature* 384, 237-239.
- Pilbrow, V., 2006. Population systematics of chimpanzees using molar morphometrics. *J. Hum. Evol.* 51, 646-662.
- Pilbrow, V., 2007. Patterns of molar variation in great apes and their implications for hominin taxonomy. En: Bailey, S. E., Hublin, J-J. (Eds.), *Dental Perspectives on Human Evolution.* Springer, pp. 9-32.
- Pilbrow, V., 2010. Dental and phylogeographic patterns of variation in gorillas. *J. Hum. Evol.* 59, 16-34.
- Pilgrim, G. E., 1910. Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India. *Records of the Geological Survey of India* 40, 63-71.
- Pitirri, M. K., Singh, N., Harvati, K., Begun, D. R., Kordos, L., 2009. 3D geometric morphometric analysis of the mandible of *Rudapithecus hungaricus* from the late Miocene of Rudabánya (Hungary). *Am. J. Phys. Anthropol.* S48:212.
- Plavcan, J. M., 2001. Sexual Dimorphism in Primate Evolution. *Y. Phys. Anthropol.* 44, 25-53.
- Plavcan, J. M., van Schaik, C. P., Kappeler, P. M., 1995. Competition, coalitions and canine size in primates. *J. Hum. Evol.* 28, 245-276.
- Polly, P.D., 2001. On morphological clocks and paleophylogeography: towards a timescale for *Scorex* hybrid zones. *Genetica* 112-113, 339-357.

- Polly, P.D., 2003. Paleophylogeography: the tempo of geographic differentiation in marmots (*Marmota*). *J. Mammal.* 84, 369-384.
- Polly, P. D., 2008. Developmental dynamics and G-matrices: Can morphometric spaces be used to model phenotypic evolution?. *Evol. Biol.* 35, 83-96.
- Post, D., 1982. Feeding behavior of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya. *Int. J. Primatol.* 3, 403-430.
- Poulsen, J.R., Clark, C.J., Smith, T. B., 2001. Seasonal variation in the feeding ecology of the grey-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*) in Cameroon. *Am. J. Primatol.* 54, 91-105.
- Pradella, C. & Rook, L., 2007. *Mesopithecus* (Primates: Cercopithecoidea from Villafranca d'Asti (Early Villafranchian; NW Italy) and palaeoecological context of its extinction. *Swiss J. Geosci.* 145-152.

R

- Raemaekers, J. J., 1977. Gibbons and trees: comparative ecology of the siamang and lar gibbons. Tesis Doctoral, University of Cambridge, England.
- Rasmussen, D. T., 2002. Early Catarrhines of the African Eocene and Oligocene. En: Hartwig, W. C. (Ed.), *The primate fossil record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 203-220.
- Reed, O. M., 1973. *Papio cynocephalus* Age Determination. *Am. J. Phys. Anthropol.* 38, 309-314.
- Renaud, S. R., Michaux, J., Jaeger, J.-J., Auffray, J.-C., 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: nonprogressive evolutionary pattern in a gradual lineage. *Paleobiology* 22, 255-265.
- Renaud, S., 1999. Size and shape variability in relation to species differences and climatic gradients in the African rodent *Oenomys*. *J. Biogeogr.* 26, 857-865.
- Richtsmeier, J.T., Burke DeLeon, V., Lele, S.R., 2002. The promise of Geometric Morphometrics. *Y. Phys. Anthropol.* 45, 63-91.
- Rizk, O. T., Amugongo, S. K., Mahaney, M. C., Hlusko, L. J., 2008. The quantitative genetic analysis of primate dental variation: history of the approach and prospects for the future. En: Irish, J. D. & Nelson, G.C., (Eds.), *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge University Press, New York, pp. 317-346.
- Robinson, B. W. & Wilson, D. S., 1998. Optimal foraging specialization and a solution to Liem's paradox. *Am. Nat.* 151, 223-235.
- Rohlf, F. J., 1990. Rotational fit (Procrustes) methods. En Rohlf, F. J. & Bookstein, F. L. (Eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. University of Michigan Museum of Zoology, Special Publication n°2, pp. 227-236.
- Rohlf, F. J., 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Syst. Biol.* 47, 147-158.
- Rohlf, F. J., 2003. Bias and error in estimates of mean in Geometric Morphometrics. *J. Hum. Evol.* 44, 665-683.
- Rohlf, F.J., 2006. TpsDig2, version 2.10. TpsSeries. Department of Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook, New York.
- Rohlf, F.J., 2010. TpsRelw, version 1.49. TpsSeries. Department of Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook, New York.
- Rohlf, F. J. & Archie, J. W. 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera:Culicidae). *Systematic Zool.* 33, 302-317.
- Rohlf, F. J. & Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Biol.* 39, 40-59.

- Rook, L., Renne, P., Benvenuti, M., Papini, M., 2000. Geochronology of *Oreopithecus*-bearing succession at Baccinello (Italy) and the extinction pattern of European Miocene hominoids. *J. Hum. Evol.* 39, 577-582.
- Rook, L., Bondioli, L., Casali, F., Rossi, M., Köhler, M., Moyá Solá, S., Macchiarelli, R., 2004. The bony labyrinth of *Oreopithecus bambolii*. *J. Hum. Evol.* 46, 347-354.
- Rook, L., Gallai, G., Torre, D., 2006. Lands and endemic mammals in the Late Miocene of Italy: constrains for paleogeographic outlines of Tyrrhenian area. *Paleogeo. Paleoclimatol. Palaeoecol.* 238, 263-269.
- Rose, M. D., 1997. Functional and phylogenetic features of the forelimb in Miocene hominoids. En: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, New York, pp. 79-100.
- Rothman, J. M., Pell, A. N., Nkurunungi, J. B., Dierenfels., E. S., 2006. Nutritional aspects of the diet of wild gorillas. How do Bwindi gorillas compare? En: Newton-Fisher, N. E., Notman, H., Paterson, J. D., Reynolds, V. (Eds.), *Primates of Western Uganda*, Springer, New York, pp. 153-169.
- Rothman, J. M., Plumtre, A. J., Dierenfeld, E. S., Pell, A. N., 2007. Nutritional composition of the diet of the gorilla (*Gorilla beringei*): a comparison between two montane habitats. *J. Tropical Ecol.* 23, 673-682.
- Rothman, J. M., Dierenfeld, E. S., Hintz, H. F., Pell, A. N., 2008. Nutritional quality of gorilla diets: consequences of ages, sex and season. *Oecologia* 155, 111-122.
- Rowe, N., Goodall, J., Mittermeier, R., 1996. *The pictorial guide to the living primates*. Pogonias Press, New York, 273 p.
- Rudran, R., 1978a. Socioecology of the blue monkey (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*) of the Kibale Forest, Uganda. *Smith. Contrib. Zool.* 249, 1-88.
- Rudran, R., 1978b. Intergroup dietary comparisons and folivorous tendencies of two groups of blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*). En: Montgomery, G. G. (Ed.), *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 483-503.
- Russon, A.E, Wich, S.A., Ancrenaz, M., Kanamori T., Knott, C.D., Kuze, N., Morrogh-Bernard, H.C., Pratje, P., Ramlee, H., Rodman, P., Sawang, A., Sidiyasa, K., Singleton, I. van Schaik, C.P., 2009. Geographic variation in orangutan diets. En: Wich, S.A., Utami Atmoko, S.S., Mitra Setia, T., van Schaik, C.P. (Eds.), *Orangutans: Geographic Variation in Behavioral Ecology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 135-156.

S

- Saitou, N. & Nei, M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4, 406-425.
- Salazar-Ciudad, I. & Jernvall, J., 2010. A computational model of teeth and the developmental origins of morphological variation. *Nature* 464, 583-586.
- Sampson, P. D., Bookstein, F. L., Sheehan, F. H., Bolson, E. L., 1996. Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms. En: Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P., Slice, D. E. (Eds.), *Advances in morphometrics*. Nato ASI Series, Series a: Life Science, New York, pp. 211-233.
- Santana, S. E., Strait, S., Dumont, E. R., 2011. The better to eat you with: functional correlates of structure in bats. *Funct. Ecol.* 25, 839-847.
- Santini, F. & Tyler, J.C., 2004. The importance of even highly incomplete fossil taxa in reconstructing the phylogenetic relationships of the Tetraodontiformes (Acanthomorpha: Pisces). *Integr. Comp. Biol.* 44, 349-357.

- Sayers, K. & Norconk, M. A., 2008. Himalayan *Semnopithecus entellus* at Langtang National Park, Nepal: diet, activity patterns, and resources. *Int. J. Primatol.* 29, 509-530.
- Schwartz, G. T., 2000. Taxonomic and Functional Aspects of the Patterning of Enamel Thickness Distribution in Extant Large-Bodied Hominoids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 111, 221-244.
- Scott, G. R. & Turner, C. G., 2008. History of dental anthropology. En: Irish, J. D. & Nelson, G.C., (Eds.), *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge University Press, New York, pp. 10-34.
- Scott, R. S., Ungar, P., Bergtrom, T. S., Brown, C. A., Childs, B.E., Teaford, M. F., Walker, A., 2006. Dental microwear texture analysis: technical considerations. *J. Hum. Evol.* 51, 339-349.
- Scott, J. R., Godfrey, L. R., Jungers, W. L., Scott, R. S., Simons, E. L., Teaford, M.F., Ungar, P.S., Walker, A., 2009. Dental microwear texture analysis of two families of subfossil lemurs from Madagascar. *J. Hum. Evol.*, 56, 405-416.
- Senut, B., 2010. Upper Miocene hominoid distribution and the origin of hominids revisited. *Historical Biol.* 22, 260-267.
- Senut, B., 2011. Origin of hominids: European or African origin, neither or both?. *Estudios Geol.* 67, 395-409.
- Sevim, A., Begun, D. R., Gulecç E., Geraads, D., Pehlevan, C., 2001. A new late Miocene hominid from Turkey. *Am. J. Phys. Anthropol. Supl.* 32, 134-135.
- Sheets, H. D., 2001. Imp, Integrated Morphometric Package.
- Sheets, H. D., Covino, K. M., Panasiwicz, J. M., Morris, S. R., 2006. Comparison of geometric morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. *Front. Zool.* 3, 1-12.
- Shellis, R. P., Beynon, A. D., Reid, D. J., Hiiemae, K. M., 1998. Variations in molar enamel thickness among primates. *J. Hum. Evol.* 35, 507-522.
- Shimizu, D., 2002. Functional implications of enamel thickness in the lower molars of red colobus (*Procolobus badius*) and Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *J. Hum. Evol.* 43, 605-320.
- Simons, E. G., 1972. *Primate Evolution: an introduction to man's place in Nature*. Macmillan, New York, 312 p.
- Simons, E. G. & Fleagle, J. G., 1973. The history of extinct gibbon-like primates. *Gibbon and Siamang* 2, 121-148.
- Simpson, G.G., 1945. The principles of classification of mammal. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85, 1-350.
- Singleton, M., Rosenberger, A.L., Robinson, C., O'Neill, R., 2011. Allometric and metameric shape variation in *Pan* mandibular molars: a digital morphometric analysis. *Anat. Rec.* 294, 322-334.
- Skinner, M. M., Wood, B. A., Boesch, C., Olejniczak, A. J., Rosas, A., Smith, T. M., Hublin, J. J., 2008. Dental trait expression at the enamel-dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids. *J. Hum. Evol.* 54, 173-186.
- Skinner, M.M., Gunz, P., Wood, B.A., Boesch, C., 2009. Discrimination of extant *Pan* species and subspecies using the enamel-dentine junction morphology of lower molars. *Am. J. Phys. Anthropol.* 10, 234-243.
- Skinner, M.M., Evans, A., Smith, T., Jernvall, J., Tafforeau, P., Kupczik, K., Olejniczak, A.J., Rosas, A., Radovčić, J., Thackeray, J.F., Toussaint, M., Hublin, J-J., 2010. Brief communication: contributions of enamel-dentine junction shape and enamel deposition to primate molar crown complexity. *Am. J. Phys. Anthropol.* 142, 157-163.

- Slice, D.E., 2005. Modern Morphometrics. En: Slice, D.E. (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 1-45.
- Slice, D. E., 2007. Geometric morphometrics. *Annu. Rev. Anthropol.* 36, 261-281.
- Smith, T. M., Martin, L. B., Leakey, M. G., 2003. Enamel thickness, microstructure and development in *Afropithecus turkanensis*. *J. Hum. Evol.* 35, 507-522.
- Smith, T. M., Olejniczak, A. J., Martin, L. B., Reid, D. J., 2005. Variation in hominoid molar enamel thickness. *J. Hum. Evol.* 48, 575-592.
- Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R., 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. Freeman, San Francisco. 573 p.
- Sokal, R. R. & Rohlf, J. F., 1998. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman and Co, New York, 887 p.
- Souday, C., 2008. Analyse morphométrique des molaires déciduales et définitives dans le genre *Homo*: perspectives phylogénétiques et biogéographiques. Tesis Doctoral, Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris.
- Spassov, N., Geraads, D., Hristova, L., Markov, G. N., Merceron, G., Tzankov, T., Srtoyanov, K., Böhme, M., Dimitrova, A., 2012. A hominid tooth from Bulgaria: the last pre-human hominid of continental Europe. *J. Hum. Evol.* 62, 138-145.
- Steininger, F. F. & Rögl, F., 1984. Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys. *Geological Society, London, Special Publications* 17(1), 659-668.
- Stewart, C-B. & Disotell, T.R., 1998. Primate evolution-in and out of Africa. *Curr. Biol.* 8, 582-588.
- Strait, D.S. & Grine, F.E., 2004. Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa. *J. Hum. Evol.* 47, 399-452.
- Strasser, E. & Delson, E., 1987. Cladistic analysis of cercopithecoid relationships. *J. Hum. Evol.* 16, 81-99.
- Struhsaker, T. T., 1975. *The red colobus monkey*. University of Chicago Press, Chicago.
- Suwa, G., Kono, R. T., Katoh, S., Asfaw, B., Beyene, Y., 2007. A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448, 921-924.
- Swindler, D.R., 1976. *Dentition of living primates*. Academic Press, New York, 308 p.
- Swindler, D. R., 1998. *Introduction to the Primates*. University of Washington Press, Seattle.
- Swindler, D. R., 2002. *Primate Dentition. An Introduction to the Teeth of Non-Human Primates*. Cambridge University Press, New York, 296 p.
- Swindler, D. R., Emel, L. M., Anemone, R. L., 1998. Dental variability of the Liberian chimpanzee, *Pan troglodytes verus*. *Hum. Evol.* 13, 235-249.
- Szalay, F. S. & Delson, E., 1979. *Evolutionary History of the Primates*. Academic Press, New York, 580 p.
- Sztencel-Jablonka, A., Jones, G., Bogdanowicz, W., 2009. Skull morphology of two cryptic bat species: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*-a 3D geometric morphometrics approach with landmark reconstruction. *Acta Chiropterologica* 11, 113-126.
- T**
- Tattersall, I. & Schwartz, J., 1999. Hominids and hybrids: The place of Neanderthals in human evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 96, 7177-7119.
- Terhune, C. E., Kimbel, W. H., Lockwood, C. A., 2007. Variation and diversity in *Homo erectus*: a 3D geometric morphometric analysis of the temporal bone. *J. Hum. Evol.* 53, 41-60.

- Thompson d'Arcy, W., 1917. On growth and form. Cambridge University Press, Cambridge, 794 p.
- Teaford, M. F. & Walker, A. C., 1984. Quantitative differences in the dental microwear between primates with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 64, 191-200.
- Teaford, M. F. & Ungar, P. S., 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *P. Natl. Acad. Sci.*, 97, 13506-13511.
- Teaford, M. F. & Ungar, P. S., 2007. Dental Adaptations of African Apes. En: Henke W., Tattersall I. (Eds.), *Handbook of Paleonthropology. Vol. 2: Primate Evolution and Human Origins*. Springer, Berlin, pp. 1107-1132.
- Teaford, M. F., Kay, R. F., Ungar, P. S., 2008. Molar shape and molar microwear in the Koobi Fora monkeys: ecomorphological implications. En: Jablonski, N.G., Leakey, M. G. (Eds.), *Koobi For a Research Project*. California Academy of Sciences, San Francisco, pp. 337-356.
- Tutin, C. E. G. & Fernandez, M., 1993. Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon. *Am. J. Primatol.* 30, 195-211.
- Tutin, C.G., Ham, R. M., White, L.J.T, Harrison, M.J.S., 1997. The primate community of the Lopé Reserve, Gabon: diets, responses to fruit scarcity, and effects on biomass. *Am. J. Primatol.* 42, 1-24.
- ## U
- Uchida, A., 1998a. Variation in tooth morphology of *Pongo pygmaeus*. *J. Hum. Evol.* 34, 71-79.
- Uchida, A., 1998b . Variation in tooth morphology of *Gorilla gorilla*. *J. Hum. Evol.* 34, 55-70.
- Ulhaas, L., Kullmer, O., Schrenk, F., Henke, W., 2004. A new 3-d approach to determine functional morphology of cercopithecoid molars. *Ann. Anat.* 186, 487-493.
- Umponjan, M., 2006. Ecology and application of GIS for analysis of the white-handed gibbon (*Hylobates lar*) habitat at Phu Khieo Wildlife Sntuary, Chaiyaphum Province. Tesis Doctoral, Kasetsart University, Bangkok.
- Ungar, P. S., 1996. Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use. *J. Hum. Evol.* 31, 335-366.
- Ungar, P. S., 1998. Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates. *Evol. Anthropol.* 6, 205-217.
- Ungar, P. S. & Kay, R. F., 1995. The dietary adaptations of European Miocene catarrhines. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 92, 5479-5481.
- Ungar, P. S. & M'kirera, F., 2003. A solution to the worn tooth conundrum in primate functional anatomy. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 3874-3877.
- Ungar, P. S., 2005. Reproductive fitness and tooth wear: Milking as much as possible out of dental topographic analysis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 16533-16534.
- Ungar, P. S. & Teaford, M. F., 1996. Preliminary examination of non occlusal dental microwear in Anthropoids: implications for the study of fossil primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 100, 101-113.
- Ungar, P. S. & Williamson, M., 2000. Exploring the effects of tooth wear on functional morphology: a preliminary study using dental topographic analysis. *Palaeontologia Electronic.* 3, 1-18.
- Ungar, P. S., Brown, C. A., Bergstrom, T. S., Walker, A., 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning* 25, 185-193.

Ungar, P., Teaford, M., Kay, R., 2004. Molar microwear and shearing crest development in Miocene catarrhines. *Anthropologie* XLII/1, 21-35.

V

Vandercone, R. P., Dinadh, C., Wijethunga, G., Ranawana, K., Rasmussen, D. T., 2012. Dietary diversity and food selection in hanuman langurs (*Semnopithecus entellus*) and purple-faced langurs (*Trachypithecus vetulus*) in the Kaludiyapokuna Forest Reserve in the dry zone of Sri Lanka. *Int. J. Primatol.* 33, 1382-1405.

Vidarsdottir, U. S., O'Higgins, P., Stringer, C., 2002. A geometric morphometric study of regional differences in the ontogeny of the modern human facial skeleton. *J. Anat.* 201, 211-229.

Villalta-Comella, J.F. & Crusafont-Pairó, M., 1944. Dos nuevos antropomorfos del Mioceno español y su situación dentro de la moderna sistemática de los símidos. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 13, 1-51.

Vogel, E. R., van Woerden, J. T., Lucas, P. W., Utami Atmoko, S. S., van Schaik, C. P., Dominy, N. J., 2008. Functional ecology and evolution of hominoid molar enamel thickness: *Pan troglodytes schwinfurthii* and *Pongo pygmaeus wurmbii*. *J. Hum. Evol.* 55, 60-74.

Von Cramon-Taubadel, N., Frazier, B. C., Lahr, M. M., 2007. The problem of assessing landmark error in geometric morphometrics: theory, methods, and modifications. *Am. J. Phys. Anthropol.* 134, 24-35.

W

Walker, A., Hoeck, H.N., Perez, L., 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201, 908-910.

Ward, S., 1997. The taxonomy and phylogenetic relationships of *Sivapithecus* revisited. En: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, New York, pp. 269-290.

Ward, C. V., 2007. Postcranial and Locomotor Adaptations of Hominoids. En: *Handbook of Paleanthropology. Vol. 2: Primate Evolution and Human Origins*. Springer, Berlin, pp. 1011-1030.

Ward, S.C., Brown, B., Hill, A., Kelley, J., Downs, W., 1999. *Equatorius*: a new hominoid genus from the Middle Miocene of Kenya. *Science* 285, 1382-1386.

Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S. Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biol. Rev.* 81, 259-291.

Warwick, J., 1960. *The jaws and teeth of primates*. Pitman Medical Publishing Co., London, 328 p.

West, K., 1981. *The ecology and behavior of the siamang (Hylobates syndactylus) in Sumatra*. M. Sc thesis, University of California.

White, F. J., 1992. Activity budgets, feeding behavior, and habitat use of pygmy chimpanzees at Lomako, Zaire. *Am. J. Primatol.* 26, 215-223.

White, J., 2009. Geometric Morphometric investigation of molar shape diversity in modern Lemurs and Lorises. *Anat. Rec.* 292, 701-719.

Williams, J. A., 1981. Source Fourier analysis: a new method for describing primate tooth shapes. *Curr. Anthropol.* 22, 423-424.

Williams, F. L. E., 2013. Enamel microwear texture properties of IGF 11778 (*Oreopithecus bambolii*) from the late Miocene of Baccinello, Italy. *J. Anthropol. Sci.* 91, 201-217.

Williams, M. F., 2008. Cranio-dental evidence of a hominin-like hyper-masticatory apparatus in *Oreopithecus bambolii*. Was the swamp ape a human ancestor? *Biosci. Hypothesis* 1, 127-137.

- Wilson, G. P., Evans, A. R., Corfe, I. J., Smits, P. D., Fortelius, M., Jernvall, J., 2012. Adaptive radiation of multituberculate mammals before the extinction of dinosaurs. *Nature* 483, 457-460.
- Winchester, J. M., Boyer, D. M., St Clair, E. M., Gosselin-Ildari, A. D., Cooke, S. B., Ledogar, J. A., 2014. Dental topography of platyrrhines and prosimians: Convergence and contrasts. *Am. J. Phys. Anthropol.* 153, 29-44.
- Wrangham, R.W. & Waterman, P. G., 1981. Feeding behavior of vervet monkeys on *Acacia tortilis* and *Acacia xanthoploea*: with special reference to reproductive strategies and tannin production. *J. Anim. Ecol.* 50, 715-731.
- Wright, B. W., 2005. Craniodental biomechanics and dietary toughness in the genus *Cebus*. *J. Hum. Evol.* 48, 473-492
- Wu, R., 1987. A revision of the classification of the Lufeng great apes. *Acta Anthropologica Sinica* 6, 265-271.

Y

- Youlatos, D., 2003. Calcaneal features of the Greek Miocene primate *Mesopithecus pentelicus* (Cercopithecoidea: Colobinae). *Geobios.* 36, 229-239.
- Youlatos, D., & Koufos, G. D., 2010. Locomotor evolution of *Mesopithecus* (Primates: Colobinae) from Greece: evidence from selected astragalar characters. *Primates* 51, 23-35.

Z

- Zapfe, H., 1961. Ein Primatenfund aus der miozänen Molasse von Oberösterreich. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 51, 247-267.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D., Fink, W.L., 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, San Diego, California, 418 p.



