



UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

## Caracterización de la topografía dental en la tribu *Papionini*: Inferencias alimentarias en los cercopitecinos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica

Yasmina Avià García

**ADVERTIMENT.** La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) i a través del Dipòsit Digital de la UB ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

**ADVERTENCIA.** La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) y a través del Repositorio Digital de la UB ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

**WARNING.** On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) service and by the UB Digital Repository ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

**CARACTERIZACIÓN DE LA TOPOGRAFÍA  
DENTAL EN LA TRIBU PAPIONINI: INFERENCIAS  
ALIMENTARIAS EN LOS CERCOPITECINOS DEL  
PLIO-PLEISTOCENO DE SUDÁFRICA**

**YASMINA AVIÀ GARCÍA**



**TESIS DOCTORAL**





UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

**Caracterización de la topografía dental en la tribu  
*Papionini*: Inferencias alimentarias en los  
cercopitecinos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica**

Memoria presentada por

**Yasmina Avià García**

para optar al grado de

**Doctor por la Universidad de Barcelona**

Programa de doctorado en *Biodiversitat*, Antropología Biológica

**Dr. Alejandro M. Pérez-Pérez**

Director y tutor

**Dra. Laura M. Martínez Martínez**

Directora

Secció de Zoologia i Antropologia Biològica  
Dept. Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals

**Yasmina Avià García**

Doctoranda

Barcelona, 2021



Esta tesis doctoral ha sido financiada por un contrato predoctoral de la *Universitat de Barcelona* (APIF-UB) y el proyecto de investigación “*Adaptaciones anatómicas de la región maxilofacial y de la dentición en los primates en relación con la dieta y el hábitat: implicaciones adaptativas y filogenéticas*” del Ministerio de Ciencia e Innovación (MICIN CGL2014-52611-C2-1-P). Investigador principal: Dr. Alejandro Martínez Pérez-Pérez.



*A mi familia, amigos y al paciente  
lector que tiene el libro en la mano.*

*Dedico esta edición a mis enemigos,  
que tanto me han ayudado en mi carrera.*

— Camilo José Cela  
La familia de Pascual Duarte



## *Agradecimientos*

Todos los que me conocen saben que no soy muy dada a regalar halagos. De hecho, se podría decir que soy más bien parca en esos menesteres y he de confesar que escribir unos agradecimientos se me hace una labor más tediosa que redactar la tesis entera. Sin embargo, me gustaría plasmar en tinta mis sinceros agradecimientos, por eso del respeto y aquello del dormir tranquila.

Antes de agradecer me gustaría reseñar una de las casualidades de la vida de la que he sido consciente durante el último mes de redacción. Tal mes como hoy hace diez años asistía entusiasmada a mis primeras clases de la carrera. Desde entonces, el tiempo ha pasado de manera vertiginosa, y ahora, diez años después, me encuentro escribiendo las últimas líneas de esta tesis doctoral que, desde luego, cierra un ciclo redondo en mi vida. Estas casualidades te hacen esbozar una sonrisa.

Es justo dedicar mi primer agradecimiento a mis directores de tesis, Alejandro Pérez-Pérez y Laura Martínez. Ellas son las personas que más han sufrido este trabajo –después de mí, obviamente– por lo que mi agradecimiento es eterno. Muchas gracias por permitirme aprender como profesional y como persona.

Al recordar cómo conocí a mis directores de tesis, no he podido evitar darme cuenta de que la vida y los acontecimientos se basan en un eterno efecto dominó. Y eso me ha hecho esbozar una sonrisa de nuevo. Es por ello por lo que mi segundo agradecimiento es para mí antiguo –y paciente– profesor de Evolución Humana Jordi Nadal. Él fue la persona que me encaminó hacia el departamento donde he tenido la suerte de trabajar durante cinco años, primero como alumna de grado, y años más tarde como doctoranda. Gracias por dar el empujón a la primera ficha de la hilera.

Quiero agradecer también (no por estar más abajo son menos importantes) a las compañeras de vida y profesión que me ha regalado esta tesis, mis *seis dobles* (siguiendo con la metáfora del dominó), las fichas que me han permitido ganar la partida. Gracias a mi inestimable Dra. Cuesta, mi otra pierna en esta tesis. Compañera infatigable de batallas y viajes. También a todas las personas de paso –y que

se han quedado— con las que he tenido la suerte de compartir buenos momentos (Anna Francés, Laura Piqué, Giota, Lidia Jiménez y Salomé). De todas he aprendido, y eso es más satisfactorio que un *cum laude*.

Los agradecimientos son también para los viejos amigos, aquellos de los que no nos solemos acordar muy a menudo por lo absorbente de la tesis. Podría poner una retahíla de nombres, pero todos ya saben quiénes son. Gracias también a vosotros.

Gracias también a una serie de personas periféricas que, con su pequeño grano de arena, han permitido la correcta ejecución de este trabajo: gracias a mi comisión de seguimiento, a la dirección del programa de doctorado, colegas de departamento y a todos los conservadores que me han permitido trabajar en sus increíbles colecciones osteológicas. Gracias también a mi tribunal que, para cuando esté escribiendo estas líneas aún no sé quién es, pero que, si te he escogido, es porque te mereces un agradecimiento.

Y por último (que sois los primeros en la lista, según como se mire la vida) los agradecimientos familiares. Infinitas gracias a mi compañero de batalla, Gonzalo. Si la paciencia fuera un grado, ya tendrías matrícula de honor. Y gracias también a mis padres, nunca lo hubiera logrado sin vuestro material genético.

A todos, muchas gracias.

## ***Abstract***

A wide variety of primate taxa is represented in the Plio-Pleistocene deposits of the South African caves. Until now, almost all the recovered fossil primates belong to the *Papionini* tribe (Family *Cercopithecidae*, Subfamily *Cercopithecinae*), representing 12 species and 5 genera. Interest in the study of these cercopithecines taxa has increased, since they provide valuable biostratigraphic, paleoenvironmental and evolutionary information on the hominins with which they coexisted.

Since most of the fossil remains recovered are teeth, they have become the object of numerous works to infer phyletic relationships and palaeoecological adaptations. Diet, a major evolutionary factor affecting primate life histories, provides significant clues to the understanding of adaptation and ecological niche separation in primates. The use of dental topography (DNE, OPCR, RFI, and PCV) to mathematically quantify the shape of the occlusal surface of the molars has become a valid method to infer the all-year-round diet of extant and extinct species and during periods of scarcity. Fallback foods have been considered biomechanically demanding challenges for food processing, and probably are key items determining dental morphology in relation to both dental morphology adaptations and dental wear.

The studied sample consisted of high-resolution 3D dental scans of upper and lower postcanine teeth (M1-M3) from 14 fossil taxa (n= 1.224) and 14 extant African *Papionini* species (n= 2.234), used as a comparison sample. Results showed that the *Papionini* tribe shows numerous homologies in their craniofacial anatomy, including teeth, and the species are grouped by food preferences. Therefore, dental morphology studies would not be useful to infer phylogenetic relationships. There are differences between the topographic patterns between molars and between upper and lower teeth, which may be due to causes of the development and differential use of teeth during the chewing cycle. In fossils, topography has proven to be useful to infer the food preferences of taxa and has been able to detect climatic changes –the 2 My barrier– within the same clade.



## ***Índice***

Agradecimientos	I
Abstract	III
Índice de figuras	IX
Índice de tablas	XIX
Abreviaturas	XXIII

## **INTRODUCCIÓN** **1**

<b>1. Historia evolutiva de la Superfamilia <i>Cercopithecoidea</i></b>	<b>1</b>
1.1 Características generales de los Monos del Viejo Mundo	1
1.2 Evolución de Familia <i>Cercopithecidae</i>	3
1.3 Origen de la Subfamilia <i>Cercopithecinae</i>	12
1.4 Origen de la tribu <i>Papionini</i>	13
1.4.1 Homoplasias en la tribu <i>Papionini</i>	14
1.4.2 Datos moleculares de la tribu <i>Papionini</i>	18
1.4.3 Radiación de los <i>Papionini</i> en África Oriental	20
1.4.4 Radiación de los <i>Papionini</i> en África del Sur	21
<b>2. Morfología dental</b>	<b>25</b>
2.1 Anatomía dental: la bilofodoncia	25
2.2 Anatomía funcional	29
2.3 Esmalte	30
2.4 Desgaste dental	32
<b>3. La dieta y su caracterización</b>	<b>37</b>
3.1 <i>Fallback foods</i>	37
3.2 Propiedades mecánicas de los alimentos	44
3.3 Topografía dental	47
3.3.1 Dirichlet Normal Energy (DNE)	51
3.3.2 Relief Index (RFI)	52
3.3.3 Orientation Patch Count Rotated (OPCR)	53
3.3.4 Portion de ciel visible (PCV)	55

<b>4. Sudáfrica</b>	<b>57</b>
4.1 Cambios climáticos del Plio-Pleistoceno sudafricano	57
4.2 Reconstrucción paleoambiental	62
4.3 Yacimientos de Sudáfrica	64
4.3.1 Formación de los depósitos sudafricanos	68
4.3.2 Cooper's Cave	69
4.3.3 Kromdraai	69
4.3.4 Makapansgat	70
4.3.5 Skurweburg	72
4.3.6 Sterkfontein	72
4.3.7 Swartkrans	74
4.3.8 Taung	76

---

<b>OBJETIVOS</b>	<b>79</b>
------------------	-----------

---

<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b>	<b>83</b>
---------------------------	-----------

<b>1. Material</b>	<b>85</b>
1.1 Tribu <i>Papionini</i>	88
1.1.1 Género <i>Cercocebus</i> (Geoffroy Saint-Hilaire, 1812)	88
1.1.2 Género <i>Lophocebus</i> (Palmer, 1903)	94
1.1.3 Género <i>Macaca</i> (Lacépède, 1799)	97
1.1.4 Género <i>Mandrillus</i> (Ritgen, 1824)	102
1.1.5 Género <i>Papio</i> (Müller, 1773)	104
1.1.6 Género <i>Theropithecus</i> (Geoffroy Saint-Hilaire, 1843)	119
1.1.7 Género <i>Dinopithecus</i> † (Broom, 1937)	127
1.1.8 Género <i>Gorgopithecus</i> † (Broom y Robinson, 1949)	128
1.1.9 Género <i>Parapapio</i> † (Jones, 1937)	128
1.1.10 Género <i>Procercocebus</i> † (Gilbert, 2007)	132
1.2 Tribu <i>Colobini</i>	134
1.2.1 Género <i>Cercopithecoides</i> † (Mollett, 1947)	134
1.2.2 Género <i>Colobus</i> (Illiger, 1811)	135
<b>2. Métodos</b>	<b>139</b>
2.1 Réplicas dentales	139
2.2 Procesamiento de las muestras dentales para el análisis topográfico	141
2.2.1 Obtención de la imagen 3D	141
2.2.2 Procesado de mallas 3D	141
2.2.3 Caracterización del desgaste dental	144

## **RESULTADOS** **145**

---

<b>1. Caracterización de la topografía dental en la tribu <i>Papionini</i> y evolución del desgaste</b>	<b>147</b>
1.1 La topografía dental en la tribu <i>Papionini</i> actual	148
1.2 Presión ecológica en la morfología oclusal	150
1.3 Evolución del desgaste	150
<b>2. Caracterización de la topografía dental en <i>Dinopithecus ingens</i> y <i>Gorgopithecus major</i></b>	<b>157</b>
<b>3. Caracterización de la topografía dental en géneros <i>Papio</i>, <i>Parapapio</i>, <i>Procercocebus</i>, <i>Cercopithecoides</i> y <i>Theropithecus</i></b>	<b>163</b>

## **DISCUSIÓN** **169**

---

<b>1. La topografía dental como método para estudiar la morfología oclusal</b>	<b>171</b>
1.1 Señales entre variables	171
1.2 Limitaciones del método	174
1.3 Diferencias entre tipo de diente	177
1.4 Diferencias entre dientes superiores e inferiores	178
1.5 Evolución del desgaste dental	179
<b>2. Topografía vs. otros métodos de inferencia alimentaria</b>	<b>182</b>
2.1 Microdesgaste dental	182
2.2 Isótopos estables	183
2.3 Morfología dental	184
<b>3. Señal morfológica vs. señal filogenética</b>	<b>186</b>
<b>4. La importancia de los alimentos alternativos como presión selectiva sobre la morfología de los molares</b>	<b>187</b>
<b>5. La tribu <i>Papionini</i> como modelo paleoecológico para la evolución humana</b>	<b>189</b>
5.1 Problemática en la caracterización de la dieta en la tribu <i>Papionini</i>	189
5.2 Tribu <i>Papionini</i> como modelo paleoecológico	190
5.3 Situación taxonómica de los cercopitecinos fósiles en Sudáfrica	191
5.4 La dieta en los cercopitecinos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica	192

(i) Género <i>Papio</i>	193
(ii) Género <i>Parapapio</i>	194
(iii) Género <i>Dinopithecus</i>	196
(iv) Género <i>Gorgopithecus</i>	197
(v) Género <i>Procercocebus</i>	199
(vi) Género <i>Cercopithecoides</i>	199
(vii) Género <i>Theropithecus</i>	200
5.5 La barrera de los 2 Ma	201

---

**CONCLUSIONES** **205**

---

**BIBLIOGRAFÍA** **211**

---

**ANEXOS** **291**

## *Índice de figuras*

- Figura 1.** Características generales de los MVM. Modificado de Fleagle (1999).
- Figura 2.** Filogenia clásica de los MVM basada en características morfológicas. Los círculos identifican los principales nodos para: (1) Familia *Cercopithecidae*; (2) Subfamilias *Colobinae* y *Cercopithecinae*; (3) tribus *Papionini*, *Cercopithecini*, *Colobini* y *Presbytini*. Modificado de Strasser y Delson (1987).
- Figura 3.** Mapa global de distribución de los MVM en depósitos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno. Elaboración propia.
- Figura 4.** Densidad relativa de especies de hominoideos y cercopitecoideos durante los últimos 20 Ma en África. Modificado de Andrews (1986).
- Figura 5.** Mapa de localidades de cercopitecoideos fósiles del Mioceno inicial y medio en África (Miller *et al.*, 2009).
- Figura 6.** Características dentales y mandibulares de cercopitecoideos modernos y las especies fósiles *Victoriapithecus* y *Prohylobates*. Modificado de Fleagle (2013).
- Figura 7.** Similitudes morfológicas craneales y corporales entre (a) *Cercocebus torquatus* y (b) *Lophocebus albigena*. Imagen de Abelló *et al.* (2018) y Field Museum.
- Figura 8.** (a) Árbol filogenético tradicional basado en datos morfológicos de Delson y Dean (1993); (b) Árbol filogenético basado en datos moleculares (mtDNA y cromosoma Y) de Disotell *et al.* (1992); Disotell (1994); Harris y Disotell (1998); Tosi *et al.* (1999, 2003); Disotell (2000).
- Figura 9.** Árbol filogenético Neighbor-Joining (NJ) derivado de las distancias genéticas entre especies de cercopitecoideos (tribus *Cercopithecini*, *Papionini* y *Colobini*).

- Figura 10.** Distribución geográfica de especies endémicas y compartidas de cercopitecinos del Plio-Pleistoceno en África. Elaboración propia.
- Figura 11.** (a) Esquemización de la dentición bilofodonta y oclusión molar. Modificado de Kay (1977); (b) Esquema de distribución de las cúspides y cuencas en cercopitecinos.
- Figura 12.** Comparación entre las denticiones de cercopitecoideos folívoros (a) y frugívoros (b). La imagen (a) pertenece al colobino *Presbytis johni*, y la imagen (b) a *Lophocebus albigena*. Modificado de Kay y Hylander (1978).
- Figura 13.** Tipos de expresión de intercónulo. Todas las fotografías son terceros molares superiores en vista lingual. Escala = mm. Modificado de Hlusko (2002).
- Figura 14.** Gráfico paquimétrico sobre la distribución de grosor de esmalte (mm) en cercopitecinos. La línea roja representa a un primate durófago (*C. torquatus*) y la verde a un primate no durófago (*Col. guereza*). El grosor del esmalte está representado por una escala de color relativa que varía desde más delgado (azul oscuro) a más grueso (rojo). Modificado de Thiery *et al.* (2017).
- Figura 15.** Regresión cuadrática para el porcentaje de exposición de dentina y la edad en mandriles, papiones y gorilas de montaña. Todos los dientes son M1 superiores (Schmidt y Watson, 2020).
- Figura 16.** Diversidad morfológica de órganos de almacenamiento subterráneo consumidos por babuinos. (a) Bulbo de *Lachenalia unifolcia* (*Hyacinthaceae*), (b) Bulbo de *Drimia capensis* (*Hyacinthaceae*), (c) Bulbo de *Ornithogalum viride* (*Hyacinthaceae*), (d) Bulbo perenne de *Hesperantha falcata* (*Iridaceae*), (e) Cormo de *Sparaxis bulbifera* (*Iridaceae*), (f) Cormo de *Cyperus cristatus* (*Cyperaceae*), (g) Tubérculo de *Monsonia longipes* (*Geraniaceae*), (h) Tubérculo y fruto de *Acantho-*

*sicyos naudinianus* (Cucurbitaceae), (i) Tubérculo de *Hypoxis heme-rocallidea* (Hypoxidaceae), (j) Rizoma de *Cynodon dactylon* (Poaceae), (k) Rizoma de *Willdenowia incurvata* (Dominy *et al.*, 2008).

**Figura 17.** La clasificación mecánica basada en la dureza y la tenacidad de alimentos consumidos en primates (Thiery *et al.*, 2017).

**Figura 18.** (a) Tejidos peridérmicos y corticales del tubérculo shumako (*Vatovaea pseudolablab*; Fabaceae). (b) Sección transversal y tejido parenquimatoso del tubérculo matukwaiko (*Coccinea aurantiaca*; Cucurbitaceae). (c) Fuerza (N) necesaria para dirigir una grieta a través de cada tejido: tejido parenquimatoso (gris claro), cortical (gris) y peridérmico (negro). Fuerza medida en (J m<sup>-2</sup>). Modificado de Dominy *et al.* (2008).

**Figura 19.** Mapas de elevación con gradiente de color, de rojo (más alto) a azul oscuro (más bajo). (a) Visualización de modelo de elevación topográfica del paisaje con ArcGIS (University of Washington); (b) Mapa de elevación de un M<sup>2</sup> de *Papio anubis* (individuo PAP1691\_RG18470).

**Figura 20.** Ejemplos de distribución del DNE, OPCR y PCV en tres grupos alimentarios diferentes: Frugívoro/durófago (*L. albigena*), oportunista/consumidor de USOs (*P. anubis*) y graminívoro (*T. gelada*). Todos los dientes son M2 superiores. El RFI es una ratio que no tiene representación gráfica.

**Figura 21.** Diagrama 2D para describir la cuantificación de la forma mediante el cálculo del DNE. (a) Dos superficies i y j mostrando vectores de magnitud de igual longitud. Los puntos finales de los vectores están definidos por  $n_i$  y  $n_j$ . (b)  $\Delta n_i$  y  $\Delta n_j$  representa el cambio en la posición de los puntos finales de los vectores. La longitud del arco de los vectores refleja el grado de flexión de la superficie. (c) La flexión de la superficie para una región de interés se caracteriza por un cambio en el

mapa ( $\Delta n$ ) con respecto al cambio en la posición de la superficie ( $\Delta i$  o  $\Delta j$ ) (Winchester, 2016).

**Figura 22.** Vista de la superficie de un  $M_1$  con la proyección de la superficie. (a) Superficie opaca del diente como representación de la superficie 3D (SA), (b) huella de la sección transversal del diente (OA). Modificado de Pampush *et al.* (2016).

**Figura 23.** Superficies de *Alouatta* (parte superior) y *Ateles* (parte inferior) con los *patch* de orientación coloreados (Pampush *et al.*, 2018).

**Figura 24.** (a) Esquematación sobre cómo la luz que proviene de la región superior incide sobre la superficie oclusal del diente y como ésta refleja según las características morfológicas (Berthaume *et al.*, 2018). (b) Valores de PCV para *L. albigena* (frugívoro con cúspides bajas) y *T. gelada* (graminívoro con cúspides altas).

**Figura 25.** (a) Abundancia relativa de las principales familias de primates en la secuencia Omo; (b) Rotación de especies de *Bovidae*, *Suidae*, *Cercopithecidae* y *Hominidae* en la cuenca norte de Turkana; (c) Abundancia (número de especímenes) de taxones indicativos de ecosistemas de pastizales en la secuencia inferior de Omo. Modificado de Bobe y Behrensmeyer (2004).

**Figura 26.** Recuento de especies de los principales yacimientos sudafricanos del Plio-Pleistoceno. Sterkfontein (STS); Swartkrans (SK); Kromdraai A (KA); Kromdraai B (KB); Miembro (Mb). Modificado de Elton (2007).

**Figura 27.** Rango de vida de cada taxón cercopitecino del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica, comparado con la secuencia de isótopos de oxígeno (V19-30 ODP 677, ODP 846), procedentes de Shackleton y Pisias (1985) y Shackleton *et al.* (1990, 1995a,b). Modificado de Elton (2007).

**Figura 28.** Mapa de Sudáfrica con la reconstrucción de la cubierta vegetal, basado en valores de  $\delta^{18}O$  desde el Plioceno medio hasta la actualidad. Los

modelos paleoclimáticos han sido modificados de Hughes *et al.* (2008), la vegetación actual es adaptada de Cowling *et al.* (2008) y los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  son adaptados de deMenocal (2004). Modificado de Williams y Patterson (2010).

**Figura 29.** Mapa de localización de los principales yacimientos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica (izq.); detalle de los yacimientos situados en la provincia de Gauteng (drcha.). En negrita los yacimientos trabajados en esta tesis. Elaboración propia.

**Figura 30.** Localización geográfica aproximada de los diferentes taxones del género *Cercocebus* trabajados en esta tesis. Elaboración propia.

**Figura 31.** Porcentajes promedio del contenido estomacal de diez *C. agilis* extraído entre los años 1973 y 1974. Datos extraídos de Quris (1975).

**Figura 32.** El consumo de *Sacoglottis gabonensis* en *C. atys*. (a) Cubierta de semillas de *Sacoglottis gabonensis* (superior) y secciones transversales (inferior). Tanto el exocarpo como las estructuras compartimentales internas son duros, mientras que las semillas que se encuentran dentro de los compartimentos (no representadas) son aceitosas y relativamente blandas. (b) Comparación de los índices de dureza de diferentes tipos alimentos resistentes a la fractura. Modificado de Daegling *et al.* (2011).

**Figura 33.** Proporción de los tipos de alimento (% de frecuencia de consumo) consumidos por *C. torquatus* a lo largo del año. Abreviatura de las estaciones: *M.d.s*: *minor dry season*; *M.r.s*: *major rainy season*; *M.d.s*; *major dry season*. Modificado de Mitani (1989).

**Figura 34.** Localización geográfica aproximada de los diferentes taxones del género *Lophocebus* trabajados en esta tesis. Elaboración propia.

**Figura 35.** Localización geográfica aproximada de *Mc. sylvanus* en el norte de África. Elaboración propia.

- Figura 36.** Variación en el porcentaje de tiempo gastado en dos poblaciones diferentes de macaco de Berbería (Djurdjura y Aïn Kahla). Invierno: febrero-marzo; Primavera: abril-junio; Verano: julio-agosto. Modificado de Menard *et al.* (2014).
- Figura 37.** Relaciones filogenéticas de macacos derivadas de 358 polimorfismos de inserción de Alu (Li *et al.*, 2009).
- Figura 38.** Localización geográfica aproximada de los diferentes taxones del género *Mandrillus*. Elaboración propia.
- Figura 39.** Localización geográfica aproximada de los diferentes taxones del género *Papio* en África. Elaboración propia.
- Figura 40.** Variaciones locales de las estrategias tróficas del género *Papio*. Modificado de Whiten *et al.* (1991).
- Figura 41.** Diferencias en norma lateral de (a) *Papio* y (b) *Parapapio*. Los cráneos no están a la misma escala. Modificado de Heaton (2006).
- Figura 42.** Variabilidad de ecosistemas desde el Ecuador hasta el Trópico de Cáncer y que coincide con la región de ocupación de *P. anubis* (Napier y Napier, 1994).
- Figura 43.** Proporción y localización de la muestra de todas las especies de *Papio* trabajada en este estudio. El mapa indica el ecosistema de cada región de procedencia de los individuos. Datos ecológicos extraídos de Sayre *et al.* (2013).
- Figura 44.** Diferencias entre las proporciones de alimentos consumidos por poblaciones de sabana (Gilgil) y de bosque (Kibale). Datos de Whiten *et al.* (1991).
- Figura 45.** Porcentaje de tiempo gastado consumiendo cada uno de los diez tipos de alimentos. Abreviaturas: *PodsF* (*fresh pods*) vainas frescas; *PodsD* (*dried pods*) vainas secas; *Flow.* (*flowers*) flores; *Blade*, incluye hierba y hojas de juncia. Modificado de Post (1982).

- Figura 46.** Rango geográfico de ocupación de *Theropithecus gelada* en Etiopía. Elaboración propia.
- Figura 47.** Registro de alimentación mensual de comunidades de geladas en Simien Mountain (Etiopía). Registros recogidos entre febrero de 2015 y enero de 2016 para gramíneas y órganos de almacenamiento subterráneo. Las barras muestran el porcentaje del tiempo de alimentación. Modificado de Jarvey *et al.* (2018).
- Figura 48.** Media anual (en %) de la dieta de comunidades de *Theropithecus gelada* en Guassa y las Montañas Simien. Datos extraídos de Jarvey *et al.* (2018) para Guassa y Fashing *et al.* (2014) para Simien Mountain.
- Figura 49.** Mapa de localización de las dos especies del género *Colobus* trabajadas en esta tesis. Elaboración propia.
- Figura 50.** Cambios estacionales en la composición de la dieta en *Colobus guereza* desde 2013 a 2016. Modificado de Matsuda *et al.* (2020).
- Figura 51.** Diversos momentos del proceso de obtención de los positivos dentales. Obtención de los negativos con silicona (azul) y de los positivos con resina de poliuretano (blanco).
- Figura 52.** Proceso de superposición y alineado de cada uno de los escaneos (cada color indica un escaneo distinto) hasta la obtención de una figura fusionada y cerrada.
- Figura 53.** Diversos pasos del procesamiento de las muestras dentales hasta su análisis topográfico. (a) Aislado de las piezas dentales; (b) proceso de reconstrucción de las paredes interdentales; (c) proceso de corte por el punto más bajo de la superficie oclusal; (d) diversas visualizaciones de variables topográficas en MorphoTester; (e) cálculo de PCV en CloudCompare.
- Figura 54.** Vistas oclusales de los molares con las diversas etapas de exposición de dentina señaladas. Todos los molares son superiores.

- Figura 55.** Diagramas de caja mostrando las distribuciones alimentarias por tipo de diente, desgaste y variable topográfica. Durófagos (Duro.), omnívoro (Omni.), comedores de USOs (USOs), graminívoro (Grami.).
- Figura 56.** Diagrama de dispersión de los dos primeros Componentes Principales (PC1-2) distribuidos por molar y etapa de desgaste (desgaste 0 y 1a).
- Figura 57.** Evolución de las variables topográficas a lo largo de todas las etapas de desgaste por tipo de dieta. Los diagramas muestran la evolución de los dientes superiores.
- Figura 58.** Evolución de las variables topográficas a lo largo de todas las etapas de desgaste por tipo de dieta. Los diagramas muestran la evolución de los dientes inferiores.
- Figura 59.** Diagramas de caja que representan la distribución de la dieta para los dientes superiores e inferiores y las variables topográficas.
- Figura 60.** Gráficos bivariados que muestran el DNE (eje Y) y el resto de las variables topográficas (eje X) para dientes superiores e inferiores. Los puntos de colores reflejan las dietas más comunes en la tribu *Papionini* y los símbolos reflejan la posición los taxones fósiles.
- Figura 61.** Análisis Discriminante Lineal (LDA) para cada dieta y diente.
- Figura 62.** Diagramas de caja mostrando las distribuciones interespecíficas y alimentarias para los dientes superiores (rojo) e inferiores (azul).
- Figura 63.** A la izquierda: Gráficos de dispersión de los dos primeros factores (F1 versus F2) que representan el 85,7% (M2 superior) y el 89,05% (M2 inferior) de la varianza total. Las envolturas convexas (*convex hull*) representan cada grupo de dieta. A la derecha: Dendrograma a partir de las variables topográficas dentales. Dieta por colores: omnívoros (lila); comedores de USO (amarillo); folívoros (verde); durófagos (rojo) y graminívoros (azul).

**Figura 64.** Diversas visiones de dientes de (a) *Lophocebus albigena* (individuo PAP1740 RG37574) y (b) *Papio anubis* (individuo PAP3079 RG21729). Ambos dientes están clasificados en la etapa de desgaste 1b. El diente de *L. albigena* (a) muestra el profundo desgaste de la dentina.

**Figura 65.** Escalas temporales que abarcan los diferentes *proxies* que registran la dieta. La resolución óptima de un método viene indicada por la franja oscurecida (*temporal grain*). La extensión del *proxy* es el intervalo de tiempo durante el cual se puede utilizar el método (*proxy extent*). Los *proxies* marcados por un extremo puntiagudo tienen rangos que se extienden más allá de los límites del gráfico. Modificado de David y Pineda-Munoz (2016).

**Figura 66.** Gráfico bivariado con la reconstrucción del consumo de hojas y fruta en las dietas anuales de cercopitecinos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica. Las proporciones han sido medidas de acuerdo con la morfología y tamaño de las crestas de corte. Modificado de Benefit (2000).



## *Índice de tablas*

- Tabla 1.** Géneros documentados durante el Mioceno. Individuos del género *Prohylobates* y *Victoriapithecus* (Familia, *Victoriapithecidae*) y el género *Alophia* (Familia indeterminada).
- Tabla 2.** Marco propuesto para relacionar los alimentos preferidos y alternativos con fuerzas selectivas asociadas a su explotación en primates. Modificado de Marshall y Wrangham (2007).
- Tabla 3.** Simplificación de los alimentos favoritos y alternativos. Para más detalle sobre el tipo de dieta de cada especie ver apartado 6.1 Tribu *Papionini*.
- Tabla 4.** Yacimientos sudafricanos que contienen fósiles de homínidos y cercopitecoideos. Datos extraídos de Vrba, 1982, 1985, 1995; Partridge, 1982, 1986; Delson, 1984, 1988; Berger *et al.*, 1993; Berger y Tobias, 1994; Clarke, 1994; McKee y Keyser, 1994; Schmid y Berger, 1997; Keyser *et al.*, 2000; Lacruz *et al.*, 2003; El-Zaatari *et al.*, 2005; Elton, 2007.
- Tabla 5.** Rangos de fechas y métodos de datación utilizados en cada miembro de Sterkfontein. Modificado de Sewell *et al.* (2019).
- Tabla 6.** Rango de fechas y métodos de datación utilizados en cada miembro de Swartkrans. Modificado de Sewell *et al.* (2019). Referencias: (1) Vrba, 1985; Churcher y Watson, 2004; de Ruiter, 2003a,b; Brain, 1995, Vrba, 2000 (2) Vrba, 1982, 1985; Delson, 1984; Brain, 1995; Berger *et al.*, 2002; de Ruiter, 2003a,b (3) Curnoe *et al.*, 2001 (4) Albarède *et al.*, 2006 (5) Balter *et al.*, 2008 (6) Brain, 1995; Vrba, 1995a, 1995b; Herries *et al.*, 2009 (7) Balter *et al.*, 2008.
- Tabla 7.** Resumen de especies vivas, dientes y colecciones trabajadas. En el Anexo 1 se detalla la BBDD de la muestra dental con información sobre la etapa de desgaste dental, la localización y otros datos de interés. Abreviaturas de museos: *Muséum National d'Histoire Naturelle*

de París (MNHN), *Museu de Ciències Naturals* de Barcelona (MZB), *Royal Museum for Central Africa* (RMCA), *Royal Belgian Institute of Natural Sciences* (RBINS) y Universidad de Zurich (UZH).

- Tabla 8.** Resumen de fósiles de Sudáfrica procesados. En el Anexo 1 se detalla la BBDD de la muestra dental fósil con información sobre la etapa de desgaste dental, yacimientos, miembros y otros datos de interés.
- Tabla 9.** Masa corporal (kg) de todas las especies del género *Cercocebus*. Datos extraídos de Fleagle (1999).
- Tabla 10.** Masa corporal (kg) de las especies de *Lophocebus* trabajadas en esta tesis. Datos extraídos de Fleagle (1999).
- Tabla 11.** Composición de la dieta de *L. aterrimus* basada en el tiempo invertido en cada tipo de alimento. Datos extraídos de Horn (1987).
- Tabla 12.** Estadísticos descriptivos y diferencias (ANOVA un factor) para DNE, RFI, OPCR y PCV entre dietas agrupadas por tipo de diente y etapa de desgaste dental. Durófago (Duro), omnívoro (Omni), comedores de USOs (USOs), graminívoros (Gramin.).
- Tabla 13.** Resultados de ANOVA factorial testeando las diferencias en el tipo de diente, sexo y dieta en los valores topográficos. Los números en negrita corresponden a valores  $<0,05$ .
- Tabla 14.** Medias de la matriz de Tukey entre las dietas, el tipo de diente y variable topográfica para la etapa de desgaste 0. Los valores en negrita indican una significación de  $<0,05$ .
- Tabla 15.** Medias de la matriz de Tukey entre las dietas, el tipo de diente y variable topográfica para la etapa de desgaste 1a. Los valores en negrita indican una significación de  $<0,05$ .
- Tabla 16.** Cargas factoriales de los dos primeros Componentes Principales (PC1-2) de las variables topográficas dentales para los dientes analizados por etapa de desgaste (etapas 0 y 1a).

- Tabla 17.** Matriz de Maharanobis de distancias ecológicas realizada a partir de los porcentajes de cada alimento.
- Tabla 18.** Distancias genéticas consenso de las doce especies de la tribu *Papionini* analizadas. Los datos numéricos proceden de 100kTree.
- Tabla 19.** Matrices Maharanobis de distancias topográficas realizadas a partir de todas las variables topográficas para M2 y M3. En la matriz del M2 se ha prescindido de *M. sphinx* debido a la escasez de M2 representados para esta especie.
- Tabla 20.** Medias de la matriz de Bonferroni entre las etapas de desgaste y las variables topográficas para los dientes superiores. Los valores en negrita indican una significación de  $<0,05$ .
- Tabla 21.** Medias de la matriz de Bonferroni entre las etapas de desgaste y las variables topográficas para los dientes inferiores. Los valores en negrita indican una significación de  $<0,05$ .
- Tabla 22.** Estadísticos descriptivos (media y desviación estándar) para todos los dientes y variables topográficas.
- Tabla 23.** Resultados de MANOVA testeando las diferencias en el sexo, la dieta y los dientes. Los valores en negrita corresponden a valores  $<0,05$ .
- Tabla 24.** Medias de la matriz de Bonferroni entre las dietas para cada diente y variable topográfica. En la parte inferior de la matriz diferencias de medias (I-J), y en la superior los p-valores. El valor de significación está fijado en  $<0,05$ .
- Tabla 25.** Resultados de clasificación correcta, basados en el Análisis Discriminante Lineal (LDA) después de la validación cruzada. a= Casos clasificados correctamente.
- Tabla 26.** Análisis descriptivos resumidos (media y desviación estándar, SD) de las variables topográficas para todos los taxones, dietas y dientes analizados.

- Tabla 27.** Resultados de MANOVA testeando las diferencias en el sexo y la dieta en el M2 superior e inferior. Los números en negrita corresponden a valores  $<0,05$ .
- Tabla 28.** Medias de la matriz de Bonferroni entre las dietas para cada diente y variable topográfica. En la parte inferior de la matriz diferencias de medias (I-J), y en la superior los p-valores. El valor de significación está fijado en  $<0,05$ .
- Tabla 29.** Resultados de la prueba de asignación correcta (%) basada en el análisis discriminante lineal (LDA).
- Tabla 30.** Correlación inter-grupos entre los dos primeros factores (F1-F2) de los resultados topográficos para los taxones trabajados.
- Tabla 31.** Base de datos de los individuos de especies vivas y fósiles. En la base de datos se encuentran los datos topográficos, el tipo de desgaste, entre otros datos.

## ***Abreviaturas***

**C.:** *Cercocebus*

**Cer.:** *Cercopithecoides*

**Col.:** *Colobus*

**D.:** *Dinopithecus*

**G.:** *Gorgopithecus*

**L.:** *Lophochebus*

**M.:** *Mandrillus*

**Mc.:** *Macaca*

**P.:** *Papio*

**Pp.:** *Parapapio*

**Pro.:** *Procercocebus*

**T.:** *Theropithecus*

**Ka:** Miles de años

**Ma:** Millones de años

**ca.:** Del latín *circa* (aproximadamente, cerca de)

**cf.:** Del latín *confer* (consultar)

**Mb.:** Miembro, estrato

**MNM:** Monos del Nuevo Mundo

**MVM:** Monos del Viejo Mundo

**sp.:** Del latín *species*

**af.:** Del latín *affinis* (afín a)

**et al.:** Del latín *et alli* (y otros)

**DNE:** *Dirichlet Normal Energy*

**RFI:** *Relief Index*

**OPCR:** *Orientation Patch Count Rotated*

**PCV:** *Portion de Ciel Visible*

**USO:** Órganos de almacenamiento subterráneo (del inglés *underground storage organs*). Incluye raíces, tubérculos, rizomas tallos y bulbos.



# Introducción

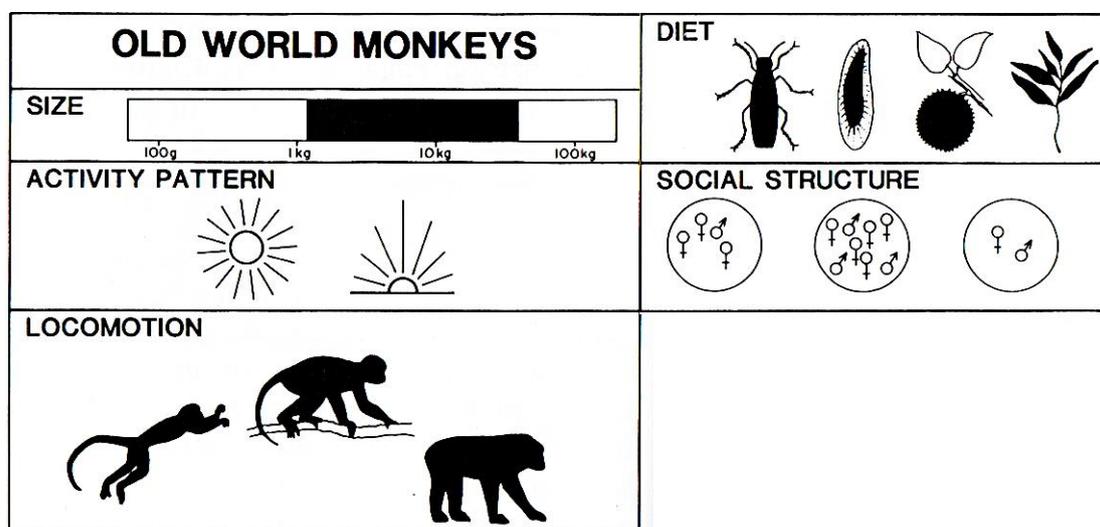


# 1. Historia evolutiva de la Superfamilia *Cercopithecoidea*

## 1.1 *Características generales de los Monos del Viejo Mundo*

La Superfamilia *Cercopithecoidea* forma parte –junto a los *Hominoidea*– del clado de primates catarrinos conocidos coloquialmente como monos del viejo mundo (en adelante MVM). En comparación con los platirrininos, son un grupo más uniforme en diversos aspectos de su morfología y comportamiento (Schultz, 1970) (**Figura 1**), posiblemente debido, en parte, a su reciente radiación adaptativa (p. ej. Fleagle, 1999; Perelman *et al.*, 2011) (*cf.* 1.2 *Evolución de la Familia Cercopithecidae*). El rango de variación de tamaño no es extremadamente amplio, puesto que no existen especies pequeñas ni exageradamente grandes. Sin embargo, el dimorfismo sexual es muy marcado, tanto en el tamaño del canino como en el tamaño corporal. Sus hábitos locomotores son principalmente cuadrúpedos (terrestres o arbóreos) y, en los colobinos, hay saltadores. No existe otra familia de primates con tantas especies terrestres y tan limitados patrones de locomoción (Gebo y Chapman, 1995; McGraw, 1996).

En cuanto a la dieta, los MVM son principalmente frugívoros o folívoros, únicamente algunas especies son especialistas en ciertos alimentos como las semillas o gramíneas (p. ej. Napier, 1967; Groves, 2001; Fleagle, 2013; Zinner *et al.*, 2013) (*cf. 1.1 Tribu Papionini*). Aunque algunas especies consumen, en porcentajes variables, insectos y resinas, no hay taxones especializados en ese tipo de alimentos, al contrario de lo que ocurre en prosimios y platirrinos (p. ej. Harding, 1981; Nowak, 1991). Su éxito en el procesamiento de una gama tan amplia de tipos de alimentos se debe a la característica dental distintiva que une a todos los cercopitecoideos vivos, la bilofodoncia, o la presencia de dos crestas (*lophos*) transversales que conectan las cúspides vestibulares y linguales de los molares (Delson, 1975) (*cf. 2. Morfología dental*).



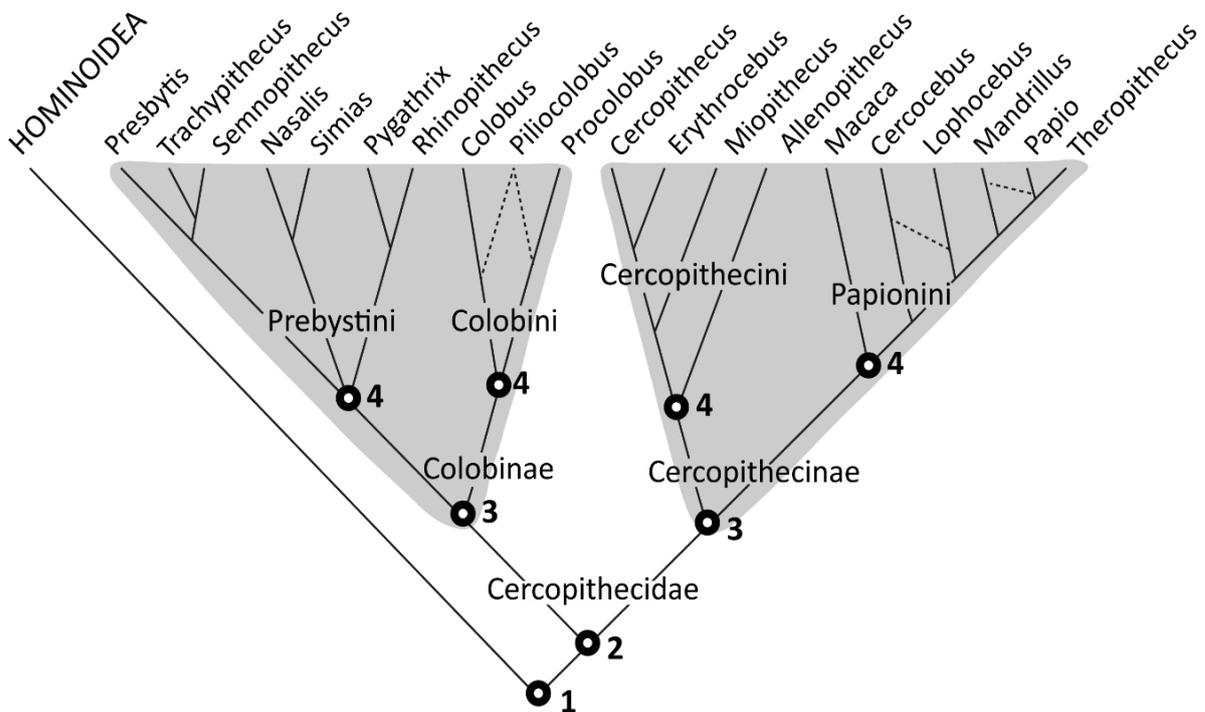
**Figura 1.** Características generales de los MVM. Modificado de Fleagle (1999).

La organización social de los MVM es también uniforme en comparación a la variabilidad mostrada por los platirrinos y los hominoideos. Éstos suelen vivir, generalmente, en grupos poligínicos de un único macho o en grupos multimacho, la monogamia es prácticamente inexistente (Wrangham, 1980; Di Fiori y Rendall, 1994). Además, es probable que los MVM sean los primates que más diversidad de ambientes y zonas climáticas ocupan. En cuestiones de número de individuos,

cantidad de especies y densidad de biomasa, los MVM son los primates no humanos más exitosos (Nowak, 1991; Fleagle, 1999; Perelman *et al.*, 2011). Este éxito puede deberse a diversos de factores: para los colobinos es la habilidad de digerir celulosa y explotar recursos folívoros, mientras que para los cercopitecinos es su capacidad de locomoción terrestre, habilidades manipuladoras y capacidad de adaptación lo que les ha permitido explotar una gran variedad de alimentos y ambientes (*cf.* 2.2 *Anatomía funcional*).

## 1.2 Evolución de Familia Cercopithecidae

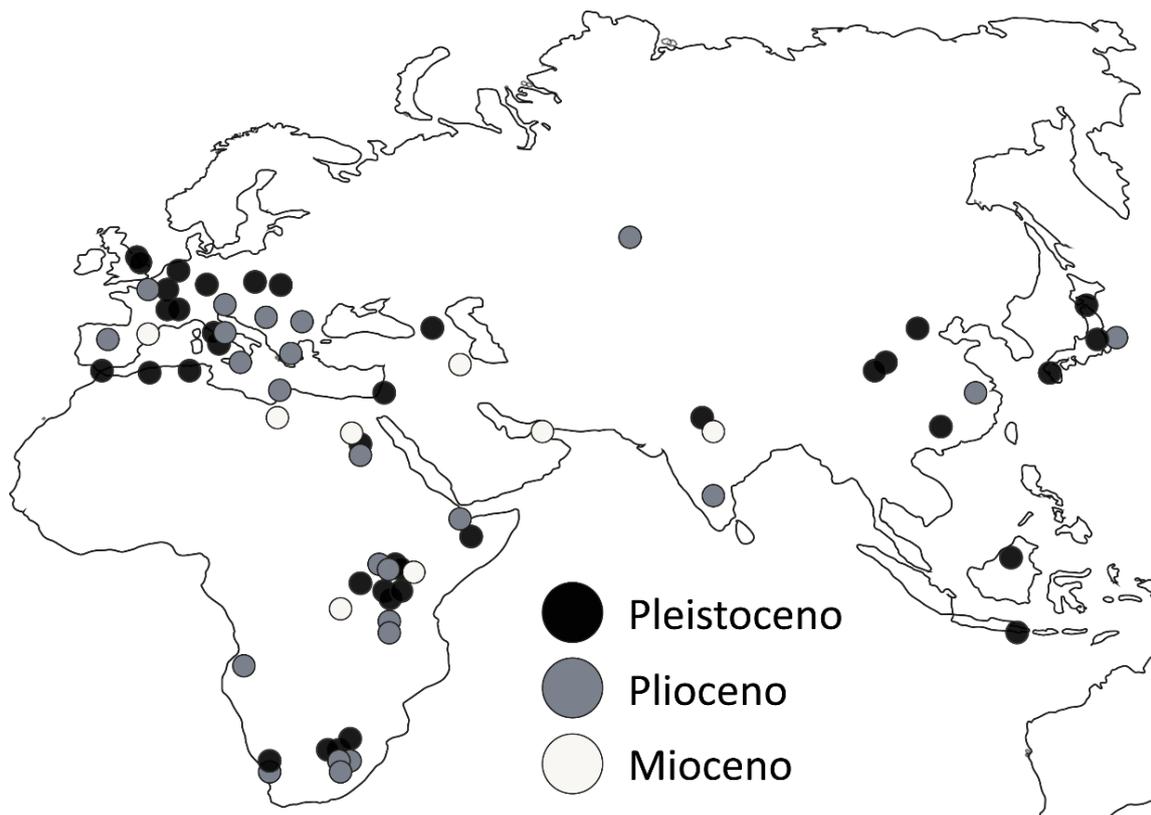
La Familia *Cercopithecidae* está formada por las Subfamilias *Colobinae* y *Cercopithecinae* (**Figura 2**), conformando entre 19-21 géneros –dependiendo del autor– y unas 139 especies.



**Figura 2.** Filogenia clásica de los MVM basada en características morfológicas. Los círculos identifican los principales nodos para: (1) Familia *Cercopithecidae*; (2) Subfamilias *Colobinae* y *Cercopithecinae*; (3) tribus *Papionini*, *Cercopithecini*, *Colobini* y *Presbytini*. Modificado de Strasser y Delson (1987).

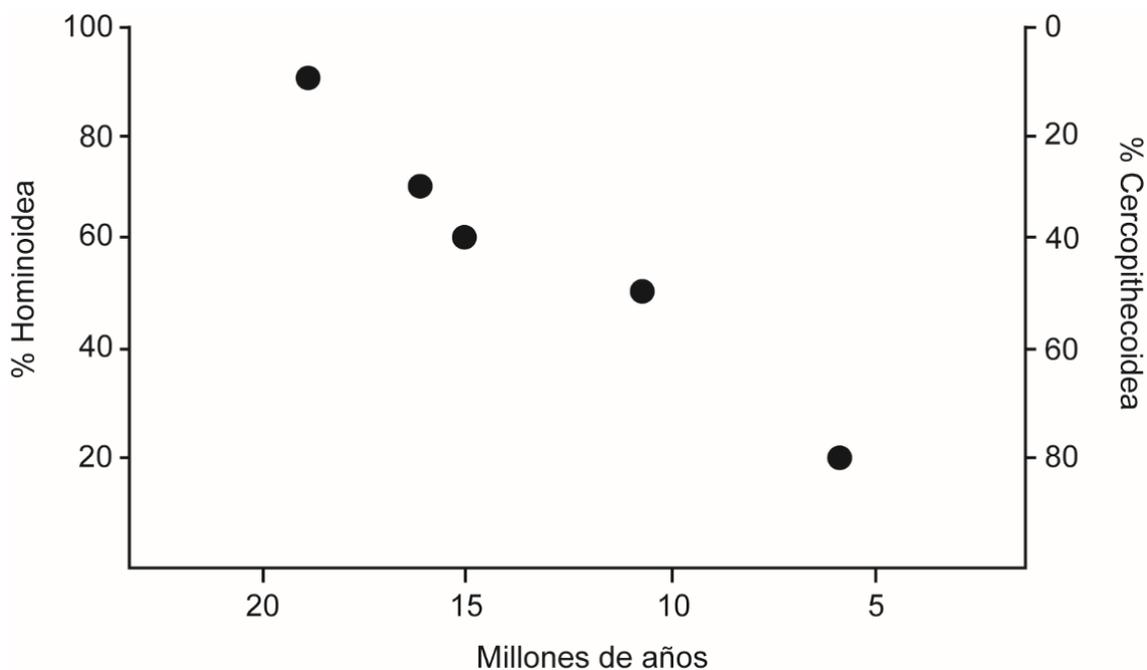
Los datos moleculares indican que la divergencia entre las Familias *Cercopithecidae* y *Hominidae* ocurrió hace ca. 30 Ma, durante el Oligoceno (Raum *et al.*, 2005; Steiper y Young, 2008; Steiper y Seiffert, 2012; Pozzi *et al.*, 2014). En este periodo se ha documentado un M3 aislado procedente de Tanzania, datado en 25,2 Ma (transición Oligoceno-Mioceno) y asignado al género *Nsungwepithecus*, que podría ser clasificado como cercopitecoideo (Stevens *et al.*, 2013), aunque este fósil está puesto en duda debido a su mala conservación.

Existe un consenso que sitúa la aparición inequívoca de los cercopitecoideos durante el Mioceno inicial (23,03-5,03 Ma), donde se han documentado fósiles que ya muestran los rasgos propios que caracterizarán a cada una de las Familias *Cercopithecidae* y *Hominidae* (**Figura 3**). La separación de ambas familias se ha asociado clásicamente con una preferencia diferencial en la dieta, como respuesta a las condiciones climáticas cambiantes del momento (Jolly, 1970; Napier, 1970; Simons, 1970; Temerin y Cant, 1983; Andrews y Aiello, 1984).



**Figura 3.** Mapa global de distribución de los MVM en depósitos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno. Elaboración propia.

Mientras que el registro fósil de los hominoideos es muy diverso durante el Mioceno, el registro de los cercopitecinos es escaso y mal representado (**Figura 4**). Estas proporciones cambiaron dramáticamente durante el Mioceno medio (*ca.* 16,5-12,5 Ma), donde las especies de hominoideos fueron reduciéndose drásticamente, de modo que durante el Mioceno final (*ca.* 11-5 Ma) prácticamente no hay registro fósil de hominoideos, llegando a ser los cercopitecoideos los primates más abundantes del registro fósil (Andrews, 1986; Pickford y Senut, 1988; Miller, 1999).



**Figura 4.** Densidad relativa de especies de hominoideos y cercopitecoideos durante los últimos 20 Ma en África. Modificado de Andrews (1986).

Durante el Mioceno inicial el clima se tornó más cálido y los bosques perennes que ocupaban gran parte de Eurasia y África llegaron a formar un gran “cinturón verde” forestal continuo que recorría Eurasia de este a oeste (Behrensmeyer, 1982; Bernor, 1983; Kennett, 1995; Denton, 1999). Andrews (1982, 1986) y Andrews y Humphrey (1999) sugirieron que la condición ancestral de los catarrinos era una dieta altamente frugívora, basada en el consumo de fruta madura y

la ocupación del bosque tropical —específicamente bosques de tierras bajas perennes y húmedos—, puesto que la frugivoría en mamíferos está siempre asociada a la ocupación de espacios boscosos. Otros trabajos defienden que la condición ancestral sería la ocupación de bosques caducifolios y dieta mixta de frutos y hojas (Napier, 1970; Delson, 1975a,b), una dieta completamente folívora (Jolly, 1966) o el consumo y explotación de ambientes de sabana (Andrews y Aiello, 1984).

La morfología dental y la dieta generalizada de los hominoideos contrasta con la morfología dental y la dieta especializadas de los cercopitecoideos, lo que explicaría por qué los cercopitecoideos reemplazaron a los hominoideos en el registro fósil (**Figura 4**). Sin embargo, aunque el aumento del número de taxones de cercopitecoideos desde el Mioceno medio se explica, en gran medida, por el desarrollo de la bilofodoncia, esta característica aparece de forma incompleta en especies fósiles, como *Victoriapithecus sp.*, lo que sugiere un origen en mosaico para esta adaptación (Benefit, 1999; Miller *et al.*, 2009) (**Figura 6**). Además, adaptaciones del tracto digestivo como el estómago apto para digerir grandes cantidades de celulosa de los colobinos o la tolerancia al consumo de fruta inmadura de los cercopitecinos pudieron ofrecer ventajas alimentarias respecto a los hominoideos. Los cercopitecoideos y hominoideos a menudo comen la misma fruta de los mismos árboles, sin embargo, los cercopitecinos pueden consumirla antes de que haya madurado, debido a una mayor tolerancia del consumo de fruta inmadura (Pilbeam y Young, 2004).

Durante el Mioceno medio África queda conectada con Eurasia a través de la Placa Arábiga que, junto con la mejora climática y la reducción del nivel del mar, permite grandes migraciones de primates africanos —entre otras especies— hacia Eurasia (p. ej. Thomas, 1985; Bernor *et al.*, 1988; Conroy, 1990). Sin embargo, hace unos 15-14 Ma se documenta un enfriamiento progresivo del clima, debido a la formación del casquete polar antártico y a un incremento de la estacionalidad y la aridez, que causaron el retroceso y la desaparición de los bosques de Eurasia y África. Esto provocó que hace 8-7 Ma se extinguiesen los hominoideos en Europa, y únicamente quedasen algunas especies relegadas a entornos subtropicales en el

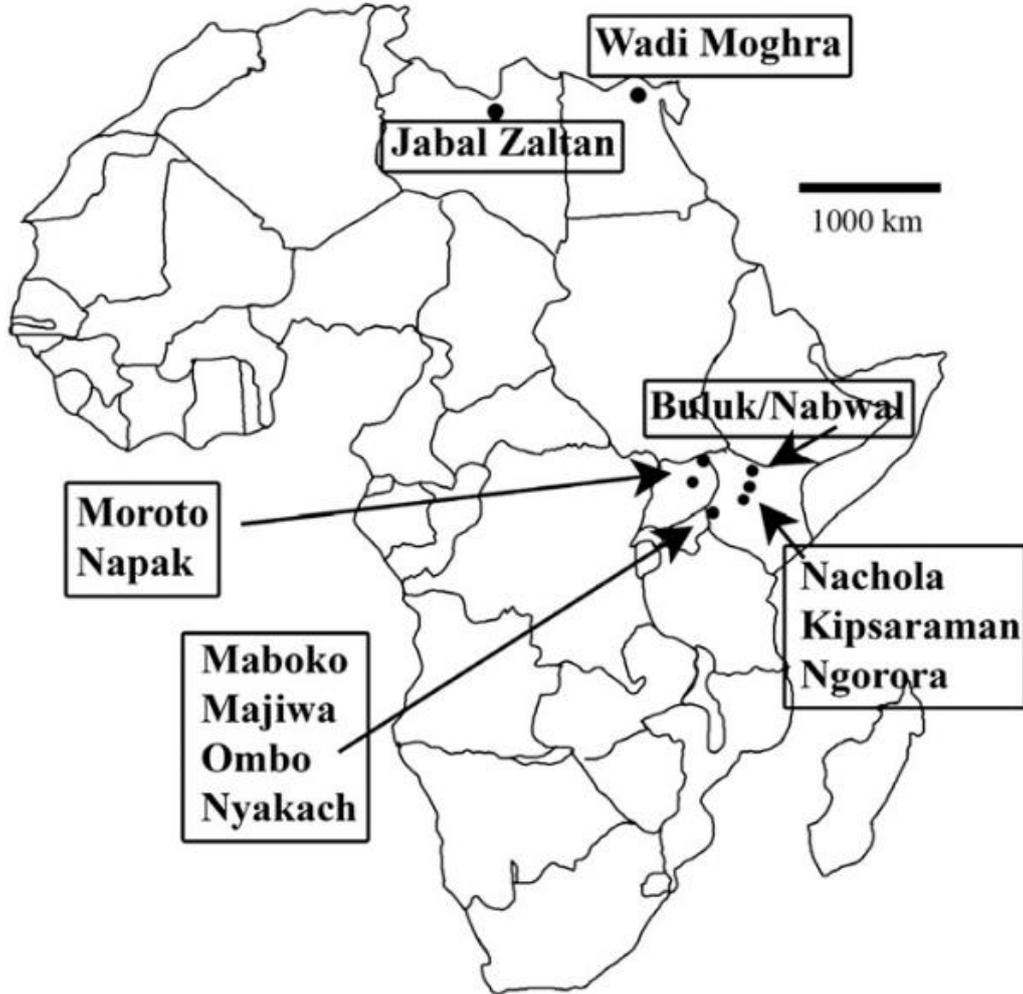
sudeste de Asia y el oeste de África (Bernor, 1983). En África, los numerosos fenómenos de vulcanismo y la creación del sistema del Valle del Rift provocaron la formación de un mosaico de ecosistemas en África Oriental (Van Couvering y Van Couvering, 1976; Evans *et al.*, 1981; Behrensmeyer, 1982). Es en este periodo donde, probablemente, la capacidad adaptativa de los cercopitecoideos representó una ventaja frente a los hominoideos.

**Tabla 1.** Géneros documentados durante el Mioceno. Individuos del género *Prohylobates* y *Victoriapithecus* (Familia, *Victoriapithecidae*) y el género *Alophia* (Familia indeterminada).

Género	Especie	Yacimientos	Ref.
<i>Prohylobates</i>	<i>P. tandyi</i>	Wadi Moghra (Egipto)	Miller, 1996, 1999
	<i>P. sp.</i>	Buluk, Nabwal (Kenia)	Harris y Watkins, 1974; McDougall y Watkins, 1985
	<i>P. simonsi</i>	Jabal Zaltan (Libia)	Delson, 1979
	<i>P. kipsaramanensis</i>	Kipsaraman (Kenia)	Pickford y Kunitatsu, 2005
<i>Victoriapithecus</i>	<i>V. macinnesi</i>	Maboko Island, Ombo, Loperot, Majiwa, Nyakach, Nachola, Ngorora (Kenia) Napak, Moroto (Uganda)	Benefit, 1987
<i>Alophia</i>	<i>A. metios</i>	Nakwai (Kenia)	Rasmussen <i>et al.</i> , 2019

Pese a que el registro fósil de los cercopitecoideos durante el Mioceno es escaso, en el Mioceno inicial del norte y noreste de África se documentan los primeros especímenes de la Familia *Victoriapithecidae* (**Figura 5**). Los victoriapitécidos (Familia *Victoriapithecidae*, Subfamilia *Victoriapithecinae*) incluyen a los

géneros fósiles *Prohylobates* y *Victoriapithecus* y comprende cuatro o cinco especies que abarcan el Mioceno inicial y medio (ca. 20-12,5 Ma) (Tabla 1).



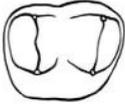
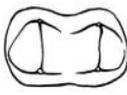
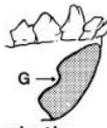
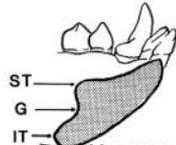
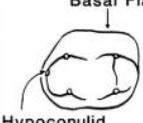
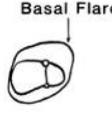
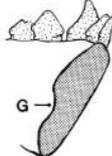
**Figura 5.** Mapa de localidades de cercopitecoideos fósiles del Mioceno inicial y medio en África (Miller *et al.*, 2009).

*Prohylobates*: Se ha documentado en depósitos de Egipto, Kenia y Libia, y han sido datados entre los 19-12,5 Ma (Fourtau, 1918; Simons, 1969, 1970; Delson, 1979; Benefit, 1999; Gundling y Hill, 2000; Hill *et al.*, 2002). El inapropiado nombre de este género se debe a que inicialmente fue descrito como antepasado de los actuales gibones. Debido a la escasez, fragmentación y alta tasa de desgaste dental de los fósiles, no disponemos de una interpretación clara de las autapomorfías que caracterizarían a este género.

*Victoriapithecus*: Es el género más numeroso y mejor documentado de los cercopitecoideos del Mioceno, sobre todo la especie *Victoriapithecus macinnesi*, que se usa como paradigma de los primeros cercopitecinos. Se documentó por primera vez por restos dentales en los depósitos del Mioceno inicial del Lago Victoria (Kenia) (Fleagle, 1999). También se ha encontrado en los depósitos del Mioceno medio de Napak V (Uganda) *ca.* 19 Ma y, sobre todo, en la isla Maboko (Kenia) *ca.* 15 Ma (Pilbeam y Walker, 1968; Pickford *et al.*, 1986; Benefit, 1987, 1993, 1994; Harrison, 1989; Benefit y McCrossin, 1991, 1993, 1995, 1997).

Aunque existen numerosos restos craneodentales y postcraneales de *V. macinnesi* (más de 2.500), el género *Victoriapithecus* sigue siendo un taxón controvertido, debido a que muestra una combinación de caracteres en mosaico, tanto en sus características craneodentales –estructura facial similar a los colobinos y morfología dental similar a los cercopitecinos– como postcraneales (MacInnes, 1943; von Koenigswald, 1969; Benefit, 1987, 1993; 1994, 2000; Harrison, 1989; McCrossin y Benefit, 1992, 1997). Los dientes se caracterizan por coronas altas, una incipiente bilofodoncia no desarrollada completamente, con una cresta distal no siempre presente (**Figura 6**), tercer molar inferior alargado con presencia de hipoconúlido, complejo cortador formado por el canino superior y el primer premolar inferior, canino superior grande con surco mesial, ausencia de cíngulo y proporciones dentales similares en los cuatro incisivos (p. ej. Conroy, 1990; Miller *et al.*, 2009). Del mismo modo que ocurre con los cercopitecoideos actuales, tenía un esmalte grueso, crestas de corte cortas y cúspides inferiores más bajas, asociadas con la explotación de fruta (Kay, 1975, 1977; Benefit, 1987, 1993, 2000) y con adaptaciones para la mordida incisal de frutos y semillas (Benefit, 1999, 2000). Benefit (1987, 1990) y Benefit y McCrossin (1990) sugieren una dieta que consistiría en un 74 a 84% de fruta. Estas cifras indican una dependencia de la fruta igual o superior al documentado en los hominoideos y los MVM actuales (Benefit, 1999). Estos resultados concuerdan con los patrones de microestriación dental, que sugieren una dieta basada en fruta o semillas (Benefit, 1987, 1993; Ungar y Teaford, 1996; Palmer *et al.*, 1998; Palmer, 2000).

*Victoriapithecus* muestra numerosas afinidades con los cercopitecinos (SubF. *Cercopithecinae*), aunque la especie conserva una serie de características primitivas que comparte con el ancestro común de los linajes catarrinos y platirrininos, y que están ausentes –o poco expresadas– en los cercopitecoideos modernos (Blue *et al.*, 2006). Estas características incluyen un eje humeral recto y la presencia de una fosa epitroclear dorsal. Las características de la extremidad anterior, como la elevación del tubérculo mayor por encima de la cabeza humeral, un epicondilo medial orientado posteriormente, radio y falanges cortas, rectas y robustas, sugieren un modo de locomoción terrestre (von Koenigswald, 1969; Delson, 1975a; Senut, 1986; Harrison, 1989; McCrossin y Benefit, 1992; McCrossin *et al.*, 1998). Numerosos trabajos han calculado la masa corporal de *Victoriapithecus* utilizando datos dentales o postcraneales. Las estimaciones medias de masa corporal son 3,09 y 3,62 kg (Smith y Jungers, 1997), 3,24 kg (Blue y McCrossin, 2001) y 3,70 kg (Blue *et al.*, 2006), siendo uno de los primates terrestres más pequeños.

	M <sup>1</sup>	M <sub>1</sub>	P <sub>4</sub>	Mandibular Symphysis	
Modern Old World Monkeys	 Colobus	 Colobus	 Colobus	 Presbytis	 Macaca
Early Miocene Victoriapithecines	 Prohylobates	 Prohylobates	 Prohylobates	 Prohylobates	ST = Superior Transverse Torus G = Genioglossal Pit IT = Inferior Transverse Torus

**Figura 6.** Características dentales y mandibulares de cercopitecoideos modernos y las especies fósiles *Victoriapithecus* y *Prohylobates*. Modificado de Fleagle (2013).

Se ha propuesto que los paleoambientes asociados a *Victoriapithecus* serían entornos más secos y abiertos que aquellos depósitos donde se han documentado primates hominoideos (Andrews *et al.*, 1981; Nesbit Evans *et al.*, 1981; Pickford, 1983, 1984, 1985; McCrossin, 1994; McCrossin *et al.*, 1998; Wynn y Retallack,

2001; Behrensmeyer *et al.*, 2002; Winkler, 2002). Napak, que inicialmente se caracterizó como selva tropical o matorral húmedo (Bishop, 1968), se ha reformulado como bosque seco (Gommery *et al.*, 1998) y Wadi Moghara y Gebel Zelten han sido reconstruidos como bosques ribereños deltaicos bordeados por sabanas (Savage y Hamilton, 1973). Los análisis paleoambientales de Maboko sugieren bosques (Nesbit Evans *et al.*, 1981; Pickford, 1983, 1985), mientras que los análisis faunísticos indican la presencia de microambientes variados con bosques y matorrales.

*Alophia* (del griego sin “*lophs*”, sin crestas): Se trata de un género recientemente descubierto. El material documentado en el depósito de Nakwai (Kenia) se ha asignado a la subespecie *Alophia metios sp.*, con una antigüedad de 22 Ma, lo que lo convierte en el cercopitecino más antiguo del Mioceno (Rasmussen *et al.*, 2019). *Alophia* se parece a los miembros de *Victoriapithecidae*, pero con ausencia de crestas dentales, lo que indica que la dentición bilofodonta evolucionó después de la aparición de la Familia (ca. 30 Ma) (Rasmussen *et al.*, 2019).

En general, se ha asumido que las características morfológicas compartidas por todos los miembros de la Familia *Cercopithecidae* debían estar presentes en un antepasado común, siendo la bilofodoncia la más importante de ellas. Debido a que los mamíferos no primates que poseen molares crestados son predominantemente folívoros, se asumió que los primeros MVM podrían haberlo sido también (Jolly, 1967; Vogel, 1968; Simons, 1970; Delson, 1975a,b; Delson y Andrews, 1975; Simons y Delson, 1978; Szalay; Andrews, 1981; Temerin y Cant, 1983; Andrews y Aiello, 1984). Sin embargo, el hecho de que los primeros MVM no tengan desarrollada una bilofodoncia completa –como *Victoriapithecus*– o carezcan de ella –como *Alophia*–, podría indicar un consumo de alimentos duros, como frutas con exocarpo y semillas, donde la ventaja para triturar alimentos duros es más importante que el cizallamiento (Benefit, 1987; Happel, 1988).

### 1.3 Origen de la Subfamilia Cercopithecinae

La Subfamilia *Cercopithecinae* comprende dos tribus: los *Papionini* (macacos, papiones, teropitecinos, mandriles, driles y mangabeys) y los *Cercopithecini* (guenones). Las filogenias sugieren que las Subfamilias *Cercopithecinae* y *Colobinae* divergieron hace 19,4 Ma (p. ej. Meyer *et al.*, 2011), cerca del momento en que las temperaturas cálidas alcanzaron su máximo en el Óptimo Climático durante el Mioceno (Barnosky y Carrasco, 2002). De hecho, los principales eventos de la evolución de los cercopitecoideos, incluida la aparición de la Superfamilia *Cercopithecoidea*, la aparición de *Victoriapithecidae* y la divergencia entre las Subfamilias *Cercopithecinae* y *Colobinae*, ocurrieron antes del comienzo del enfriamiento general del Mioceno medio. *Victoriapithecus* es considerado uno de los ancestros de las Subfamilias *Colobinae* y *Cercopithecinae* (Andrews y Aiello, 1984).

Las condiciones que conducen a la aparición de los *Colobinae* y *Cercopithecinae* no están claras, pero se cree que pudieron estar relacionadas con la evolución de preferencias alimentarias divergentes. Los primeros colobinos habrían tenido especializaciones para la fermentación intestinal causada por una dieta principalmente de semillas y hojas (Lucas y Teaford, 1994), mientras que los primeros cercopitecinos tendrían abazones (bolsas en las mejillas), que les permitió la capacidad de almacenar temporalmente alimentos competitivos de alta calidad (Lambert, 2005; Smith *et al.*, 2008).

Los cercopitecoideos del Mioceno final y Plioceno inicial incluyen dos géneros endémicos de Etiopía, *Kuseracolobus* y *Pliopapio*, los primeros colobinos *Paracolobus* y *Cercopithecoides* y el género papionino *Parapapio* (Jablonski y Frost, 2010), siendo los dos últimos los más exitosos debido a su amplia extensión geográfica (Jablonski y Leakey, 2008).

Durante el Plioceno medio se produjeron grandes cambios ambientales y faunísticos en África. Los registros marinos y terrestres de hace 3 Ma indican un

cambio de condiciones cálidas y húmedas a más estacionales, frías y secas (deMenocal, 2004; Feakins y deMenocal, 2010). A partir de este momento, la tendencia predominante fue hacia una mayor estacionalidad de las precipitaciones y una mayor variabilidad climática, con un aumento significativo de la vegetación de sabana entre 1,8-1,2 Ma y 600 Ka (deMenocal, 2004). Estos cambios impactaron en los regímenes hidrológicos de la mayor parte del continente africano y en la vegetación de la que dependían los herbívoros, incluidos los primates (Bobe *et al.*, 2002; Bobe y Behrensmeyer, 2004; deMenocal, 2004). Pese a ello, los primates de este periodo se han documentado principalmente en entornos cerrados y se han interpretado como exclusivamente arbóreos, o al menos no exclusivamente terrestres (Hlusko, 2006, 2007).

Los cercopitecinos son taxones particularmente sensibles de la productividad del ecosistema porque requieren alimentos de rendimiento nutricional relativamente alto con respecto al contenido de aminoácidos, ácidos grasos y glúcidos. Sin embargo, no están tan restringidos como los hominoideos en sus preferencias alimentarias (Jablonski *et al.*, 2000), que requieren alimentos de mayor calidad que otros mamíferos de tamaño corporal similar debido a unos cerebros metabólicamente caros. El reto de mantener un consumo de alimentos de calidad en un ambiente cambiante provocó, probablemente, que desde el Plioceno medio en adelante la fauna africana de cercopitecinos experimentara cambios marcados en el número y tipo de especies, tamaños corporales, especializaciones alimentarias y locomotoras y cambio geográfico de diversificación, del N-NE al este de África (Elton, 2007).

#### **1.4 Origen de la tribu *Papionini***

La tribu *Papionini* es taxonómicamente compleja, probablemente debido a un bajo nivel de divergencia causada por una evolución reticulada y una reciente especiación, en comparación con otras familias de primates (Haughton, 1925; Re mane, 1925; Gear, 1926; Broom, 1936, 1940; Dietrich, 1942; Freedman, 1957;

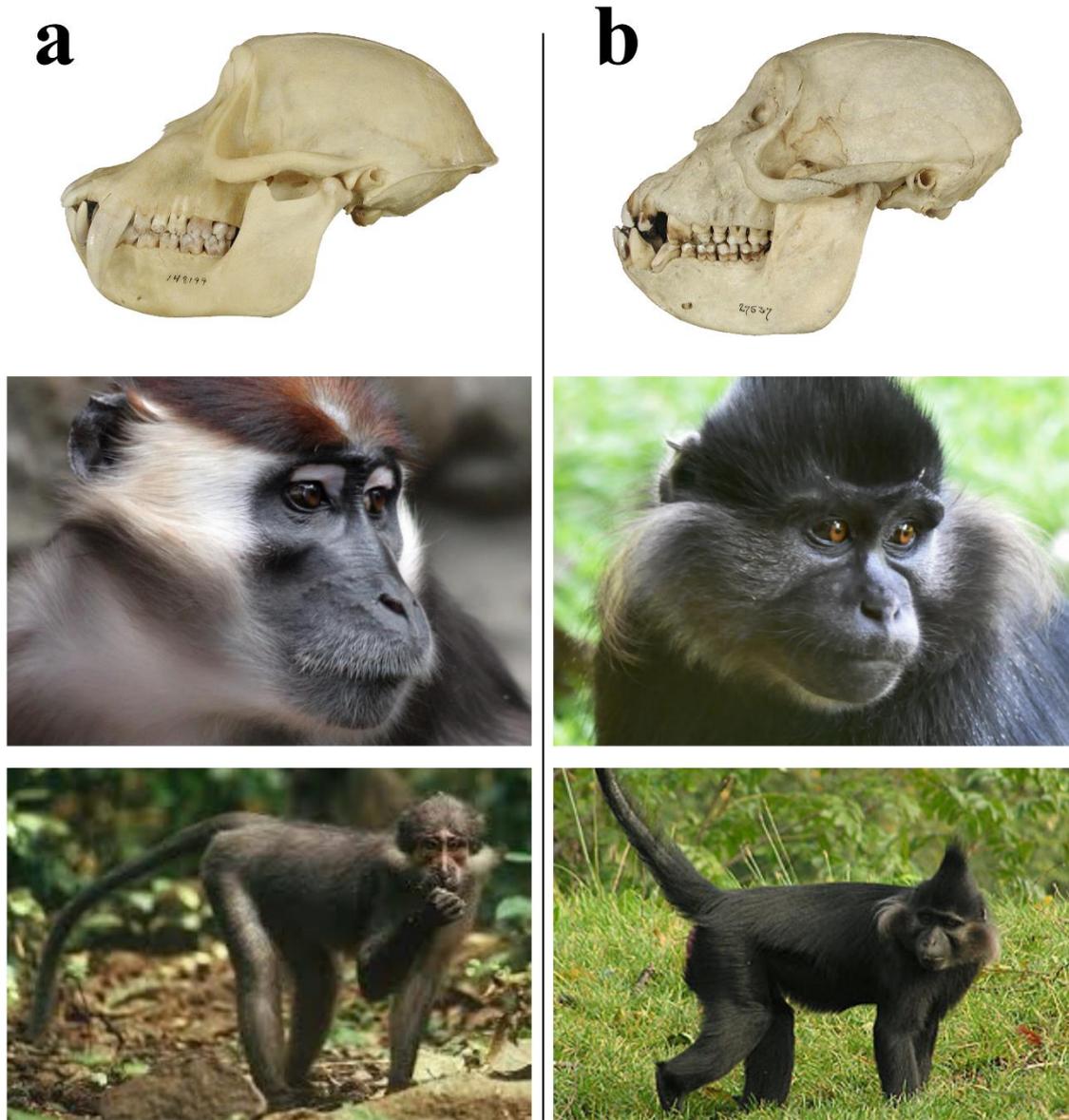
Jolly, 1965, 1967; Hill, 1967; Leakey, 1969; Szalay y Delson, 1979; Iwamoto, 1982; Delson, 1984; Eck y Jablonski, 1984, 1987; Delson y Dean, 1993; McKee, 1993a; Frost, 2001, 2007; Groves, 2001; Frost y Delson, 2002; Jablonski *et al.*, 2008; Perelman *et al.*, 2011; Williams *et al.*, 2012; Gilbert, 2013) (*cf. 1.4.1 La homología en la tribu Papionini y 1.4.2 Datos moleculares de la tribu Papionini*).

Los datos moleculares indican que las tribus *Papionini* y *Cercopithecini* divergieron hace aproximadamente 11,5 Ma, durante el Mioceno final (Meyer *et al.*, 2011; Perelman *et al.*, 2011). A partir de ese momento, la tribu *Papionini* está abundantemente representada en el registro fósil africano (Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002; Leakey *et al.*, 2003; Frost *et al.*, 2009; Jablonski y Frost, 2010; Harrison, 2011; Gilbert, 2013) (*cf. 4.3 Yacimientos de Sudáfrica*). Diversos trabajos que combinan análisis moleculares y morfológicos han propuesto a *Parapapio* como taxón basal de los papioninos africanos (Gilbert, 2013; Pugh y Gilbert, 2018). *Parapapio* ha sido documentado en los depósitos del Plioceno inicial de Laetoli (Tanzania) y en otros yacimientos a lo largo de la cuenca del lago Turkana (Leakey y Delson, 1987; Jablonski *et al.*, 2008). Sin embargo, a diferencia de otros taxones de *Parapapio*, esta especie no se conoce bien anatómicamente (Leakey y Delson, 1987; Harrison, 2011). La escasa morfología conocida de *Pp. ado* es lo suficientemente generalizada como para ser un taxón ancestral de la tribu *Papionini*, pero sigue siendo difícil discernir su posición filogenética en ausencia de material craneal más completo (Pugh y Gilbert, 2018).

#### **1.4.1 Homoplasias en la tribu *Papionini***

Desde los inicios de las investigaciones sobre los cercopitecinos africanos, hace unos 200 años, éstos han sido reiterativamente clasificados en dos grupos aparentemente naturales: “mangabeys” (incluía a los actuales géneros *Lophocebus* y *Cercocebus*) para los de menor tamaño, y “babuinos” (incluía a papiones, mandriles, driles y geladas) para los de mayor tamaño (p. ej. Haughton, 1925; Remane, 1925; Gear, 1926; Broom, 1936, 1940; Dietrich, 1942; Freedman, 1957; Jolly,

1965, 1967; Hill, 1967; Leakey, 1969). De hecho, muchos autores sólo reconocen dos géneros: *Cercocebus* para los mangabeys y *Papio* para los babuinos, mandriles, driles y geladas (p. ej. Thorington y Groves, 1970; Szalay y Delson, 1979).



**Figura 7.** Similitudes morfológicas craneales y corporales entre (a) *Cercocebus torquatus* y (b) *Lophocebus albigena*. Imagen de Abelló *et al.* (2018) y Field Museum.

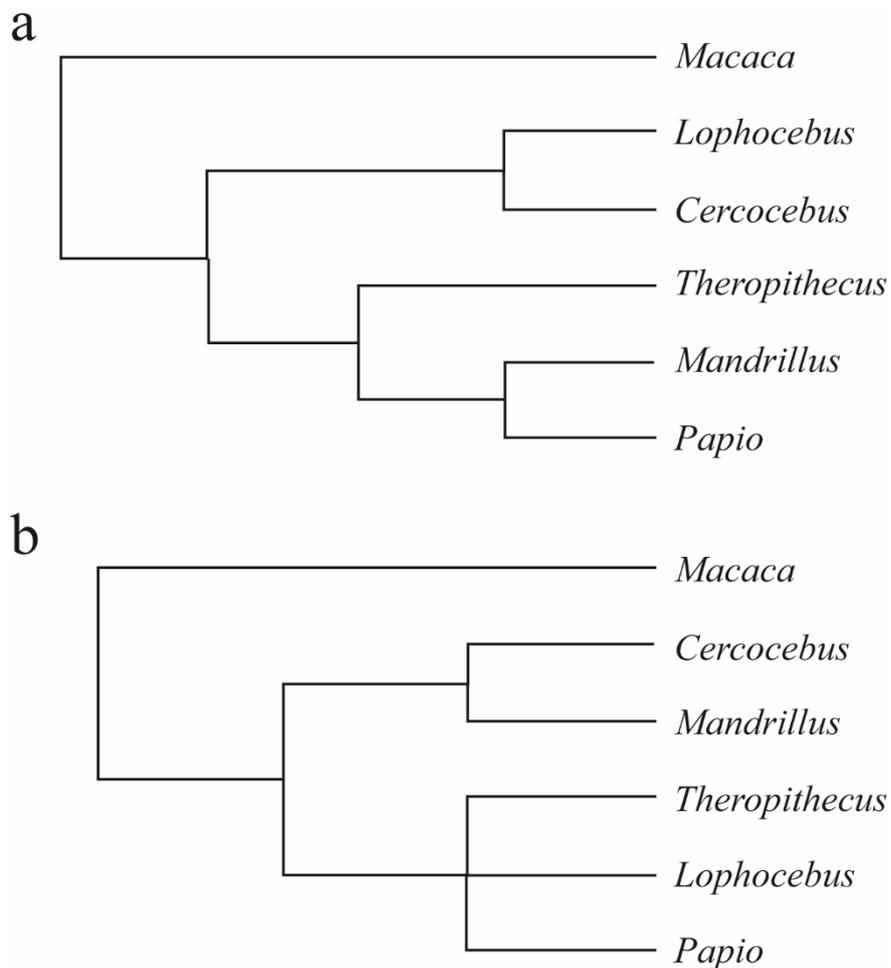
Debido a la presencia de numerosas homologías morfológicas –tanto craneales como postcraneales– las relaciones filogenéticas dentro de la tribu *Papionini* han sido problemáticas (p. ej. Houghton, 1925; Remane, 1925; Gear, 1926;

Broom, 1936, 1940; Dietrich, 1942; Freedman, 1957; Hill, 1967; Jolly, 1965, 1967; Leakey, 1969). En concreto, los mangabeys (género *Lophocebus* y *Cercocebus*) han convergido en una serie de características conductuales y morfológicas que han enmascarado sus verdaderas relaciones filogenéticas (**Figura 7**) (p. ej. Kuhn, 1967; Szalay y Delson, 1979; Strasser y Delson, 1987): tamaño pequeño-mediano (6-12 kg), extremidades largas y gráciles, cinturas estrechas y cola larga. Dentalmente tienen incisivos grandes, coronas altas, esmalte muy grueso (**Figura 14**) y consumen cantidades variables de alimentos duros (Thorington y Groves, 1970; Hill, 1974; Szalay y Delson, 1979) (*cf.* **2.3 Esmalte**).

Los cráneos se caracterizan por hocicos relativamente cortos y fosas bajo las órbitas que le dan a la región malar una apariencia hundida. Groves (1978) y Kingdon (1997) propusieron que la presencia de una región facial muy prognata sería primitiva (plesiomórfica) en los papioninos africanos, por lo que ambos linajes habrían experimentado reducciones paralelas en la longitud facial (Harris y Disotell, 1998; Harris, 2000). A pesar de las similitudes, se han observado diferencias morfológicas y etológicas entre los dos géneros: *Cercocebus* es semiterrestre y *Lophocebus* es altamente arborícola (p. ej. Schwarz, 1928; Chalmers, 1968; Jones y Sabater Pi, 1968; Hill, 1974; Quiris, 1975; Waser, 1977, 1984; Homewood, 1978; Horn, 1987; Mitani, 1989; Olupot *et al.*, 1994, 1997; Kingdon, 1997). Es por ello por lo que Groves (1978), tras un extenso análisis de datos craneométricos, revivió al género *Lophocebus* (Palmer, 1903) –hasta entonces en desuso–, para incluir a los individuos de las especies arborícolas *L. albigena* y *L. aterrimus*, a menudo consideradas un subgénero de *Cercocebus* (Szalay y Delson, 1979).

Una de las diferencias más notables entre el clado *Cercocebus-Mandrillus* (C-M) y *Lophocebus-Papio-Theropithecus* (L-P-T) consiste en que los premolares inferiores están ampliamente expandidos en los primeros (Gautier-Hion, 1978; Hoshino, 1985; Lahm, 1986; Harrison, 1988; Caldecott *et al.*, 1996; McGraw, 1996; Rogers *et al.*, 1996; Fleagle y McGraw, 2002). Fleagle y McGraw (1999, 2002). Los premolares molarizados y muy desgastados que exhiben *Cercocebus* y

*Mandrillus* están relacionados con una estrategia de forrajeo compartida que incluye una fuerte dependencia de nueces y semillas duras, frecuentemente aplastadas por la dentición postcanina (p. ej. Gautier-Hion, 1978; Hoshino, 1985; Lahm, 1986; Caldecott *et al.*, 1996; McGraw, 1996; Fleagle y McGraw, 2002; Daegling y McGraw, 2007), causando que el tamaño de sus premolares sea el más grande de la tribu *Papionini* (p. ej. Gautier-Hion, 1978; Hoshino, 1985; Lahm, 1986; Caldecott *et al.*, 1996; McGraw, 1996; Fleagle y McGraw, 2002). Si bien tanto *Cercocebus* como *Lophocebus* consumen semillas y ambos géneros utilizan la dentición anterior para acceder a las partes más duras, *Lophocebus* parece depender más de la dentición anterior, sin utilizar los molares para aplastar las semillas como hace *Cercocebus* (Daegling y McGraw, 2007).



**Figura 8.** (a) Árbol filogenético tradicional basado en datos morfológicos de Delson y Dean (1993); (b) Árbol filogenético basado en datos moleculares (mtDNA y cromosoma Y) de Disotell *et al.* (1992); Disotell (1994); Harris y Disotell (1998); Tosi *et al.* (1999, 2003); Disotell (2000).

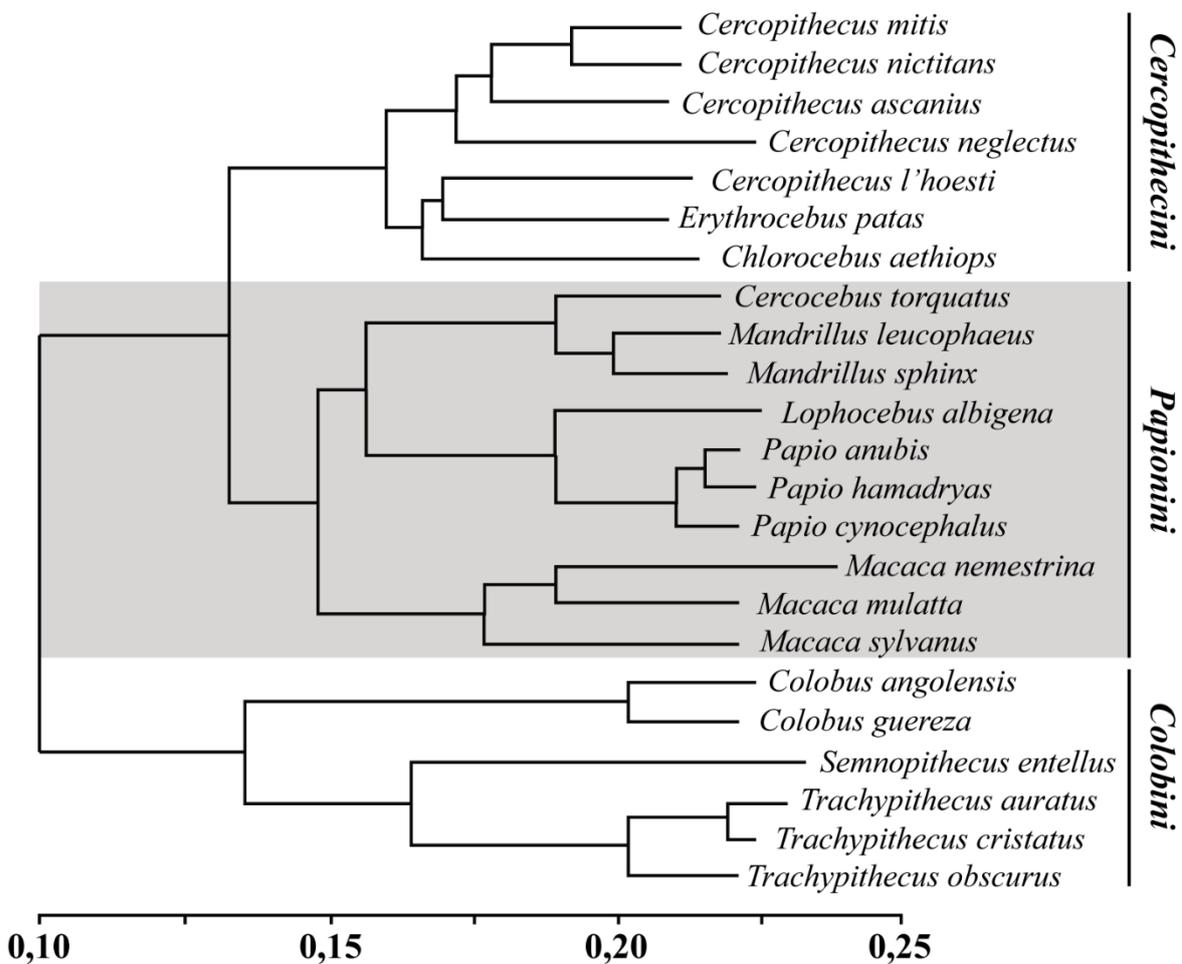
#### 1.4.2 Datos moleculares de la tribu *Papionini*

Las relaciones y la taxonomía de la tribu *Papionini* han permanecido ambiguas y cambiantes durante los últimos 150 años (p. ej. Haughton, 1925; Remane, 1925; Gear, 1926; Broom, 1936, 1940; Dietrich, 1942; Freedman, 1957; Hill, 1967; Jolly, 1965, 1967; Leakey, 1969; Szalay y Delson, 1979; Iwamoto, 1982; Delson, 1984; Eck y Jablonski, 1984, 1987; Delson y Dean, 1993; McKee, 1993a; Frost, 2001, 2007; Frost y Delson, 2002; Jablonski *et al.*, 2008; Williams *et al.*, 2012; Gilbert, 2013) debido a las grandes similitudes morfológicas que unen tanto a los mangabeys (*Cercocebus* y *Lophocebus*) como a los "babuinos" (*Papio*, *Mandrillus* y *Theropithecus*) (cf. 1.4.1 *La homología de la tribu Papionini*). Los datos moleculares sugieren que la división entre los ambos clados pudo haber ocurrido en el Mioceno final, hacia 6,7 Ma (p. ej. Perelman *et al.*, 2011).

La aceptación de la filogenia molecular entró en controversia con la evidencia morfológica debido a la presencia de numerosos rasgos homoplásicos en la tribu *Papionini* (Lockwood y Fleagle, 1999). Esta aparente homoplasia ha impedido que la mayoría de los estudios morfológicos publicaran árboles congruentes con los datos moleculares (p. ej. Collard y Wood, 2000, 2001; Collard y O'Higgins, 2001; Singleton, 2002; Frost *et al.*, 2003a). La incoherencia de los datos morfológicos y moleculares ha llevado a sugerir que los datos morfológicos no son confiables para reconstruir las relaciones filogenéticas (Collard y Wood, 2000, 2001). Sin embargo, nuevas evaluaciones anatómicas craneales con correcciones alométricas han resultado congruentes con los datos moleculares, proporcionando un fuerte apoyo para la hipótesis morfológica (Groves, 1978; Fleagle y McGraw, 1999, 2002; McGraw y Fleagle, 2006; Gilbert, 2007; Gilbert y Rossie, 2007; Gilbert *et al.*, 2009a). No obstante, aún no se ha llegado a un acuerdo sobre las relaciones entre el clado L-P-T, aunque crece el consenso que considera a *Theropithecus* un miembro basal del clado que comparte con *Papio* y *Lophocebus* (p. ej. Perelman *et al.*, 2011; Gilbert, 2013; Guevara y Steiper, 2014). Las sinapomorfías son evidentes en el clado de L-P-T pese a incluir taxones con patrones diferentes de explotación del nicho: *Lophocebus* es un primate de selva tropical totalmente arborícola, *Theropithecus* es totalmente terrestre y ocupa el altiplano de Etiopía y

*Papio* es altamente generalista y predominantemente terrestre, aunque pueden forrajear regularmente en los árboles (Fleagle y McGraw, 2002).

En cuanto al género *Macaca*, se considera que la divergencia entre la subtribu *Papionina* y *Macacina* ocurrió hace 6-11 Ma (Harris, 2000; Page y Goodman, 2001; Raaum *et al.*, 2005; Tosi *et al.*, 2005; Streiper y Young, 2006), por lo que el género *Macaca* no forma parte de ninguno de los clados anteriormente mencionados (*L-P-T* o *C-M*). Diversos autores han llegado a considerar que los macacos representan el taxón basal de la tribu *Papionini* actual (Disotell *et al.*, 1992; Disotell, 1994, 2000; Harris y Disotell, 1998; Harris, 2000; Tosi *et al.*, 1999, 2003) (Figura 9).



**Figura 9.** Árbol filogenético Neighbor-Joining (NJ) derivado de las distancias genéticas entre especies de cercopitecoideos (tribus *Cercopithecini*, *Papionini* y *Colobini*). Modificado de Gamarra (2014).

### 1.4.3 Radiación de los *Papionini* en África Oriental

El registro fósil de las cuencas del río Omo y el lago Turkana es particularmente útil para comprender la evolución de los cercopitecoideos desde el Plioceno medio hasta el Pleistoceno medio (Jablonski y Leakey, 2008). Durante el Plioceno medio la fauna de primates en el este de África estaba dominada por *Theropithecus oswaldi brumpti*, que ocupaba principalmente hábitats ribereños terrestres (Eck, 1976; Leakey y Leakey, 1976), y los colobinos *Rhinocolobus turkanaensis*, *Cercopithecoides williamsi* y *Cercopithecoides kimeui* (Jablonski *et al.*, 2008). La diversidad y el éxito de los colobinos en relación con los cercopitecinos probablemente estuvo relacionada con la capacidad para la digestión de celulosa, lo cual les habría permitido subsistir con una vegetación de menor calidad y requerimiento hídrico (Van Soest, 1982). Sin embargo, el dominio de estos nichos por parte de los colobinos fue de corta duración debido a la diversificación taxonómica y ecológica de los artiodáctilos y los suidos, que suponían una competencia directa por los recursos tróficos (Gagnon y Chew, 2000; Flagstad *et al.*, 2001; Cerling *et al.*, 2003).

En el límite entre el Plio-Pleistoceno, *Theropithecus o. oswaldi* se convierte en la especie de primate dominante (Eck 1976; Leakey 1976), ocupando nichos principalmente graminívoros, donde no entraba en competencia con otros primates (Bobe *et al.*, 2002), aunque sin llegar a desplazar ecológicamente *T. oswaldi brumpti*, que seguía ocupando regiones de ribera. *Theropithecus o. oswaldi* compartió hábitat con el colobino *Cercopithecoides kimeui* (Frost *et al.*, 2003b; Jablonski *et al.*, 2008), mientras que *Rhinocolobus turkanaensis* se mantuvo en un nicho más arbóreo (Jablonski y Leakey, 2008).

En el Pleistoceno medio inicial los ambientes forestales se volvieron escasos y la tendencia a la estacionalidad de las precipitaciones se intensificó, dando lugar a hábitats muy heterogéneos, provocando una disminución drástica de especies cercopitecinas y colobinas (p. ej. Haug y Tiedemann, 1998; Sardella *et al.*, 1998; Marlow *et al.*, 2000; Agustí y Antón, 2002). En este período se extinguieron los últimos taxones del Plioceno (*Cer. kimeui* y *T. o. oswaldi*), mientras que el

género *Papio* comenzó a ser abundante a finales del Pleistoceno medio, posiblemente procedente del sur de África (Newman *et al.*, 2004; Wildman *et al.*, 2004; Gilbert *et al.*, 2018). Hay pocos depósitos en los que *T. o. oswaldi* y *Papio* hayan coexistido, por lo que es poco probable que haya sido la competencia ecológica lo que llevó a *T. o. oswaldi* a extinguirse (Leakey, 1993; Frost, 2001; Frost y Alemseged, 2007; Frost y Delson, 2002; Elton, 2007; Hughes *et al.*, 2008). Mientras que los teropitecinos habían tenido éxito en la explotación del nicho graminívoro, *Papio* ocupó el nicho de buscador intensivo, altamente oportunista y omnívoro.

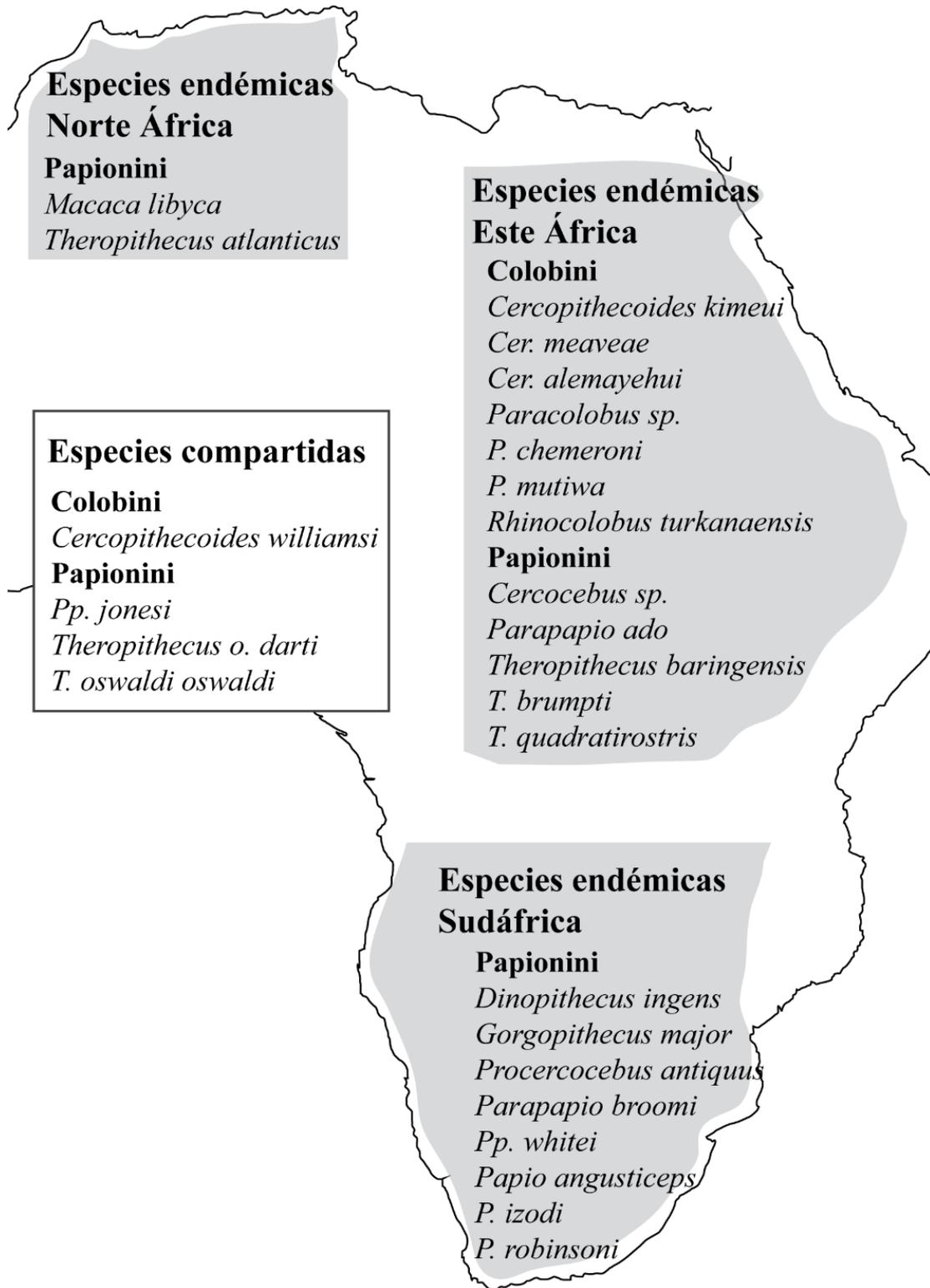
#### 1.4.4 Radiación de los *Papionini* en África del Sur

Los primeros cercopitecinos en Sudáfrica se documentan durante el Plioceno medio (p. ej. Delson, 1984). En ese momento la fauna de cercopitecinos incluía a *Cercopithecoides williamsi*, varias especies de *Parapapio* y *T. oswaldi darti*. Por razones que aún no están claras, el género *Parapapio* en el sur de África era mucho más diverso que los teropitecinos y colobinos, al contrario de lo que ocurre en los depósitos de África Oriental (**Figura 10**) (*cf.* 4.3 *Yacimientos de Sudáfrica*) (Szalay y Delson, 1979; Leakey y Delson, 1987; Fleagle, 1999; Jablonski, 2002). *Parapapio* experimentó una considerable diversificación regional y dio origen a la primera especie de *Papio* y al género *Procercocebus*, éste último es considerado el género basal del linaje de los mangabeys del género *Cercocebus* (Gilbert, 2008).

Durante el Plioceno final y el Pleistoceno inicial, los géneros *Papio* y *Procercocebus* permanecieron aislados en regiones del sur de África. A lo largo del Pleistoceno, la distribución de los diversos taxones del género *Papio* indica que emerge y se diversifica en entornos marcadamente estacionales, donde pudo haber desarrollado el oportunismo ecológico que eventualmente lo impulsaría a un mayor éxito y hegemonía a finales del Pleistoceno medio-final (Newman *et al.*, 2004; Zinner *et al.*, 2013). Los patrones biogeográficos hipotéticos de los cercopitecinos africanos durante el Plio-Pleistoceno son comparables a los patrones biogeográfi-

cos de los homínidos, ya que la dispersión de los *Papionini* coincide en gran medida con la de los primeros homínidos (p. ej. Strait y Wood, 1999; Gilbert, 2008). Se han sugerido al menos tres eventos de dispersión:

- (i) El primer evento de dispersión hacia Sudáfrica involucró a *Parapapio* y *Theropithecus o. darti*. Este primer evento pudo tener lugar entre 5-3 Ma, cuando ambos géneros se documentan por primera vez en Makapansgat. Se considera que esta migración pudo ocurrir al mismo tiempo que el género *Australopithecus* migraba del este al sur (Strait y Wood, 1999; Gilbert, 2008).
  
- (ii) El segundo evento de dispersión del este a Sudáfrica parece haber tenido lugar entre 2,5 y 1,5 Ma e involucró a *Dinopithecus ingens*, *T. quadratiostris* y al antepasado de *Gorgopithecus*. *Lophocebus* migró del este al centro de África, en algún momento posterior a 2,5 Ma. Entre 3,4 y 2,3 Ma, el antepasado del grupo *Cercocebus/Procercocebus/Mandrillus*, se habría dispersado de África Oriental a África Occidental. Esta hipótesis sugiere que las poblaciones de *Cercocebus torquatus* vivos en África Occidental podrían representar las poblaciones ancestrales de *Cercocebus*. Este escenario respalda aún más la sugerencia de que *C. torquatus* conserva una morfología craneodental primitiva, similar a la de su género hermano *Procercocebus* (Gilbert, 2007; Gilbert *et al.*, 2009a).
  
- (iii) Entre los 2,3 y 1,5 Ma hubo un evento de dispersión desde África Occidental a Sudáfrica que involucró a *Procercocebus* y posiblemente también a *T. quadratiostris*, apoyando las sugerencias de Gilbert (2007) de una conexión faunística entre África Occidental y Sudáfrica durante el Plio-Pleistoceno.



**Figura 10.** Distribución geográfica de especies endémicas y compartidas de cercopitecinos del Plio-Pleistoceno en África. Elaboración propia.



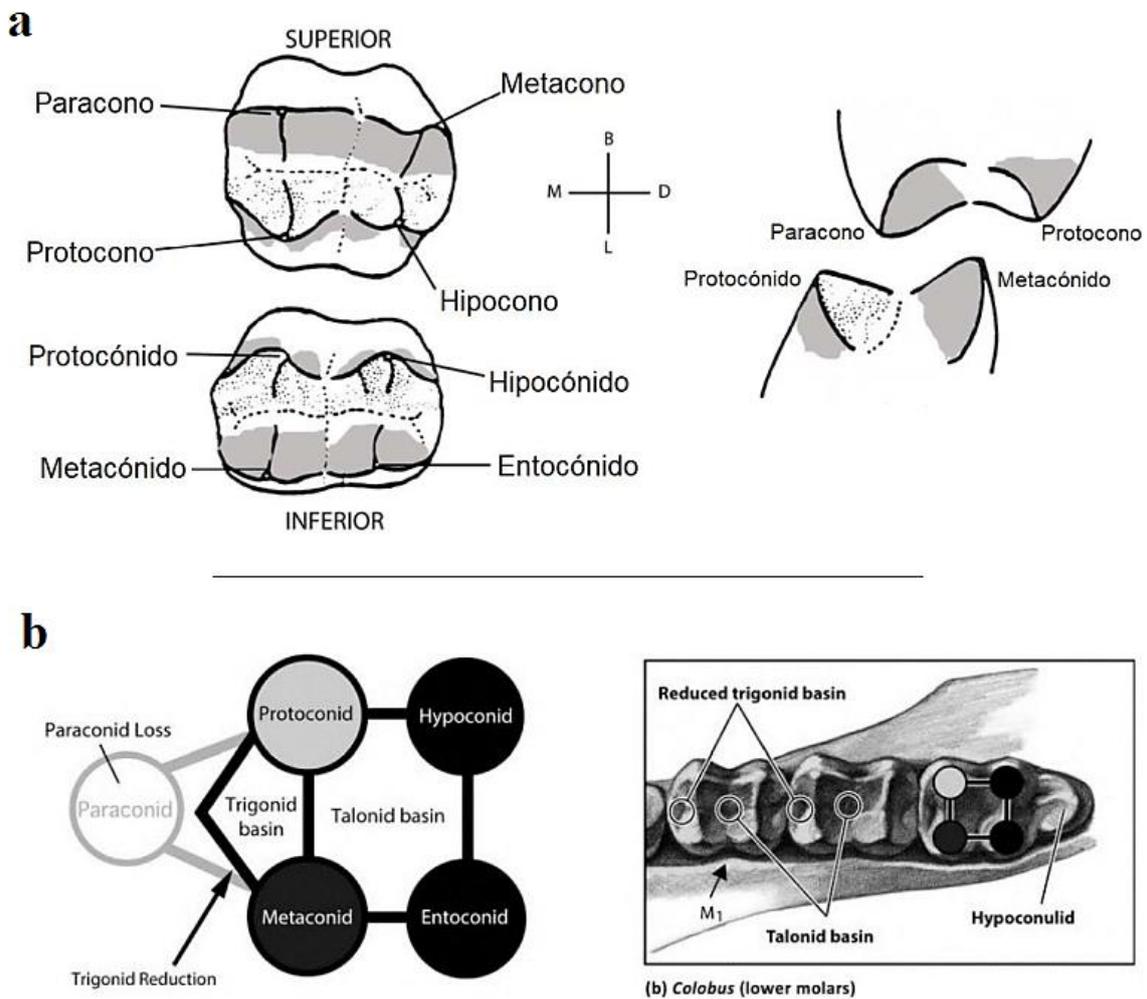
## **2. Morfología dental**

### ***2.1 Anatomía dental: la bilofodoncia***

La bilofodoncia es el rasgo anatómico más definitorio de la dentición de los primates cercopitecoideos. Los molares se caracterizan por dos cúspides linguales (protocono e hipocono en los molares superiores; metaconídeo y entocónido en los inferiores) y dos cúspides bucales (paracono y metacono en los molares superiores; protocónido e hiponónido en los molares inferiores), unidos por crestas paralelas en sentido buco-lingual. En los extremos proximal y distal de los molares se encuentran la cuenca del trígono/trigónido y en la zona central la cuenca del talónido (Kay, 1975; Kay y Hylander, 1978; Monson y Hlusko, 2014) (**Figura 11a**). Cabe destacar que todos los molares, tanto superiores como inferiores, cumplen estas mismas características, excepto el tercer molar inferior, que tiene un hipoconúlido en su región distal (**Figura 11b**).

Trabajos previos sobre la utilidad de la bilofodoncia (p. ej. Kay, 1977, 1978) han demostrado que las crestas de los molares ocluyen guiadas por las hendiduras a medida que avanzan la oclusión total en la primera fase de masticación. En los

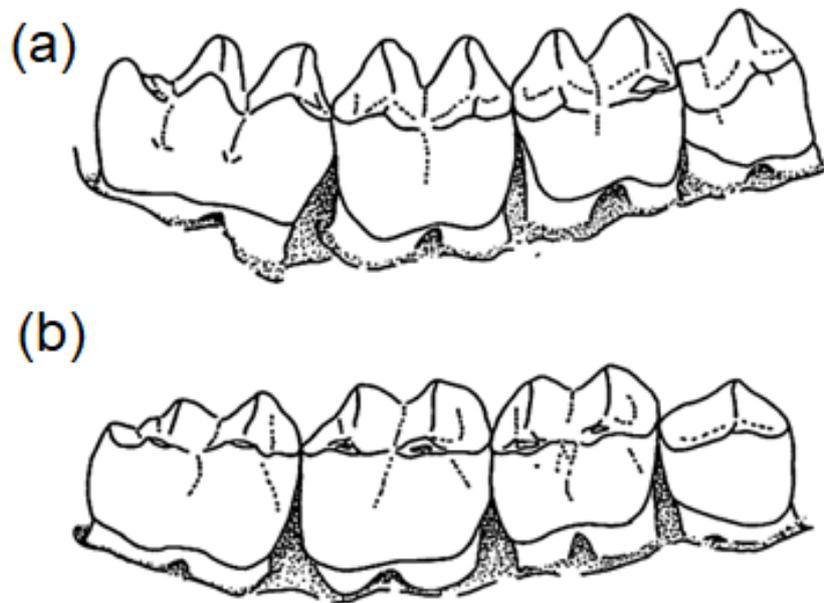
molares inferiores, la hendidura bucal media es la más grande y acomoda el lóbulo mesial del molar superior (principalmente la superficie lingual de la paracono). Los lóbulos distales son guiados por los espacios formados entre los molares como resultado de sus esquinas curvas y la presencia de hendiduras bucales mesiales y distales (**Figura 11a**).



**Figura 11.** (a) Esquematización de la dentición bilofodonta y oclusión molar. Modificado de Kay (1977); (b) Esquema de distribución de las cúspides y cuencas en cercopitecinos.

En lugar de ofrecer una morfología rígida, la bilofodondia ofrece un patrón molar flexible en respuesta a las demandas específicas requeridas para procesar alimentos con diferentes propiedades mecánicas. La altura, la longitud y anchura de la cúspide y la longitud de la cresta de corte son caracteres que varían de acuerdo

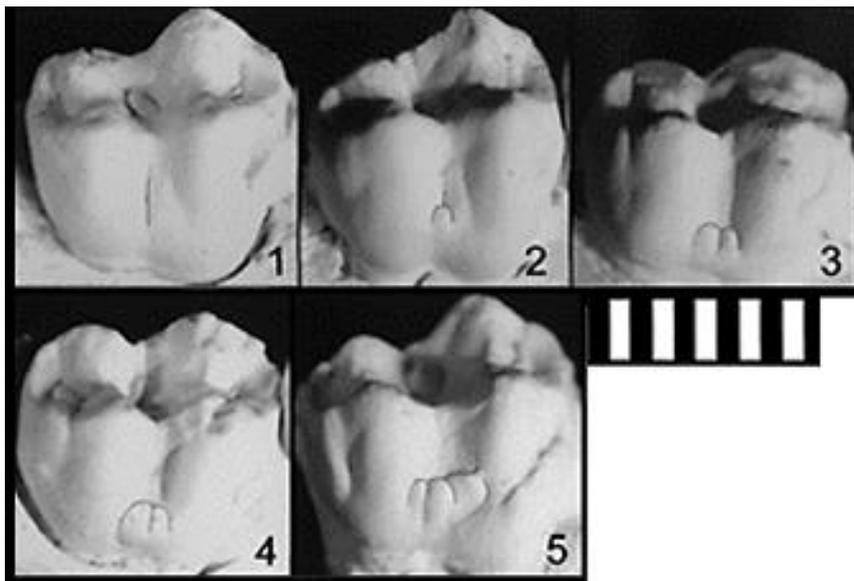
con los hábitos alimentarios (Kay, 1978). Por ejemplo, las dos Subfamilias de cercopitecoideos (*Cercopithecinae* y *Colobinae*) enfatizan diferentes aspectos de la bilofodoncia: cúspides más altas, crestas de corte más largas y esmalte más delgado en colobinos, adecuados para el procesamiento de hojas (**Figura 12a**), y las configuraciones opuestas que se muestran en las especies más frugívoras como los mangabeys (**Figura 12b**) (Gregory, 1922; Kay, 1978; Kay y Hylander, 1978; Benefit, 2000).



**Figura 12.** Comparación entre las denticiones de cercopitecoideos folívoros (a) y frugívoros (b). La imagen (a) pertenece al colobino *Presbytis johni* y la imagen (b) a *Lophocebus albigena*. Modificado de Kay y Hylander (1978).

Los intercónulos son otra de las características recurrentes en algunas especies de cercopitecinos (Saheki, 1966; Hlusko, 2002). El intercónulo es un carácter variable que se localiza en la cara lingual de los molares superiores de algunas especies (**Figura 13**). También se le conoce como *cingulum* lingual (Osborn, 1897), *conule* lingual (Chang *et al.*, 2010), cúspide accesoria del surco lingual medio (Saheki, 1966) o cúspide del surco (Batujeff, 1896; de Terra, 1905). Morfológicamente, el intercónulo se encuentra entre el protocono y el hipocono, con una expresión que va desde un hueco en el surco entre las crestas hasta un cingulo pronunciado (Monson y Hlusko, 2014). Se ha sugerido que la presencia de este

rasgo en los molares superiores puede proteger las encías durante la masticación (p. ej. James, 1960; Slaughter, 1970) y proporcionar una ventaja biomecánica al agregar refuerzo estructural intercuspal (Delson, 1975a,b; Happel, 1988; Macho y Spears, 1999). La variabilidad y frecuencia de esta expresión es significativamente mayor en la tribu *Papionini*, con una frecuencia más alta en los terceros molares. Dada la rareza del intercónulo en otros taxones estrechamente relacionados, se interpreta como un rasgo derivado originado durante el Mioceno (Monson y Hlusko, 2014).



**Figura 13.** Tipos de expresión de intercónulo. Todas las fotografías son terceros molares superiores en vista lingual. Escala= mm. Modificado de Hlusko (2002).

La bilofodoncia ha sido considerada durante mucho tiempo como una adaptación alimentaria para la folivoría y la ingesta de semillas, puesto que el contacto oclusal entre las crestas permite movimientos efectivos de trituración y masticación (p. ej. Delson, 1975a,b; Maier, 1977; Kay, 1984; Happel, 1988; Lucas y Teaford, 1994; Ungar, 2010). Sin embargo, Kay (1975) sugirió que la bilofodoncia de los cercopitecinos, en lugar de indicar folivoría –como clásicamente se había considerado– funcionaba como un mecanismo altamente eficiente de procesamiento de fruta. Su análisis de la capacidad de cizallamiento de las crestas de *Victoriapithecus* indicó que las estructuras oclusales de los *Cercopithecoidea* actuaban como un sistema de enclavamiento ideal para la molienda (Kay, 1975, 1977).

## 2.2 Anatomía funcional

Los trabajos que integran el estudio de la dieta y la morfología dental en primates tienen una larga tradición. Desde los primeros trabajos de anatomía funcional siempre ha habido un consenso de que cómo la forma dental reflejaba las propiedades de fractura de los alimentos consumidos por una especie (p. ej. Gregory, 1922; Simpson, 1951; Lucas, 2004; Evans *et al.*, 2007).

Los estudios sobre la relación entre la forma y la función se basan en el supuesto de que las estructuras anatómicas evolucionan para maximizar la eficiencia en la extracción de nutrientes (Bock y von Wahlert, 1965; Ungar, 2010; Guy *et al.*, 2013), aunque existen ciertas discrepancias. La correspondencia entre la forma y función dental parece mantenerse cuando se considera la morfología en relación con la dieta general de un taxón de orden superior (p. ej. tribu, Familia o nivel superior) o en grandes escalas geográficas (Fortelius *et al.*, 2002). Sin embargo, esta correlación se debilita cuando se consideran especies, poblaciones e individuos a escalas temporales cortas y locales (Calandra y Merceron, 2016). Por ejemplo, el molar carnasiano de los carnívoros (orden *Carnivora*) es un buen indicador del consumo de carne, pero algunas especies *Carnivora* no se alimentan de carne, y aún retienen este tipo de molar, aunque con una morfología modificada (Hillson, 2005). Otro ejemplo son los molares hipsodontos, característicos de la dieta herbácea de los équidos, pero tanto los équidos actuales como los extintos son conocidos por su alimentación mixta, paciendo y ramoneando (Schulz y Kaiser, 2013; Tütken *et al.*, 2013; Calandra y Merceron, 2016).

Para comprender las relaciones entre la forma y la función dental hay que tener presente que los molares en mamíferos están diseñados para dos funcionalidades principales: servir de “guías” para masticar y de “herramientas” para fracturar (Lucas, 2004). Concretamente, los dientes de los primates son herramientas multifuncionales y juegan un papel importante en el procesamiento de los alimentos. Durante la masticación se usan los incisivos –y a veces los caninos– para cortar los alimentos en trozos lo suficientemente pequeños como para ser introducidos en la cavidad oral (p. ej. Hylander, 1975; Ungar y Teaford, 1996), mientras que los

premolares y molares se usan para triturar y moler los alimentos (p. ej. Lucas y Luke, 1984; Lucas, 2004). Existen excepciones a esta generalidad, como los estrepisirinos con peines dentales, que no usan sus incisivos/caninos inferiores para cortar alimentos ni sus premolares (P3) caniniformes para masticar alimentos (Berhaume *et al.*, 2020).

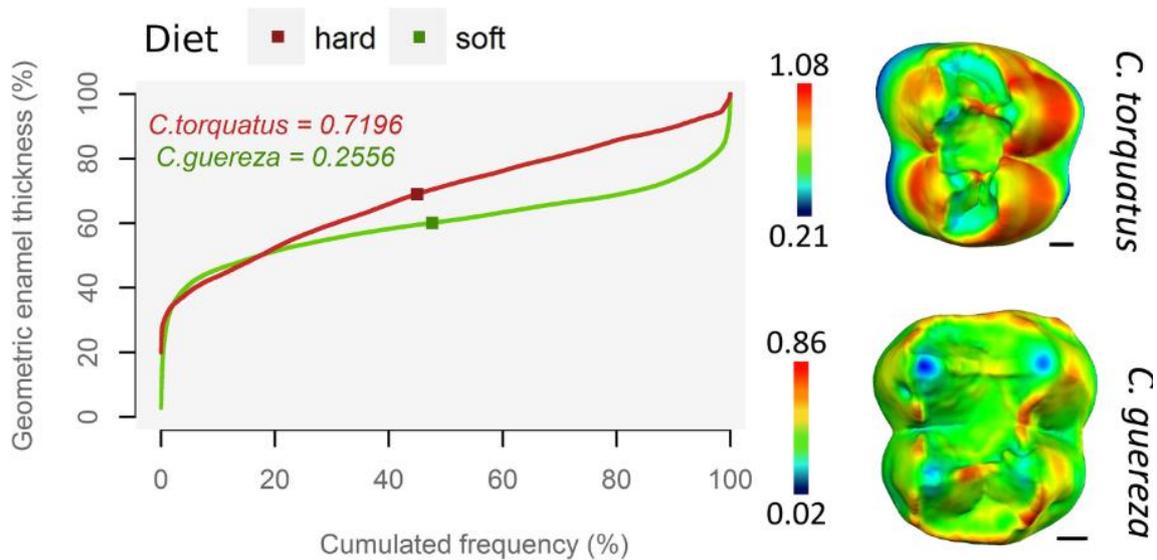
El procesamiento del alimento incluye la frecuencia y la forma en que se usan los diferentes tipos de dientes durante la ingestión (Yamashita, 1998; Yamashita *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2008; Yamashita *et al.*, 2009; McGraw *et al.*, 2011, 2015). Debido a que los incisivos y los caninos también cumplen funciones no relacionadas con el procesamiento de alimentos –están implicados en la comunicación, acicalamiento, dimorfismo sexual, etc.–, su forma es el resultado de presiones selectivas alimentarias y no alimentarias, lo que debilita la correlación entre la forma incisiva/canina y la dieta. En cambio, el papel monofuncional de los dientes postcaninos –masticación y descomposición de los alimentos– ha creado una fuerte relación entre la forma molar y la dieta, haciendo que sean las piezas dentales fundamentales en este tipo de estudios.

### **2.3 *Esmalte***

La morfología de la cara oclusal de los dientes está determinada principalmente por la morfología de la unión esmalte-dentina, que condiciona la formación del relieve oclusal del esmalte. El grosor y la distribución del esmalte son factores importantes que determinan la morfología externa de la corona, puesto que son relevantes para la adaptación alimentaria desde dos puntos de vista principales: el mecánico (resistencia al desgaste y al estrés por aplastamiento) y el morfológico (el efecto de la capa de esmalte en la forma de la corona externa) (Shellis *et al.*, 1998). Estas diferencias afectan no sólo a la forma de la corona, sino que también determinan su patrón de desgaste y, por lo tanto, el funcionamiento de la corona parcialmente desgastada (*cf.* **2.4 *Desgaste dental***).

Diversos estudios sugieren que la variación en la dieta ha sido un factor importante de la variación en el grosor del esmalte (Kay, 1981; Dumont, 1995; Shellis *et al.*, 1998; Maas y Dumont, 1999; Lambert *et al.*, 2004; Lucas *et al.*, 2008; Lee *et al.*, 2010; Pampush *et al.*, 2013). Independientemente del tamaño, las especies que procesan dietas duras (durófagas) tienen un esmalte más grueso que los que procesan dietas blandas (Dumont, 1995, 1999; Shellis *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2005; Vogel *et al.*, 2008) (**Figura 14**), ya que la alimentación durófaga entre especies lejanamente relacionadas filogenéticamente provoca la creación de homologías craneodentales, entre las que se encuentran los dientes con esmalte grueso (Dominy *et al.*, 2008). Por ejemplo, *Cebus apella* tiene el esmalte molar más grueso entre los primates vivos, debido a que consume frecuentemente nueces de palma, las cuales son tan duras que ningún otro primate puede abrir (Kay, 1981; Terborgh, 1983). Es por ello por lo que se asume que la aparición del esmalte dental grueso en fósiles indicaría la adaptación a una dieta durófaga, que comprende semillas, fruta con exocarpo o fruta no madurada (p. ej. Kay, 1981; Dumont, 1995; Teaford *et al.*, 1996).

La estrecha relación entre el grosor del esmalte y los desafíos mecánicos en el procesamiento de alimentos contribuye al alto grado de plasticidad evolutiva del grosor del esmalte, particularmente entre los primates (p. ej. Hlusko, 2004; Kelley y Swanson, 2008; Thiery *et al.*, 2017). Numerosos estudios sobre el grosor del esmalte y la morfología de la unión esmalte-dentina han revelado un esmalte grueso para *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Papio* y *Mandrillus*, en comparación con otros cercopitecoideos como *Colobus*, *Cercopithecus*, *Chlorocebus* y *Erythrocebus* (Kay, 1981; Shellis *et al.*, 1998; Beaudet *et al.*, 2016; Thiery *et al.*, 2017) (**Figura 14**). El engrosamiento del esmalte en estas especies es probablemente una adaptación, tanto para mantener la competencia masticatoria de la dentición durante la larga del individuo, como para ser competente en una dieta durófaga (Kay, 1981; Dumont, 1995; Shellis *et al.*, 1998; Lambert *et al.*, 2004; Lucas *et al.*, 2008; Lee *et al.*, 2010; Pampush *et al.*, 2013).



**Figura 14.** Gráfico paquimétrico sobre la distribución de grosor de esmalte (mm) en cercopitecinos. La línea roja representa a un primate durófago (*C. torquatus*) y la verde a un primate no durófago (*Col. guereza*). El grosor del esmalte está representado por una escala de color relativa que varía desde más delgado (azul oscuro) a más grueso (rojo). Modificado de Thiery *et al.* (2017).

## 2.4 Desgaste dental

El esmalte es un material altamente complejo construido por prismas alargados integrados a través de una variedad de patrones diferentes y que contiene propiedades variables del material, por lo que es poco probable que el esmalte sea estructuralmente idéntico en diferentes taxones (Maas y Dumont, 1999; Teaford, 2007). Por esta razón, varios investigadores han argumentado que el tipo y la orientación de los patrones de los prismas del esmalte afectan no sólo a la velocidad a la que se produce el desgaste (Maas y Dumont, 1999; Teaford, 2007), sino también a la capacidad del esmalte para detener y prevenir la fractura de las piezas dentales (von Koenigswald *et al.*, 1987; Martin *et al.*, 2003).

El desgaste dental está provocado por una pérdida acumulativa del esmalte y dentina, principalmente a causa del contacto entre dientes opuestos (atrición) y por la fricción de objetos y partículas abrasivas y duras (abrasión). En consecuencia, el desgaste dental parece reflejar la interacción entre el comportamiento trófico

y ecológico de las especies (Phillips-Conroy *et al.*, 2000; Cuzzo y Sauter, 2006, 2012), dado que numerosos estudios han demostrado que un aumento en el consumo de alimentos impregnados con arena u otras partículas líticas está relacionado con unas tasas mayores de desgaste (p. ej. Kojola *et al.*, 1998; Logan y Sanson, 2002; King *et al.*, 2005; Galbany *et al.*, 2014, 2016; Glowacka *et al.*, 2016).

No obstante, estudios realizados sobre el microdesgaste y la edad indican que no todas las especies de primates tienen los mismos ritmos de desgaste dental (Phillips-Conroy *et al.*, 2000). Los resultados en papiones (Galbany *et al.*, 2011), mandriles (Galbany *et al.*, 2014) y gorilas de montaña (Galbany *et al.*, 2016) sugieren que, mientras que los gorilas de montaña muestran unas tasas de desgaste bajas a lo largo de su vida, los papiones y mandriles lo hacen a niveles más altos (**Figura 15**), posiblemente asociado al consumo de USOs en papiones (Galbany *et al.*, 2011, 2016) y al de semillas y fruta con exocarpo duro en mandriles (Galbany *et al.*, 2014). Los primates con dietas más duras, como *C. atys*, que consume gran cantidad de alimentos especialmente duros, destacando la *Sacoglottis gabonensis* (Daegling *et al.*, 2011), muestran un grado de desgaste superior al de los primates folívoros, como los colobinos (Cooke, 2012; Morse *et al.*, 2013; Schmidt y Watson, 2020). Por el contrario, las especies frugívoras exhiben menos desgaste que las especies folívoras y durófagas, debido a que la resistencia a la perforación y aplastamiento es baja en la fruta madura y bulbosa (Lambert *et al.*, 2004; Wiczowski, 2009; Coiner-Collier *et al.*, 2016). Unas tasas de desgaste altas provocan que algunos primates, como los simios, pasen la mayor parte de su vida adulta con molares bastante aplanados oclusalmente. Aun así, el tamaño de los dientes y el poder de los músculos masticadores de los individuos adultos pueden producir los mismos resultados masticatorios que las cúspides sin desgastar de los individuos más jóvenes. Se ha llegado a considerar que la presencia de cúspides podría ser funcionalmente importantes sólo para los individuos jóvenes, ya que ayudan a procesar los alimentos y actúan como guías en la masticación eficiente, pero no totalmente necesario en adultos (p. ej. Walker y Murray; 1975; Gordon, 1980).

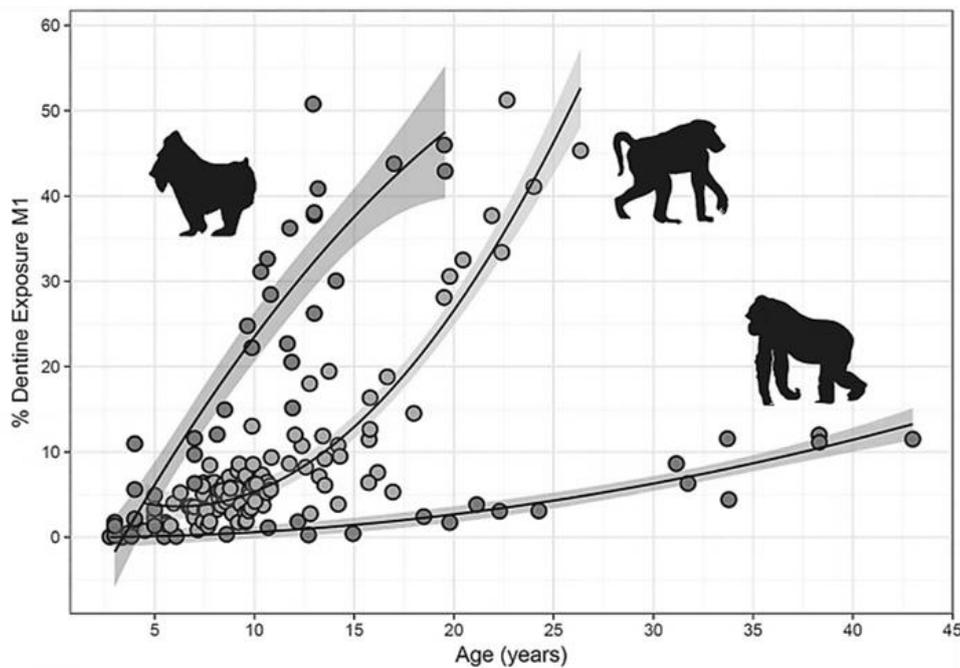
Existen tres factores principales que afectan al desgaste de los dientes:

- (i) Los alimentos duros, como el exocarpo que rodea a las semillas, requieren de una fuerza de mordida elevada para fracturarlo. Las cargas focales en la superficie oclusal pueden dar lugar a grietas, deformaciones o roturas del esmalte en la corona y la zona oclusal (p. ej. Lucas, 2004; Lawn *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2010, 2011; Calandra *et al.*, 2012).
- (ii) La cantidad de fitolitos de sílice vegetal, abundantes en hojas y epidermis de plantas perennes (p. ej. Ungar, 1994; Lucas y Teaford, 1995; Teaford y Lytle, 1996; Continental, 1998, 2003; Danielson y Reinhard, 1998; Gugel *et al.*, 2001; Silcox y Teaford, 2002; Lucas, 2004; Piperno, 2006; Teaford *et al.*, 2006).
- (iii) La arena silíceo presente en el suelo y en el dosel arbóreo, tanto en hábitats abiertos como en bosques tropicales (Ungar *et al.*, 1995; Daegling y Grine, 1999; Silcox y Teaford, 2002; Lucas, 2004; Piperno, 2006; Sanson *et al.*, 2007; Calandra *et al.*, 2012; Estebaranz *et al.*, 2012).

La importancia de los fitolitos y la arena como causante del desgaste dental aún se encuentra en discusión (p. ej. Romero *et al.*, 2012; Lucas *et al.*, 2013). Mientras que muchos autores sugieren que los fitolitos de sílice causan un proceso de estriación microscópica en el esmalte dental (p. ej. Lucas, 2004; Piperno, 2006; Calandra *et al.*, 2012; Estebaranz *et al.*, 2012), un estudio sobre la dureza de los fitolitos de sílice en diferentes especies de gramíneas sugiere que son considerablemente más blandos que el esmalte dental y, por lo tanto, no deberían contribuir al desgaste del esmalte en mamíferos (Sanson *et al.*, 2007). Por otro lado, trabajos realizados sobre los procesos de desgaste del polvo de cuarzo indican que es un abrasivo especialmente rígido, capaz de fracturar y eliminar fragmentos de esmalte (Lucas *et al.*, 2013).

En estudios los paleontológicos, los dientes desgastados, incluso los que poseen una exposición de dentina tan exagerada que su forma ha sido alterada drásticamente, siguen siendo de interés, puesto que la selección natural sigue ac-

tuando a lo largo del ciclo de vida dental (Ungar y Williamson, 2000). Sin embargo, la mayoría de los estudios que pretenden demostrar la relación entre la morfología oclusal y la dieta están normalmente limitados a dientes prístinos (sin desgaste) o con ligero desgaste. El análisis de dientes desgastados puede ser especialmente interesante, puesto que las diferencias en las tasas de desgaste pueden revelar cómo la selección natural ha dado forma a los dientes para mantener o promover la funcionalidad dental a lo largo del tiempo (Fortelius, 1985; Janis y Fortelius, 1988; Janis, 1990). La "hipótesis de la escultura dental" defiende que algunos primates folívoros aprovechan el macrodesgaste para mantener crestas agudas en la cara oclusal (Rensberger, 1973; Kay, 1981; Ungar y Williamson, 2000; Ungar y M'Kirera, 2003; Pampush *et al.*, 2018). Por ejemplo, los ungulados y otros taxones de mamíferos hipsodontos presentan una morfología secundaria (desgastada) que se caracteriza por diversas bandas de esmalte y dentina yuxtapuestas cuyas uniones forman crestas que se afilan continuamente. Estos bordes son efectivos para mantener la capacidad de cizallamiento en el procesamiento de material fibroso durante toda la vida útil del diente (Fortelius, 1985; Popowicz y Fortelius, 1997; Fortelius y Solounias, 2000).



**Figura 15.** Regresión cuadrática para el porcentaje de exposición de dentina y la edad en mandriles, papiones y gorilas de montaña. Todos los dientes son M1 superiores (Schmidt y Watson, 2020).



## **3. La dieta y su caracterización**

Los primates tienen diversas respuestas conductuales a la estacionalidad de los recursos que influyen en la dieta y el uso del hábitat. La acumulación de datos sobre las dietas de las poblaciones de primates en libertad en las últimas tres décadas ha llevado a una creciente apreciación de la magnitud de la variación de la dieta dentro de las especies, incluidas las diferencias entre poblaciones, entre grupos en una sola población y dentro de un sólo grupo a lo largo del tiempo (Chapman y Chapman, 1990, 1999; Gautier-Hion *et al.*, 1993; Davies *et al.*, 1999).

### ***3.1 Fallback foods***

La flexibilidad alimentaria es una estrategia muy común en primates que necesitan satisfacer sus necesidades nutricionales en hábitats donde la disponibilidad de alimentos es fluctuante estacionalmente (p. ej. Hemingway y Bynum, 2005). Los alimentos a los que se recurre en periodos de escasez son comúnmente

llamados alimentos alternativos o de apoyo (en inglés *fallback foods*). Estos recursos son clasificados como de alta abundancia y mala calidad nutricional, y son consumidos cuando los alimentos preferidos son escasos, lo que los convierte en recursos críticos para la supervivencia del individuo durante ese período (p. ej. Hanya, 2004; Lambert *et al.*, 2004; Ungar, 2004; Yamakoshi, 2004; Knott, 2005; Laden y Wrangham, 2005; Marshall y Wrangham, 2007). Al contrario, los alimentos preferidos son generalmente de alta calidad y permiten una ingesta abundante de calorías, pero son escasos, puesto que su producción es costosa para las plantas (Stephens y Krebs, 1986).

La importancia ecológica y evolutiva de los alimentos alternativos se hizo patente en diversos estudios sobre los pinzones de Darwin (*Geospiza fortis*) realizados por Peter Grant y su equipo en las Islas Galápagos (Boag y Grant, 1981, 1984; Schluter y Grant, 1984). En 1977, una sequía en la isla de Daphne Major provocó una disminución drástica en la abundancia de semillas pequeñas, el alimento favorito del pinzón de Darwin. Durante la sequía, las semillas grandes disminuyeron con menor rapidez que las semillas pequeñas, pero las semillas grandes sólo podían ser abiertas por aquellos los miembros de pico más grande. Esto dio como resultado la supervivencia preferencial de los individuos de pico grande y, dado que el tamaño del pico es en gran parte heredable, se tradujo en un rápido aumento del tamaño medio del pico de *G. fortis* (Boag y Grant, 1981, 1984; Schluter y Grant, 1984). En este caso, para *G. fortis*, las semillas de gran tamaño podrían clasificarse como alimento de alternativo o *fallback food*.

El concepto de alimento alternativo se adoptó en Primatología gracias a Hladik (1973), quien constató el aumento del consumo de hojas y tallos en chimpancés durante los períodos de baja abundancia de fruta. Desde entonces, números estudios han confirmado la explotación de diversos alimentos alternativos en la mayoría de los grupos de primates (p. ej. Lambert *et al.*, 2004; Marshall y Wrangham, 2007; Constantino y Wright, 2009; McGraw *et al.*, 2014; Lambert y Rothman 2015; Jarvey *et al.*, 2018).

En los primates, el consumo de alimentos preferidos debe asociarse con adaptaciones para la recolección, como la capacidad para detectar alimentos a distancia y una locomoción eficiente para recorrer largas distancias hasta encontrar áreas con este tipo de alimentos (p. ej. Gaulin y Konner, 1977; Marshall y Wrangham, 2007) (**Tabla 2**). Las frutas maduras son el ejemplo clásico de alimentos preferidos, puesto que son poco abundantes y están asociadas con la capacidad de forrajeo, ya que son fácilmente masticables y especies con diversas morfologías dentales pueden explotarlas sin complicación (p. ej. Rosenberger y Kinzey, 1976; Rosenberger, 1992; Robinson y Wilson, 1998). Las especies más frugívoras muestran adaptaciones para trasladarse más rápido y lejos, como ocurre con los atélidos y los simios (Temerin y Cant, 1983). En contraste, aunque los alimentos alternativos se encuentran más fácilmente debido a su abundancia, sus propiedades mecánicas son desafiantes, por lo que promueven el desarrollo de adaptaciones masticatorias (como las de los mangabeys) o digestivas (como las de los colóbidos) para procesarlos (p. ej. Rosenberger y Kinzey, 1976; Gaulin y Konner, 1977; Rosenberger, 1992; Robinson y Wilson, 1998; Marshall y Wrangham, 2007) (**Tabla 2**).

**Tabla 2.** Marco propuesto para relacionar los alimentos preferidos y alternativos con fuerzas selectivas asociadas a su explotación en primates.  
Modificado de Marshall y Wrangham (2007).

<b>Alimentos preferidos</b>	<b>Alimentos alternativos</b>
Adaptaciones alimentarias	Procesado de alimentos
Forrajeo	Topografía dental
Habilidades cognitivas	Grosor del esmalte dental
Navegación espacial	Morfología y longitud intestinal
Locomoción	Tamaño corporal
Agudeza visual	Uso de herramientas
Olfato	Cohesión social
Otros factores	Estructuras anatómicas (abazones, musculación específica...)
Ciclos reproductivos	

El tipo de alimento alternativo más común en cercopitecinos es complicado evaluar, debido a sus estrategias de alimentación generalistas y a los entornos heterogéneos que ocupan (**Tabla 3**). Sin embargo, los órganos de almacenamiento subterráneo (*Underground Storage Organs*, USO) –que incluye raíces, tubérculos, rizomas y bulbos– suelen ser uno de los más recurrentes (p. ej. Constantino y Wright, 2009; Lambert y Rothman, 2015), ya que éstos suelen ser más abundantes en regiones áridas o donde la disponibilidad de agua fluctúa estacionalmente (Laden y Wrangham, 2005) (**Figura 16**). Los USOs proporcionan agua, glúcidos en forma de azúcares simples y almidones y proteínas (Noy-Meir, 1973; Hatley y Kappelman, 1980; Dominy *et al.*, 2008), pero debido a que son subterráneos, la mayoría de los primates no los explotan porque no están anatómicamente dotados para excavarlos ni dentalmente preparados para procesarlos eficientemente (Marshall y Wrangham, 2007).

Los alimentos duros, como el exocarpo de semillas o frutos, son también uno de los alimentos alternativos más consumidos. El consumo de este tipo de alimentos se ha utilizado para interpretar la morfología robusta de taxones de homínidos (*Paranthropus*), capuchinos (*Cebus*) y mangabeys (*Cercocebus* y *Lophocebus*) (Lambert *et al.*, 2004; Ungar *et al.*, 2008; Wright *et al.*, 2008).

A menudo se ha asumido que los alimentos preferidos, o al menos los que se consumen más comúnmente, tienen mayor influencia selectiva en el diseño de los molares (p. ej. Kay, 1975). Sin embargo, Kinzey (1978) estudió dos especies de monos *Callicebus* (*Call. moloch* y *Call. torquatus*), donde ambas especies son principalmente frugívoras, pero explotan diferentes recursos de apoyo. Los resultados sugirieron esta explotación diferencial de alimentos alternativos podría haber provocado un desarrollo de crestas más largas apropiadas para el procesamiento de hojas en *Call. moloch* y una cuenca del talónido más grande para triturar la quitina de insectos en *Call. torquatus*.

Las adaptaciones anatómicas a los alimentos alternativos pueden seleccionarse durante periodos de estrés relativamente cortos pero críticos (p. ej. Kinzey, 1978; Rosenberger, 1992), como es el caso de *Lophocebus albigena* (Lambert *et*

*al.*, 2004). *L. albigena* consume un alto porcentaje de fruta madura durante los periodos no críticos, llegando a exhibir una amplia superposición alimentaria con cercopitecinos de esmalte más delgado como *Cercopithecus lhoesti* (Lambert, 2002). Sin embargo, en periodos de estrés alimentario, como en los temporales de El Niño, *L. albigena* depende del consumo de semillas especialmente duras, lo que ha provocado el desarrollo de una morfología oclusal y un grosor del esmalte especialmente adaptado a la durofagia, debido a que poseer este tipo de morfología es indispensable para su supervivencia (Lambert *et al.*, 2004). La presencia de este tipo de adaptaciones se conoce como Paradoja de Liem (**Tabla 3**).

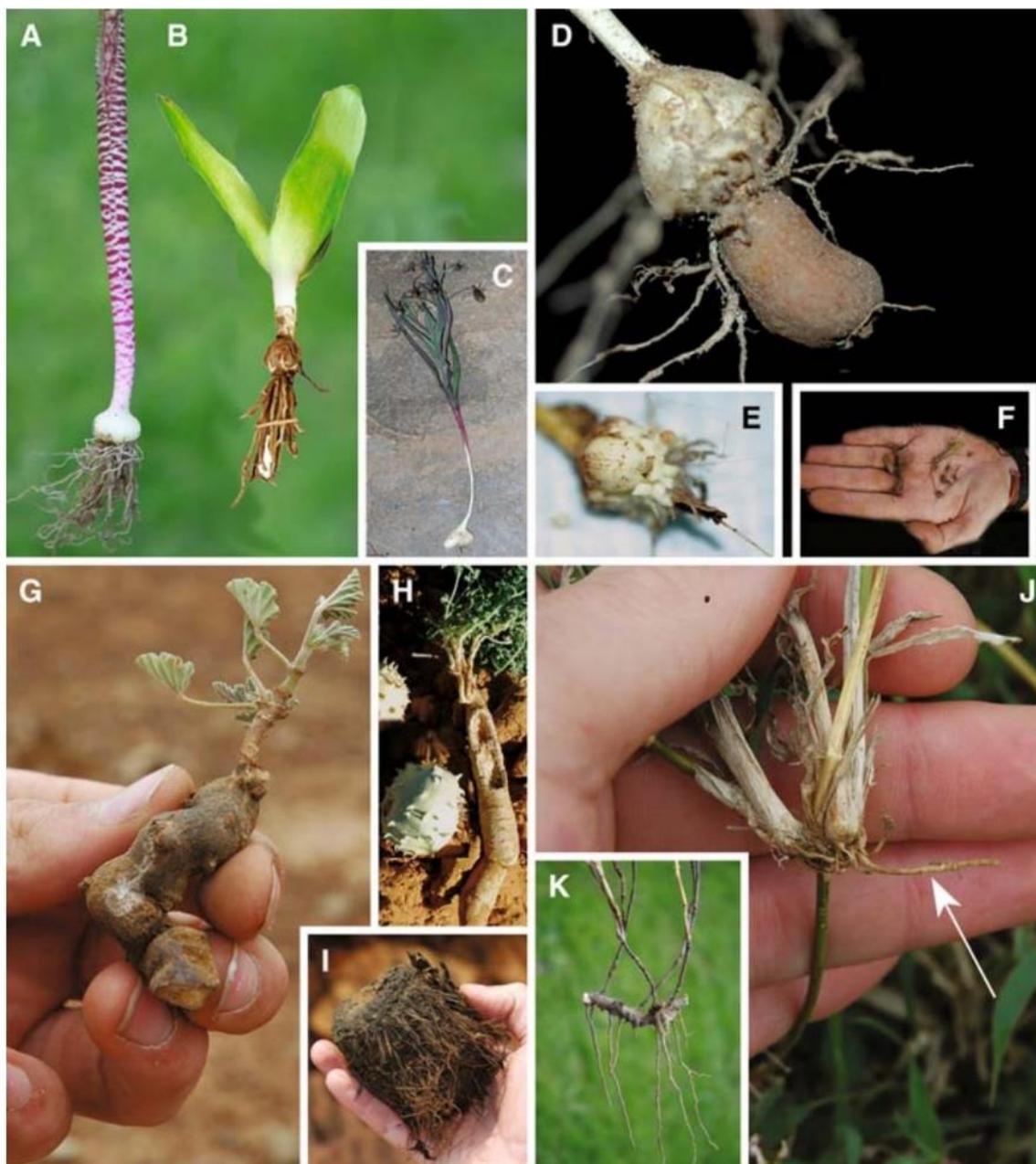
La Paradoja de Liem (Liem, 1980) es la observación de que las especies con fenotipos especializados a veces pueden comportarse como generalistas ecológicos, alimentándose con frecuencia de alimentos para los que sus especializaciones anatómicas no están aparentemente adaptadas. Aunque en el caso de los mangabey del género *Cercocebus* –especialmente *C. atys*– el desarrollo de adaptaciones dentales a alimentos biomecánicamente exigentes no parece estar ligado a alimentos alternativos. Esta especie es de las pocas donde su alimento preferido es biomecánicamente exigente, puesto que *C. atys* consume durante todo el año grandes cantidades de semillas, aunque tenga disponible otros recursos menos complejos de procesar (*cf. 1.1.1 Género Cercocebus*). Esta especie tiene uno de los esmaltes más gruesos del orden de los primates, lo que hace pensar que esta característica en este taxón no evolucionó en respuesta a una función crítica estacional o al consumo de alimentos alternativos, sino al procesamiento habitual de un alimento protegido mecánicamente (McGraw *et al.*, 2014).

El coste asociado con el cambio alimentario por el consumo de alimentos alternativos –aumento en el procesamiento, manipulación especial de los alimentos, etc.– ejerce una fuerte presión selectiva sobre la morfología del diente (Yamashita, 1998; Lambert *et al.*, 2004; Vogel *et al.*, 2008), organización social (Hanya *et al.*, 2006; Fashing *et al.*, 2007; Grueter *et al.*, 2009) e incluso sobre la diferenciación de nichos interespecíficos (Gautier-Hion, 1980; Yamagiwa y Basabose, 2009). Como resultado, la importancia de los alimentos alternativos en la

configuración del comportamiento, la ecología y la evolución ha recibido una atención considerable en los estudios paleoecológicos en primates y homínidos (Conklin-Brittain *et al.*, 1998; Lambert *et al.*, 2004; Rogers *et al.*, 2004; Hemingway y Bynum, 2005; Laden y Wrangham, 2005; Cuzzo y Sauter, 2006; Grine *et al.*, 2006; Hanya *et al.*, 2006; Hernández-Aguilar *et al.*, 2007; Lambert, 2007; Marshall y Wrangham, 2007; Xiang *et al.*, 2007; Ungar *et al.*, 2008; Vogel *et al.*, 2008; Martínez *et al.*, 2017).

**Tabla 3.** Simplificación de los alimentos favoritos y alternativos. Para más detalle sobre el tipo de dieta de cada especie ver apartado *1.1 Tribu Papionini*.

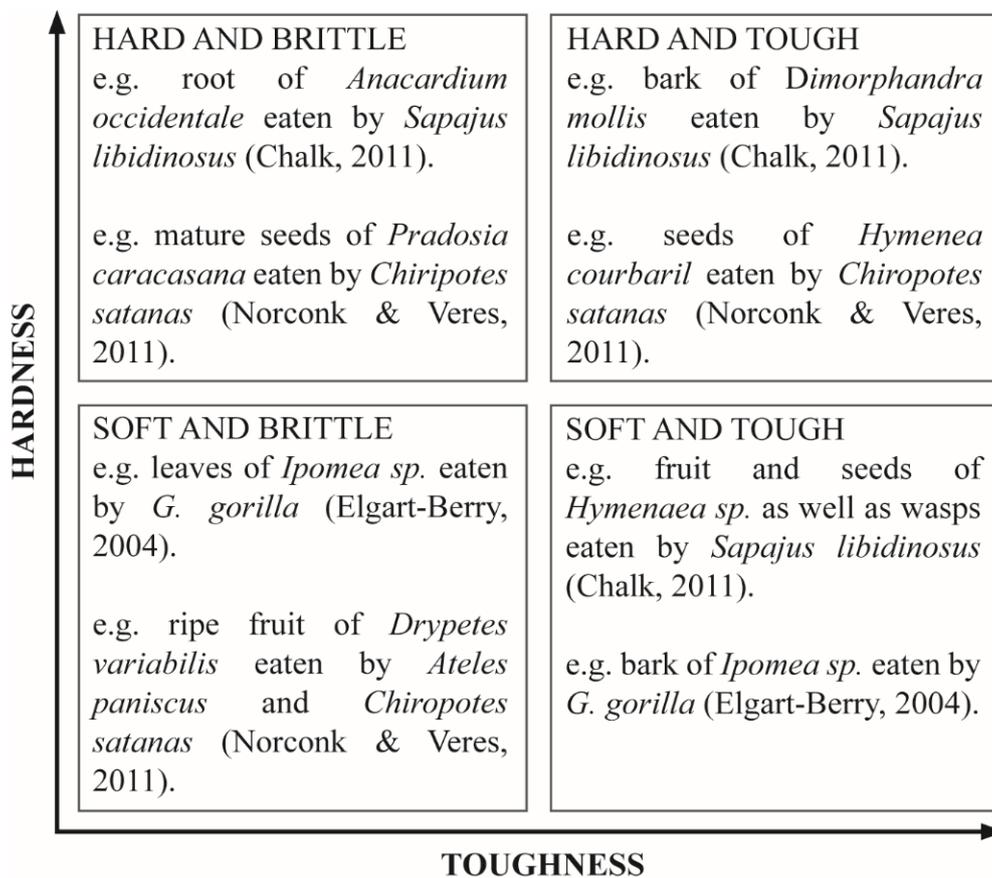
	<b>Alimentos favoritos</b>	<b>Alimentos alternativos</b>	<b>Referencias</b>
<b>Papionini africano</b>			
<i>Lophocebus albigena</i>	Fruta	Semillas y nueces	Lambert <i>et al.</i> , 2004
<i>Lophocebus aterrimus</i>	carnosa		Horn, 1987
<i>Cercocebus atys</i>	Semillas y nueces		McGraw <i>et al.</i> , 2014
<i>Cercocebus agilis</i>			Fleagle, 1999
<i>Cercocebus torquatus</i>			Mitani, 1989
<i>Macaca sylvanus</i>		Omnívoro	Ménard <i>et al.</i> , 2014
<i>Papio hamadryas</i>			Swedell <i>et al.</i> , 2007
<i>Papio anubis</i>	Omnívoro	USOs	Johnson <i>et al.</i> , 2012
<i>Papio cynocephalus</i>			Post, 1982
<i>Papio ursinus</i>			van Doorn <i>et al.</i> , 2010
<i>Mandrillus sphinx</i>	Fruta	Semillas y USOs	Tutin <i>et al.</i> , 1997
<i>Theropithecus gelada</i>	Gramíneas	USOs	Shapiro <i>et al.</i> , 2016
<b>Papionini asiático</b>			
<i>Macaca nemestrina</i>	Fruta	Omnívoro	Yeager, 1996
<i>Macaca mulatta</i>	Omnívoro		Nowak, 1991
<b>Colobini</b>			
<i>Colobus guereza</i>	Hojas	Semillas	Davies <i>et al.</i> , 1999
<i>Colobus angolensis</i>			



**Figura 16.** Diversidad morfológica de órganos subterráneos consumidos por babuinos. (a) Bulbo de *Lachenalia unifolia* (Hyacinthaceae), (b) Bulbo de *Drimia capensis* (Hyacinthaceae), (c) Bulbo de *Ornithogalum viride* (Hyacinthaceae), (d) Bulbo perenne de *Hesperantha falcata* (Iridaceae), (e) Cormo de *Sparaxis bulbifera* (Iridaceae), (f) Cormo de *Cyperus cristatus* (Cyperaceae), (g) Tubérculo de *Monsonia longipes* (Geraniaceae), (h) Tubérculo y fruto de *Acanthosicyos naudinianus* (Cucurbitaceae), (i) Tubérculo de *Hypoxis hemerocallidea* (Hypoxidaceae), (j) Rizoma de *Cynodon dactylon* (Poaceae), (k) Rizoma de *Willdenowia incurvata* (Dominy et al., 2008).

### 3.2 Propiedades mecánicas de los alimentos

Las propiedades mecánicas de los alimentos determinan la facilidad con la que un objeto se fractura (iniciación de grietas) y se fragmenta (propagación de grietas) y, en consecuencia, la magnitud de fuerza de mordida y morfología dental necesaria para procesarlos (p. ej. Lucas y Teaford, 1994). Por lo tanto, cabe esperar que un cambio en las propiedades externas de un alimento corresponda al desarrollo de estructuras anatómicas para superar las barreras mecánicas sin que éstas se vean comprometidas (Kay, 1975; Lucas y Luke, 1983, 1984; Lucas *et al.*, 1986; Teaford y Ungar, 2000; Lucas, 2004).



**Figura 17.** La clasificación mecánica basada en la dureza y la tenacidad de alimentos consumidos en primates (Thiery *et al.*, 2017).

Las estructuras dentales pueden definirse como elementos adaptados para procesar mecánicamente alimentos a través de un repertorio específico de acciones

que ayudan a superar desafíos críticos (Kay y Hiiemae, 1974; Kay, 1975). Por ejemplo, una cúspide hemisférica es una estructura adecuada para romper alimentos duros, ya que este tipo de cúspides es lo bastante puntiaguda como para concentrar la fuerza en un área pequeña para maximizar el estrés e iniciar la grieta, pero a la vez es lo suficientemente roma como para proteger el diente contra el agrietamiento (Lucas *et al.*, 1986; Lucas, 2004). Opuestamente, los molares con cúspides altas y afiladas son efectivos para fracturar alimentos blandos y tenaces, ya que las grietas se diseminan a medida que se va encajando la punta en el objeto (Lucas, 2004). Dentro de los alimentos consumidos por primates se distinguen dos tipos principales de elementos mecánicamente diferentes: los alimentos biomecánicamente tenaces y los alimentos duros (p. ej. Lucas y Luke, 1984; Yamashita, 1996; Lucas, 2004; Calandra y Merceron, 2016; Thiery *et al.*, 2017) (**Figura 17**):

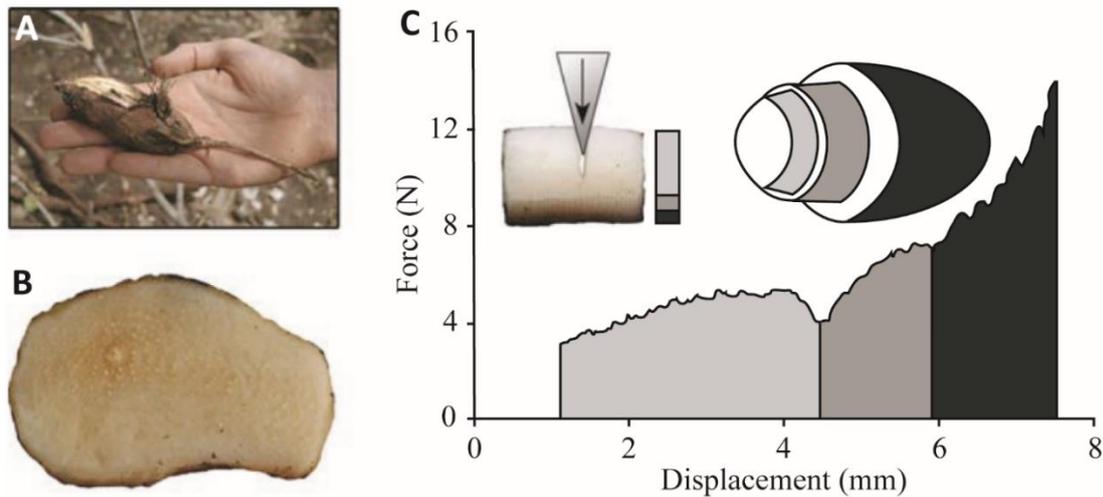
- (i) Alimento mecánicamente tenaz (*tough food*): La tenacidad es la resistencia a la propagación de grietas. El procesamiento eficiente de este tipo de alimentos requiere movimientos repetitivos y de mayor duración que con los alimentos duros y quebradizos (Lucas *et al.*, 1986; Lucas, 2004). Según Lucas (2004), la topografía oclusal de un molar se encuentra afectada por la presión que ejerce el consumo de alimentos mecánicamente tenaces. La morfología adecuada para el procesado de este tipo de alimentos son las cúspides altas y afiladas, ya que las grietas se diseminan a medida que se van encajando la punta hasta que el material se divide (Strait, 1997; Lucas, 2004).

Los alimentos tenaces más comunes son las hojas (Lucas, 2004; Williams *et al.*, 2005). Si bien se ha asumido que las hojas tropicales son más resistentes que las hojas de clima templado, la tenacidad de las hojas está probablemente más relacionada con otros parámetros como la exposición a la luz solar (Onoda *et al.*, 2011) y la madurez (las hojas maduras son significativamente más gruesas y resistentes que las hojas jóvenes) (Lowman y Box, 1983). Las plantas herbáceas y los USOs son uno de los alimentos más mecánicamente tenaces que comen los primates. Si bien son diversos, dependiendo de la planta u ór-

gano, a menudo se componen de una gran cantidad de fibra, lo que generalmente aumenta su resistencia (Lucas *et al.*, 2000, 2012). Sin embargo, la mayoría de USOs no domesticados son, también, duros y resistentes a las fracturas (media = 1304,0 J/m<sup>2</sup>), por lo que requieren un esfuerzo doble para el inicio de la grieta y la posterior masticación (Dominy *et al.*, 2008) (**Figura 18**). Aunque las frutas son generalmente quebradizas, la pulpa inmadura tiende a ser más tenaz que la madura (Kajuna *et al.*, 1997; Soltani *et al.*, 2010). La cutícula del insecto también es mecánicamente tenaz, con un rango de 200 a 2.000 J/m<sup>2</sup> en tenacidad a la fractura (Vincent y Wegst, 2004), del mismo modo que la piel de vertebrados (Strait y Vincent, 1998).

- (ii) Alimentos duros (*hard food*): La dureza es la resistencia a la perforación y deformación y es medida en kg/mm<sup>2</sup> (Norconk y Veres, 2011). Según Lucas (2004), el tamaño dental está afectado por la presión que ejercen el consumo de alimentos duros. Los elementos duros tienen un estrés limitado, lo que significa que están organizados estructuralmente para evitar la formación de grietas (Lucas, 2004). Puesto que es necesaria una gran fuerza de masticación para romper dichos materiales y concentrar la fuerza en el área más pequeña posible para perforar y agrietar el material, se requiere un compromiso entre la seguridad y la eficiencia de los dientes con el desarrollo de cúspides más romas (p. ej. Lucas *et al.*, 1986; Strait, 1997; Lucas, 2004).

Los alimentos duros más comunes son la pulpa inmadura, generalmente resistente a la perforación y al aplastamiento (Kinzey y Norconk, 1993; Lucas y Lucas, 1983; Yamashita, 1996), las semillas, especialmente las maduras (Ledogar *et al.*, 2013). De manera similar, se puede hacer una distinción primaria entre insectos duros y blandos (Lucas y Luke, 1984). Los insectos de cuerpo blando (p. ej. polillas, larvas o gusanos) son generalmente tenaces y dúctiles (Popowics y Fortelius, 1997; Strait y Vincent, 1998), mientras que los insectos de cuerpo duro (como los escarabajos) tienen una cutícula dura y quebradiza (Lucas y Luke, 1984; Lucas y Teaford, 1994).



**Figura 18.** (a) Tejidos peridérmicos y corticales del tubérculo shumako (*Vatovaea pseudolablab*; *Fabaceae*). (b) Sección transversal y tejido parenquimatoso del tubérculo matukwaiko (*Coccinea aurantiaca*; *Cucurbitaceae*). (c) Fuerza (N) necesaria para dirigir una grieta a través de cada tejido: tejido parenquimatoso (gris claro), cortical (gris) y peridérmico (negro). Fuerza medida en ( $J m^{-2}$ ). Modificado de Dominy *et al.* (2008).

### 3.3 Topografía dental

Numerosos estudios publicados en las últimas cinco décadas respaldan la hipótesis de que la forma dental de los primates está adaptada a la variación en las propiedades estructurales y/o mecánicas de los alimentos (p. ej. Kay, 1975, 1978; Kay y Covert, 1984; Kinzey, 1992; Anthony y Kay, 1993; Bunn y Ungar, 2009), debido a que las necesidades alimentarias son una de las presiones selectivas más importantes en la evolución de muchos clados de primates, incluidos los humanos. El desarrollo de diversos enfoques cuantitativos para caracterizar la forma del diente se ha hecho necesario para comprender mejor las relaciones forma-función.

Una de las primeras metodologías cuantitativas para caracterizar la morfología oclusal fue desarrollada por Kay (1977) y se la conoce como el Cociente de Corte o Cizallamiento (*Shearing Quotient*, SQ). El SQ mide el poder de cizallamiento del diente a partir de la suma de las longitudes de las crestas cortantes y la longitud del diente. De este modo, los primates insectívoros y folívoros obtienen valores altos de SQ, puesto que poseen áreas de corte más abundantes y elevadas

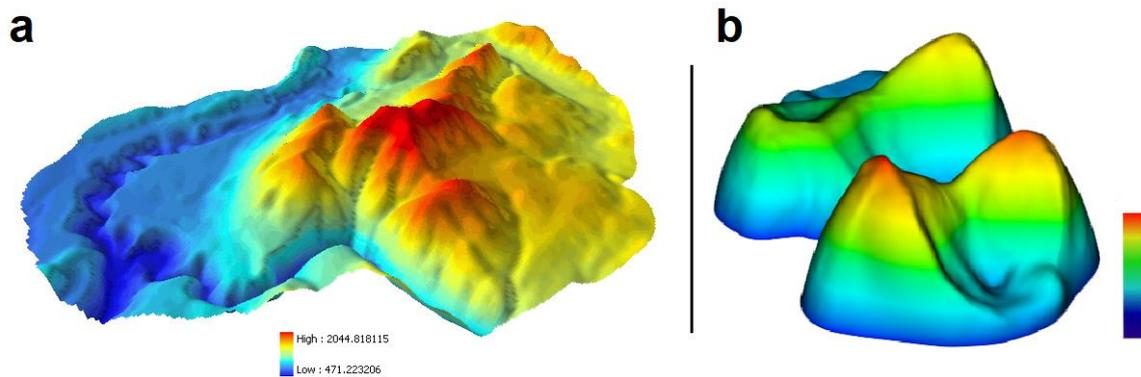
para procesar la quitina y la celulosa, mientras que los primates frugívoros tienden a tener valores opuestos (Kay, 1975, 1977; Kay y Covert, 1984; Anthony y Kay, 1993; Ungar, 1998). Esto puede deberse a que la presión selectiva que actúa sobre la eficacia de la masticación es más fuerte en insectívoros y folívoros que la presión que actúa sobre la trituración de fruta bulbosa (p. ej. Luke y Lucas, 1983; Lucas y Luke, 1983, 1984), debido a que esta última puede llegar a ser tan blanda que la lengua o los músculos digestivos son suficientes para descomponerla (Lucas, 2004).

Los análisis de SQ hicieron importantes contribuciones al estudio de la forma y la función dental y han sido valiosos para inferir las dietas de primates fósiles, incluyendo antropoides del Paleógeno de El-Fayum (Egipto) (Kay y Simons, 1980; Kirk y Simons, 2000), catarrinos del Mioceno (Kay, 1977; Ungar y Kay, 1995), hominoideos del Mioceno (Kay y Ungar, 1997) y platirrininos (Anthony y Kay, 1993; Fleagle *et al.*, 1996). Sin embargo, su aplicabilidad está limitada a dientes sin desgastar, debido a que son necesarios puntos de referencia para medir la longitud de la cresta (M'Kirera y Ungar, 2003; Bunn *et al.*, 2011).

En este contexto de cuantificación de la forma sin puntos de referencia ni decisiones subjetivas, se llegó a la conclusión de que si las cúspides fueran tratadas como "montañas" y las cuencas como "valles", los software de Sistemas de Información Geográfica (*Geographical Information Systems, GIS*), desarrollados para caracterizar la topografía del paisaje, podrían ser útiles para cuantificar la forma de los dientes (Zuccotti *et al.*, 1998; Jernvall y Selänne, 1999; Ungar y Williamson, 2000) (**Figura 19**). Este nuevo método para cuantificar la forma del diente se denominó topografía dental.

El término "topografía dental" adquirió su significado actual en el año 2000, donde se definió como "*un método para analizar la morfología de las superficies de mordida de los dientes como superficies topográficas utilizando tecnología de sistemas de información geográfica*" (Zuccotti *et al.*, 1998; Ungar y Williamson, 2000). Desde entonces, los estudios de topografía dental han incorporado más aspectos dentales que sólo la superficie oclusal (p. ej. paredes de esmalte), se han

desarrollado programas específicos para su cuantificación (p. ej. MorphoTester, molaR, Surfer Manipulator, Teether, doolkit) y variables que ya no son propias de los SIG (p. ej. PCV) (p. ej. Evans *et al.*, 2007; Bunn *et al.*, 2011; Evans, 2013; Guy *et al.*, 2013; Pampush *et al.*, 2016; Winchester, 2016) (**Figura 20**).

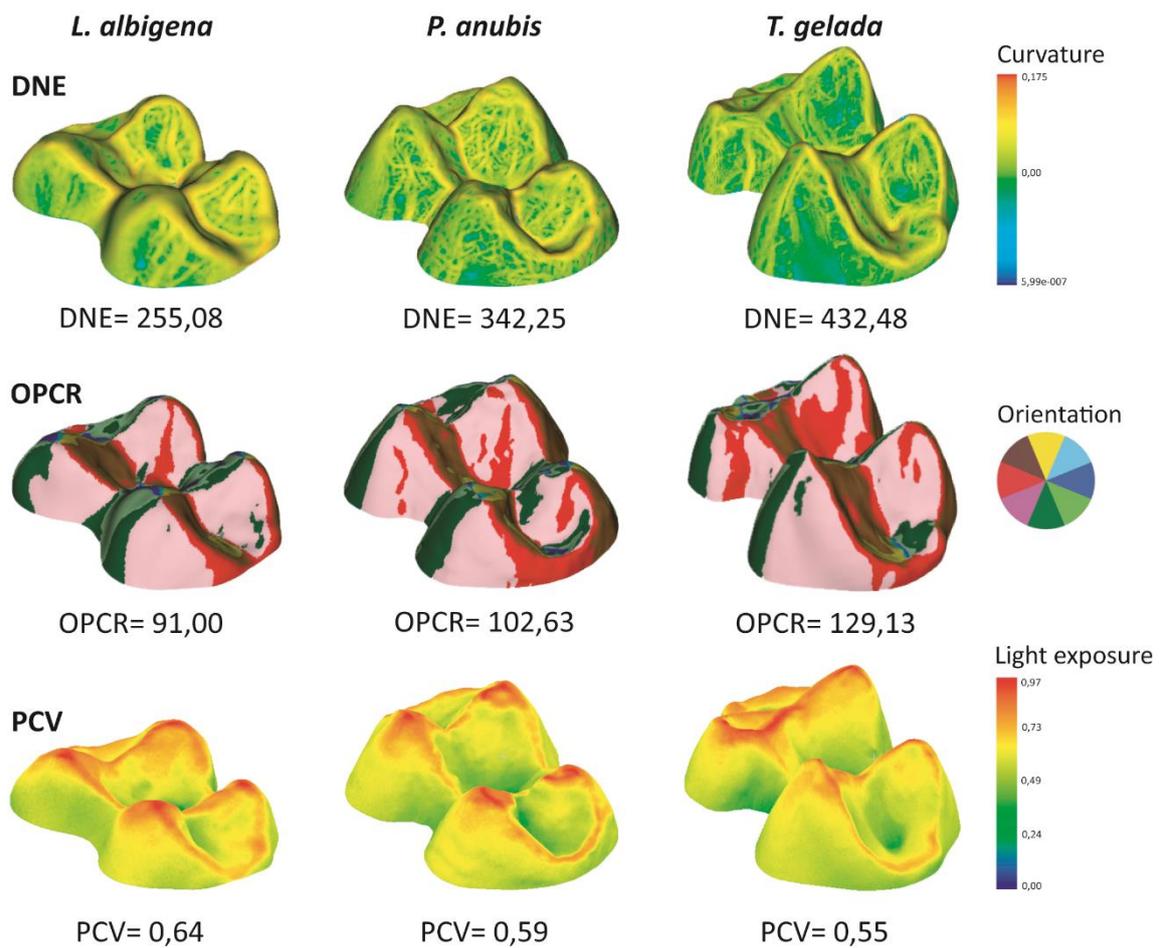


**Figura 19.** Mapas de elevación con gradiente de color, de rojo (más alto) a azul oscuro (más bajo). (a) Visualización de modelo de elevación topográfica del paisaje con ArcGIS (University of Washington); (b) Mapa de elevación de un M<sup>2</sup> de *Papio anubis* (individuo PAP1691\_RG18470).

Durante los últimos 20 años, y de una manera cada vez más refinada, la topografía dental se ha aplicado para caracterizar las correlaciones forma-función de los dientes de diversos mamíferos (p. ej. Jernvall y Selänne, 1999; Ungar y Williamson, 2000; Ungar y M'Kirera, 2003; M'Kirera y Ungar, 2003; Dennis *et al.*, 2004; Boyer, 2008; Bunn y Ungar, 2009; Ungar y Bunn, 2008; Klukkert *et al.*, 2012a,b), puesto que una mejor caracterización de las correlaciones de forma-función de los molares puede proporcionar una comprensión de las adaptaciones dentales para el procesamiento de los alimentos (p. ej. Bock y von Wahlert, 1965; Ungar, 2010; Guy *et al.*, 2013; Winchester, 2016; Thiery *et al.*, 2017).

A diferencia de los métodos anteriores, la topografía dental se puede aplicar a colecciones de dientes desgastados, puesto que no usa puntos de referencia para sus análisis. El desgaste dental cambia la forma del diente, pero la magnitud y la dirección de ese cambio dependen de los taxones (Ungar y M'Kirera, 2003). En

este contexto, se ha podido correlacionar la forma dental y la dieta en series dentales desgastadas de grandes simios (M'Kirera y Ungar, 2003), monos aulladores (Dennis *et al.*, 2004), platirrininos (Ungar *et al.*, 2018), cercopitecoideos (Bunn y Ungar, 2009) y homínidos fósiles (Ungar, 2004; Berthaume *et al.*, 2018). Además de inferir ecología y dieta, la topografía dental ha sido usada para caracterizar la morfología de la superficie de esmalte a partir de la unión esmalte-dentina (Skinner *et al.*, 2010; Guy *et al.*, 2015), para investigar presiones evolutivas como la partición de nichos (Boyer *et al.*, 2012; Godfrey *et al.*, 2012; Berthaume y Schroer, 2017) y describir nuevas especies fósiles (Boyer *et al.*, 2012).

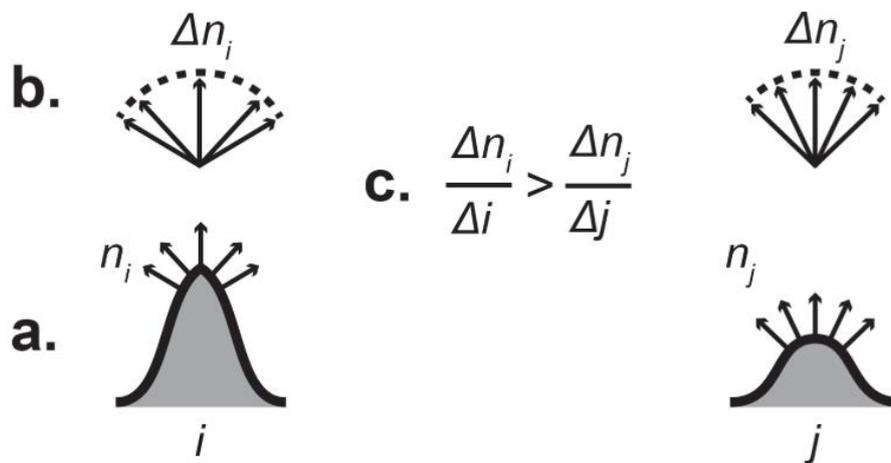


**Figura 20.** Ejemplos de distribución del DNE, OPCR y PCV en tres grupos alimentarios diferentes: Frugívoro/durófago (*L. albigena*), oportunista/consumidor de USOs (*P. anubis*) y graminívoro (*T. gelada*). Todos los dientes son M2 superiores. El RFI es un ratio que no tiene representación gráfica

### 3.3.1 Dirichlet Normal Energy (DNE)

El *Dirichlet Normal Energy* (en adelante DNE) se puede resumir como la cuantificación de la desviación de una superficie de ser plana. Unos valores de DNE más altos y bajos representan cantidades mayores y menores respectivamente de la flexión a través de una superficie. Traducido a la morfología oclusal, unas cúspides o crestas más altas y afiladas, así como las cuencas más profundas y con un ángulo más agudo producirán valores DNE altos (**Figura 21**).

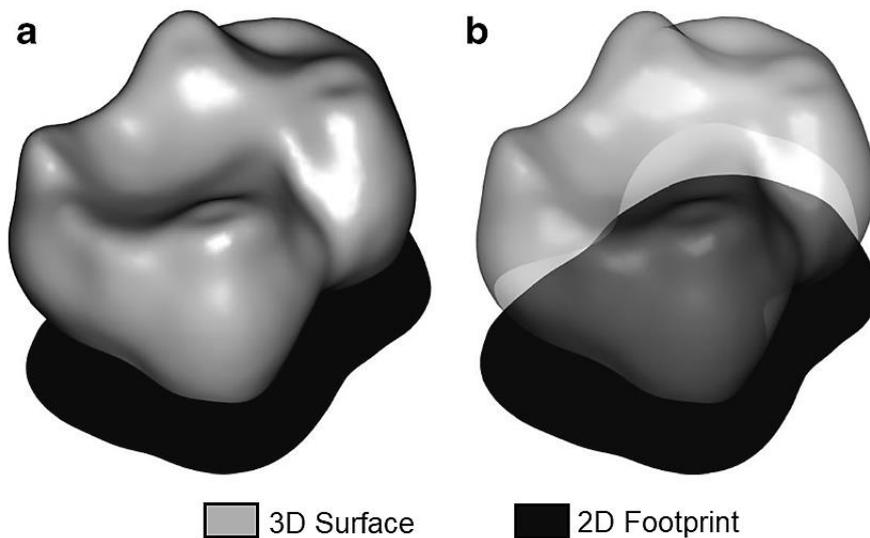
El DNE fue introducido por primera vez por Bunn y colaboradores (2011) como una medida de curvatura de los dientes independientemente de la orientación o escala de las mallas. La variabilidad de la superficie incluye tanto la convexidad como la concavidad y, como resultado, el DNE aumenta con ambos cambios de forma. Esta variable se ha vuelto de gran utilidad para agrupar las morfologías dentales de primates actuales con las categorías de dieta comúnmente utilizadas (Ledogar *et al.*, 2013; Winchester *et al.*, 2014), para rastrear el contenido de fibra en grandes simios (Berthaume y Schroer, 2017) y para inferir las dietas de especies extintas (Godfrey *et al.*, 2012; Prufrock *et al.*, 2016; López-Torres *et al.*, 2018) en diversas etapas de desgaste (Pampush *et al.*, 2016; Winchester, 2016).



**Figura 21.** Diagrama 2D para describir la cuantificación de la forma mediante el cálculo del DNE. (a) Dos superficies  $i$  y  $j$  mostrando vectores de magnitud de igual longitud. Los puntos finales de los vectores están definidos por  $n_i$  y  $n_j$ . (b)  $\Delta n_i$  y  $\Delta n_j$  representa el cambio en la posición de los puntos finales de los vectores. La longitud del arco de los vectores refleja el grado de flexión de la superficie. (c) La flexión de la superficie para una región de interés se caracteriza por un cambio en el mapa ( $\Delta n$ ) con respecto al cambio en la posición de la superficie ( $\Delta i$  o  $\Delta j$ ) (Winchester, 2016).

### 3.3.2 Relief Index (RFI)

En la geomorfología, el índice del relieve (RI) se puede definir como la diferencia de altura con respecto al terreno circundante (Szypula, 2015). Por extensión, el relieve dental corresponde a la variación de elevación a través de la superficie de la corona del diente. Matemáticamente, el *Relief Index* (en adelante RFI) es la relación entre el área de superficie 3D de un diente (llamado *Surface Area, SA*) y el área de la sección transversal en 2D (llamada *Outline Area, OA*) (**Figura 22**). El RFI se calcula dividiendo el área de superficie 3D (SA) por su área de sección transversal 2D (OA):  $RFI = Surface\ Area/Outline\ Area$ .



**Figura 22.** Vista de la superficie de un M<sub>1</sub> con la proyección de la superficie. (a) Superficie opaca del diente como representación de la superficie 3D (SA), (b) huella de la sección trasversal del diente (OA). Modificado de Pampush *et al.* (2016).

Se han propuesto varias estimaciones para el cálculo del RFI (Ungar y Williamson, 2000; Ungar y M'Kirera, 2003; Ungar, 2004; Merceron *et al.*, 2006; Boyer, 2008; Bunn y Ungar, 2009; Boyer *et al.*, 2010, 2012; Guy *et al.*, 2013; Ungar *et al.*, 2017; López-Torres *et al.*, 2018), pero los métodos más utilizados son calculando el área relativa de la corona completa (Boyer, 2008) o únicamente la zona oclusal (Ungar y Williamson, 2000). Cuando se utiliza el método de corte por el punto más bajo de la cuenca oclusal (método usado en esta tesis), algunos autores

se refieren al RFI como relieve oclusal (*occlusal relief, OR*) (Ungar y Williamson, 2000; M'Kirera y Ungar, 2003; Allen *et al.*, 2015).

Los dientes o cúspides relativamente más altas tienen valores de RFI más altos. En general, los primates con dietas insectívoras y folívoras tienen dientes y cúspides más altos y, por lo tanto, mayor RFI (M'Kirera y Ungar, 2003; Ulhaas *et al.*, 2004; Boyer, 2008; Winchester *et al.*, 2014; Allen *et al.*, 2015).

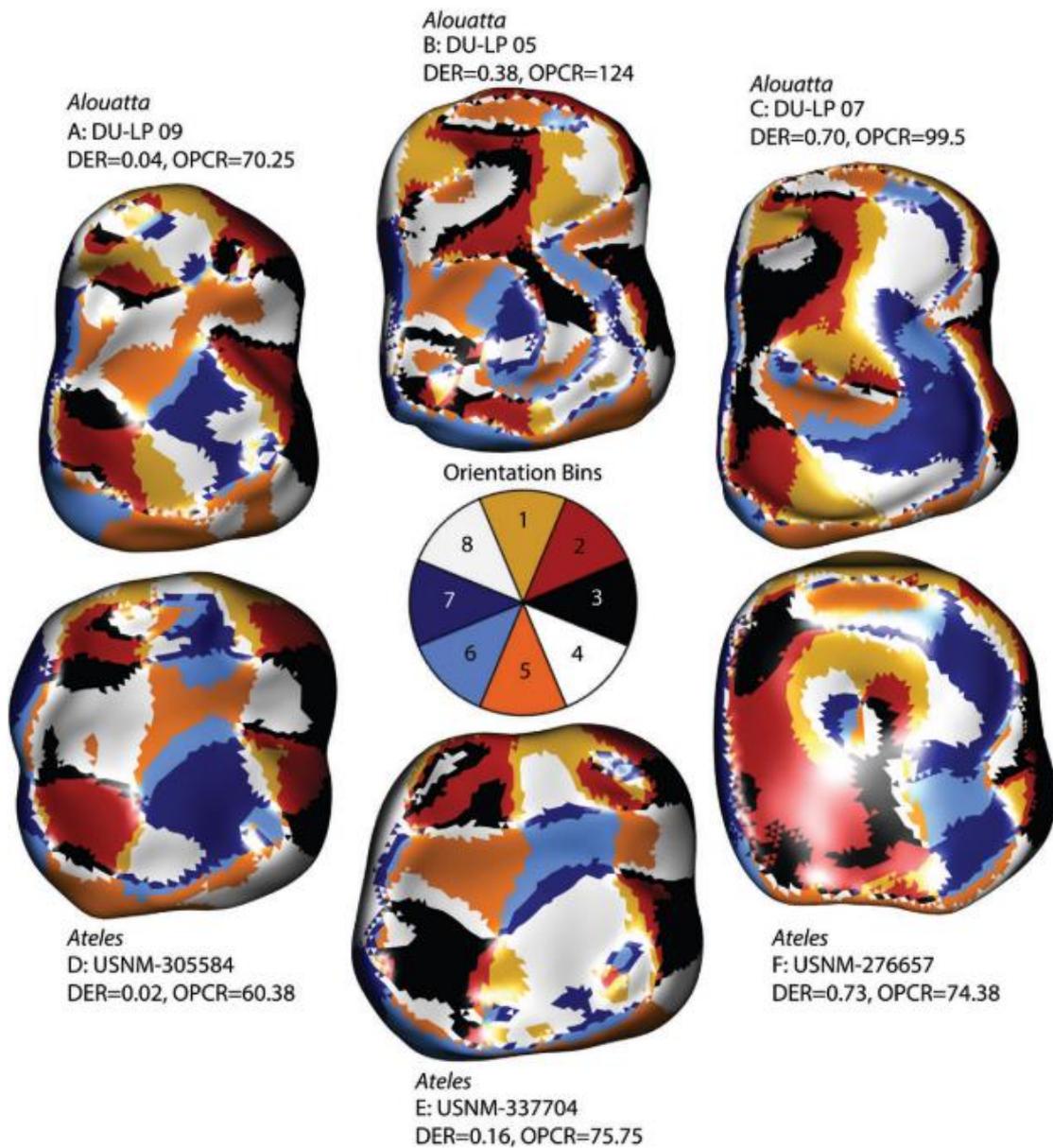
Si bien el RFI es eficaz para diferenciar las dietas de mamíferos dentro de ciertos grupos y clados (Winchester *et al.*, 2014), parece estar afectado por el desgaste dental. Aunque, el área de la sección transversal (OA) no disminuye con el desgaste, el área de la superficie del diente (SA) sí lo hace, lo que causa que el RFI disminuya con la edad. Esto provoca que sea difícil obtener las firmas alimentarias correctas en dientes desgastados cuando se analiza el RFI (Winchester, 2016; Berthaume *et al.*, 2018). Sin embargo, hay trabajos que señalan que, aunque el RFI generalmente disminuye con el desgaste en todos los taxones, los valores más altos se mantienen a lo largo del ciclo de desgaste en los folívoros, en comparación con el resto de las dietas (M'Kirera y Ungar, 2003; Ungar, 2015; Ungar *et al.*, 2018).

### 3.3.3 Orientation Patch Count Rotated (OPCR)

El *Orientation Patch Count Rotated* (en adelante OPCR) fue introducido y refinado a partir de la variable *Orentation Patch Count* (OPC) desarrollada por Evans y col. (2007) y Evans y Janis (2014). El OPC se definía como una medida de complejidad dental. La cara oclusal se dividía en diferentes áreas y se contaba el número total de áreas considerando sus orientaciones, independientemente de la escala (Evans *et al.*, 2007). Diversos estudios en dientes de roedores y carnívoros sirvieron para corregir los efectos de la orientación del diente, rotando el diente unos 5.625° ocho veces y calculando la media (Evans y Jernvall, 2009). La modificación del método se conoce como OPCR.

Actualmente, la mecanización del cálculo de OPCR se realiza midiendo la agrupación de polígonos según su dirección en ocho orientaciones respecto a un

punto de referencia gráfico. Si tres o más polígonos con bordes comunes comparan la misma orientación, forman un "patch" o faceta (**Figura 23**). De este modo, los dientes más complejos tienen más parches (Evans *et al.*, 2007; Evans y Jernvall, 2009), ya que los límites entre parches representan cambios en la orientación de la superficie y, por lo tanto, constituyen posibles bordes cortantes, cúspides o crestas. Por lo tanto, una superficie oclusal con más parches generalmente dará como resultado más bordes de faceta (Evans *et al.*, 2007; Evans y Janis, 2014; Berthaume *et al.*, 2018).

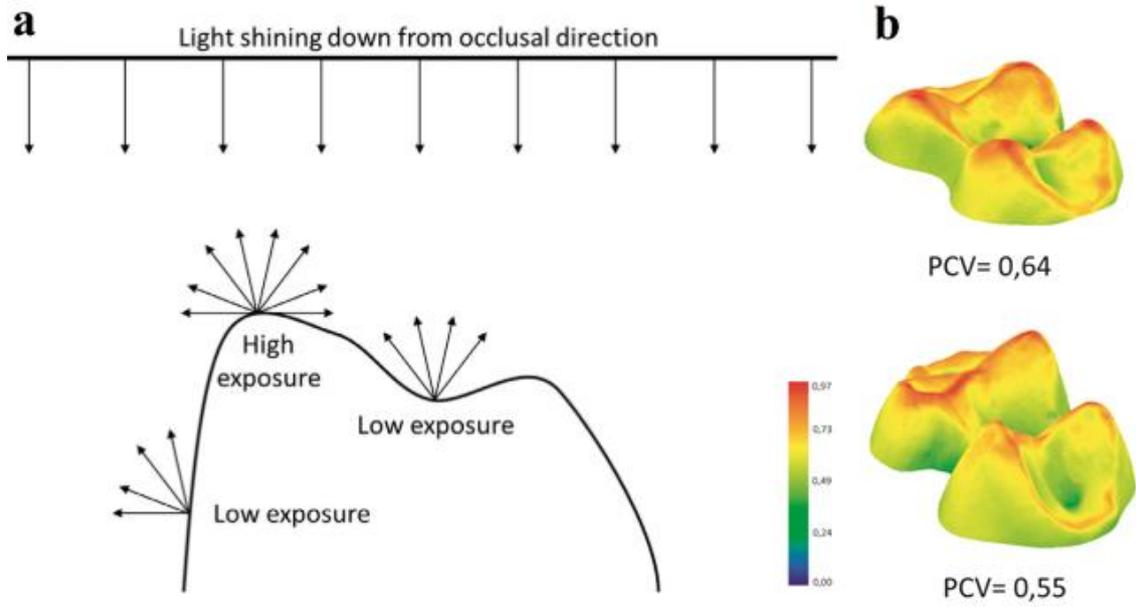


**Figura 23.** Superficies de *Alouatta* (parte superior) y *Ateles* (parte inferior) con los patch de orientación coloreados (Pampush *et al.*, 2018).

Según Bunn *et al.* (2011), el OPCR puede ser incapaz de distinguir entre las categorías de dieta como la folivoría y la insectivoría, pero parece ser un indicador útil para clasificar la tenacidad de la dieta y la capacidad de cortar alimentos fibrosos (p. ej. Evans *et al.*, 2007; Boyer, 2008; Pampush *et al.*, 2018). Por otro lado, otros autores concluyen que el OPCR sólo es confiable cuando se aplica en morfologías dentales muy dispares, puesto que no tiene el poder de discriminar entre cladidos cercanos (Pineda-Munoz *et al.*, 2017). La dificultad de describir el significado de “complejidad” ha provocado que el OPCR se convierta en una variable controvertida de la cual no existe un consenso claro sobre la señal que arroja (Winchester *et al.*, 2014; Thiery *et al.*, 2017).

### 3.3.4 Portion de ciel visible (PCV)

La *Portion de ciel visible* (en adelante PCV), también conocida como oclusión ambiental, es la variable más recientemente aplicada en el estudio de la topografía dental (Berthaume *et al.*, 2019a,b). La oclusión ambiental es un método de visualización que se utiliza para simular cómo debe incidir la luz en un objeto digital haciéndolo parecer más realista. Dependiendo de la dirección de la que provenga la luz, diferentes partes de un objeto quedan más o menos expuestas. Si bien la luz ambiental puede proceder desde cualquier dirección, en topografía sólo se considera aquella luz que desciende desde la dirección Z positiva, que en el caso de los dientes es la dirección oclusal, iluminando los puntos del diente que interactúan más con el bolo durante un ciclo masticatorio (p. ej. cúspides o crestas) (**Figura 24a**). De este modo, los molares y cúspides relativamente más altos tendrán un PCV promedio más bajo que los molares con cúspides relativamente más bajas, ya que la luz tiene mayor espacio para incidir en una superficie roma que en una puntiaguda. Es decir, las categorías alimentarias asociadas con molares y cúspides relativamente más altas (folívoros e insectívoros) tienen un PCV promedio más bajo que las categorías alimentarias asociadas con molares y cúspides relativamente más bajas (frugívoros y durófagos) (**Figura 24b**).



**Figura 24.** (a) Esquemmatización sobre cómo la luz que proviene de la región superior incide sobre la superficie oclusal del diente y como ésta refleja según las características morfológicas (Berthaume *et al.*, 2018). (b) Valores de PCV para *L. albigena* (frugívoro con cúspides bajas) y *T. gelada* (graminívoro con cúspides altas).

## 4. Sudáfrica

### 4.1 Cambios climáticos del Plio-Pleistoceno sudafricano

Hace 3 Ma, durante el Plioceno, el clima global se caracterizaba por ambientes templados-cálidos, la masa arbórea ocupaba gran parte de los territorios europeos y africanos y el nivel del mar era aproximadamente 35 metros más alto que en la actualidad (Zagwijn, 1998; Dowsett *et al.*, 1999). Sin embargo, durante Plioceno final e inicio del Pleistoceno se inicia una tendencia general de bajada de temperatura global y aumento de la aridez (p. ej. Zachos *et al.*, 2001). A lo largo de esta tendencia, se han identificado varios períodos de transición climática global que han condicionado profundamente la orografía, flora y fauna del continente africano (Marlow *et al.*, 2000):

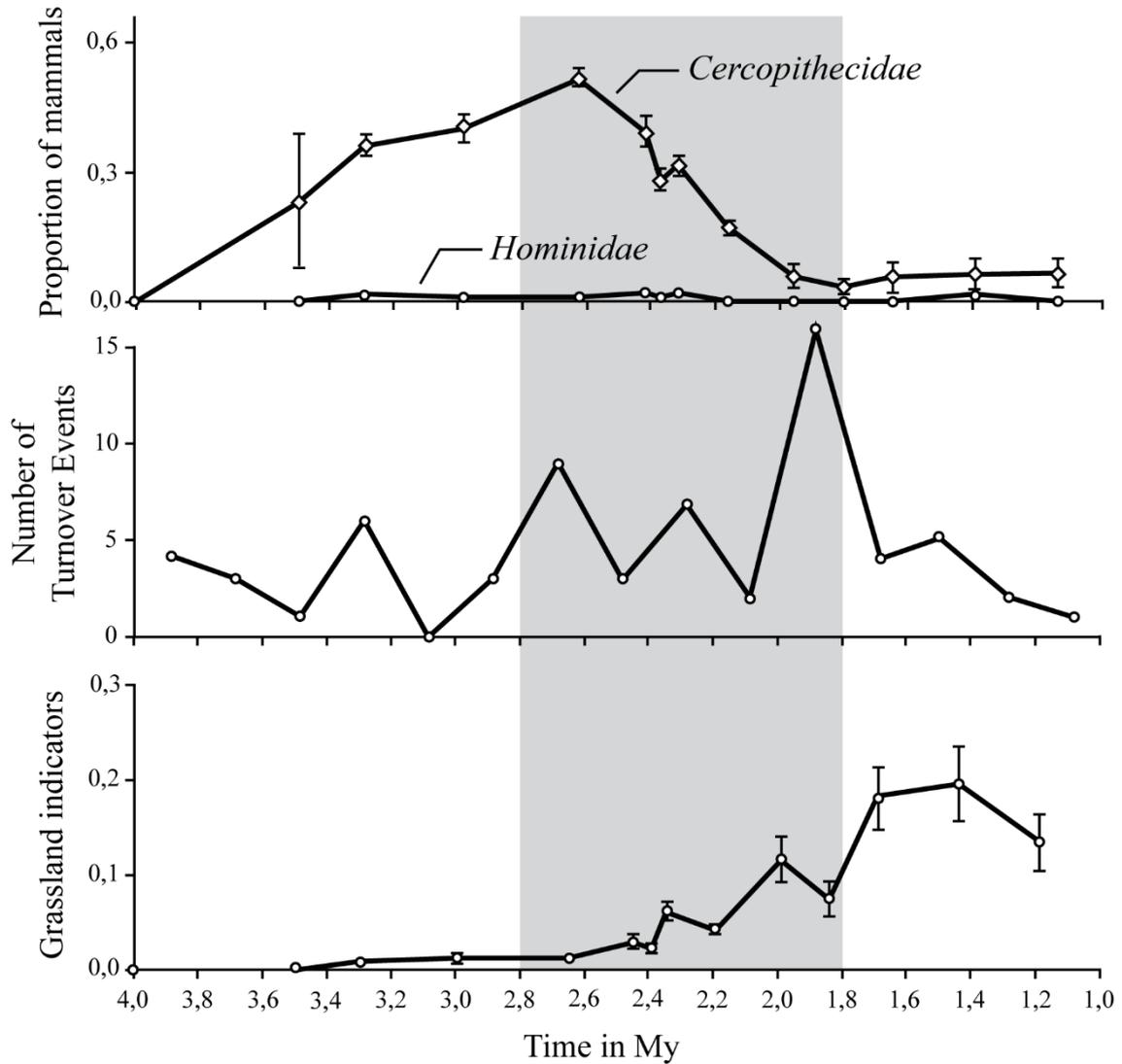
- (i) En la transición entre el Plioceno y el Pleistoceno (2,7-2,5 Ma) se produce una intensificación de la Glaciación del hemisferio norte (*Northern Hemisphere Glaciation*, INHG) y una acumulación inicial de capas de hielo (Haug y Tiedemann, 1998; Marlow *et al.*, 2000). En este periodo empiezan las primeras etapas de fragmentación de los bosques del Plioceno europeo, con una

sustitución lenta de animales del bosque cálido y húmedo a faunas de pastizal y bosques templados, intercalando pérdidas de fauna abruptas (Sardella *et al.*, 1998; Agustí y Antón, 2002). En África, este evento da comienzo a la progresión general hacia una mayor aridez, temperaturas más frías y una mayor variabilidad climática (deMenocal, 2004). Esta tendencia corresponde con un cambio de vegetación de bosques cerrados de tipo C<sub>3</sub> hacia una más abierta y caracterizada por pastizales de gramíneas de tipo C<sub>4</sub> (Cerling y Hay, 1986).

- (ii) Entre 1,9 y 1,7 Ma se produce el desarrollo e intensificación de la Circulación Walker (Ravelo *et al.*, 2004), la cual contribuyó significativamente al enfriamiento del clima, especialmente en las zonas tropicales y subtropicales (Etorneau *et al.*, 2010).
- (iii) Entre 1,1 y 0,8 Ma da inicio la Revolución del Pleistoceno medio y una intensificación de los volúmenes globales de hielo, con un cambio de ciclos de 41 Ka a 100 Ka en la variabilidad climática (Berger y Jansen, 1994).

Cada una de estas transiciones climáticas globales estuvo acompañada de la expansión de los hielos y el enfriamiento global, lo que provocó un incremento significativo del gradiente térmico del Polo-Ecuador (Lautenschlager y Herterich, 1990; Bush y Philander, 1999).

Vrba (1985, 1995) exploró la interacción entre paleoclima y macroevolución utilizando el registro fósil de mamíferos africanos, principalmente bóvidos. Estos estudios condujeron a la formulación de la “hipótesis del pulso de rotación” (*Turnover Pulse Hypothesis*), es decir, la "rotación" de las faunas sincrónicamente en respuesta a las perturbaciones del clima (**Figura 25**). Esta hipótesis advierte en África una renovación de fauna con la radiación de mamíferos de climas fríos y áridos sobre los mamíferos de ambientes cálidos y húmedos.

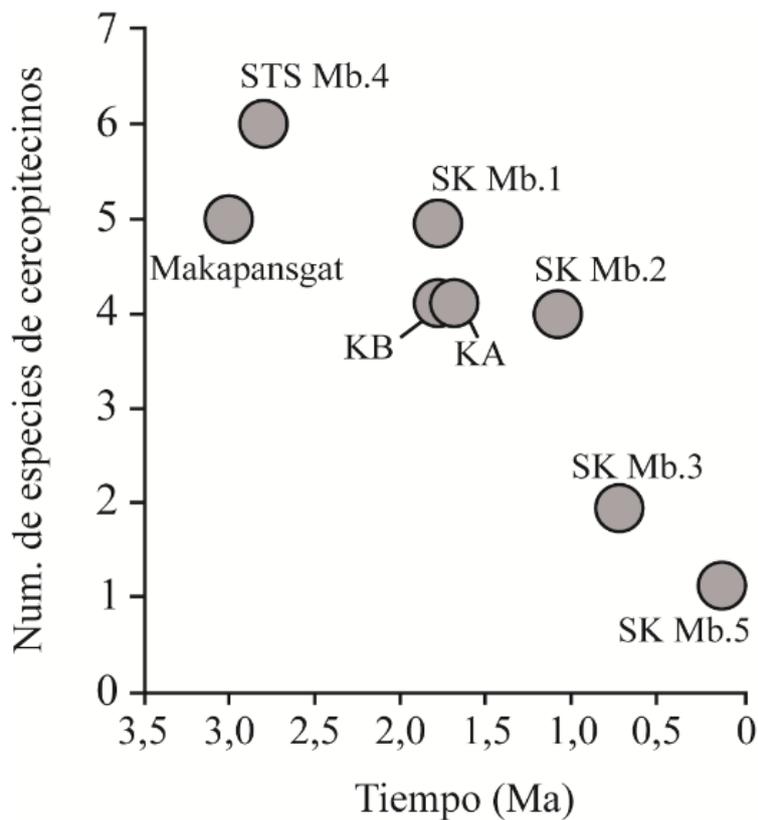


**Figura 25.** (a) Abundancia relativa de las principales familias de primates en la secuencia Omo; (b) Rotación de especies de *Bovidae*, *Suidae*, *Cercopithecidae* y *Hominidae* en la cuenca norte de Turkana; (c) Abundancia (número de especímenes) de taxones indicativos de ecosistemas de pastizales en la secuencia inferior de Omo.

Modificado de Bobe y Behrensmeyer (2004).

La evidencia isotópica marina también apoya la teoría del enfriamiento en África durante este periodo, junto con la intensificación de la glaciación en el hemisferio norte (Zachos *et al.*, 2001). Los trabajos realizados sobre los registros de polvo continental procedentes de las perforaciones marinas en el Mar Árabe y el Golfo de Adén sugieren tres aumentos en la aridez (deMenocal, 1995, 2004). La producción de polvo aumentó entre 3,0-2,6 Ma, 1,8-1,6 Ma, y 1,2-0,8 Ma, los cua-

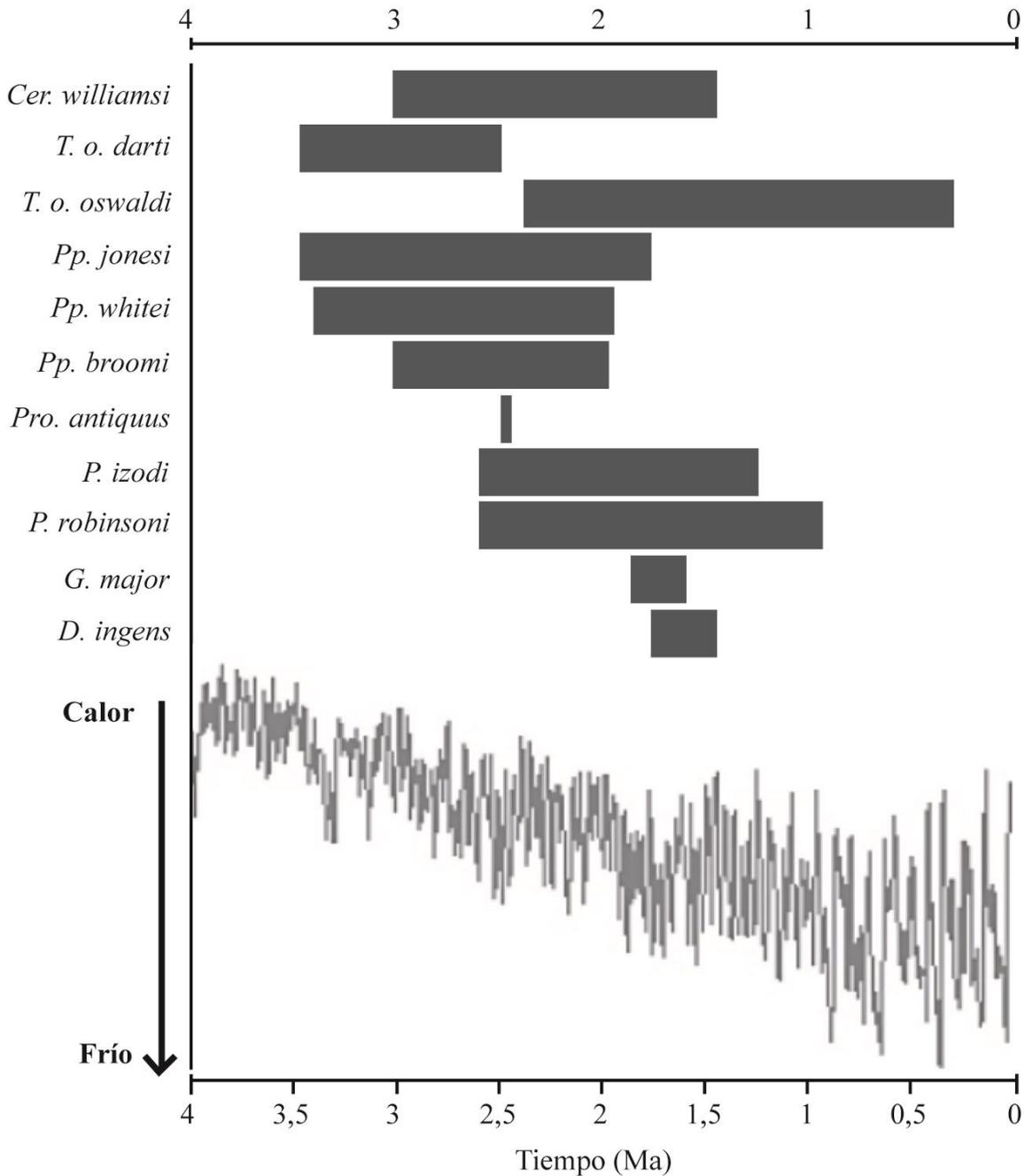
les coinciden con los períodos de rotación de las faunas africanas previamente propuestas por Vrba (1985, 1995). En general, las evidencias demuestran que en los últimos 7 Ma en África se fue reduciendo la temperatura media, aumentado la estacionalidad y aridificando los ecosistemas terrestres. Se ha argumentado que un "pulso" particularmente significativo de especiación y extinción ocurrió entre 2,5 y 2,7 Ma, durante el primer periodo de transición climática (Vrba, 1995), donde el registro fósil africano muestra un volumen especialmente alto de especies de cercopitecinos (**Figura 26**).



**Figura 26.** Recuento de especies de los principales yacimientos sudafricanos del Plio-Pleistoceno. Sterkfontein (STS); Swartkrans (SK); Kromdraai A (KA); Kromdraai B (KB); Miembro (Mb). Modificado de Elton (2007).

El reemplazo de una especie o género ocurre en los linajes dominantes, con *T. brumpti* reemplazado por *T. oswaldi* en la cuenca Omo-Turkana de África Oriental, *T. o. darti* por *T. o. oswaldi* y *Parapapio* por *Papio* en Sudáfrica (**Figura 27**). Sin embargo, los períodos significativos de superposición de taxones estrechamente relacionados son evidentes en algunas localidades, pero no en todas. Es

por ello por lo que se ha sugerido que los cambios ambientales regionales, y no los globales, junto a la competencia interespecífica, parecen haber sido las presiones más importantes a la hora de impulsar las radiaciones y los patrones de rotación de los cercopitecinos del Plio-Pleistoceno africano (Elton, 2007).



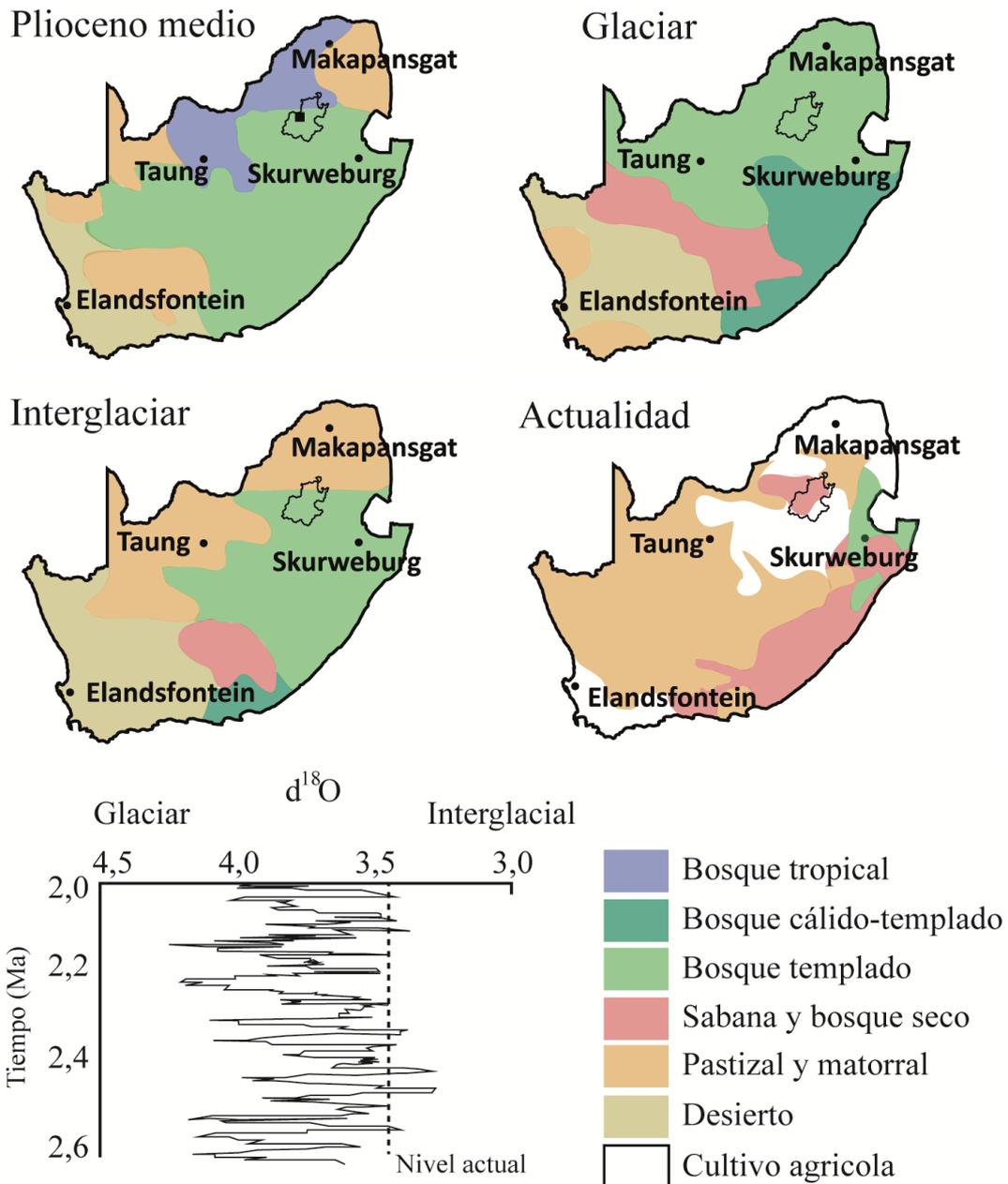
**Figura 27.** Rango de vida de cada taxón cercopitecino del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica, comparado con la secuencia de isotopos de oxígeno (V19-30 ODP 677, ODP 846), procedentes de Shackleton y Pisias (1985) y Shakleton *et al.* (1990, 1995a,b). Modificado de Elton (2007).

## 4.2 Reconstrucción paleoambiental

Los registros faunísticos se han utilizados históricamente como uno de los métodos de reconstrucción paleoambiental más fiables (p. ej. Vrba, 1976, 1980, 1985; Reed, 1997; Lee-Thorp *et al.*, 2007). Los bóvidos, especialmente antílopes y similares, son la familia de mamíferos más comúnmente utilizada en las reconstrucciones paleoambientales del Plio-Pleistoceno africano (p. ej. Vrba, 1980; Shipman y Harris, 1988; Harris y Leakey, 1993).

La mayoría de las reconstrucciones paleoambientales realizadas con fauna se basa en el “*Principio de uniformidad taxonómica*”. Este supuesto se fundamenta en la hipótesis de que los representantes vivos de una especie exhiben las mismas preferencias ecológicas que sus homólogos fósiles. No obstante, esta afirmación es problemática y controvertida, puesto que se han documentado cambios en las preferencias alimentarias dentro de los mismos linajes. Bibi *et al.* (2013) demostraron que el suido *Kolpochoerus limnetes* y el bóvido *Tragelaphus nakuae* de la Formación Shungura (S. Etiopía) tuvieron una dieta basada en recursos C<sub>4</sub> durante el Plio-Pleistoceno, mientras que sus análogos modernos –*Potamochoerus spp.* y *Tragelaphus spp.*– se encuentran típicamente en hábitats cerrados y con dietas basada en plantas C<sub>3</sub> (Harris y Cerling, 2002; Kingdon y Hoffmann, 2013).

Debido a las limitaciones que conlleva el registro kárstico sudafricano, se han desarrollado numerosos métodos no-faunísticos a la hora de reconstruir la paleoecología de la región. Entre los métodos más comunes encontramos el análisis isotópico (p. ej. Lee-Thorp *et al.*, 2012), la microestriación dental (p. ej. Estebaranz *et al.*, 2012), los análisis botánicos de polen o fitolitos (Carrión *et al.*, 2007), el registro del polvo procedente de perforaciones marinas (p. ej. deMenocal, 1995), el análisis de isótopos estables de los paleosuelos (p. ej. Cerling *et al.*, 2011), el análisis de isótopos estables de la cera de las hojas de las plantas (Feakins *et al.*, 2013) o los isótopos marinos (p. ej. Zachos *et al.*, 2001).



**Figura 28.** Mapa de Sudáfrica con la reconstrucción de la cubierta vegetal, basado en valores de  $\delta^{18}\text{O}$  desde el Plioceno medio hasta la actualidad. Los modelos paleoclimáticos han sido modificados de Hughes *et al.* (2008), la vegetación actual es adaptada de Cowling *et al.* (2008) y los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  son adaptados de deMenocal (2004). Modificado de Williams y Patterson (2010).

La vegetación actual en Sudáfrica se divide comúnmente en siete biomas, cinco de los cuales son ambientes abiertos (Low y Rebelo, 1996; Cowling *et al.*, 2008; Hughes *et al.*, 2008; Williams y Patterson, 2010) (**Figura 28**), ya que la mayor parte del territorio está ocupado por pastizales, sabanas y otros espacios

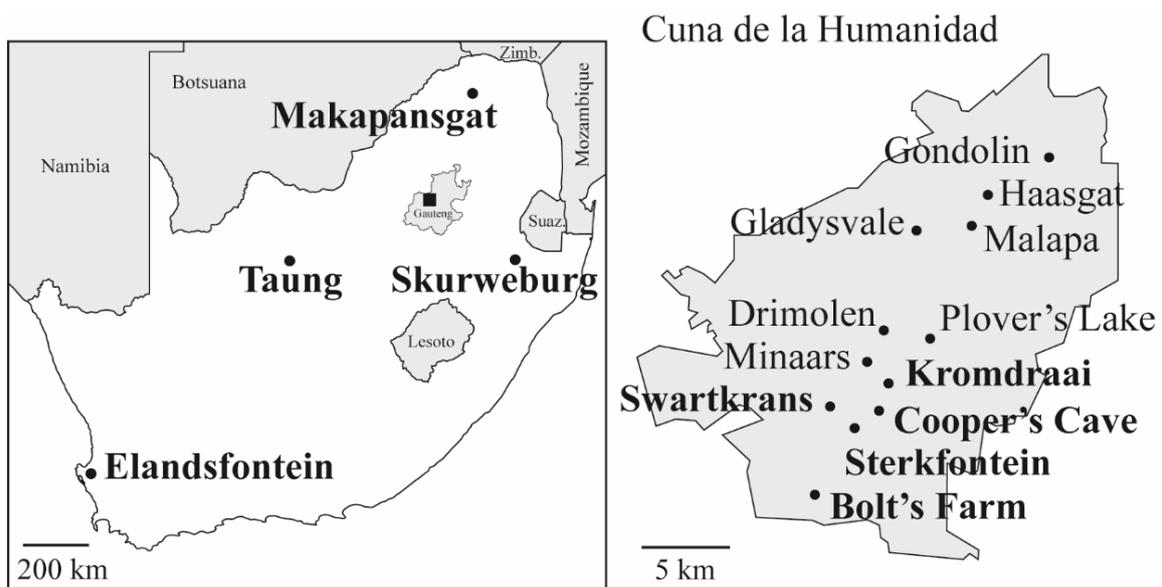
abiertos (Low y Rebelo, 1996; Williams y Patterson, 2010). Los bosques y matorrales se limitan principalmente a zonas marginales en el sur y este del país (Low y Rebelo, 1996; Williams y Patterson, 2010). Aunque los detalles del último cambio climático y ambiental Plioceno final-Pleistoceno temprano son menos conocidos para el sur que para el este de África, los registros indican que entre los 3 y 1,0 Ma el ambiente en Sudáfrica cambió de más cerrado y mosaico a un paisaje más abierto y árido (Vrba 1976, 1985; Reed 1997; Lee-Thorp *et al.*, 2007). Los análisis de los micromamíferos de los yacimientos de Swartkrans, Border Cave, Wonderwerk y Klasies River Mouth indican que los pastizales eran ya comunes y que la vegetación se hizo aún más abierta con el tiempo (Avery, 1995). Por lo tanto, aunque los ambientes sudafricanos parecen haber seguido las principales fluctuaciones en el clima global hacia una aridificación general (Brain, 1995; deMenocal, 2004), los hábitats abiertos y los pastizales eran ya normales a inicios del Pleistoceno (Williams y Patterson, 2010).

### 4.3 Yacimientos de Sudáfrica

La “Cuna de la Humanidad” (*The Cradle of the Humankind*) es una pequeña región (10×15 km<sup>2</sup> aprox.) situada al noreste de Sudáfrica, en la provincia de Gauteng (**Figura 29**). En los últimos 80 años, en las cuevas de la “Cuna de la Humanidad” se han documentado tres géneros y al menos seis especies de homínidos – *Au. africanus*, *Au. sediba*, *P. robustus*, *H. habilis*, *H. ergaster* y *H. naledi*– que abarcan posiblemente desde los 4 Ma.

No obstante, y en contraste con los sitios de África del Este, las cronologías de los fósiles sudafricanos son polémicas, ya que los depósitos cársticos son estratigráficamente ambiguos, con diversos períodos de deposición y erosión que dificultan el uso de técnicas para establecer fechas absolutas (p. ej. Behrensmeier *et al.*, 1997; Potts, 1998; Trauth *et al.*, 2009; deMenocal, 2011) (*cf. 4.3.1 Formación de los depósitos sudafricanos*). El método de datación más común en Sudáfrica ha

sido la correlación bioestratigráfica de faunas con los yacimientos de África Oriental (p. ej. Vrba, 1976, 1980, 1985; Reed, 1997). Esencialmente, la bioestratigrafía se basa en que las apariciones taxonómicas del sur son aproximadamente contemporáneas con las del este (p. ej. McKee *et al.*, 1995). Ha habido intentos de aplicación algunas técnicas de datación absoluta como la resonancia de espín electrónico (ESR) con muestras dentales (Schwarcz *et al.*, 1994; Curnoe *et al.*, 2001) y paleomagnetismo (Clarke *et al.*, 2003; Partridge *et al.*, 2003), aunque sin mucho éxito a la hora de esclarecer las cronologías claras.



**Figura 29.** Mapa de localización de los principales yacimientos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica (izq.); detalle de los yacimientos situados en la provincia de Gauteng (drcha.). En negrita los yacimientos trabajados en esta tesis. Elaboración propia.

Aunque más de un tercio de los géneros de cercopitecinos Plio-Pleistoceno documentados en Sudáfrica son coincidentes con África Oriental y meridional (**Figura 10**), el registro fósil sudafricano es cualitativamente diferente. Mientras que en el este de África el 85% de los primates documentados pertenecen al género *Theropithecus* (p. ej. Eck, 1976; Frost y Delson, 2002), por el contrario, en el sur de África el 84% son ejemplares del género *Papio*, y sólo el 10% son del género *Theropithecus* (Freedman, 1976). En las cuevas sudafricanas se han llegado a do-

cumentar siete géneros y hasta 12 especies (p. ej. Freedman, 1957; Szalay y Delson, 1979; Delson, 1984, 1988; Jablonski, 2002; Gilbert, 2007, 2013; McKee *et al.*, 2011) (**Tabla 4**).

**Tabla 4.** Yacimientos sudafricanos que contienen fósiles de homínidos y cercopitecoideos. Datos extraídos de Vrba, 1982, 1985, 1995; Partridge, 1982, 1986; Delson, 1984, 1988; Berger *et al.*, 1993; Berger y Tobias, 1994; Clarke, 1994; McKee y Keyser, 1994; Schmid y Berger, 1997; Keyser *et al.*, 2000; Lacruz *et al.*, 2003; El-Zaatari *et al.*, 2005; Elton, 2007.

Yacimiento	Mb.	Crono. (Ma)	Especies de homínidos	Especies de cercopitecoideos
Makapansgat	2	3,3-2,9	-	<i>Parapapio jonesi</i> <i>Theropithecus darti</i>
	3	3,2-2,7	<i>Au. africanus</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Parapapio broomi</i> <i>Parapapio jonesi</i> <i>Parapapio whitei</i> <i>Theropithecus darti</i>
	4	3,2-2,7	<i>Au africanus</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Parapapio broomi</i> <i>Parapapio jonesi</i> <i>Parapapio whitei</i> <i>Theropithecus darti</i>
Sterkfontein	4	2,8-2,0	<i>Au. africanus</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Papio izodi</i> <i>Papio robinsoni</i> <i>Parapapio broomi</i> <i>Parapapio jonesi</i> <i>Parapapio whitei</i>
	5A	2,0-1,4	<i>Homo sp.</i>	<i>Papio sp.</i>
Taung		2,3-2,0	<i>Au. africanus</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Papio izodi</i> <i>Procercocebus antiquus</i> <i>Parapapio broomi</i> <i>Parapapio jonesi?</i>
Bolt's Farm	Pit 23	2,2-2,0	-	<i>Cer. williamsi</i> <i>Papio robinsoni</i> <i>Parapapio broomi</i>
	Pit 6	1,8-1,6	-	<i>Cer. williamsi</i> <i>Papio robinsoni</i>

Introducción

Kromdraai B	3	2,0-1,5	<i>P. robustus</i> <i>Homo sp.</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Gorgopithecus major</i> <i>Papio angusticeps</i> <i>Papio robinsoni</i> <i>Papio izodi</i>
Kromdraai A		1,5-1,0	-	<i>Gorgopithecus major</i> <i>Papio angusticeps</i> <i>Papio robinsoni</i> <i>Papio izodi</i> <i>Parapapio jonesi</i>
Swartkrans	1	2,0-1,4	<i>P. robustus</i> <i>Homo sp.</i>	<i>Cercopithecoides sp.</i> <i>Dinopithecus ingens</i> <i>Gorgopithecus major</i> <i>Papio robinsoni</i> <i>Parapapio jonesi</i> <i>Theropithecus oswaldi</i>
	2	1,7-1,07	<i>P. robustus</i> <i>H. ergaster</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Papio robinsoni</i> <i>Theropithecus oswaldi</i> <i>Dinopithecus ingens</i>
	3	1,5-0,61	<i>P. robustus</i> <i>Homo sp.</i>	<i>Papio robinsoni</i> <i>Theropithecus oswaldi</i>
Coopers	A	1,3-1,2	-	<i>Cer. williamsi</i> <i>Gorgopithecus major</i> <i>Papio angusticeps</i> <i>Papio robinsoni</i> <i>Papio izodi</i>
	B	1,3-1,2	<i>P. robustus</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Papio angusticeps</i> <i>Papio robinsoni</i>
Drimolen		2,0-1,5	<i>P. robustus</i> <i>Homo sp.</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Papio robinsoni</i>
Haasgat		Plioceno final	-	<i>Cer. cf. williamsi</i> <i>Papio angusticeps</i>
Gladysvale		2,5-1,7	<i>Au. cf. africanus</i> <i>Homo sp.</i>	<i>Cer. williamsi</i> <i>Papio cf. izodi</i> <i>Papio cf. robinsoni</i> <i>Theropithecus oswaldi</i>
Elandsfontein		1-0,6	<i>H. heidelberg.</i> <i>H. sapiens</i>	<i>Theropithecus oswaldi</i> <i>Papio ursinus</i>

### 4.3.1 Formación de los depósitos sudafricanos

Los yacimientos sudafricanos están localizados en un entorno profundamente cárstico, que contrasta con los yacimientos en toba volcánica del este de África. Las calizas de las cuevas sudafricanas pertenecen a la Dolomita Malmani, que forma parte del supergrupo Transvaal (Eriksson *et al.*, 1976). La edad de las dolomitas de Malmani depositadas en la cuenca de Transvaal es de unos 2,5-2,6 Ma (Button, 1973). Las abundantes fallas y plegamientos de la dolomita han dificultado la determinación de la posición estratigráfica exacta del material fósil de las cuevas (p. ej. Behrensmeyer *et al.*, 1997; Potts, 1998; Trauth *et al.*, 2009; deMenocal, 2011). El desarrollo inicial de las cuevas probablemente siguió el patrón de fractura en la roca dolomita, con una carstificación extensa y profunda debido a los cambios en el nivel del agua subterránea. Como resultado de la erosión, los techos de las cuevas colapsaron y abrieron cámaras más grandes. Las soluciones de carbonato y la mineralización formaron capas gruesas de travertino en los suelos. Por otro lado, el carbonato es responsable de la consolidación de sedimentos cársticos que llenan las cavernas a través de las aberturas desde la superficie de la tierra. La arena, cuarzo, dolomita, materiales de cuarcita y huesos fueron arrastrados a las cuevas, debido a diversos agentes, llegando a una alta acumulación de revuelto en algunos yacimientos. Algunas de las cuevas se llenaron por completo con material exógeno y sus sedimentos se brechificaron (Brain, 1993). La gravedad y el transporte de agua, junto con los colapsos de estructuras, disoluciones de caliza y remineralización, son responsables del complejo entorno geológico de muchas de las cuevas. Sumado a estos problemas geológicos, los depósitos son ricos de travertino, lo que ha atraído a mineros desde fines del siglo XIX debido a su alto contenido de carbonato de calcio puro. La gran explotación minera y las voladuras destruyeron muchas de las características originales de los depósitos. En consecuencia, la reconstrucción de la diagénesis de los sitios de cuevas de Sudáfrica ha sido un verdadero desafío y muchos aspectos aún necesita más investigación.

## **Bolt's Farm**

El sistema de cuevas Bolt's Farm es el nombre de un área de más de 1,3 km<sup>2</sup>, que incluye más de 30 sitios fosilíferos. El área fue explorada por Broom (1937). Más tarde, Freedman (1957, 1965) describió varios cercopitecinos fósiles, y en la década de 1980 se documentaron diversos bloques brechificados con especímenes de *Theropithecus* (Gilbert, 2007). Las dataciones propuestas abarcan desde los 4-4,5 Ma según el registro de micromamíferos (Sénégas y Avery, 1998; Sénégas y Michaux, 2000).

### **4.3.2 Cooper's Cave**

La cueva de Cooper se encuentra situada entre los yacimientos de Sterkfontein y Kromdraai, a unos 40 km al noroeste de Johannesburgo (**Figura 29**).

El complejo de Cooper está formado por cuatro brechas fosilíferas diferentes divididas en cuatro estratos (A-D). En Cooper's A y B se han documentado posibles restos asociados al género *Australopithecus*, aunque su posición estratigráfica y datación son poco fiables. Cooper's D ha proporcionado el mayor número de restos faunísticos y restos craneales y postcraneales de *Paranthropus robustus*. La fauna asociada a Cooper's D sugiere que su cronología se encuentra entre 1,9-1,6 Ma, coetáneo al Mb. 1 de Swartkrans y Kromdraai A (Delson, 1988b; Berger *et al.*, 2003; Steininger *et al.*, 2008). La reconstrucción paleoambiental de Cooper's D sugiere un predominio de los pastizales, bosques cercanos y una fuente de agua permanente (de Ruiter *et al.*, 2009).

### **4.3.3 Kromdraai**

La cueva de Kromdraai es una cavidad dolomítica situada en el valle de Sterkfontein, aproximadamente a 2 km al este de la cueva de Sterkfontein (**Figura 29**). El sitio consta de dos localidades fosilíferas separadas por 30 m de distancia, Kromdraai A (KA) donde se han documentado numerosos registros arqueológicos

y faunísticos y Kromdraai B (KB) con varios restos atribuidos a *Paranthropus robustus*, incluido el holotipo de la especie TM 1517 (Broom, 1938; McKee *et al.*, 1995; Thackeray *et al.*, 2001), *Homo* temprano (Braga y Thackeray, 2003) y diversos cercopitecoideos, los cuales suponen aproximadamente el 75% de la muestra faunística del depósito (**Tabla 4**).

Kromdraai B (KB) es el depósito más antiguo del yacimiento, datado entre 1,78 y 1,60 Ma (Herries *et al.*, 2009) o 1,9 Ma (Thackeray *et al.*, 2002). El depósito se divide en cinco miembros, pero la mayoría de los especímenes de homínidos y cercopitecinos provienen del Mb. 3 (Thackeray *et al.*, 2002). El análisis faunístico (Brain, 1958; Vrba, 1981; Vrba y Panagos, 1982) y los estudios sedimentológicos (Partridge, 1982) sugieren un entorno relativamente boscoso y húmedo. La fauna de mamíferos KB comprende una abundancia inusual de cercopitecinos (aproximadamente el 75% del conjunto), incluidos *Lophocebus* (o *Cercocebus*), *Cer. williamsi*, *Gorgopithecus major* y dos o tres especies de *Papio* (Freedman, 1970; Vrba, 1981; Delson, 1988a; Heaton, 2006). Por otro lado, Kromdraai A es más reciente y se ha documentado industria lítica, posiblemente Achelense, de entre 1,7-1,0 Ma (Kuman *et al.*, 1997). La reconstrucción paleoclimática de Kromdraai A indica condiciones muy similares a los depósitos del Mb. 5 de Sterkfontein, con sabanas abiertas (Vrba, 1975) y parches cercanos de bosques ribereños (Reed, 1997).

#### 4.3.4 Makapansgat

La cueva de Makapansgat está localizada en el Valle de Makapansgat, provincia de Limpopo (**Figura 29**). La "Formación Makapansgat" (Partridge, 1979) está dividida en cinco miembros (Mb. 1-5), siendo los más importantes los Miembros 2, 3 y 4, por ser aquellos en los que se han documentado restos de homínidos y abundantes de restos de vertebrados, especialmente taxones de bóvidos (Wells y Cook, 1956), cercopitecoideos (Delson, 1984), felinos (Brain, 1981), hienas (Maguire *et al.*, 1980) y roedores.

Los primeros análisis paleomagnéticos (Brock *et al.*, 1977) al miembro basal (Mb. 1) otorgan una datación de 3,7-3,32 Ma para la formación de la cavidad. Sin embargo, un segundo estudio paleomagnético produjo una fecha de 4,19 Ma, atrasando la formación de la cavidad y convirtiéndola en la ocupación más antigua de Sudáfrica (Herries, 2003). Los Mbs. 3 y 4 se datan entre los 3,3-2,5 Ma, basados principalmente en correlaciones bioestratigráficas con yacimientos de África Oriental (Vrba, 1974, 1975, 1995; Delson, 1984; Rayner *et al.*, 1993; El-Zaatari *et al.*, 2005; Schubert, 2006) y entre 3,03 y 2,58 Ma según dataciones paleomagnéticas (Clarke *et al.*, 2003; Partridge *et al.*, 2003; Herries y Shaw, 2011). Ambos miembros son especialmente relevantes por la presencia de 29 restos de *Australopithecus africanus* que representan al menos diez individuos y que datan de 3,33 Ma (McKee, 1995; Vrba, 1995, 2000; Partridge *et al.*, 2000).

El amplio rango de valores isotópicos de Makapansgat indica la presencia de vegetación C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Sponheimer y Lee-Thorp, 1999; Sponheimer *et al.*, 1999, 2001), lo que sugiere que la cubierta arbórea no permaneció constante a lo largo del tiempo de deposición. El Mb. 2, el cual tenía inicialmente un componente arbóreo, muestra una disminución gradual de los árboles y su reemplazo por pastos y arbustos (Cadman y Rayner, 1989). El Mb. 3 es descrito como un mosaico de bosques riparios y praderas (Wells y Cooke, 1956; Cadman y Rayner, 1989; Reed, 1997), con parches de sabana boscosa (Hopley *et al.*, 2006) y cursos de agua (Bailey *et al.*, 2011; Reynolds *et al.*, 2011). Aunque hay autores que sugieren un ambiente bastante cerrado y húmedo, según la composición de la megafauna (Reed, 1997, 1998), polen (Cadman y Rayner, 1989; Zavada y Cadman, 1993), geomorfología (Partridge, 1986; Rayner *et al.*, 1993), isótopos de carbono (Sponheimer, 1999; Sponheimer *et al.*, 2001) y microestriación dental de bóvidos (Schubert *et al.*, 2006; Schubert, 2007). El análisis de fauna de Reed (1997) concluye que dado que los Mb. 3 y 4 son más o menos contemporáneos, es probable que ambos hubieran tenido ambientes similares de bosques-matorrales, con diversidad de hábitats y recursos vegetales.

#### 4.3.5 Skurweburg

Skurweburg (también conocido como Skurweberg o Schurweberg) se encuentra situado a unos 350 km al sureste de la Cuna de la Humanidad (**Figura 29**). Se trata de un yacimiento prácticamente desconocido, sin publicación de resultados, dataciones e inventarios. Únicamente se conoce que se han documentado algunos individuos de *P. robinsoni* y el holotipo de *D. ingens* (SB 2) (Freedman, 1957). Debido a la antigüedad de las excavaciones y a la poca rigurosidad de registro se desconoce la posición estratigráfica de ambas especies en el depósito.

#### 4.3.6 Sterkfontein

Las cuevas de Sterkfontein se encuentran ubicadas a unos 50 km al noroeste de Johannesburgo, al sudoeste de la Cuna de la Humanidad (**Figura 29**). La datación de Sterkfontein es compleja debido a la deposición irregular de los depósitos (Brain, 1981) (**Tabla 5**). Partridge (1979, 2000) desarrolló la secuencia sedimentaria consenso, conocida como "Formación Sterkfontein", donde dividieron los depósitos en unidades cronoestratigráficas. Esta secuencia comprende seis miembros ordenados estratigráficamente, con el Mb. 1 en la base y el Mb. 6 en el techo, siendo los Mbs. 2, 4, 5 y 6 los estratos más relevantes.

Miembro 2: El Mb. 2 ha producido numerosos restos de cercopitecinos y carnívoros (Clarke, 1994, 1998; Pickering *et al.*, 2004), aunque este estrato destaca por el hallazgo del homínido más completo de Sterkfontein, Stw 573 ("*Little Foot*"), un esqueleto parcial de *Australopithecus africanus* (Clarke, 1998). El Mb. 2 ha sido objeto de intenso debate desde el descubrimiento del Stw 573 (Clarke, 1998). La controversia se ha centrado principalmente en la edad del espécimen (Clarke y Tobias, 1995; McKee, 1996; Tobias y Clarke, 1996; Turner, 1997; Partridge *et al.*, 1999, 2003; Berger *et al.*, 2002; Clarke, 2002a,b; Clarke *et al.*, 2003; Partridge, 2005; Walker *et al.*, 2006; Pickering y Kramers, 2010; Pickering *et al.*, 2010, 2011; Herries y Shaw, 2011; Granger *et al.*, 2015; Kramers y Dirks, 2017; Stratford *et al.*, 2017). Aunque la edad geológica del estrato sigue en discusión, algunos datos sugieren que puede representar el depósito más antiguo con restos de *Australopithecus* de la Formación Sterkfontein (p. ej. Clarke, 2002a; Partridge *et al.*, 2003;

Granger *et al.*, 2015). Los análisis bioestratigráficos han datado al Mb. 2 entre 3,5-3,0 Ma (Clarke, 2002a,b; Clarke *et al.*, 2003) y las isócronas de nucleídos cosmogénicos de clastos y sedimentos asociados con Stw 573 propusieron una edad de  $3,67 \pm 0,16$  Ma (Granger *et al.*, 2015). Estas fechas están de acuerdo con las dataciones paleomagnéticas (Partridge *et al.*, 1999). En cambio, la datación  $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$  de los sedimentos con correlaciones paleomagnéticas sugieren fechas de más de 4 Ma, aunque existe controversia al respecto (p. ej. Berger *et al.*, 2002).

**Tabla 5.** Rangos de fechas y métodos de datación utilizados en cada miembro de Sterkfontein. Modificado de Sewell *et al.* (2019).

Member	Date (My)	Method	Reference
<b>M4</b>	2,8 – 2,4	Bovid biochronology	Vrba, 1976, 1980
	~2.5	Primate biochronology	Delson, 1988b
	2.8–2.6	Mammalian biochronology	McKee, 1993a,b
	~2.1	ESR Palaeomagnetism	Schwarcz <i>et al.</i> , 1994
	2.15–2.14	Uranium-lead	Partridge, 2005
	2.65–2.01	ESR and palaeomagnetism	Pickering y Kramers, 2010
Date range: 2.8–2.0 My			
<b>Stw infill</b>	2.6–2.0	Biochronology	Kuman y Clarke, 2000
	1.8–1.4	Biostratigraphy	Herries <i>et al.</i> , 2009
	1.8–1.5	ESR and palaeomagnetism	Herries y Shaw, 2011
Date range: 2.6–1.4 My			
<b>M5 East</b>	2.0–1.7	Biochronology & archaeology	Kuman y Clarke, 2000
	1.4–1.1	Dating seriation	Herries <i>et al.</i> , 2009
	1.4–1.2	ESR, isotopes & palaeomag.	Herries y Shaw, 2011
Date range: 2.0–1.1 My			
<b>M5 West</b>	1.7–1.4	Biochronology & archaeology	Kuman y Clarke, 2000
	1.3–0.8	Dating seriation	Herries <i>et al.</i> , 2009
	1.3–1.1	ESR and palaeomagnetism	Herries y Shaw, 2011
Date range: 1.7–0.8 My			

Miembro 4: El Mb. 4 es especialmente importante porque es donde se documentan la mayoría de los especímenes atribuibles al género *Australopithecus* (Partridge, 1978; Clarke, 1998, 2013; Partridge *et al.*, 2003; Beaudet *et al.*, 2016). Las diversas dataciones en el Mb. 4 abarcan un rango entre los 2,8-2,0 Ma (**Tabla 5**): 2,8-2,6

Ma con micromamíferos (Avery, 2001), 2,58-2,16 Ma con paleomagnetismo (Herries y Shaw, 2011), alrededor de 2,5 Ma con las correlaciones bioestratigráficas de bóvidos (Vrba, 1974, 1975, 1995, 1999) –aunque otros investigadores dudan de la sensibilidad de la fauna de este último estudio (p. ej. Berger *et al.*, 2002)–, 2,0 Ma en ESR (Schwarcz *et al.*, 1994) y *ca.* 2,5 Ma con el registro de primates (Delson, 1988b). El Mb. 4 de Sterkfontein puede caracterizarse por presentar una variedad de hábitats que incluyen tanto bosques como pastizales (Avery, 2001). Los indicios para los bosques incluyen restos de madera fosilizada de una liana y un arbusto, los cuales sugieren un hábitat cerrado y húmedo (Bamford, 1999). El paleohábitat del Mb. 4 reconstruido por Reed (1997) sugiere un bosque abierto con zonas de matorrales, mientras que las reconstrucciones de Bamford (1999) y Vrba (1974) proponen un ambiente boscoso de densidad media.

Miembro 5: Se considera que el Mb. 5 pudo formarse sobre los 2,0-0,8 Ma (Delson, 1984; Vrba, 1985; Partridge, 1986; Clarke, 1994) (**Tabla 5**). En este depósito han sido identificados restos del género *Homo*, *Paranthropus* (Kuman y Clarke, 2000) y los primeros primates de forma moderna, clasificados como *Papio hamadryas* (Heaton, 2006). El Mb. 5 se ha reconstruido como una sabana más abierta, en comparación con los miembros anteriores (Vrba, 1975; Reed, 1997).

#### 4.3.7 Swartkrans

La cueva Swartkrans se encuentra ubicada a 40 km al noroeste de Johannesburgo, en la provincia de Gauteng (**Figura 29**). La estratigrafía de Swartkrans es extremadamente compleja, ya que se formó a través de varios ciclos de deposición de sedimentos, erosión, brechificación y resedimentación (Brain, 1993). Aunque posiblemente la erosión ha eliminado algunos depósitos, Brain (1993) identificó seis unidades estratigráficas. De más antigua a más reciente: Banco Inferior (Lower Bank, LB) del Mb. 1, Remanente Colgante (Hanging Remnant, HR) del Mb. 1, Mb. 2, Mb. 3, Mb. 4 y Mb. 5 (**Tabla 6**).

Miembro 1: Los rangos de datación para el Mb. 1 abarcan entre 2-1,4 Ma. Los datos bioestratigráficos proponen una fecha de 1,6 Ma (Vrba, 1982, 1985; Delson,

1984; Brain, 1995; de Ruiter, 2003a,b), el ESR una fecha de 2-1,4 Ma (Curnoe *et al.*, 2001), mientras que la datación por uranio-plomo (U-Pb) del esmalte dental bóvido ha otorgado edades de  $1,83 \pm 1,38$  Ma para el sustrato basal de la cavidad (Balter *et al.*, 2008).

Miembro 2: Los rangos de datación para el Mb. 2 abarcan entre 1,7-1,07 Ma. La datación U-Pb del esmalte dental sugiere entre  $1,36 \pm 0,29$  Ma (Balter *et al.*, 2008) y  $1,44 \pm 0,05$  Ma (Albarède *et al.*, 2006), mientras que el análisis faunístico de bóvidos y équidos sugieren 1,5 Ma (p. ej. Vrba, 1985; Churcher y Watson, 2004) y 1,7-1,1 Ma (Brain, 1995; Vrba, 1995; Herries *et al.*, 2009).

Miembro 3: Se encuentra depositado en una grieta creada por la erosión entre Mbs. 1 y 2 (Brain, 2004a,b; Watson, 2004). Los rangos de datación abarcan entre 1,5-0,61 Ma:  $0,83 \pm 0,21$  Ma por U-Pb del esmalte dental (Balter *et al.*, 2008),  $0,988 \pm 0,003$  (Albarède *et al.*, 20016), 1,0 Ma (p. ej. Vrba, 1985; Churcher y Watson, 2004) y 1,5-0,7 Ma (Brain, 1993; Vrba, 1995; Herries *et al.*, 2009) según el registro faunístico. Sin embargo, la datación actualmente mejor aceptada de los Mbs. 1-3 se basa en bioestratigrafía. McKee *et al.* (1995) y Watson (2004) no observaron un cambio significativo de fauna en los tres miembros. Además, se ha documentado a *Paranthropus robustus* en ambos estratos y el registro lítico es similar (Brain, 1993). Es por ello por lo que se desprende que los tres miembros se sitúan entre 1,8-1,0 Ma. Se ha intentado aplicar métodos de datación absoluta, pero siguen siendo cuestionables debido a la inestabilidad de las muestras (Curnoe *et al.*, 2001).

Por otra parte, en el Mb. 4 el registro es muy diferente, documentándose industria lítica del *Middle Stone Age*, aunque aún no se ha excavado en profundidad; y el Mb. 5 está completamente calcificado y ha arrojado dataciones holocénicas.

La reconstrucción paleoambiental de Swartkrans sugiere un ambiente abierto dominado por pastizales y fuentes de agua cercanas en el Mb. 1 (Brain *et al.*, 1988; McKee, 1991; Watson, 1993; Reed, 1997; Reed y Rector, 2006; Lee-

Thorp *et al.*, 2007; de Ruiter *et al.*, 2008; Sponheimer y Lee-Thorp, 2009), mientras que otros lo describen como una sabana moderadamente abierta y árida (Vrba, 1975, 1976, 1980; Denys, 1990, 1992; Avery, 1995, 1998, 2001) o bosque cerrado (Benefit y McCrossin, 1990). En el Mb. 2, Reed (1997), Avery (2001, 2007) y de Ruiter *et al.* (2008) están de acuerdo en que es muy similar al Mb. 1 y únicamente se intensifica la presencia de C<sub>4</sub> con un hábitat de sabana moderadamente abierto. El Mb. 3 estaba aún más dominado por pastizales que los Mbs. 1 y 2 (Reed, 1997).

**Tabla 6.** Rango de fechas y métodos de datación utilizados en cada miembro de Swartkrans. Modificado de Sewell *et al.* (2019). Referencias: **(1)** Vrba, 1985; Churcher y Watson, 2004; de Ruiter, 2003a,b; Brain, 1995, Vrba, 2000 **(2)** Vrba, 1982, 1985; Delson, 1984; Brain, 1995; Berger *et al.*, 2002; de Ruiter, 2003a,b **(3)** Curnoe *et al.*, 2001 **(4)** Albarède *et al.*, 2006 **(5)** Balter *et al.*, 2008 **(6)** Brain, 1995; Vrba, 1995a, 1995b; Herries *et al.*, 2009 **(7)** Balter *et al.*, 2008.

Miembro	Fecha (Ma)	Método	Referencia
<b>Mb. 1 LB</b>	1,7	Bioestratigrafía	1
	1,8	Bioestratigrafía	1
<b>Mb. 1 HR</b>	1,6	Bioestratigrafía	2
<b>Mb. 1 (combinado)</b>	2,0-1,4	ESR	3
	2,0 (± 0,02)	U-Pb esmalte bóvido	4
Rango: 2,0-1,4 Ma			
<b>Miembro 2</b>	1,36 ± 0,29	U-Pb esmalte	5
	1,44 ± 0,05	U-Pb esmalte	4
	1,7-1,1	Biocronología	6
Rango: 1,7-1,07 Ma			
<b>Miembro 3</b>	0,83 ± 0,21	U-Pb esmalte	7
	0,988 ± 0,003	U-Pb esmalte	4
	1,5-0,7	Biocronología	6
Rango: 1,5-0,61 Ma			

#### 4.3.8 Taung

El sitio de Taung se encuentra fuera del complejo de yacimientos de la Cuna de la Humanidad, a unos 700 km al sudoeste de la provincia de Gauteng (**Figura 29**). Este yacimiento es especialmente conocido por el descubrimiento en 1924 de un cráneo juvenil de *Australopithecus africanus* conocido popularmente como “El

Niño de Taung” (Dart, 1925). La datación por correlación faunística, aunque controvertida, sitúa al Niño de Taung entre 2,8-2,6 Ma (McKee, 1993a,b, 1995). Las inferencias sobre especies cercopitecinas de Williams *et al.* (2006) han sugerido que puede ser más antigua, cerca del límite Plio-Pleistoceno. La reconstrucción paleoambiental de Taung ha sugerido la presencia de zona boscosa (Dart, 1925; Berger y Clarke, 1995).



# Objetivos



El trabajo que se presenta en esta Tesis Doctoral se centra en el estudio de la topografía dental de los molares superiores e inferiores de diversas especies de primates de la tribu *Papionini*. El objetivo general es caracterizar la variabilidad morfológica dental de especies *Papionini* actuales en relación con la dieta, con el fin de determinar la señal que ofrecen los datos topográficos y crear un modelo ecológico que aporte un mejor conocimiento de las adaptaciones ecológicas de los primates cercopitecinos –especialmente de la tribu *Papionini*– del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica.

(i) Creación de un protocolo metodológico útil y estandarizado para caracterizar la topografía dental en series dentales de primates bilofodontos.

(ii) Caracterización y clasificación de la muestra según el desgaste dental y el tipo de dieta. Con el fin de inferir la dieta a partir las adaptaciones dentales de los fósiles del Plio-Pleistoceno, primero es necesario analizar la morfología dental de la tribu *Papionini* basándose en la topografía dental de los molares. La amplia muestra de taxones *Papionini* vivos no sólo va a proporcionar información ecológica sobre las adaptaciones dentales dentro de la diversidad actual de la tribu, sino que va a significar un modelo de comparación para la muestra fósil.

## Objetivos

(iii) Analizar la topografía dental a lo largo de todas las etapas de desgaste para entender cómo evolucionan las variables topográficas en relación con la dieta.

(iv) Determinar las presiones selectivas que pueden haber influido en la morfología oclusal de la tribu *Papionini* y valorar las posibles convergencias morfológicas como adaptación a entornos ecológicos similares y las discrepancias entre las filogenias moleculares y morfológicas.

(v) Puesto que en este trabajo se han analizado series molares completas (M1-M3) en superiores e inferiores, evidenciar si las señales proporcionadas por cada diente son las mismas e intentar inferir qué presiones puede influir en la morfología de cada diente.

(vi) Inferir la dieta en las especies de cercopitecinos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica. Este objetivo incluye especialmente especies de la tribu *Papionini* y una especie de la tribu *Colobini* (*Cercopithecoides williamsi*) que forma parte del conjunto fósil.

(vii) Correlacionar cambios morfológicos con diferentes momentos climáticos. La muestra de individuos fósiles incluye especies que abarcan desde finales del Plioceno hasta finales del Pleistoceno. Esta horquilla de 3-4 Ma incluye cambios climáticos abruptos, que supusieron una variación de los recursos alimentarios disponibles. Algunos linajes de gran recorrido –p. ej. *Parapapio* o *Theropithecus*– se desarrollan durante este periodo y es posible determinar algún tipo de tendencia morfológica en la morfología oclusal a medida que el clima cambia.

# Material Métodos



# 1. Material

Debido a la reciente creación del proyecto *Paleobaboon*, dirigido por la Dra. L. Martínez, y a la incorporación de los cercopitecinos fósiles a las líneas habituales de trabajo del equipo de investigación, ha sido necesario obtener nuevas y amplias colecciones de referencia para la colección dental del laboratorio. La mayor parte de la colección de cercopitecinos vivos que se ha usado para esta tesis ha sido recolectada durante la duración de ésta y proviene de diversas colecciones osteológicas europeas (**Tabla 7**).

Puesto que la finalidad principal de esta tesis doctoral es la caracterización de la topografía dental en los molares de especímenes de la tribu *Papionini* para la creación de un modelo útil para inferir la dieta en ejemplares de *Papionini* fósiles, ha sido necesario el análisis, no sólo de ejemplares de la tribu *Papionini*, sino de otros taxones de la Familia *Cercopithecidae*, como individuos de la tribu *Colobini* (Subfamilia *Colobinae*).

**Tabla 7.** Resumen de especies vivas, dientes y colecciones trabajadas. En el Anexo 1 se detalla la BBDD de la muestra dental con información sobre la etapa de desgaste dental, la localización y otros datos de interés. Abreviaturas de museos: *Muséum National d'Histoire Naturelle de París (MNHN)*, *Museu de Ciències Naturals de Barcelona (MZB)*, *Royal Museum for Central Africa (RMCA)*, *Royal Belgian Institute of Natural Sciences (RBINS)* y *Universidad de Zurich (UZH)*.

	M <sup>1</sup>	M <sub>1</sub>	M <sup>2</sup>	M <sub>2</sub>	M <sup>3</sup>	M <sub>3</sub>	Colección	n
<b>Tribu Papionini</b>								
<i>C. agilis</i>	16	14	16	14	13	13	RMCA	86
<i>C. atys</i>	43	33	44	42	37	41	UZH	240
<i>C. torquatus</i>	10	11	11	8	8	6	RBINS, RMCA, MZB, UZH	54
<i>L. albigena</i>	52	53	54	53	46	50	RBINS, RMCA, UZH	308
<i>L. aterrimus</i>	34	35	37	36	38	34	RMCA	214
<i>Mc. sylvanus</i>	9	11	8	7	6	2	RBINS, MZB, UZH	43
<i>M. sphinx</i>	26	24	28	26	26	24	RMCA, MZB, UZH	154
<i>P. anubis</i>	39	32	38	33	32	30	RMCA, UZH	204
<i>P. cynocephalus</i>	39	37	39	36	26	25	RBINS, RMCA, UZH	202
<i>P. hamadryas</i>	25	26	25	24	20	23	RBINS, RMCA, UZH	143
<i>P. ursinus</i>	10	10	11	10	7	6	RMCA, UZH	54
<i>T. gelada</i>	39	36	41	37	31	24	MNHN, UZH	208
<b>Tribu Colobini</b>								
<i>Col. angolensis</i>	28	25	24	28	28	24	RBINS, RMCA	157
<i>Col. guereza</i>	26	29	24	31	32	25	RBINS, RMCA	167
								<b>2.234</b>

La muestra de fósiles sudafricanos, obtenida en proyectos anteriores, procede del *Transvaal Museum of Natural History en Pretoria (TMNH)* y de la Universidad de Witwatersrand en Johannesburgo (TUW) (**Tabla 8**). Puesto que la gran mayoría de individuos fósiles procede de campañas de excavación de principios de siglo XX, la información sobre la localización estratigráfica del fósil es, en muchos casos, incompleta o inexistente.

**Tabla 8.** Resumen de fósiles de Sudáfrica procesados. En el Anexo 1 se detalla la BBDD de la muestra dental fósil con información sobre la etapa de desgaste dental, ya-cimientos, miembros y otros datos de interés.

	M <sup>1</sup>	M <sub>1</sub>	Indet.	M <sup>2</sup>	M <sub>2</sub>	Indet.	M <sup>3</sup>	M <sub>3</sub>
<b>Género Cercopithecoides</b>								
<i>Cer. williamsi</i>	13	16	1	13	25	-	20	16
<b>Género Dinopithecus</b>								
<i>Dinopithecus ingens</i>	13	2	-	15	7	-	17	10
<b>Género Gorgopithecus</b>								
<i>Gorgopithecus major</i>	5	3	-	7	5	-	8	7
<b>Género Papiro</b>								
<i>Papio angusticeps</i>	7	6	-	12	10	-	11	10
<i>Papio izodi</i>	10	3	-	13	4	-	12	2
<i>Papio robinsoni</i>	26	7	-	25	15	2	12	16
<i>Papio sp.</i>	1	1	-	4	1		4	1
<b>Género Procerocebus</b>								
<i>Pro. antiquus</i>	2	2	-	5	5	-	8	3
<b>Género Parapapio</b>								
<i>Parapapio broomi</i>	28	22	-	46	28	-	45	40
<i>Parapapio jonesi</i>	18	22	-	19	32	-	18	24
<i>Parapapio whitei</i>	9	1	-	12	3	-	5	7
<i>Parapapio sp.</i>	6	2	-	14	3	1	8	7
<b>Género Theropithecus</b>								
<i>T. o. darti</i>	1	10	1	6	15	-	3	11
<i>T. o. oswaldi</i>	2	2	-	3	2	1	2	7
<b>Indeterminado</b>						195		
							<b>1.224</b>	

La información sobre el tipo de diente y categoría taxonómica, en algunos casos, no ha sido proporcionada por la colección o los diarios de excavación. En esos casos, se ha revisado la bibliografía publicada y se ha tomado la atribución más reciente. Finalmente, los individuos que no han sido referenciados en ningún trabajo, se les ha atribuido categorías dentales bajo la tutela de la Dra. Martínez y el Dr. Pérez-Pérez.

A causa de la mala conservación de parte del material fósil, no se ha podido utilizar la totalidad de la muestra procedente de las colecciones sudafricanas. Es requisito indispensable –debido a la sensibilidad de la topografía a los cambios morfológicos– que la muestra dental se encuentre en buen estado de conservación,

sin roturas ni marcas postdeposicionales que pudieran entorpecer una correcta visualización de la topografía oclusal y de las superficies desgastadas (*cf. 2. Métodos*). La muestra total de molares procesados para esta tesis es de 3.458 (2.234 de taxones actuales y 1.224 de taxones fósiles). Sin embargo, puesto que hemos estandarizado trabajar únicamente con molares sin desgastar o mínimamente desgastados en los taxones fósiles, debido a la baja representación de algunos taxones en todas las categorías de desgaste, la muestra analizada se ha reducido a 153 dientes.

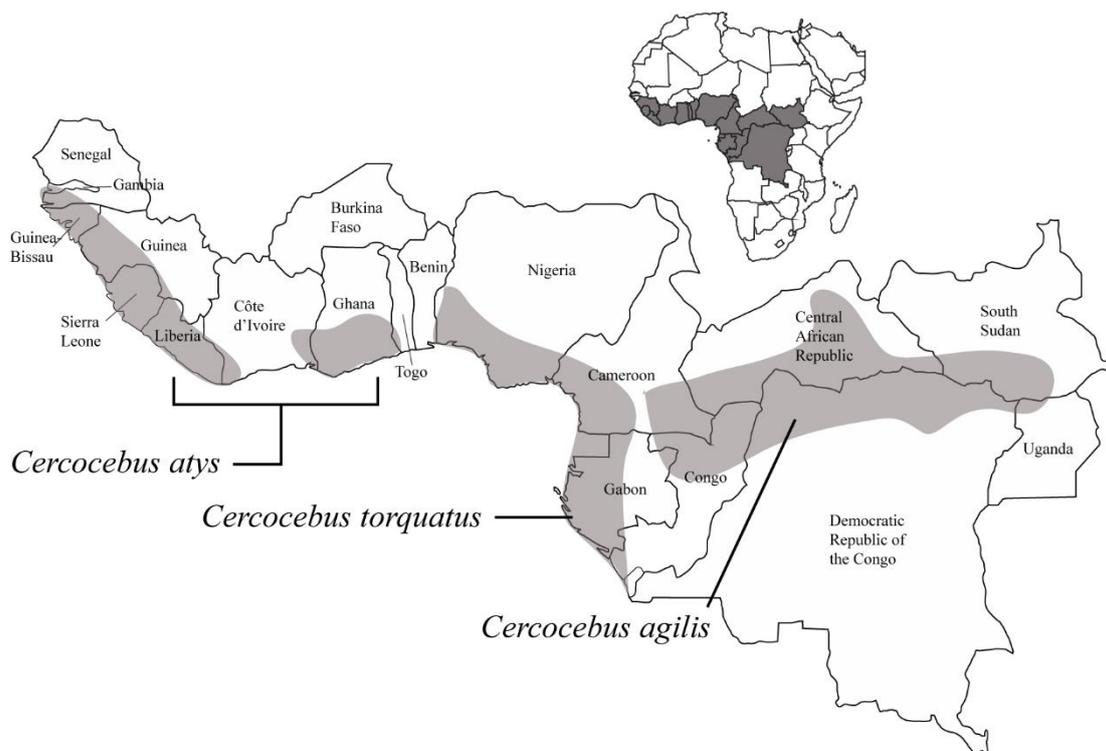
## **1.1 Tribu Papionini**

La tribu *Papionini* (Familia *Cercopithecidae*, Subfamilia *Cercopithecinae*) (Burnett, 1828) está formada por siete géneros: *Macaca* (incluye a los macacos africanos y asiáticos), *Cercocebus* y *Lophocebus* (conocidos como mangabeys), *Mandrillus* (que incluye a mandriles y driles), *Papio* (papiones), *Theropithecus* (babuinos gelada) y *Rungwecebus*. El género *Rungwecebus* es de reciente descubrimiento (Jones *et al.*, 2005), por lo que no se ha incluido debido a que no existe material asignado a esta especie en las colecciones osteológicas de los museos.

La tribu *Papionini* está ampliamente extendida, principalmente por África, donde se encuentra el origen del género y la mayor variabilidad taxonómica (géneros *Macaca*, *Papio*, *Cercocebus*, *Lophocebus*, *Theropithecus* y *Rungwecebus*). Sin embargo, existen numerosas especies (20-22) del género *Macaca* extendidas por toda Asia, especialmente en el sureste asiático (*cf. 1.1.3 Género Macaca*).

### **1.1.1 Género Cercocebus** (Geoffroy Saint-Hilaire, 1812)

*Cercocebus* es un género de mangabey que anteriormente también incluía a los ejemplares actualmente clasificados como *Lophocebus*. El género está formado por seis especies que ocupan, predominantemente, los bosques de las regiones costeras de África occidental y la región central de África; excepto *C. sanjei* y *C. galeritus*, que se localizan en pequeñas regiones aisladas de Tanzania y Kenia respectivamente (**Figura 30**).



**Figura 30.** Localización geográfica aproximada de los diferentes taxones del género *Cercopithecus* trabajados en esta tesis. Elaboración propia.

(i) **Diagnóstico:** Los mangabeys son primates de tamaño pequeño-mediano (**Tabla 9**) una con cola y extremidades relativamente largas. Presentan un dimorfismo sexual marcado y su método de locomoción es terrestre, tanto para actividades de forrajeo como para vida social.

**Tabla 9.** Masa corporal (kg) de todas las especies del género *Cercopithecus*. Datos extraídos de Fleagle (1999).

	♀	♂
<i>C. agilis</i>	5,66	9,50
<i>C. torquatus</i>	6,23	11,00
<i>C. galeritus</i>	5,26	9,61
<i>C. atys</i>	6,20	11,00

**(ii) Dieta:** Los mangabeys comparten la misma estrategia trófica que mandriles y driles, caracterizada por forrajear en el suelo del bosque en busca de frutos caídos, semillas e invertebrados. También se ha documentado el forrajeo en estiércol de elefante para acceder a semillas aún comestibles (Devreese, 2011). Este género se caracteriza por poseer unas adaptaciones anatómicas especializadas para el procesamiento de alimentos duros (*cf. 1.4.1 La homología en la tribu Papionini*). Estas adaptaciones incluyen incisivos grandes para el consumo de fruta (Hylander, 1975; Goldstein *et al.*, 1978), esmalte grueso para resistir el estrés provocado por la fuerza de masticación y retrasar el desgaste (Kay, 1981), premolares expandidos para aumentar el área de procesado (Fleagle y McGraw, 2002), una cara acortada que aumenta la fuerza de mordida (Singleton, 2005) y músculos de las extremidades anteriores desarrollados para excavar en el suelo en busca de semillas y otros elementos subterráneos (Fleagle y McGraw, 1999).

Aunque las seis especies son diversas y la disponibilidad de alimentos varía según la localidad, generalmente su ingesta consiste en frutas, semillas, hojas, insectos, hongos, brotes y flores (p. ej. Mitani 1989; Fleagle 1999; McGraw *et al.*, 2014). Una característica alimentaria y un sello distintivo del género *Cercocebus* –y también de *Mandrillus*, con el cual forma clado– es la dependencia de las semillas duras y nueces (p. ej. Lambert *et al.*, 2004; Daegling *et al.*, 2011; McGraw *et al.*, 2014; Ungar *et al.*, 2018).

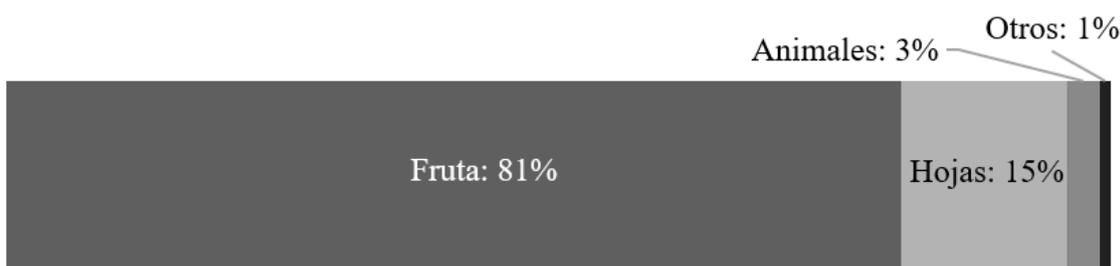
**(iii) Registro fósil:** La evidencia fósil del género *Cercocebus* es fragmentaria y comprende un posible cráneo parcial de Makapansgat (M3057/8/9, M218), mandíbulas fragmentarias de Kromdraai (Eisenhart, 1974), posibles fragmentos mandibulares de Swartkrans, previamente asignados a una hembra de *Parapapio jonesi* (Gilbert, 2007) y los individuos recientemente clasificados como *Procercoccebus antiquus* de Taung, el cual se ha considerado el taxón basal del género (Gilbert, 2007) (*cf. 1.1.10 Género Procercoccebus*). Los especímenes de África Oriental anteriormente clasificados como *Cercocebus* (Jablonski, 2002) han sido reclasificados como *Lophocebus cf. albigena* (Jablonski *et al.*, 2008).

***Cercocebus agilis*** (Milne-Edwards, 1886)

*Cercocebus agilis*, conocido como mangabey ágil, ocupa amplias regiones boscosas del centro de África, que se extienden desde Camerún hasta Uganda (**Figura 30**).

(i) **Hábitat:** Suele ocupar bosques primarios inundables durante las épocas de lluvias. Las zonas que habita suelen estar sujetas a un clima ecuatorial, con cuatro estaciones definidas por el régimen de lluvias: dos estaciones lluviosas, cuya duración e importancia relativa pueden variar de un año a otro y una larga estación seca caracterizada por poca luz solar y precipitaciones escasas (Quris, 1975).

(ii) **Dieta:** Del mismo modo que todos los mangabeys, tiene una dieta especialmente dura y abrasiva (Cooke, 2012). Las frutas, donde se incluye tanto la fruta pulposa como las semillas, constituyen la mayor parte de su consumo (73,2%), según los datos extraídos del contenido estomacal de diez individuos (Quris, 1975). La proporción de hojas es generalmente baja (13,9%). También se ha identificado un consumo pequeño de flores y hongos (1%) e insectos (3%) (**Figura 31**).



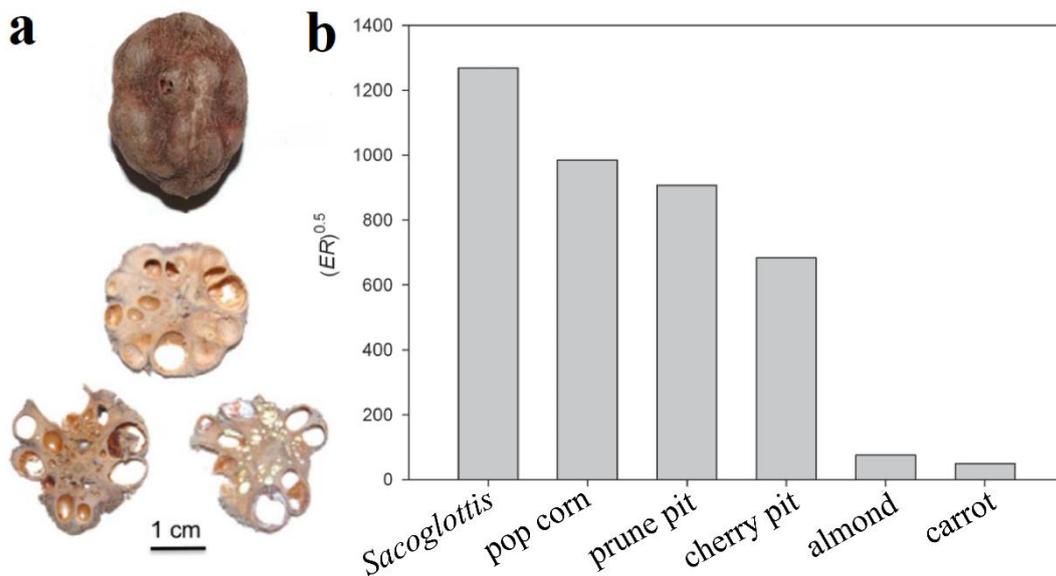
**Figura 31.** Porcentajes promedio del contenido estomacal de diez *C. agilis* extraído entre los años 1973 y 1974. Datos extraídos de Quris (1975).

***Cercocebus atys*** (Audebert, 1797)

*Cercocebus atys*, conocido como mangabey hollín, ocupa los bosques de la costa occidental de África, desde Guinea Bissau a Gana (**Figura 30**).

(i) **Hábitat:** El territorio que ocupa se divide, según la composición de los árboles y la presencia de zonas inundadas, en dos tipos de hábitat: bosque inundado y manglares, ambos anegados la mayor parte del año. Estudios sobre la preferencia del hábitat en *C. atys* sugieren una preferencia por los manglares. En estas zonas comparte hábitat con los colobinos *Col. polykomos* y *Procolobus verus*, los cercopitecinos *Cercopithecus campbelli* y *Cercopithecus petaurista* y los chimpancés (*Pan troglodytes*) (Bi *et al.*, 2013).

(ii) **Dieta:** Aunque su dieta anual abarca unos treinta alimentos, el 90% de la dieta se restringe a diez especies de frutas y semillas, una especie de hoja y algunos hongos e invertebrados (**Figura 32b**). Tres alimentos, las semillas de *Sacoglottis gabonensis*, los invertebrados y las frutas *Dialium aubrevillei* representan más del 70% del total de la dieta anual y uno de ellos, las semillas de *Sacoglottis gabonensis*, comprende el 49% de la dieta anual. El hecho de que las semillas de *S. gabonensis* sean los alimentos más consumidos en la dieta significa que, incluso durante los períodos donde su abundancia disminuye, la sigue consumiendo en grandes cantidades (Daegling *et al.*, 2011).



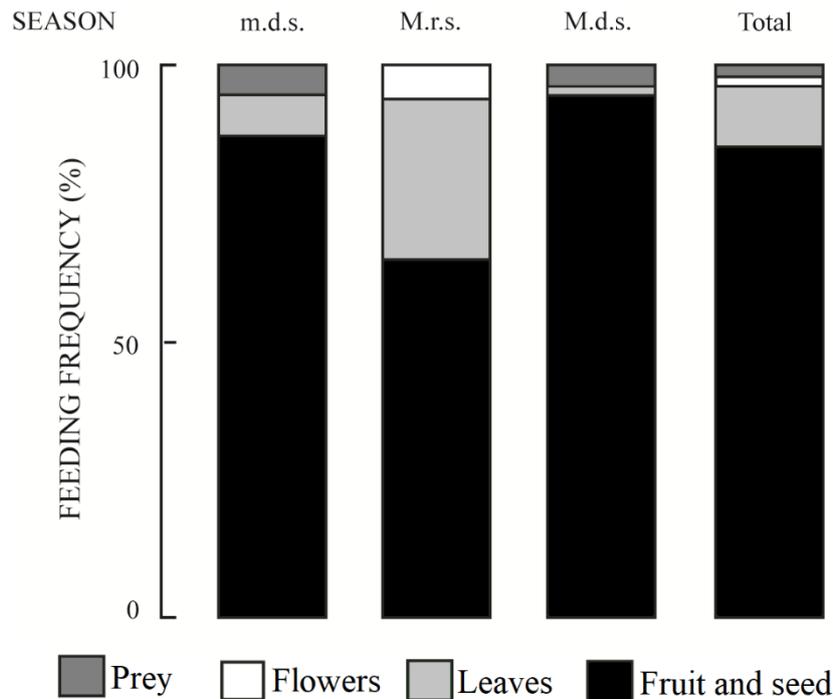
**Figura 32.** El consumo de *Sacoglottis gabonensis* en *C. atys*. (a) Cubierta de semillas de *Sacoglottis gabonensis* (superior) y secciones transversales (inferior). Tanto el exocarpo como las estructuras compartimentales internas son duros, mientras que las semillas que se encuentran dentro de los compartimentos (no representadas) son aceitosas y relativamente blandas. (b) Comparación de los índices de dureza de diferentes tipos alimentos resistentes a la fractura. Modificado de Daegling *et al.* (2011).

La nuez de *Sacoglottis gabonensis* es el elemento más destacable en su dieta, puesto que tanto el exocarpo como sus estructuras internas son especialmente duros (**Figura 32a**), con una resistencia a la fractura superior a la semilla de maíz o cereza (**Figura 32b**). *Cercocebus atys* parece haberse especializado en el consumo de esa especie de semilla, probablemente porque son resistentes a la descomposición, están disponibles todo el año y no existe competencia por su consumo, ya que otros primates no tienen adaptaciones dentales adecuadas para consumirlas (Daegling *et al.*, 2011; McGraw *et al.*, 2014).

***Cercocebus torquatus*** (Kerr, 1792)

*Cercocebus torquatus*, conocido como mangabey de capa roja, ocupa los bosques de las regiones costeras de África occidental (**Figura 30**).

(i) **Hábitat:** Ocupa bosques pantanosos de vegetación densa, márgenes de río y algunas llanuras de costa. También se le ha documentado en bosques secos, pero siempre cerca de un curso de agua (Jones y Sabater Pi, 1968).

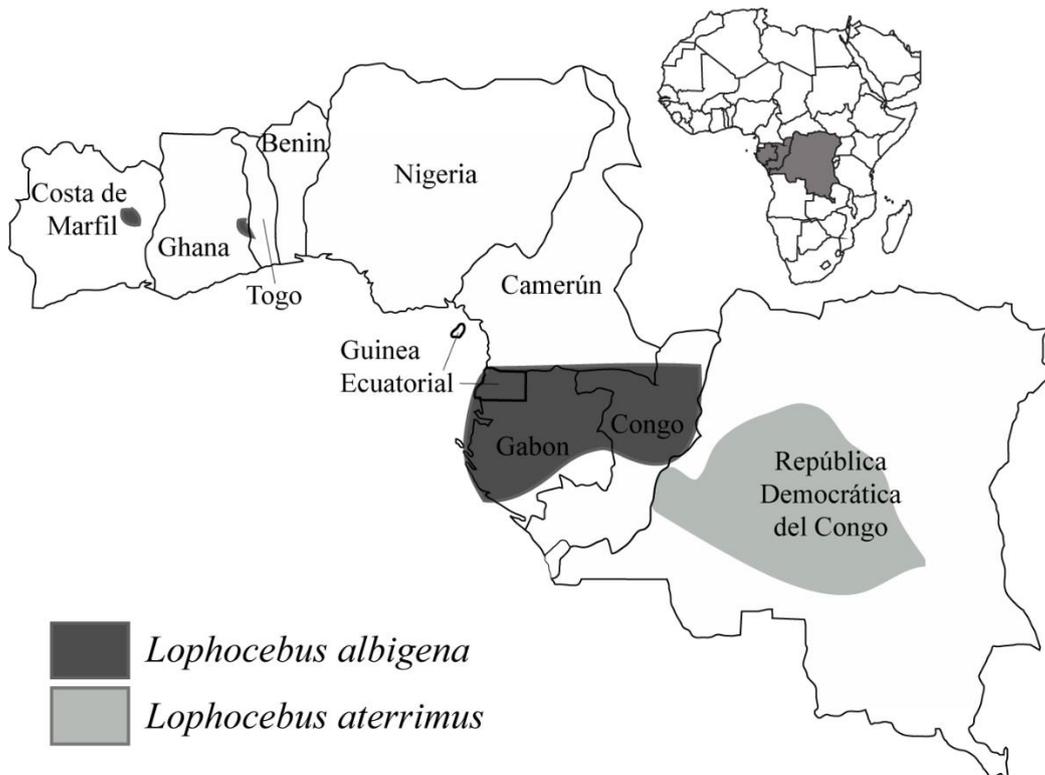


**Figura 33.** Proporción de los tipos de alimento (% de frecuencia de consumo) consumidos por *C. torquatus* a lo largo del año. Abreviatura de las estaciones: *M.d.s:* *minor dry season*; *M.r.s:* *major rainy season*; *M.d.s:* *major dry season*. Modificado de Mitani (1989).

(ii) **Dieta:** Existe una fuerte dependencia de la fruta (incluye frutas y semillas), representando más del 60% del tiempo, aunque puede variar según la estación (**Figura 33**). Las semillas que más frecuentemente consume son las especies *Scorodophloeus zenkeri* y *Anthonotha cf. cladantha*, aunque también se ha documentado el consumo de *Sacoglottis gabonensis* (Daegling *et al.*, 2011; Pampush *et al.*, 2011; McGraw *et al.*, 2012, 2014). Se ha observado una diferencia estacional considerable en el consumo de hojas, principalmente en brotes monocotiledóneos, con un aumento en la temporada de lluvias (Mitani, 1989) (**Figura 33**).

### 1.1.2 Género *Lophocebus* (Palmer, 1903)

*Lophocebus* es uno de los dos géneros comúnmente denominados como mangabeys, junto con *Cercocebus*. El género está formado por seis especies que ocupan las selvas tropicales de África central (**Figura 34**).



**Figura 34.** Localización geográfica aproximada de los diferentes taxones del género *Lophocebus* trabajados en esta tesis. Elaboración propia.

(i) **Diagnóstico:** Se trata de un primate de pequeño tamaño y extremidades relativamente largas, con un dimorfismo sexual moderado (**Tabla 10**). Aunque *Lophocebus* habita algunas áreas de solapamiento con especies del género *Cercocebus*, su locomoción es completamente arbórea, por lo que sus actividades de forrajeo y socialización las realiza en los doseles arbóreos.

Del mismo modo que *Cercocebus*, *Lophocebus* también se caracteriza por tener adaptaciones a la durofagia (*cf. 1.4.1 La homología en la tribu Papionini*), como esmalte muy grueso (Kay, 1981), incisivos grandes (Hylander, 1975), mandíbula reforzada (Hill, 1974; Hylander, 1979) y una configuración facial que confiere una mayor ventaja mecánica para la producción de grandes fuerzas oclusales (Singleton, 2005).

**Tabla 10.** Masa corporal (kg) de las especies de *Lophocebus* trabajadas en esta tesis. Datos extraídos de Fleagle (1999).

	♀	♂
<i>L. albigena</i>	6,02	8,25
<i>L. aterrimus</i>	5,76	7,84

(ii) **Registro fósil:** Los primeros especímenes clasificados como *Lophocebus* aparecen en el registro fósil hace *ca.* 2 Ma (Leakey y Leakey, 1976; Frost, 2001; Jablonski *et al.*, 2008; Gilbert, 2013), o incluso 3,5 Ma (Harrison y Harris, 1996). Se han documentado numerosos fósiles del género *Lophocebus* en la Formación Koobi Fora y Kanam East (Kenia) y posiblemente en Olduvai (Tanzania) y Omo (Etiopía).

Se considera que *Lophocebus* se separó del antepasado común del clado *Lophocebus-Papio-Theropithecus* a finales del Mioceno o principios del Plioceno en África Oriental, probablemente procedente de una especie de *Parapapio* (Gilbert, 2008). *Lophocebus* se extendió por el valle del Rift oriental durante el Pleistoceno medio, posiblemente favorecido por la presencia de hábitats ribereños y

forestales. Sin embargo, con la creciente estacionalidad del Pleistoceno, estos hábitats se fueron deteriorando, obligando a los especímenes de *Lophocebus* a migrar hacia el oeste, hasta la región que ocupa actualmente el género (McBrearty y Jablonski, 2005) (*cf. 1.4 Origen de la tribu Papionini*).

***Lophocebus albigena*** (Gray, 1850)

*Lophocebus albigena*, conocido como mangabey de mejillas grises, ocupa las regiones boscosas de África occidental de Gabón y Congo (**Figura 34**).

**(i) Hábitat:** El clima de la región se caracteriza por dos estaciones húmedas y dos secas, con picos de lluvia mayores y menores en septiembre y mayo, respectivamente (Whitney y Smith, 1998). Ocupa principalmente bosques primarios y secundarios semi-inundados o cerca de pantanos. Suele vivir en el dosel arbóreo, a unos 25-30 m de altura (Olupot *et al.*, 1994).

**(ii) Dieta:** La dieta principal y preferida se compone de frutas carnosas, las cuales consume en grandes cantidades durante todo el año. No obstante, en épocas de escasez de fruta, se ha documentado un aumento significativo del consumo de semillas y corteza, que es rica en proteínas y azúcares solubles (Rogers *et al.*, 1994; Brugiere *et al.*, 2002; Lambert *et al.*, 2004). Las semillas más consumidas son las de *Diospyros abyssinica*, especialmente durante los eventos de El Niño (Lambert *et al.*, 2004) y las nueces de palma (Chalmers, 1968; Waser, 1975, 1977).

**(iii) Registro fósil:** Se han documentado fósiles *L. albigena* en la Formación Koobi Fora (Jablonski y Frost, 2010), Olduvai (Leakey y Leakey, 1976) y Omo (Eck, 1976). El tamaño corporal y el del hipoconúlido del M<sub>3</sub> de los ejemplares fósiles de *L. albigena* son más grandes que el de los individuos actuales (Jablonski y Frost, 2010). Del mismo modo que los modernos *L. albigena*, la forma fósil exhibe dimorfismo sexual moderado en el tamaño de los caninos y el cráneo (Jablonski y Frost, 2010). Los molares de la especie sugieren una dieta frugívora, similar a la actual (Hylander, 1975) y los restos postcraneales de indican que era

trepador arbóreo, con una extremidad posterior adaptada para la estabilidad en la articulación de la cadera (Jablonski *et al.*, 2008).

***Lophocebus aterrimus*** (Oudemans, 1890)

*Lophocebus aterrimus*, conocido como mangabey de cresta negra, ocupa las selvas tropicales de la República Democrática del Congo (**Figura 34**).

**(i) Hábitat:** Se documenta en bosques húmedos primarios y secundarios ocasionalmente pantanosos. Ocupa los doseles de altura media (unos 30 m) y raramente desciende al suelo (Horn, 1987; McGraw, 1994). Comparte hábitat con bonobos (*Pan paniscus*), diversas especies de cercopitecos (*Cercopithecus ascanius*, *Cercopithecus wolffi* y *Cercopithecus neglectus*), colobos (*Col. angolensis* y *Ptilocolobus badius*) y el mono de Allen (*Allenopithecus nigrouiridis*).

**(ii) Dieta:** Las frutas bulbosas constituyen la mayor parte de la dieta, siendo las nueces y semillas el segundo alimento más consumido. De manera residual se ha documentado el consumo esporádico de hojas, flores e insectos (Horn, 1987) (**Tabla 11**).

**Tabla 11.** Composición de la dieta de *L. aterrimus* basada en el tiempo invertido en cada tipo de alimento. Datos extraídos de Horn (1987).

	<b>% Tiempo</b>
<b>Fruta</b>	56,7
<b>Nueces y semillas</b>	30,5
<b>Insectos</b>	1,6
<b>Hojas</b>	3,3
<b>Flores</b>	4,2

**1.1.3 Género *Macaca*** (Lacépède, 1799)

*Macaca* es el género de primate más ampliamente extendido, cubriendo un área de más de 5.000.000 km<sup>2</sup> (Fa, 1989). Su extensión abarca desde el norte de

África con *Mc. sylvanus* y 20-22 especies (dependiendo del autor) distribuidas por el continente asiático (India, Afganistán, Nepal, Myanmar, Tíbet, Tailandia, China, Japón, Sulawesi, Borneo, Sumatra, Filipinas y Taiwán). También ocupa la gama más amplia de ecosistemas, entre los que se encuentran el bosque tropical, bosques templados, bosques de montaña alta, manglares y ciudades (Szalay y Delson, 1979; Fooden, 1980; Jablonski, 2002; Zinner *et al.*, 2013; Roos *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2015).

(i) **Diagnóstico:** El género *Macaca* se caracteriza por un tamaño pequeño-mediano (♂ 16 kg, ♀ 11 kg), regiones interorbitales estrechas, hocico corto, molares con coronas relativamente cortas y dimorfismo sexual en el complejo canino-premolar. Se distingue de otros papioninos por la ausencia de fosas suborbitales, crestas maxilares y la presencia de seno maxilar (Delson, 1975a,b). Se considera que el género *Macaca* muestra características craneodentales primitivas, conservando una morfología dental presente en los MVM del Mioceno (Delson, 1975a,b; Szalay y Delson, 1979; Gilbert, 2013). La mayoría de los análisis morfológicos y moleculares coinciden en la posición de este género como clado hermano del resto de papioninos vivos, y a se lo clasifica dentro de la subtribu *Macacina* (Delson, 1973; Strasser y Delson, 1987; Jablonski, 2002) (*cf. 1.4.2 Datos moleculares de la tribu Papionini*).

(ii) **Registro fósil:** Se considera que la divergencia entre la subtribu *Papionina* y *Macacina* se sitúa entre los 6-11 Ma en el norte de África (Delson, 1980; Harris, 2000; Tosi *et al.*, 2000, 2005; Page y Goodman, 2001; Raaum *et al.*, 2005; Streiper y Young, 2006; Liedigk *et al.*, 2014, 2015). Posteriormente se produjo una expansión escalonada de *Macaca* por gran parte de Asia hace unos 7-5 Ma (Delson, 1996; Roos *et al.*, 2019), donde se diversificó en cuatro especies antes de los 3 Ma (Tosi *et al.*, 2003), principalmente definidos de acuerdo con la anatomía reproductiva masculina (Fooden, 1976) (**Figura 37**). Aunque la radiación de este género tuvo lugar hace relativamente poco, en los últimos 7-5 Ma, la abundancia de especies no se documenta en ningún otro grupo de primates (Li *et al.*, 2009). Se considera que esta diversificación se vio incentivada por las presiones climáticas y los

cambios en la cobertura vegetal del continente asiático, por una fuerte competencia interespecífica y por la extinción de la mayoría de hominoideos (Fooden, 1976; Delson, 1980; Fa, 1989; Roos *et al.*, 2019).

El material fósil más antiguo asignado a *Macaca* son una serie de dientes aislados de Menacer (Argelia), donde se encuentran asociados con una especie de colobino (Jablonski y Frost, 2010). El yacimiento de Menacer ha sido datado mediante series faunísticas en el Mioceno tardío (Geraads, 1987). También se han documentado dientes aislados en Ahl al Oughlam (Alemseged y Geraads, 1998) y Guefaït, en Marruecos (Alba *et al.*, 2021), un fragmento de humero distal de Garaet Ichkeul (Túnez) (Delson, 1975a,b, 1980), aunque esta última asignación no está universalmente aceptada (Alemseged y Geraads, 1998). Durante el Plio-Pleistoceno el número de yacimientos con restos asignados a *Macaca* aumenta y se documenta en depósitos de Europa meridional, occidental y central (Delson, 1980; Alba *et al.*, 2014). Los datos del ADNmt y el cromosoma Y sugieren que se produjo una gran especiación dentro de *Macaca* a finales del Plioceno y el Pleistoceno debido a la radiación de la especie africana por el Mediterráneo. (Tosi *et al.*, 2003).

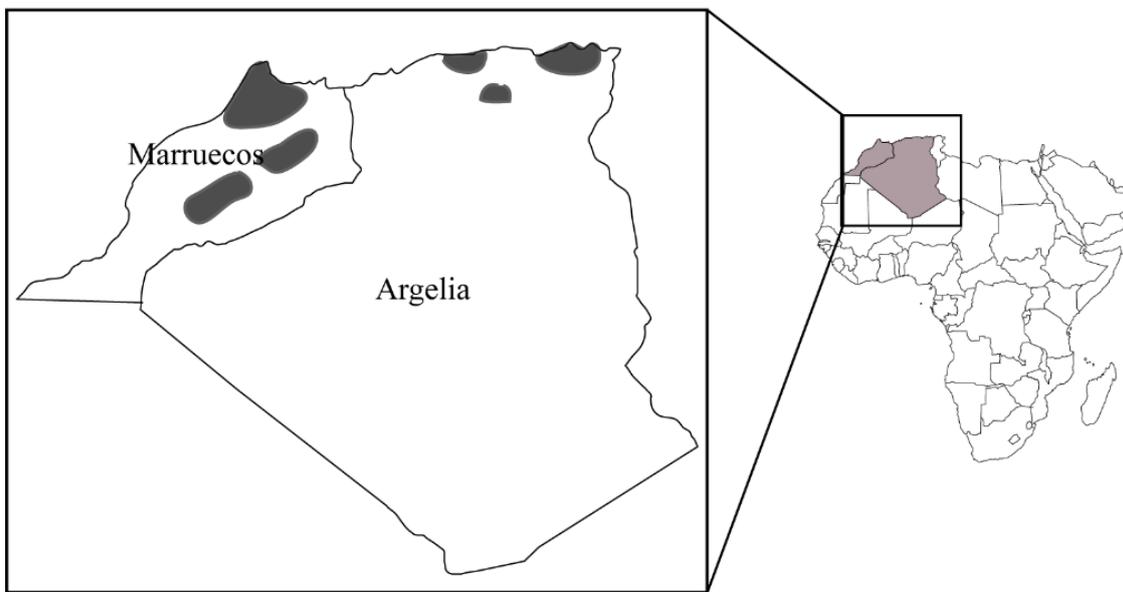
### ***Macaca sylvanus*** (Linnaeus, 1758)

*Macaca sylvanus*, conocido como macaco de Berbería, es la única especie de macaco fuera de Asia. La población más extensa se encuentra en diversas regiones del Atlas Medio (Marruecos), mientras que otras poblaciones más pequeñas se localizan en Argelia (**Figura 35**).

(i) **Hábitat:** Esta especie muestra preferencia por los bosques de cedros a gran altitud, aunque también ocupa bosques de roble, regiones costeras y laderas rocosas. Todas las áreas que ocupa se encuentran altamente antropizadas, por lo que la disponibilidad de hábitat ha ido disminuyendo en las últimas décadas (Camperio Ciani *et al.*, 2005; van Lavieren, 2006).

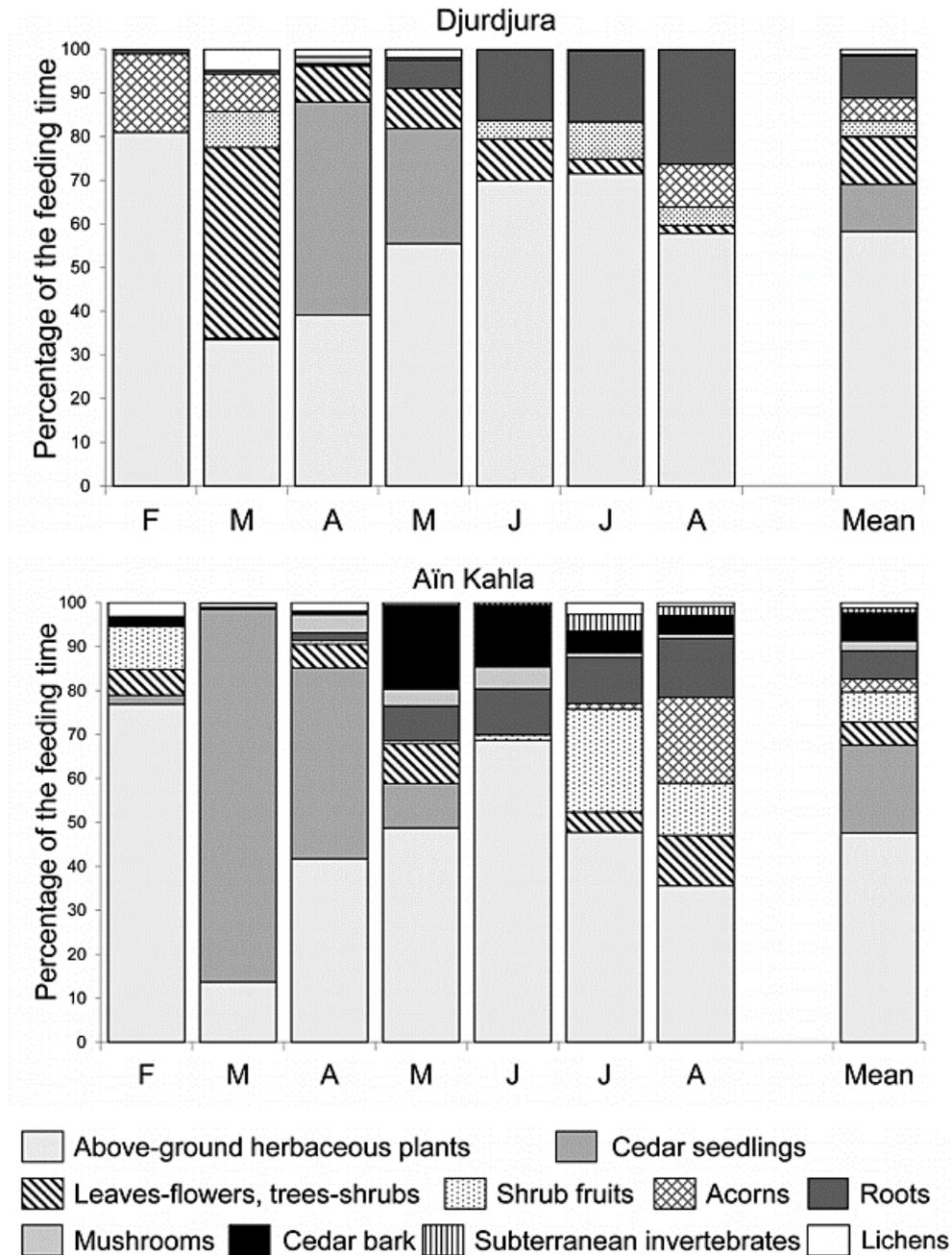
(ii) **Dieta:** Se caracteriza por una dieta altamente flexible, puesto que vive en ambientes templados con una alta disponibilidad estacional de los recursos (Ménard

*et al.*, 2014). Con el cambio de estación y la disponibilidad de diferentes tipos de alimentos, *Mc. sylvanus* puede pasar por diversas “fases alimentarias”, mayoritariamente insectívora, granívoras o folívora (Ménard, 1985; Ménard y Vallet, 1986; Mehlman, 1988; Ménard y Qarro, 1999; Ménard, 2002). Durante el invierno, los recursos disponibles se limitan principalmente a las hojas de árboles perennes y líquenes (Ménard *et al.*, 2013), aunque los individuos que ocupan zonas antrópicamente alteradas explotan USOs o corteza de cedro, que son recursos alimenticios alternativos que no pueden ser explotados por sus principales competidores (ovejas y cabras) (Lamb *et al.*, 1991).



**Figura 35.** Localización geográfica aproximada de *Mc. sylvanus* en el norte de África. Elaboración propia.

El exceso de pastoreo ha provocado un cambio en la dieta de la especie (Ménard *et al.*, 2014), aunque los alimentos básicos más ingeridos siguen siendo los recursos herbáceos y/o las plántulas de cedro. Durante el verano, con el aumento de la sequía y la reducción de variedad de alimentos, consumen una proporción cada mayor de recursos subterráneos como raíces, hongos, invertebrados subterráneos y semillas (**Figura 36**), llegando a suponer >56% de los recursos consumidos en el bosque de cedro-roble y >34% en el bosque de roble de hoja caduca (Ménard, 1985; Mehlman, 1988; Ménard *et al.*, 2014).

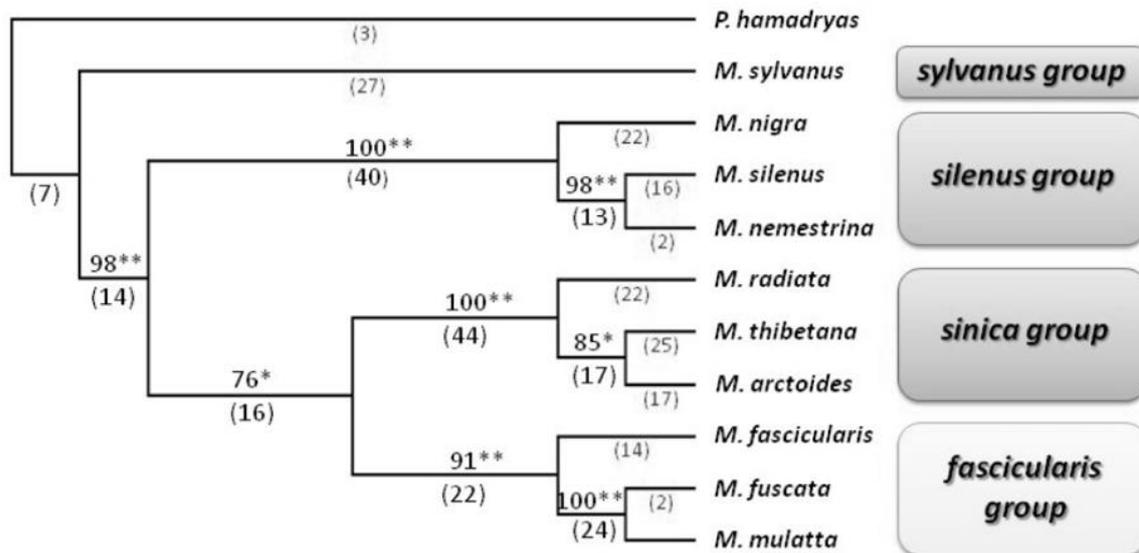


**Figura 36.** Variación en el porcentaje de tiempo gastado en dos poblaciones diferentes de macaco de Berbería (Djurdjura y Aïn Kahla). Invierno: febrero-marzo; Primavera: abril-junio; Verano: julio-agosto. Modificado de Menard *et al.* (2014).

(iii) **Registro fósil:** Se han documentado mandíbulas fragmentarias y dientes en varios yacimientos del Pleistoceno medio y superior del norte de África, como Ain Mefta y Tamar Hat (Argelia) y Ain Brimba (Túnez) (Delson, 1980). En Europa

esta especie tiene un rango cronológico mucho más amplio que en África, reconociéndose tres crono-subespecies: *Mc. sylvanus prisca*, *Mc. sylvanus florentina* y *Mc. sylvanus pliocena* (Delson, 1980), pero la relación entre el material africano y las formas europeas sigue sin estar clara (Jablonski y Frost, 2010). Existe un consenso sobre la atribución a la especie *Mc. sylvanus* de todos los restos fósiles de macacos de alrededor del mediterráneo (Jablonski, 2002; Rook y O'Higgins, 2005).

El macaco de Berbería es considerado como el macaco vivo más primitivo, debido principalmente a su localización, ausencia de sola y la inexistente anatomía reproductiva derivada que caracteriza a las especies asiáticas (Szalay y Delson, 1979; Strasser y Delson, 1987; Morales y Melnick, 1998). Las filogenias moleculares apoyan esta hipótesis, situando a *Mc. sylvanus* como el taxón basal de todas las especies de *Macaca* actuales (**Figura 37**) (Tosi *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2009).



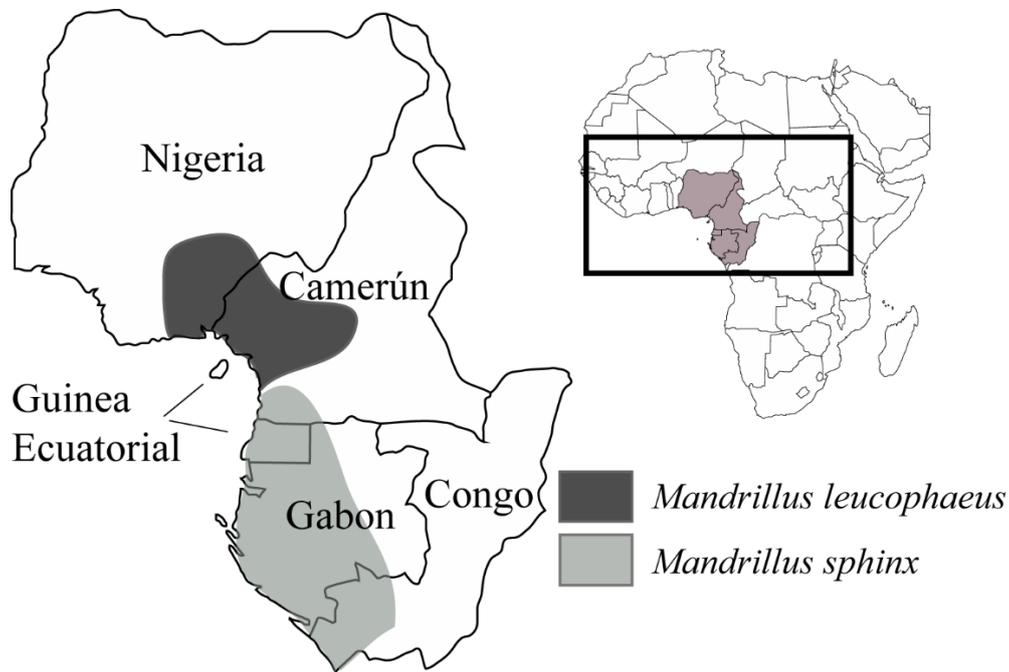
**Figura 37.** Relaciones filogenéticas de macacos derivadas de 358 polimorfismos de inserción de Alu (Li *et al.*, 2009).

#### 1.1.4 Género *Mandrillus* (Ritgen, 1824)

El género *Mandrillus* comprende dos especies, *Mandrillus leucophaeus* (dril) y *Mandrillus sphinx* (mandril). Habitan los bosques de África occidental de Nigeria, Camerún, Congo y Guinea Ecuatorial (**Figura 38**).

(i) **Diagnóstico:** El género *Mandrillus* destaca por un policromismo facial en mandriles y un policromismo perianal en driles y, especialmente, por ser uno de los géneros más dismórficos de la tribu *Papionini* (*M. sphinx*: ♂ 31,60 kg; ♀ 12,90 kg; *M. leucophaeus*: ♂ 20,00 kg, ♀ 12,50 kg).

Debido a la explotación del nicho terrestre, el género muestra diversas adaptaciones al procesado de alimentos duros: arcadas dentales estrechas, grandes sínfisis mandibulares que involucran una alta fuerza aductora y premolares expandidos (Daegling y McGraw, 2007). Debido a la explotación de recursos subterráneos, tienen una potente flexión de la extremidad anterior que les permite excavar raíces y tallos subterráneos enterrados en la hojarasca (Fleagle y McGraw, 2002). Aunque son fundamentalmente cuadrúpedos terrestres, muestran una mayor preferencia arborícola que otros babuinos del mismo tamaño (Llorente Espino, 2019).



**Figura 38.** Localización geográfica aproximada de los diferentes taxones del género *Mandrillus*. Elaboración propia.

### *Mandrillus sphinx* (Linnaeus, 1758)

*Mandrillus sphinx*, conocido como mandril, ocupa pequeñas regiones boscosas de África occidental en las costas del sur de Camerún, Gabón y Congo (**Figura 38**).

(i) **Hábitat:** Aunque suele ocupar los bosques tropicales costeros de África occidental, en ciertas regiones su hábitat puede variar hasta un mosaico de bosque-sabana (Hoshino, 1985; Lahm, 1986; Rogers *et al.*, 1996), lo que significa que puede adaptarse a diversos de hábitats forestales y explotar una amplia gama de alimentos.

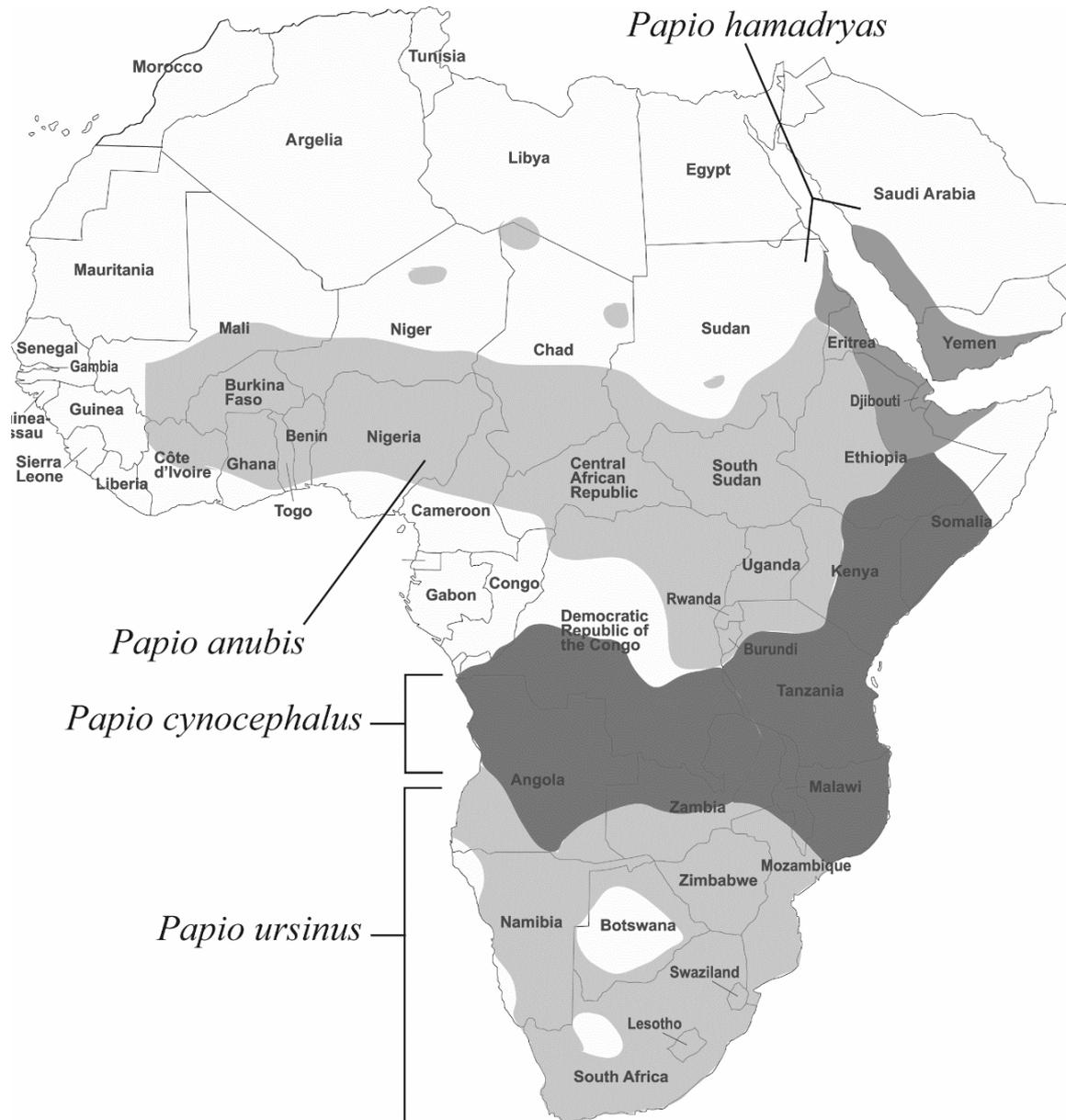
(ii) **Dieta:** Son principalmente frugívoros, aunque cuando la fruta disminuye, el forrajeo de semillas subterráneas constituye una actividad vital (Rogers *et al.*, 1996; Tutin *et al.*, 1997; White, 2007). Sin embargo, también se ha documentado un complemento de la dieta con el consumo de hierbas y recursos leñosos durante las estaciones de escasez (Hoshino, 1985; Tutin *et al.*, 1997).

### 1.1.5 Género *Papio* (Müller, 1773)

El género *Papio* es uno de los cercopitecinos más exitosos y extendidos, llegando a ocupar una gran variedad de hábitats, climas y latitudes en el África subsahariana (**Figura 39**). Las adaptaciones que han facilitado el éxito de los babuinos en un rango tan amplio de hábitats incluyen una dieta altamente omnívora y flexible, una organización social compleja, un alto grado de plasticidad conductual, flexibilidad y variabilidad en los sistemas de apareamiento y una adaptación a la explotación de nichos terrestres, arbóreos (Whiten *et al.*, 1987, 1991; Alberts y Altmann, 2003; Henzi y Barrett, 2003) y antropizados (Forthman Quick y Dement, 1988; Else, 1991).

No existe un consenso sobre el número de especies que existen, aunque está generalmente aceptado la presencia de cinco: *P. papio*, *P. hamadryas*, *P. anubis*, *P. cynocephalus* y *P. ursinus*. No obstante, diversos autores consideran que existen demasiadas similitudes craneodentales para justificar especies separadas (Jolly, 1993; Gilbert *et al.*, 2018). Otros autores defienden la existencia de una sola especie (*Papio hamadryas*) con seis subespecies: *P. h. ursinus*, *P. h. cynocephalus*, *P. h. kindae*, *P. h. anubis*, *P. h. hamadryas* y *P. h. papio* (p. ej. Gilbert *et al.*, 2018); mientras que otros apoyan la existencia de cuatro especies dentro del taxón *Papio*

*cynocephalus*: *P. c. cynocephalus*, *P. c. anubis*, *P. c. papio* y *P. c. ursinus* (Thomington y Groves, 1970).



**Figura 39.** Localización geográfica aproximada de los diferentes taxones del género *Papio* en África. Elaboración propia.

(i) **Diagnóstico:** Se caracterizan por un tamaño corporal de mediano a grande, hocicos alargados –especialmente en los machos–, fuerte toro supraorbital con una glabella prominente, gran dimorfismo sexual premolar-canino y corporal y articulaciones de hombro, codo y cadera adaptadas para la locomoción terrestre.

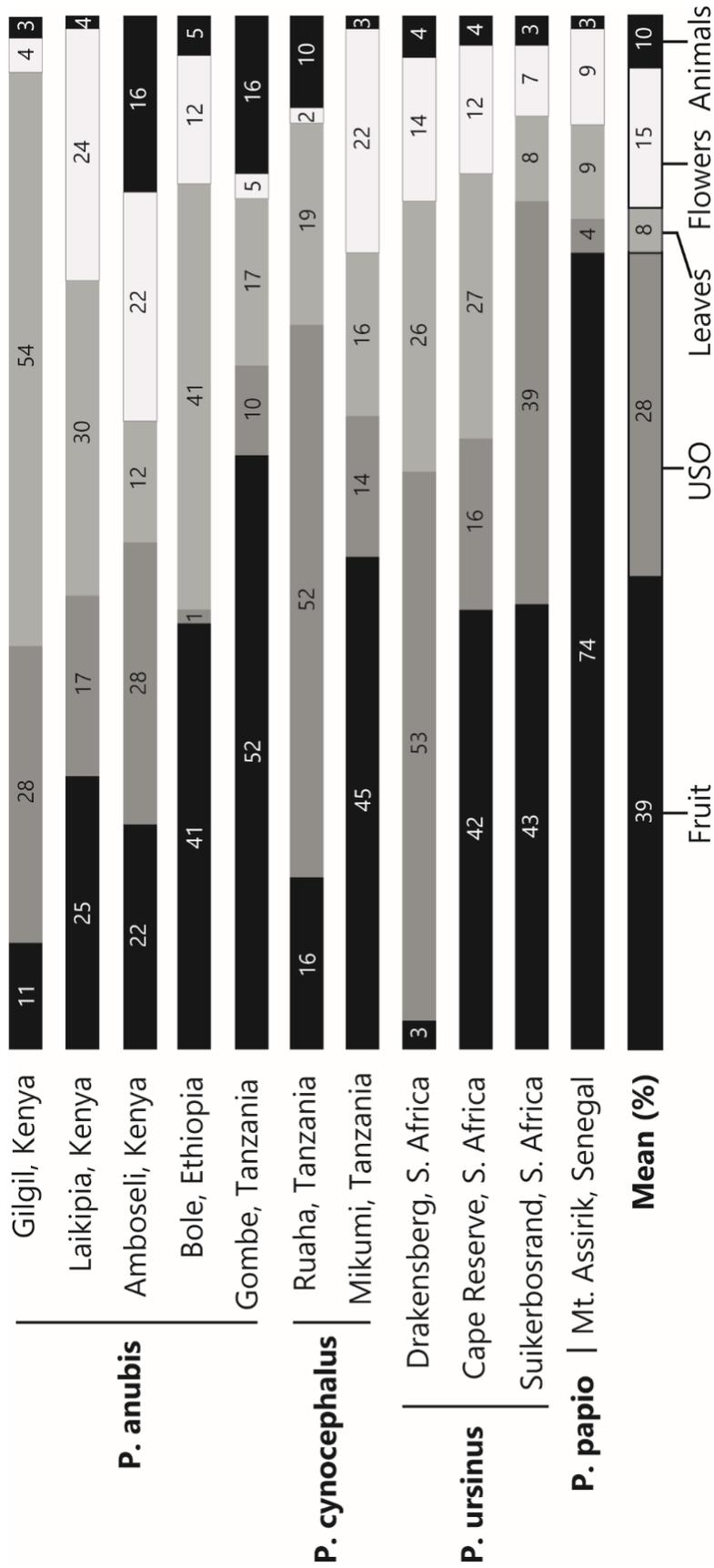
Cada una de las especies reconocidas de *Papio* es fenotípicamente distinta en morfología esquelética, color del pelaje o piel y masa corporal (Jolly, 1993; Zinner *et al.*, 2013; Gilbert *et al.*, 2018; Rogers *et al.*, 2019; Elton y Dunn, 2020). En los babuinos modernos, el tamaño del cráneo varía clinalmente, con individuos más pequeños en África Oriental y Occidental e individuos más grandes en África Central y Meridional (Frost *et al.*, 2003a). También existen diferencias en el pelaje (Jolly, 1993), donde las especies del norte (*P. papio*, *P. hamadryas* y *P. anubis*) tienen una melena ondulada y mechones en las mejillas, en contraste con la melena más recta y sin pelaje facial de las especies del sur (*P. cynocephalus* y *P. ursinus*). Estos datos se encuentran respaldados con las divergencias mitocondriales, donde las divisiones más marcadas se encuentran entre *P. ursinus* y el resto de las especies (Newman *et al.*, 2004; Wildman *et al.*, 2004; Zinner *et al.*, 2013).

(ii) **Dieta:** La caracterización de la dieta de los papiones es extremadamente complicada, debido a que no tienen una especialización alimentaria distinguible. Los recursos alimentarios que consumen abarcan hojas, frutas, semillas, tallos, plántulas, cortezas, raíces, cultivos e incluso basura en las regiones antropizadas (**Figura 40**). Esto se debe, en parte, al amplio rango geográfico que ocupan –desde desiertos hasta selvas tropicales–, especialmente *Papio anubis*, que habita en una amplia franja que discurre de este a oeste y que incluye diversos ecosistemas (**Figura 42**). Las especies que ocupan regiones de sabana o similares, la explotación de recursos herbáceos y arbóreos –particularmente flores y semillas de acacia– juegan un papel importante, con una ingesta que puede alcanzar el 50% del total del tiempo invertido, complementado con diversos alimentos subterráneos (Barton, 1989) (**Figura 40**). No obstante, en ambientes de montaña el caso es el inverso, y los artículos subterráneos representan prácticamente toda la dieta en el invierno (Whiten *et al.*, 1987). Por otro lado, los papiones que viven cerca de asentamientos humanos suelen modificar sus dietas para incluir alimentos de alta calidad procedentes de la agricultura o los vertederos (Altmann y Muruthi, 1988; Forthman Quick y Demment, 1988; Hill, 2000; Kansky y Gaynor, 2000). Sin embargo, y de manera general, la explotación del nicho herbáceo es especialmente importante en los papiones y para evitar la competencia directa con los ungulados explotan recursos arbóreos,

extendiendo su rango alimenticio con el consumo de hojas, flores, frutas, huevos y exudado. La explotación de una gran variedad de fuentes de alimentos ocasiona que los babuinos puedan hacer frente a la estacionalidad y evita que tengan que migrar, como hacen los ungulados (Norton *et al.*, 1987; Altmann y Muruthi, 1988).

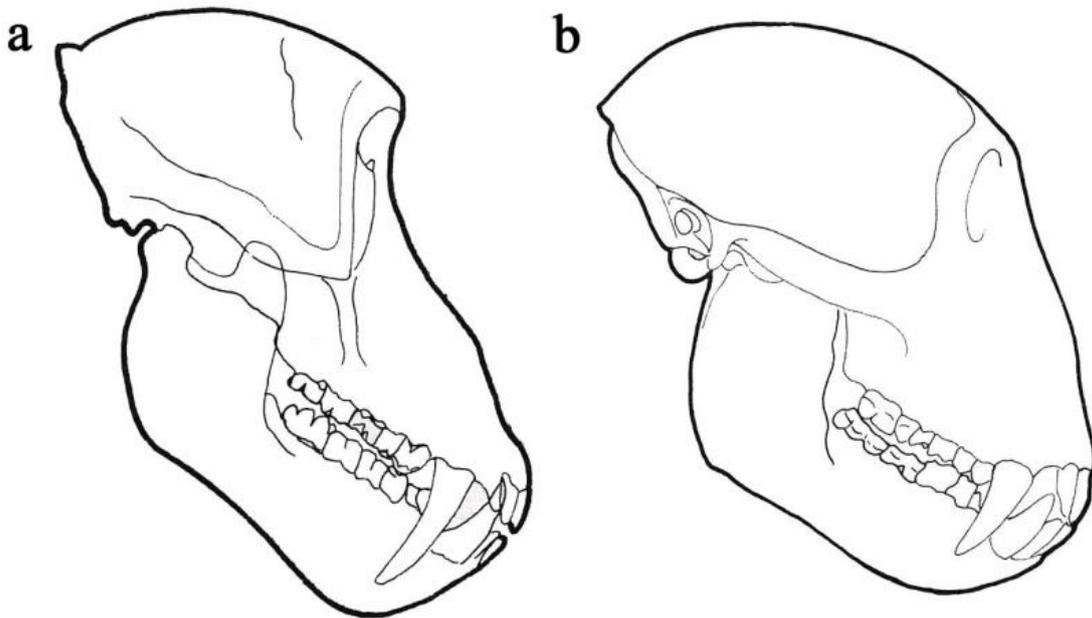
**(iii) Registro fósil:** El género *Papio* aparece durante el Plioceno tardío en Sudáfrica, posiblemente a causa de una radiación de individuos del género *Parapapio* procedentes de África del Este (Newman *et al.*, 2004; Wildman *et al.*, 2004; Gilbert *et al.*, 2018). Esta teoría se encuentra sustentada por la inexistencia de individuos del género *Papio* en África Oriental y Nororiental hasta el Pleistoceno medio (Jablonski *et al.*, 2008; Jablonski y Leakey, 2008). Los datos moleculares proponen una diversificación que comienza alrededor de los 2,2 Ma (Roos *et al.*, 2019).

Con la llegada del Pleistoceno, *Papio* reemplaza al género *Theropithecus* como el cercopitecino más abundante del continente africano (*cf. 1.4.3 Radiación de los Papionini en África Oriental y 1.4.4 Radiación de los Papionini en África del Sur*). Se hipotetiza que una competencia indirecta debido a la flexibilidad ecológica y conductual de *Papio* es la causa más probable del declive del género *Theropithecus* (Jablonski, 2002; Elton, 2007). La mayor parte de la evidencia fósil atribuida al género *Papio* proviene de Sudáfrica, aunque la designación de especies sigue estando poco clara, debido a la ausencia de autapomorfías claras entre los molares de *Papio* y *Parapapio* (Freedman, 1957; McKee, 1993a,b; Heaton, 2006). De hecho, numerosos individuos clásicamente asignados al género *Papio* durante el siglo pasado, han sido reasignados a otros géneros como *Parapapio*, *Theropithecus*, *Soromandrillus* o *Gorgopithecus* (Szalay y Delson, 1979; Eck y Jablonski, 1984, 1987; Delson y Dean, 1993; Jablonski, 2002; Jablonski y Frost, 2010; Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2016). La única diferencia cuantitativa que distingue a *Papio* de *Parapapio* es una marcada caída anteorbital cerca de la glabella, que produce un hocico aplanado dorsalmente que se inclina gradualmente hacia la región alveolar y por la presencia de crestas maxilares marcadas en los machos (Heaton, 2006) (**Figura 41a**).



**Figura 40.** Variaciones locales de las estrategias tróficas del género *Papio*. Modificado de Whiten *et al.* (1991).

Actualmente existen, al menos, tres formas extintas de *Papio* en Sudáfrica: *Papio robinsoni*, la especie fósil más grande del género, y dos especies de cuerpo pequeño *Papio izodi* y *Papio angusticeps* (Gear, 1926; Broom, 1940; Freedman, 1957, 1961, 1965; Delson, 1984; McKee, 1993a; McKee y Keyser, 1994). Sin embargo, debido a la variabilidad mostrada por las especies actuales, hay autores que consideran que las especies extintas de *Papio* de cuerpo pequeño –*P. izodi* y *P. angusticeps*– pueden ser un taxón variable con múltiples subespecies. Szalay y Delson (1979), Jablonski (2002) y Gilbert (2008) reconocen únicamente a *Papio izodi* y tres subespecies –*P. i. izodi*, *P. i. wellsi* y *P. i. angusticeps*– y a *P. robinsoni* como una subespecie de los *P. hamadryas* actuales (*P.h. robinsoni*). Dejando de lado las controversias taxonómicas, para este trabajo se han considerado las clasificaciones originales a nivel de especie.

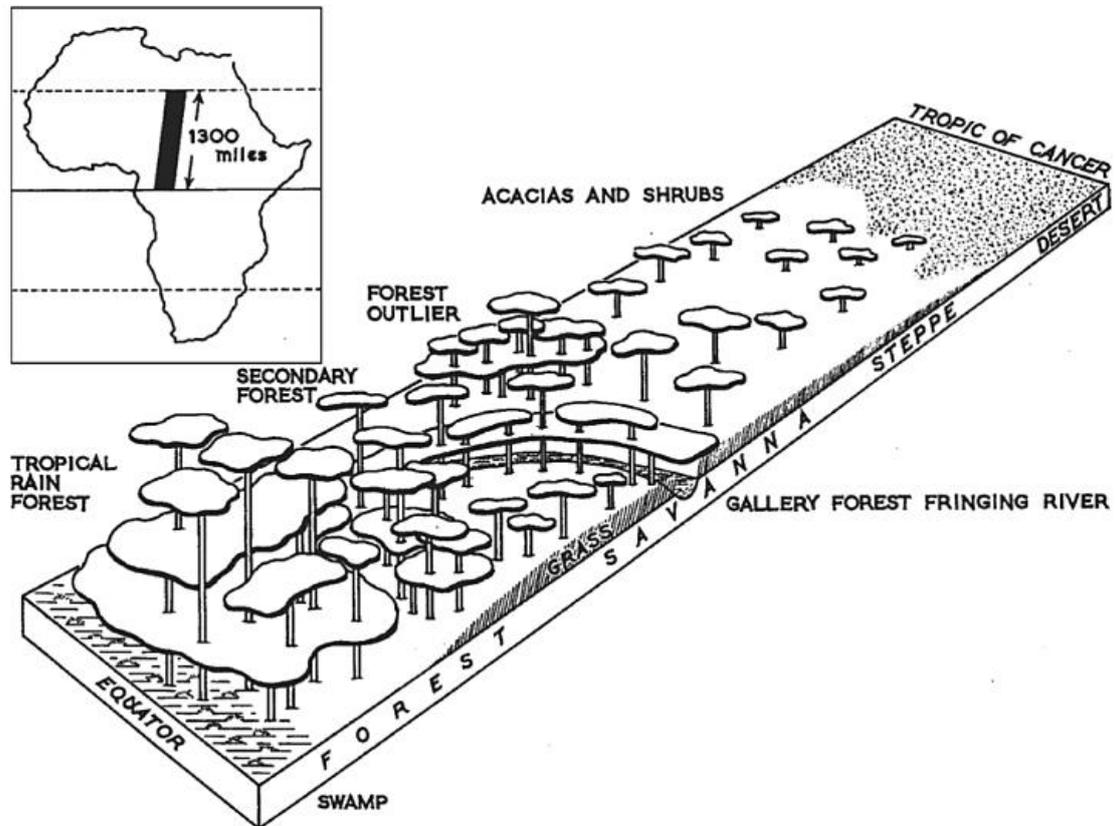


**Figura 41.** Diferencias en norma lateral de (a) *Papio* y (b) *Parapapio*. Los cráneos no están a la misma escala. Modificado de Heaton (2006).

### ***Papio anubis*** (Lesson, 1827)

*Papio anubis*, conocido como papión oliva o papión/babuino de Anubis, ocupa el mayor rango geográfico dentro de los papiones, una amplia franja que recorre la región central de África de este a oeste (**Figura 39**).

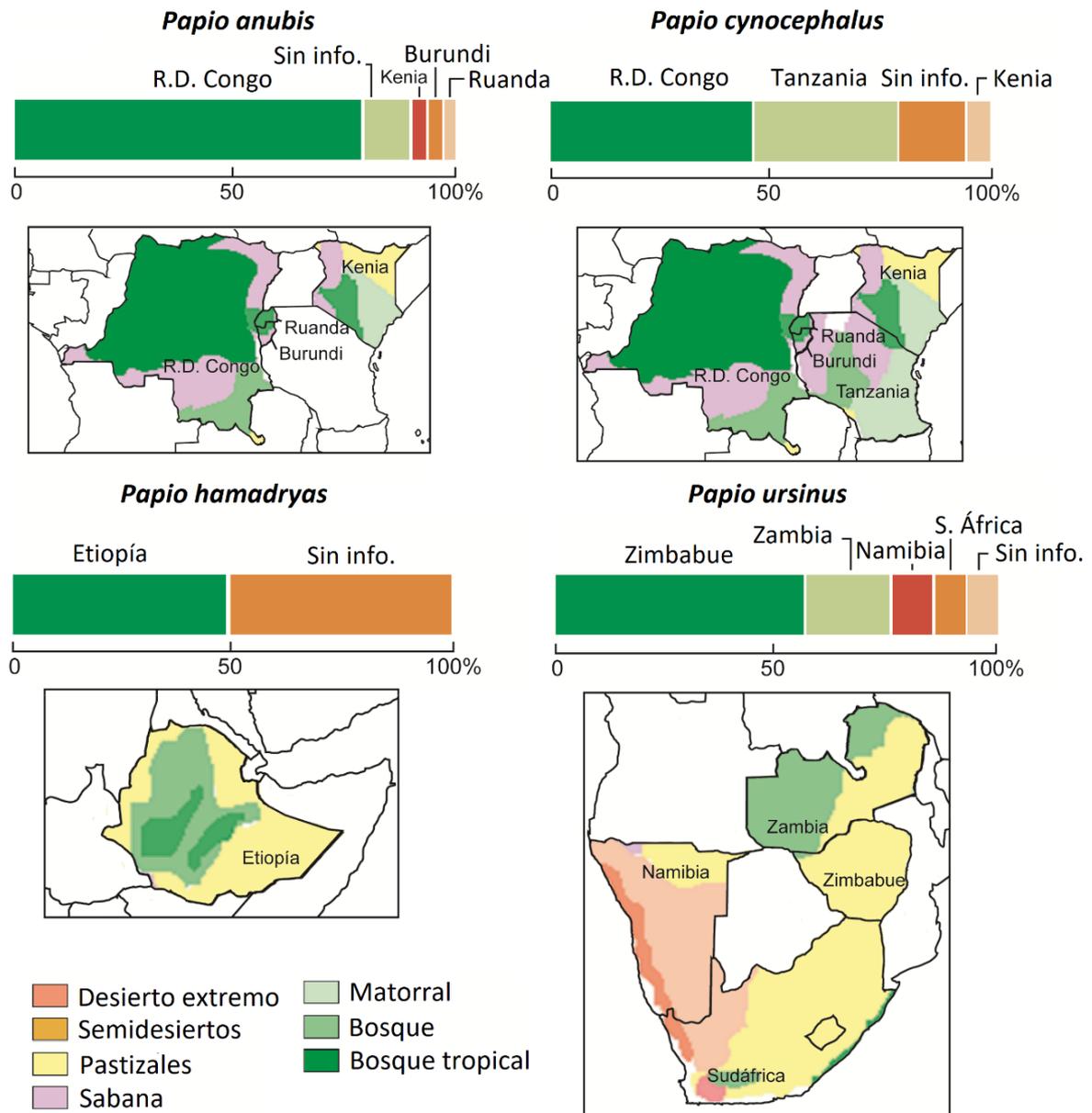
(i) **Hábitat:** La amplia región que ocupa *P. anubis* (desde el Ecuador hasta el Trópico de Cáncer) es precisamente la franja con mayor variabilidad de ambientes en África (**Figura 42**), lo que ocasiona que esta especie tenga múltiples respuestas alimenticias según el nicho que ocupe (**Figuras 40 | 42**).



**Figura 42.** Variabilidad de ecosistemas desde el Ecuador hasta el Trópico de Cáncer y que coincide con la región de ocupación de *P. anubis* (Napier y Napier, 1994).

La teoría actual sobre los efectos estacionales en relación con las estrategias de forrajeo se suele centrar en los primates que viven en regiones ecuatoriales, donde los patrones estacionales difieren considerablemente de las regiones templadas. Las regiones tropicales experimentan poca variación en la duración del día y la temperatura, y las estaciones generalmente se definen como húmedas o secas, ya que la cantidad de precipitaciones varía más que la temperatura promedio. En contraste, las regiones templadas son más variables según la temporada, con tem-

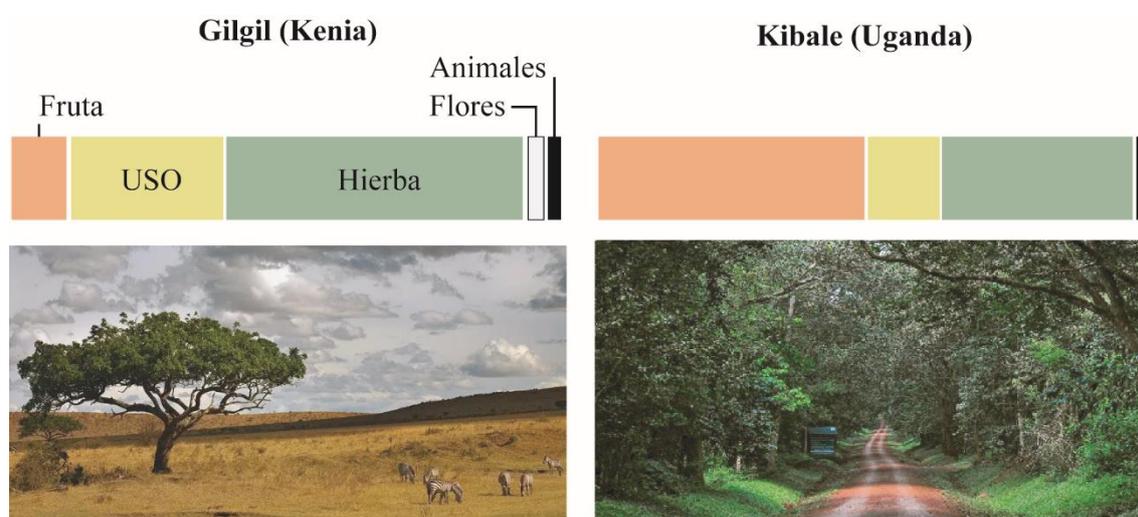
peraturas y horas de luz en extremos opuestos en invierno y verano. Como resultado, los babuinos que viven en latitudes meridionales enfrentan restricciones estacionales muy diferentes en comparación con aquellos que lo hacen en zonas ecuatoriales (Post, 1981; Foley, 1987; Dunbar, 1988, 1992; Bronikowski y Altmann, 1996; Alberts *et al.*, 2005) (**Figuras 40 | 43**).



**Figura 43.** Proporción y localización de la muestra de todas las especies de *Papio* trabajada en este estudio. El mapa indica el ecosistema de cada región de procedencia de los individuos. Datos ecológicos extraídos de Sayre *et al.* (2013).

La mayor parte de la investigación sobre *P. anubis* se ha centrado en las poblaciones que habitan en sabana (Rowell, 1969; Okecha y Newton-Fisher, 2006; Paterson, 2006; Ross *et al.*, 2011). Sin embargo, aproximadamente el 80% de la muestra de *P. anubis* estudiada en esta tesis procede de R.D. Congo, y sólo algunos ejemplares proceden de Kenia, Burundi y Ruanda (**Figura 43**). Estas regiones contemplan ecosistemas diferenciados, especialmente el de R.D. Congo respecto a Kenia. La R.D. Congo se caracteriza por ser una región con diferentes ecosistemas, que abarca tanto bosque tropical en la zona centro-occidental, como sabana en la franja oriental y sur y pastizales al sur. La gran mayoría de individuos de *P. anubis* de R.D. Congo proceden de localidades de sabana, aunque debido a la cercanía de los pastizales y bosques cabe suponer que los individuos de este trabajo pudieron tener acceso a una variabilidad de alimentos más amplia y menos estacional que los procedentes de la sabana de Kenia.

(ii) **Dieta:** *Papio anubis* ha sido exhaustivamente estudiado en dos regiones con ambientes claramente diferenciados. Los papiones que habitan en pastizales como los de Gilgil (Kenia) gastaban más de la mitad del tiempo de alimentación en el consumo de hierba, semillas y cormos (Harding, 1976); mientras que los papiones que habitan bosques de galería en Bole Valley (Etiopía) son clasificados como frugívoros y comedores de hierba (Dunbar y Dunbar, 1974) (**Figura 44**).



**Figura 44.** Diferencias entre las proporciones de alimentos consumidos por las poblaciones de sabana (Gilgil) y las de bosque (Kibale). Datos de Whiten *et al.* (1991).

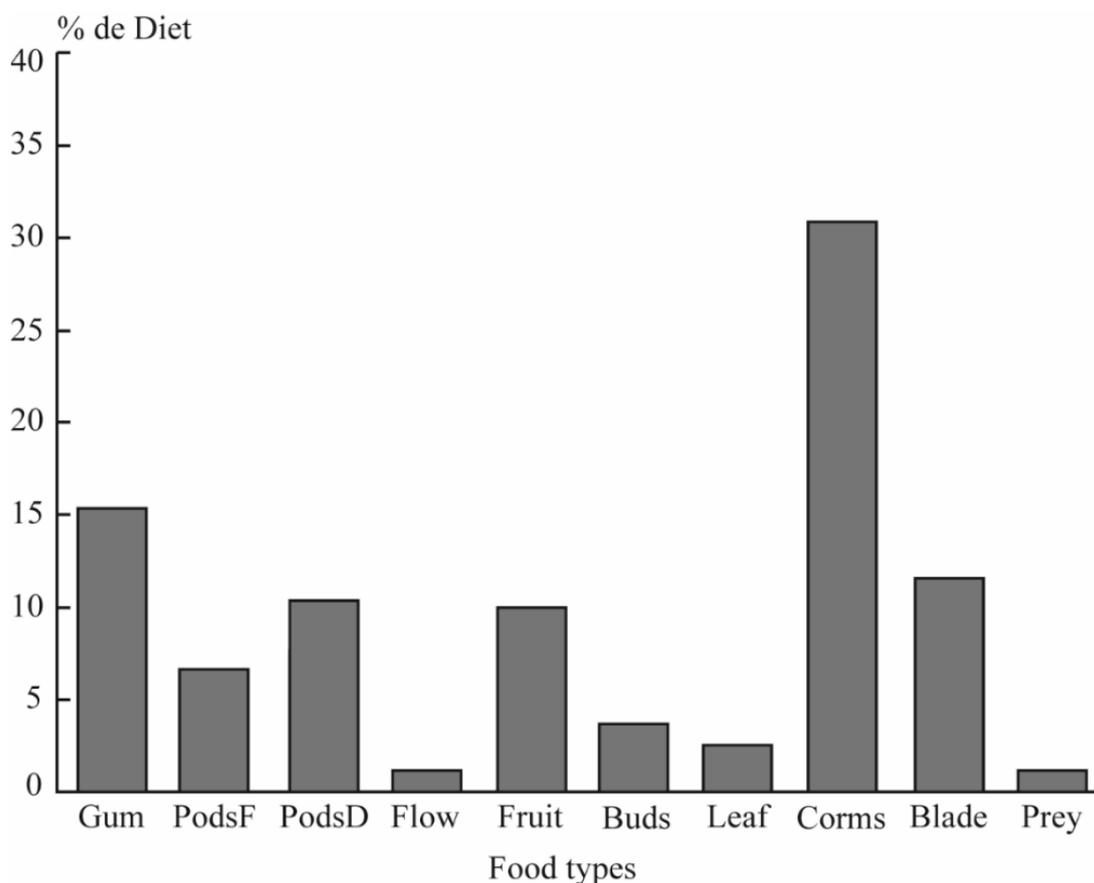
Los trabajos realizados con las poblaciones de *P. anubis* del Parque Nacional de Kibale (Uganda), que viven en las regiones más cerradas y similares a las condiciones esperadas en R.D. Congo, mostraron una dieta más frugívora que la esperada para esta especie en entornos de sabana. Un 46% de los alimentos consumidos eran fruta, con importante presencia de hierba (33%), tubérculos (7%), hojas (7%), semillas (4%), insectos (1%), setas (1%) y corteza, gomas y arena (1%) (Johnson *et al.*, 2012). Otras poblaciones de *P. anubis* de zonas boscosas, como las comunidades del bosque Budongo (Uganda), mostraron un patrón muy similar al anterior: la mayor parte del tiempo consumieron frutas (34%) y semillas (13%), el resto de la alimentación se basó en plantas, cortezas, raíces o cultivos agrícolas (Okecha y Newton-Fisher, 2006).

### ***Papio cynocephalus*** (Linnaeus, 1766)

*Papio cynocephalus*, conocido como papión/babuino amarillo o de Amboseli, ocupa hábitats costeros, tierras bajas, montañas y bosques de la costa este y África central (Gartlan y Brain, 1968; Altmann y Altmann, 1970) (**Figura 39**).

**(i) Hábitat:** Del mismo modo que ocurre con otros papiones, el rango de dispersión de *P. cynocephalus* abarca diversos biotipos, desde regiones áridas de sabana hasta bosques de montaña. La mayor parte de los individuos trabajados en esta tesis proceden de R.D. Congo, con un ecosistema mayoritariamente subhúmedo, y Tanzania y Kenia, con ecosistemas más áridos y semiáridos (**Figura 43**). Las regiones áridas que ocupan, como el Parque Nacional de Amboseli (Kenia), se caracterizan por una sabana semiárida dominada por pastizales. Aunque la pluviosidad es baja, durante los meses de lluvias (noviembre-mayo) los pozos de agua permanentes y otras depresiones están rodeados por arboledas de acacia relativamente densas (Altmann y Altmann, 1970). Por el contrario, los papiones de Amboseli que viven en regiones más boscosas, como los de Parque Nacional Mikumi (Tanzania), habitan en un mosaico de bosques ribereños y praderas abiertas que se inundan estacionalmente (Norton *et al.*, 1987).

(ii) **Dieta:** Los estudios sobre la variabilidad de alimentos consumidos abarca más de 30 especies vegetales, aunque más del 60% del tiempo consumen recursos procedentes de la *Acacia xanthophloea* y otros recursos herbáceos (**Figura 45**) (Post, 1982). El pasto, los juncos y los cormos son los alimentos principales (Altmann y Altmann, 1970; Harding, 1976; Rose, 1976), únicamente un mes al año los tallos no son el alimento mayoritario y la fruta pasa a ser el alimento más abundante (Post, 1982). La dependencia de la acacia es vital, puesto que no sólo les provee de protección durante la noche (Altmann y Altmann, 1970; Altmann, 1974), sino que explotan su sabia, que constituye el segundo alimento más consumido (Hausfater y Bearce, 1976; Post, 1982).



**Figura 45.** Porcentaje de tiempo gastado consumiendo cada uno de los diez tipos de alimentos. Abreviaturas: *PodsF* (*fresh pods*) vainas frescas; *PodsD* (*dried pods*) vainas secas; *Flow.* (*flowers*) flores; *Blade*, incluye hierba y hojas de juncia.

Modificado de Post (1982).

Los papiones de Amboseli parecen ser los únicos cercopitecinos que presentan una fuerte dependencia de este tipo de alimento, que constituye una parte importante de la dieta de varios prosimios y calitricidos (Post, 1982). La dependencia de la sabia es tan importante, que se ha llegado a considerar que la distribución de las fuentes de sabia puede ser un determinante clave en los patrones de distribución de esta especie (Post, 1978). Las presas, incluidos los vertebrados e invertebrados (principalmente saltamontes), representan poco más del 1% del tiempo de alimentación. También consumen semillas, lo que les proporciona un suministro estable de alimentos durante todo el año (Post, 1982).

***Papio hamadryas*** (Linnaeus, 1758)

*Papio hamadryas*, conocido como papión/babuino sagrado, se localiza en los semidesiertos y sabanas de Egipto, Sudán, Eritrea, Etiopía, Somalia y la costa oeste de la Península arábiga (**Figura 39**).

(i) **Hábitat:** La mayoría de las áreas de ocupación están dominadas por matorrales semidesérticos o bosques de acacias (Swedell, 2006). En algunas áreas de su distribución, en particular el norte de Etiopía y Eritrea, pueden ocupar una gama más amplia de hábitats, incluidos los bosques y bosques cerrados (Zinner *et al.*, 2001) (**Figura 43**).

(ii) **Dieta:** La dieta de las comunidades de papiones de Filoha (Etiopía) muestra que los dos principales alimentos son la *Hyphaene hebaica* y la *Acacia Senegal*. Estas son las únicas especies que se encuentran recurrentemente en la dieta durante todos los meses del año, aunque también se ha documentado el consumo de flores, hojas, semillas y una amplia gama de plantas semidesérticas, invertebrados y pequeños mamíferos (DeVore y Hall, 1965; Altmann y Altmann, 1970; Al-Safadi, 1994; Swedell, 2006; Swedell *et al.*, 2007).

***Papio ursinus*** (Kerr, 1792)

*Papio ursinus*, conocido como papión/babuino Chacma o papión negro, habita las regiones rocosas desde África meridional al sur de África (**Figura 39**).

(i) **Hábitat:** El extremo sur de África se caracteriza por ecosistemas que van desde los pastizales hasta los desiertos, dependiendo de la región (**Figura 43**). Estas zonas se caracterizan por una estacionalidad extrema, con un invierno frío de pluviosidad alta y veranos extremadamente calurosos y secos (van Doorn *et al.*, 2010).

(ii) **Dieta:** Los alimentos preferidos son las frutas y semillas. Sin embargo, debido a la escasez de éstos durante el invierno se ha observado que ingieren con frecuencia tubérculos, bulbos y raíces subterráneas (Whiten *et al.*, 1987, 1991; Byrne *et al.*, 1993; Hill y Dunbar, 2002). De hecho, en ciertos grupos, la recolección de alimentos subterráneos puede representar más del 90% de la alimentación durante la estación seca (Whiten *et al.*, 1987).

(iii) **Registro fósil:** Pese a que no existe material fósil clasificado como *P. ursinus*, los análisis moleculares sugieren que los papiones que ocupan Sudáfrica son los más diversos genéticamente, lo que podría implicar que este taxón sea el más antiguo y basal del género *Papio* actual (Newman *et al.*, 2004; Gilbert, 2008).

***Papio angusticeps*** † (Broom, 1940)

(i) **Localización:** Fue definido en base a un cráneo parcial y material fragmentario de Kromdraai A por Broom (1940), quien originalmente lo describió como una nueva especie de *Parapapio*. Posteriormente, Freedman (1957) reclasificó el material tipo como *Papio*, junto con especímenes adicionales de Kromdraai, Cooper's y Minaar's Cave, debido a la clara presencia de una caída anteorbital y la morfología del hocico (**Figura 41**). Actualmente *P. angusticeps* se ha documentado en Kromdraai A y B, Cooper's Cave, Haasgat, Gladysvale y Malapa (Freedman, 1957; Szalay y Delson, 1979; Delson, 1984, 1988; McKee y Keyser, 1994; McKee *et al.*, 1995; Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2015a).

Existe cierto consenso sobre la asignación del taxón al género *Papio*, aunque hay debate sobre su reasignación al taxón *P. izodi* (Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002; Heaton, 2006; Gilbert, 2008; Jablonski y Frost, 2010), pese a que la mayoría de los autores lo sigan clasificando como una especie independiente (Delson, 1984, 1988; McKee, 1993a,b; Williams *et al.*, 2012; Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2015b) o incluso una subespecie de *P. hamadryas* (Delson, 1984, 1988; Frost, 2007). Algunos trabajos han considerado a *P. angusticeps* y *P. robinsoni* como subespecies de las especies vivas, afirmando que ambos podrían representar la primera aparición de las formas modernas (Szalay y Delson, 1979; Delson, 1988a; Frost, 2007; Gilbert *et al.*, 2015b).

**(ii) Diagnóstico:** Morfológicamente *P. angusticeps* es extremadamente similar a los babuinos modernos (Szalay y Delson, 1979; Delson, 1988a; Frost, 2007; Gilbert *et al.*, 2015b). Posee una caída anteorbital (**Figura 41**), fosas maxilares de moderadas a profundas, crestas maxilares en ambos sexos, hocico largo y estrecho, región malar relativamente alta, una glabella y toro supraorbital prominente con surco postglabellar moderado, líneas temporales marcadas y líneas nucales robustas (Freedman, 1957; Delson, 1984, 1988; McKee, 1993; Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2015b).

#### ***Papio izodi* †** (Gear, 1926)

**(i) Localización:** *Papio izodi* fue definido por Gear (1926) según el material de Taung, representado por el holotipo TP 7 (anteriormente AD 992) (Gear, 1926; Freedman, 1957; Szalay y Delson, 1979; Delson, 1984, 1988; Gilbert, 2013). Actualmente, *P. izodi* se ha documentado también en los Mbs. 2 y 4 de Sterkfontein (Freedman, 1965; Eisenhart, 1974; Delson, 1984, 1988; McKee, 1993a,b; Pickering *et al.*, 2004; Heaton, 2006; Gilbert, 2013). Gilbert (2013) sugirió que *P. izodi* de Taung y Sterkfontein conservan muchas características plesiomórficas que pueden requerir una reasignación taxonómica a un género distinto de *Papio*.

**(ii) Diagnóstico:** En relación con otros taxones de *Papio*, *P. izodi* es de tamaño pequeño-mediano y muestra molares y órbitas grandes en relación con el tamaño

craneal, un hocico relativamente corto y ancho, un neurocráneo relativamente corto dorsoventralmente, así como una región malar corta dorsoventralmente (Freedman, 1957; Delson, 1988a; McKee, 1993a,b; Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2015b). Además, a diferencia de los actuales papiones, este taxón muestra fosas maxilares poco profundas y situadas sobre los agujeros infraorbitales, una caída anteorbital variable, fosa del cuerpo mandibular ausente y poco desarrollo de las crestas maxilares en ambos sexos (Freedman, 1957; Delson, 1988a; McKee, 1993a,b; Heaton, 2006; Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2015, 2018). Por el contrario, al igual que otras especies de *Papio*, los especímenes de *P. izodi* exhiben una glabella prominente y un surco ofriónico (depresión postglabellar) moderado, líneas temporales y nucales prominentes (Freedman, 1957; Gilbert, 2007, 2013). Debido a la presencia de caracteres primitivos, *Papio izodi* ha sido propuesto como taxon basal del género *Papio* (Jablonski y Frost, 2010; Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2018).

***Papio robinsoni* †** (Freedman, 1957)

(i) **Localización:** Definido por Freedman (1957) según una gran serie de cráneos y mandíbulas muy fragmentarios de Swartkrans, Swartkrans II, Cooper, Kromdraai, Bolt's Farm, Gladysvale y Skurweberg. Actualmente también se ha descrito en Cooper's A y el Mb. 4 de Sterkfontein (Eisenhart, 1974; Szalay y Delson, 1979; Delson, 1984, 1988; McKee *et al.*, 1995; Keyser, 2000; Adams *et al.*, 2016).

(ii) **Diagnóstico:** *Papio robinsoni* se caracteriza por un tamaño grande, similar a los modernos *P. ursinus* y *P. anubis*, hocico dorsalmente aplanado y relativamente más corto, P<sub>4</sub> relativamente grande, crestas maxilares más redondas y de profundidad moderada, región glabellar prominente, líneas nucales y temporales marcadas y depresión ofriónica presente (Freedman, 1957; Gilbert, 2007, 2013). Algunos autores (Szalay y Delson, 1979, Delson, 1984, 1988) han argumentado que las características distintivas mostradas por *P. robinsoni* se pueden encontrar en la especie moderna de *P. hamadryas*, por lo que en algunos trabajos es sido clasificado

como *P. hamadryas robinsoni* (Frost, 2007; Williams *et al.*, 2012; Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2018).

#### 1.1.6 Género *Theropithecus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1843)

El género *Theropithecus*, anteriormente clasificado como *Simnopithecus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1843), está actualmente formado por una única especie, *T. gelada*. Sin embargo, durante el Plio-Pleistoceno fue el género más exitoso y ampliamente distribuido, tanto en África como fuera de ella (*cf. 1.4.3 Radiación de los Papionini en África Oriental*). Se han documentado individuos del género *Theropithecus* en diversos yacimientos fuera de África: Cueva Victoria en España (Gibert *et al.*, 1995; Ferràndez-Cañadell *et al.*, 2014; Martínez *et al.*, 2020), Ubeidiya en Israel (Belmaker, 2010), Mirzapur en India (Gupta, 1977; Gupta y Sahni, 1981; Delson, 1993; Delson y Dean, 1993; Gibert *et al.*, 1995; Belmaker, 2002) y, tentativamente, en Italia (Rook *et al.*, 2004).

**(i) Diagnóstico:** Se caracteriza y distingue de otros representantes de la tribu *Papionini* por un tamaño grande (♂ 19 kg; ♀ 11,7 kg), marcado dimorfismo sexual, molares de coronas y cúspides altas con fóveas profundas y pronunciadas (Jolly, 1972; Szalay y Delson, 1979; Eck y Jablonski, 1987). La mayoría de las especies presentan una unión anterior de líneas temporales y cresta sagital, un alto índice de oponibilidad digital debido a un pulgar alargado y dedo índice acortado, así como otras características poscraneales relacionadas con la vida terrestre (Jolly, 1972; Delson, 1993; Jablonski, 1993, 2002; Jablonski *et al.*, 2008; Beaudet *et al.*, 2016).

Los análisis que integran datos morfológicos y moleculares sugieren que *Theropithecus* podría ser el miembro basal del clado *Lophocebus-Papio-Theropithecus* (*cf. 1.4.2 Datos moleculares de la tribu Papionini*), que divergió entre los ca. 4,2-4,5 Ma (Frost, 2001; Jablonski *et al.*, 2008; Perelman *et al.*, 2011; Gilbert, 2013; Frost *et al.*, 2014; Guevara y Steiper, 2014; Pugh y Gilbert, 2018).

(ii) **Registro fósil:** El género *Theropithecus* se puede dividir en dos linajes geográficos distintos: *T. (Omopithecus)* y *T. (Theropithecus)* (p. ej. Delson, 1993; Jablonski, 2002):

*T. (Omopithecus)* incluye a las especies fósiles de África Oriental, específicamente a los de la cuenca del Turkana y Chemeron (Leakey, 1993): *T. brumpti*, *T. baringensis* y *T. quadratiostris* (Jablonski, 2002). De estas especies no hay evidencia de dispersión fuera de África meridional y Oriental (Jablonski, 1994).

*T. (Theropithecus)* está mucho más extendido e incluye al actual *T. gelada*, *T. darti* (documentado en el este y sur de África) y *T. oswaldi* (documentado del norte, este y sur de África y Eurasia) (Jablonski, 2002).

En concreto, *Theropithecus oswaldi* fue la especie más exitosa y que dominó el registro fósil de primates en varios yacimientos del Pleistoceno de África Oriental (Delson *et al.*, 1993; Leakey, 1993; Jablonski, 2002), pero está pobremente representado en el sur de África. Las localidades de África del Este están bien estudiadas y han arrojado la mayoría de la evidencia sobre paleobiología de *Theropithecus*, lo que lleva a interpretaciones potencialmente sesgadas sobre la ecología del género. Al contrario, las comunidades de primates de África del sur están dominadas por *Parapapio* durante el Plioceno y por *Papio* en el Pleistoceno, ninguna de las cuales tiene un buen registro fósil en África Oriental (Szalay y Delson, 1979; Benefit, 1999; Jablonski, 2002; Elton, 2007) (*cf.* 4.3 *Yacimientos de Sudáfrica*).

Esta dispersión diferencial podría deberse a un sesgo tafonómico, pero también podría reflejar la ecología de las comunidades de primates. Es probable que las comunidades de *Theropithecus* que llegaron al sur de África tuvieran que competir con cercopitecinos del género *Parapapio* y con colobinos como *Cer. williamsi* —que ya se encontraban bien establecidos en la región— o, incluso, con ungulados u *Homo*, provocando que nunca alcanzara las altas densidades de ocupación observadas en África Oriental (Hughes *et al.*, 2008).

Puesto que *Theropithecus* y *Homo spp.* han coincidido en algunos depósitos, Foley (1993) y Shipman *et al.* (1981) plantean la posibilidad de cierta competencia por los recursos tróficos, ya que pudieron estar sujetos a las mismas presiones ambientales (Elton, 2006). Aunque la biología y el comportamiento de *Homo* y *Theropithecus* son diferentes, existen varias características convergentes (Foley, 1993; Elton, 2000, 2006), como una masa corporal similar y la explotación del nicho terrestre, que podrían haber influido en la ocupación del hábitat y las presiones alimenticias.

### *Theropithecus gelada* (Rüppell, 1835)

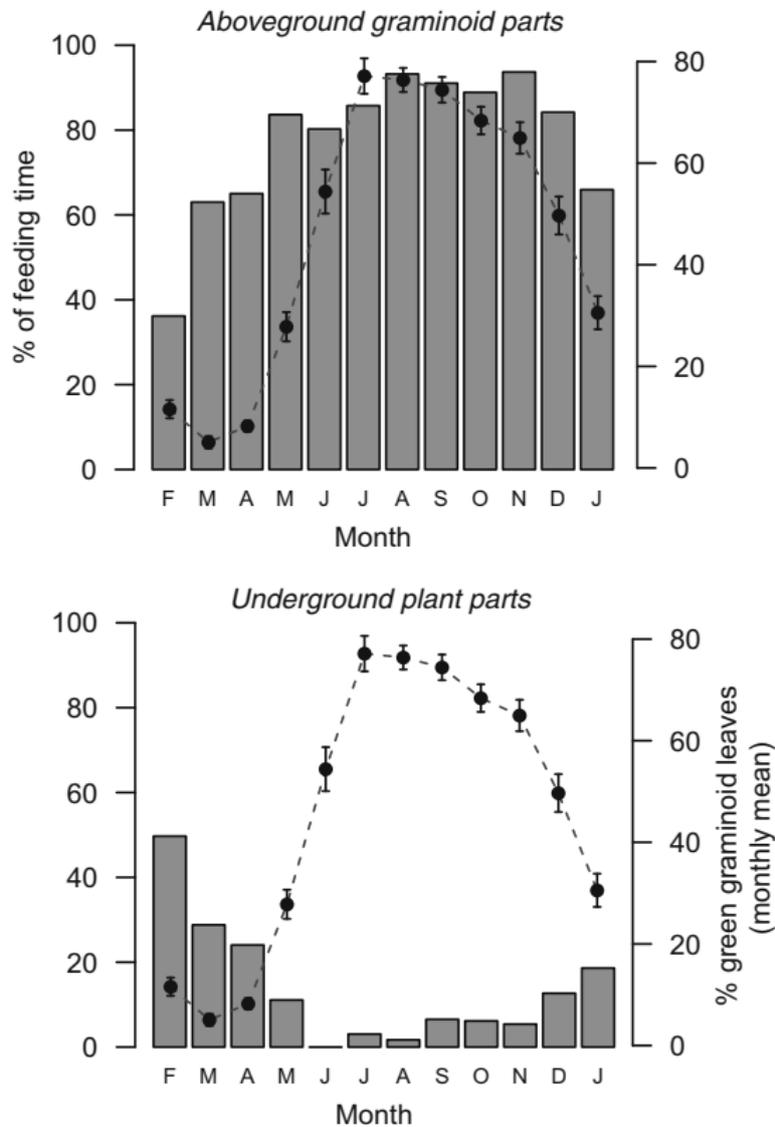
*T. gelada*, conocido como babuino Gelada, ocupa una restringida área en las regiones montañosas de Etiopía, conocidas como Simien Mountain (**Figura 46**).



**Figura 46.** Rango geográfico de ocupación de *Theropithecus gelada* en Etiopía.  
Elaboración propia.

(i) **Hábitat:** Las comunidades de geladas suelen estar relegadas a tierras altas, por encima de los 3.000 m. Estas regiones se caracterizan por pastizales dominados por diversas especies de plantas gramíneas (p. ej. Fashing *et al.*, 2014).

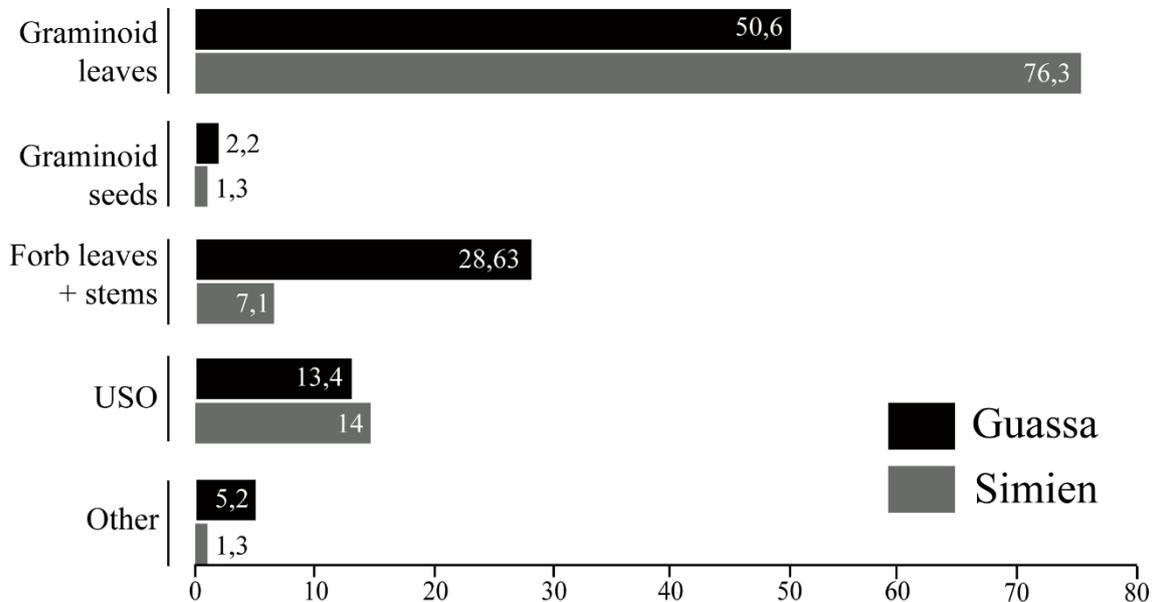
(ii) **Dieta:** En general, consume principalmente gramíneas y otras partes de plantas gramínoideas (p. ej. Dunbar y Dunbar, 1974; Dunbar, 1983; Fashing *et al.*, 2014), aunque durante épocas de baja disponibilidad de herbáceas suelen consumir alimentos subterráneos (Dunbar, 1977; Iwamoto, 1979; Hunter, 2001; Fashing *et al.*, 2014) (**Figuras 47 | 48**).



**Figura 47.** Registro de alimentación mensual de comunidades de geladas en Simien Mountain (Etiopía). Registros recogidos entre febrero de 2015 y enero de 2016 para gramíneas y órganos de almacenamiento subterráneo. Las barras muestran el porcentaje del tiempo de alimentación. Modificado de Jarvey *et al.* (2018).

Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre la alimentación de los gelada se han realizado en el Parque Nacional de las Montañas Simien (N Etiopía), un

hábitat que está altamente perturbado por la agricultura y el pastoreo (p. ej. Dunbar, 1977; Iwamoto, 1979; Hunter, 2001; Ejigu y Bekele, 2014; Woldegeorgis y Bekele, 2015; Jarvey *et al.*, 2018). Debido a ello, la dieta de los geladas se ha caracterizado tradicionalmente como graminívora y especialmente simple en cuanto a su variabilidad (Dunbar y Dunbar, 1974; Dunbar y Bose, 1991; Jablonski, 1994; Swedell, 2011; Cerling *et al.*, 2013). Los nuevos estudios realizados en comunidades de Guassa (NE Etiopía) –el sitio ecológicamente más intacto que ocupan– sugieren una dieta más rica, que incluye gran variedad de especies de gramíneas, herbáceas e invertebrados (Fashing *et al.*, 2014; Woldegeorgis y Bekele, 2015; Souron, 2018) (**Figura 48**).



**Figura 48.** Media anual (en %) de la dieta de comunidades de *Theropithecus gelada* en Guassa y las Montañas Simien. Datos extraídos de Jarvey *et al.* (2018) para Guassa y Fashing *et al.* (2014) para Simien Mountain.

### *Theropithecus oswaldi* † (Andrews, 1916)

*Theropithecus oswaldi* es la especie fósil de cercopitecino más ampliamente extendido durante el Plio-Pleistoceno (p. ej. Delson, 1993; Jablonski y Frost, 2010). Está ampliamente documentado en norte, este y, en menor medida, sur de

África. Fuera de África se ha documentado en España (Gibert *et al.*, 1995; Ferrández-Cañadell *et al.*, 2014; Martínez *et al.*, 2020), Israel (Belmaker, 2010), India (Gupta, 1977; Gupta y Sahni, 1981; Delson, 1993; Delson *et al.*, 1993; Gibert *et al.*, 1995; Belmaker, 2002) y, posiblemente, Italia (Rook *et al.*, 2004).

Se ha documentado al menos una dispersión de *Theropithecus* fuera de África durante el Plioceno tardío o el Pleistoceno temprano. Se trata del único cercopitecino africano que se dispersó por Eurasia durante el Plio-Pleistoceno, después de la dispersión de macacos y colobinos durante el Mioceno final y Plioceno inicial (*cf.* 1.1.3 **Género *Macaca***). El género *Papio* también salió de África y se extendió por el estrecho de Bab-El-Mandeb, pero se limitó a ocupar una pequeña región de la Península arábiga (Wildman *et al.*, 2004; Winney *et al.*, 2004). El patrón de las dispersiones de *Theropithecus* y *Papio* fuera de África contrasta con el de los macacos y colobinos, ya que ni *Theropithecus* ni *Papio* parecen haberse especializado y diversificado en Eurasia. El otro primate de cuerpo grande que se dispersó fuera de África durante el Plio-Pleistoceno fue *Homo* y se teoriza la posibilidad de que *T. oswaldi* hubiera acompañado a *Homo* fuera de África a principios del Pleistoceno o, al menos, que *Theropithecus* podría haber migrado en paralelo a *Homo* y otros grandes mamíferos (Rook *et al.*, 2004).

La taxonomía del linaje de *Theropithecus* no está resuelta y se conocen cuatro o cinco especies o subespecies dentro de *T. oswaldi sensu stricto*, de más antiguo a más reciente:

- (i) *T. o. darti*/*T. darti* (Etiopía, Kenia, Tanzania y Sudáfrica). No está claro si *T. darti* merece categoría de especie (Eck, 1993), o si se trata de una subespecie dentro de *T. oswaldi* (Leakey, 1993; Frost y Delson, 2002). En este trabajo seguiremos a Leakey (1993) entre otros, y lo clasificaremos como subespecie de *T. oswaldi*.
- (ii) *T. o. oswaldi* (Etiopía, Kenia, Tanzania y Sudáfrica).
- (iii) *T. o. leakeyi* (Argelia, Marruecos, Kenia, Tanzania) (Dechow y Singer, 1984; Gilbert, 2007).

- (iv) *T. o. delsoni* (India) (Patnaik *et al.*, 2014).
- (v) *T. o. atlanticus* (Marruecos) (Delson, 1993; Leakey, 1993; Alemseged y Geraads, 1998; Frost y Delson, 2002; Jablonski, 2002).

Esta especie de larga vida exhibe una variación corporal considerable, los especímenes se hicieron más grandes, con estimaciones de la masa corporal de 42 kg en los primeros representantes hasta >85 kg en el momento en que la especie se extinguió (Delson *et al.*, 2000).

Aunque desde el Plioceno *Theropithecus* fuera el género más abundante en los diversos yacimientos africanos, durante el Pleistoceno fue reemplazado por *Papio* como el cercopitecino dominante (*cf. 1.4.3 Radiación de los Papionini en África Oriental*) (Leakey, 1993; Frost, 2001; Frost y Delson, 2002; Frost y Alemseged, 2007). Además, la extinción de *T. oswaldi* en África coincide con el inicio de las principales fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, por lo que puede haberle resultado difícil adaptarse a cambios climáticos y ambientales relativamente rápidos (Leakey, 1993; Elton, 2007). Una combinación de presión humana y cambio a condiciones ambientales no óptimas podría haber resultado en una contracción masiva del rango de *Theropithecus oswaldi* durante el Pleistoceno medio-final (Elton, 2007; Hughes *et al.*, 2008).

Se interpreta que la combinación de características anatómicas de los miembros anteriores y el aparato masticador permitieron a los teropitecinos consumir grandes cantidades de vegetación, especialmente graminoide (Jolly, 1972; Jablonski, 1993; Jablonski y Frost, 2010). Estas especializaciones permitieron que los teropitecinos que habitaban en campo abierto, especialmente *T. oswaldi*, compitieran con éxito en ambientes de sabana y sabanas arboladas contra otros herbívoros (Jolly, 1972; Jablonski, 1993; Frost *et al.*, 2003b; Jablonski *et al.*, 2008; Jablonski y Frost, 2010).

***Theropithecus oswaldi darti* †** (Broom y Jensen, 1946)

(i) **Localización:** La especie se documentó por primera vez en Makapansgat (Sudáfrica), donde la mandíbula masculina MP1 (M201) representa el holotipo de la especie (Freedman, 1957; Maier, 1972). No obstante, la muestra más grande se encuentra en Hadar (Etiopía) (Eck, 1993), aunque otros restos fragmentarios se conocen en los depósitos de Omo inferior, Middle Awash (Etiopía) (Eck, 1987, 1993; Frost, 2001) y del este del Turkana (Kenia) (Leakey, 1993).

Aunque la validez taxonómica de los diferentes representantes geográficos de la especie aún se debate (Eck, 1993; Leakey, 1993; Frost y Delson, 2002), la aparición de *T. o. darti* en Sudáfrica parece ser el resultado de un evento de dispersión cerca del final de la historia de la especie (*cf.* 1.4.3 *Radiación de los Papionini de África Oriental* y 1.4.4 *Radiación de los Papionini en África del Sur*). Al igual que *T. o. oswaldi*, *T. o. darti* tuvo un éxito limitado en el sur de África, probablemente debido a la competencia con *Papio* (Leakey, 1993; Frost, 2001; Frost y Delson, 2002; Frost y Alemseged, 2007).

(ii) **Diagnóstico:** Se distingue de otros subgéneros de *T. oswaldi* por un tamaño general más pequeño, apertura nasal piriforme, estrecha y ovoide, una gran fosa infratemporal con un arco cigomático ampliamente arqueado y una depresión triangular profundamente excavada en la rama mandibular (p. ej. Delson, 1993; Jablonski, 2002).

***Theropithecus oswaldi oswaldi* †** (Andrews, 1916)

(i) **Localización:** Documentado en Koobi Fora, Kanjera (Kenia), la Formación Shungura (Etiopía), Olduvai (Tanzania) y Swartkrans (Sudáfrica).

(ii) **Diagnóstico:** De tamaño grande, robusto y especialmente dimórfico. Se caracteriza por molares de corona alta y cúspides columnares con foveas profundas y esmalte grueso. Cranealmente presenta una cresta sagital robusta y postcranealmente tiene un alto índice de oponibilidad producido por un pulgar alargado y dedo índice acortado (p. ej. Delson, 1993; Delson *et al.*, 2000; Jablonski, 2002).

### 1.1.7 Género *Dinopithecus* † (Broom, 1937)

#### *Dinopithecus ingens* † (Broom, 1937)

(i) **Localización:** La especie se conoce únicamente en dos yacimientos, la localidad tipo de Skurweberg (representado por un único individuo, el holotipo SB7) y Swartkrans (> 30 especímenes) (Broom, 1937; Freedman, 1957; Simons y Delson, 1978; Szalay y Delson, 1979; Delson, 1984; Delson y Dean, 1993; Jablonski, 2002; Heaton, 2006; Jablonski y Frost, 2010).

(ii) **Diagnóstico:** Se caracteriza por tener un gran tamaño (30-50 kg), especialmente dimórfico, amplia región interorbital, hocico largo, ausencia de fosa del cuerpo maxilar y mandibular, robustez de las estructuras craneales asociadas a la musculatura masticatoria y nucal (línea temporal marcada en ambos sexos y cresta sagital y nucal en los machos) y molares grandes y anchos, a menudo con cúspides accesorias (Freedman, 1957; Delson *et al.*, 2000; Jablonski y Frost, 2010).

Las afinidades filéticas, la distribución y la clasificación de *Dinopithecus* han sido objeto de cierta controversia, en parte porque los especímenes más completos son hembras y la mayoría de las autoapomorfías en los *Papionini* se expresan sólo en machos. Dadas las numerosas similitudes craneodentales compartidas con los mandriles y papiones modernos, se ha propuesto en numerosas ocasiones a *Dinopithecus* como un subgénero extinto de *Papio* (Freedman, 1957; Simons y Delson, 1978; Szalay y Delson, 1979; Delson y Dean, 1993; Frost, 2001; Gilbert, 2013). Por otro lado, los trabajos morfológicos siempre han señalado las similitudes entre los molares de *D. ingens* con *Theropithecus* y *G. major*, lo que sugería una posible proximidad filética (Freedman, 1957); algunos autores defienden la inclusión de *Dinopithecus* en el clado *Theropithecus* (Folinsbee, 2008). Recientes análisis filogenéticos apuntan a que tanto *Dinopithecus* como *Gorgopithecus* son taxones del clado formado *Papio/Lophocebus/Theropithecus* (Gilbert, 2008; Pugh y Gilbert, 2018).

### 1.1.8 Género *Gorgopithecus* † (Broom y Robinson, 1949)

#### *Gorgopithecus major* † (Broom, 1940)

(i) **Localización:** Esta especie es reconocida con certeza en Kromdraai, aunque probablemente también esté representada en Coopers A/B, Swartkrans (Broom, 1940; Broom y Robinson, 1949; Freedman, 1957; Delson, 1984; 1988) y en Olduvai I (Gilbert *et al.*, 2015b; 2016).

(ii) **Diagnóstico:** La baja densidad de restos encontrados hasta la fecha –dos fragmentos aislados y un cráneo (KA 192)– complica el diagnóstico de la especie. Tentativamente, el género se distingue de otros taxones por un hocico relativamente corto, alto y estrecho, fosa maxilar y mandibular profunda, gran amplitud interorbital, gran anchura bizigomática, calvaria larga y leve dimorfismo sexual (Freedman, 1957; Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002; Jablonski y Frost, 2010; Beaudet *et al.*, 2016).

La morfología dental es poco discriminatoria y exhibe similitudes con *Dinopithecus ingens* (Broom y Robinson, 1949; Freedman, 1957). Algunos autores han considerado a *Gorgopithecus* como un subgénero de *Dinopithecus* (Delson, 1975), o han propuesto su inclusión en el clado de *Theropithecus* (Folinsbee, 2008). Los análisis filéticos sugieren que *Gorgopithecus* es un taxón del clado *Papio/Lophocebus* (pero no con *Theropithecus*), pero su posición filogenética es inestable y sigue siendo difícil de determinar (Gilbert, 2013; Pugh y Gilbert, 2018).

### 1.1.9 Género *Parapapio* † (Jones, 1937)

El género *Parapapio* fue descrito por Jones (1937) de acuerdo con los fósiles de procedentes de Sterkfontein, los cuales definió como *Pp. broomi*. *Parapapio* está actualmente representado por tres especies en Sudáfrica (*Parapapio jonesi*, *Parapapio broomi*, *Parapapio whitei*) y por *Parapapio ado* en África Oriental (Szalay y Delson, 1979; Leakey y Delson, 1987; Fleagle, 1999; Jablonski, 2002) (**Figura 10**). La clasificación taxonómica inicial se realizó de acuerdo con el tamaño dental, a causa de la similitud morfológica entre especies: *Pp. whitei* (especie

de mayor tamaño), *Pp. jonesi* (especie de menor tamaño) y *Pp. broomi* como el taxón de tamaño intermedio (Broom, 1940; Freedman, 1957; Freedman y Stenhouse, 1972). Algunos autores, como Freedman (1957) y Gilbert (2013), defienden el mismo sistema trimodal propuesto por Broom (1940). Mientras que otros autores ponen en duda la diversidad interespecífica, sugiriendo un clado monofilético formado por *Pp. whitei*, *Pp. jonesi* y *Pp. broomi* (Freedman, 1961, 1965; Leakey y Whitworth, 1958; Freedman y Stenhouse, 1972; Eisenhart, 1974; Szalay y Delson, 1979; Clarke y Tobias, 1995; Clarke, 1999; Frost, 2001; Thackeray y Myer, 2004; Heaton, 2006; Williams *et al.*, 2007; Fourie *et al.*, 2008; Monson *et al.*, 2017). Heaton (2006), el cual realizó una profunda revisión del género, concluye que los individuos clasificados como *Pp. antiquus* –actualmente clasificados como *Procercocebus antiquus*– y *Pp. broomi* comparten demasiadas similitudes para ser diferenciados en taxones diferentes, proponiendo la división en dos subespecies: *Pp. broomi antiquus* para los individuos de Taung y *Pp. broomi broomi* para el resto de los yacimientos. El taxón *Pp. whitei* sería un taxón inválido y mal categorizado, ya que se trataría de individuos *Pp. broomi broomi*, mientras que *Pp. jonesi* se mantendría. En definitiva, Heaton (2006) divide en dos especies y tres subespecies el género *Parapapio*: *Pp. broomi antiquus*, *Pp. broomi broomi* y *Pp. jonesi*.

La primera y más primitiva de las especies del género es *Pp. lothagamensis* en África Oriental durante el Mioceno tardío. Más tarde, durante el Plioceno se documenta *Pp. ado* en Laetoli, Koobi Fora y Kanapoi, aunque la mayor diversificación tuvo lugar en el sur de África, después de un evento de dispersión hacia el sur (Jablonski y Frost, 2010). En Sudáfrica se documenta por primera vez en Bolt's Farm y ha sido datado en 4,0-4,5 Ma (Gommery *et al.*, 2008). El momento preciso de esta diversificación no ha sido aclarado por el registro fósil, pero la evidencia molecular de los principales eventos cladogenéticos dentro de la tribu *Papionini* indica que el género *Parapapio* es el género ancestral de las primeras formas de del clado *Papio/Lophocebus/Theropithecus* (Newman *et al.*, 2004; Pugh y Gilbert, 2018).

(i) **Diagnóstico:** El género se caracteriza por un tamaño mediano-grande, perfil facial recto o ligeramente cóncavo, donde los huesos frontales y nasales forman una línea recta, en lugar de la fuerte caída anteorbital típica de *Papio* (Jones 1937; Freedman, 1957; Eisenhart, 1974) (**Figura 41**), toro supraorbital poco desarrollado, crestas maxilares débiles o ausentes, fosas maxilares y mandibulares poco excavadas o ausentes (Eisenhart, 1974; Jablonski, 2002; Heaton, 2006; Gilbert, 2007). Los dientes se consideran morfológicamente indistinguibles del género *Papio* (Freedman, 1957) o incluso de los de otras especies de la tribu *Papionini* (Heaton, 2006). La falta de autapomorfías inequívocas y bien definidas ha provocado numerosas reevaluaciones de las especies de *Parapapio* provocando la publicación de literatura poco consensuada y confusa (p. ej. Leakey y Delson, 1987; Jablonski *et al.*, 2008).

Debido a que varias especies de *Parapapio* parecen mostrar adaptaciones a la locomoción arbórea en ambientes cerrados (Elton, 2001), su desaparición del registro fósil en el sur de África a principios del Pleistoceno, en un momento en que los entornos se estaban volviendo cada vez más abiertos, podría ser la causa más plausible. La radiación posterior a 1,75 Ma de grandes papioninos terrestres, incluyendo a *P. robinsoni*, *D. ingens* y *G. major*—todos probablemente originarios del sur de África—, más la llegada de *T. oswaldi* del este de África, también sugieren que la evolución de la comunidad de cercopitecinos en esta región estuvo estrechamente vinculada a la expansión de hábitats abiertos.

#### ***Parapapio broomi* † (Jones, 1937)**

La especie *Pp. broomi* fue definida por Jones (1937) de acuerdo con un cráneo mal conservado de Sterkfontein. Es por ello por lo que Broom (1940) redefinió los caracteres dentales para esta especie. Debido a ello, *Pp. broomi* empezó a ser identificado en el material de Makapansgat (Kitching *et al.*, 1948; Mollett, 1947). Sin embargo, estudios posteriores concluyeron que los materiales atribuidos a *Pp. broomi* procedentes de Makapansgat son diferentes de los de Sterkfontein y se propone una nueva especie—*Pp. makapani*— para el material de Makapansgat

(Broom y Hughes, 1949), aunque sin mucha aceptación en la comunidad científica. Algunos autores como Heaton (2006) proponen la existencia de dos subespecies de *Parapapio broomi*: *Pp. broomi antiquus* para los actualmente clasificado como *Pp. antiquus* de Taung, y *Pp. broomi broomi* para los actualmente clasificados como *Pp. broomi* y *Pp. whitei*.

**(i) Localización:** Únicamente se documenta en yacimientos sudafricanos: en los Mbrs. 2 y 4 de Sterkfontein, los Mbrs. del 2 al 4 de Makapansgat y en Bolt's Farm.

**(ii) Diagnóstico:** De tamaño moderado. Se distingue de otras especies de *Parapapio* por tener el hocico y el paladar relativamente cortos para un papionino de su tamaño y por la presencia de crestas y fosas maxilares robustas (Gilbert, 2013; Gilbert *et al.*, 2018; Pugh y Gilbert, 2018).

***Parapapio jonesi* †** (Broom, 1940)

**(i) Localización:** El género es original del noreste o del este de África (Frost, 2001; Frost y Delson, 2002), aunque está mejor representado en Sudáfrica debido a los abundantes restos craneales de los yacimientos de Makapansgat, Sterkfontein, Kromdraai A, Swartkrans y, posiblemente, Taung. Algunos autores consideran a este taxón como la base de la radiación del género en Sudáfrica (Heaton, 2006).

**(ii) Diagnóstico:** Se caracteriza por un tamaño pequeño. Se distingue de *Parapapio broomi* por un perfil nasal recto y un menor desarrollo de las crestas y fosas maxilares (Frost, 2001; Frost y Delson, 2002; Heaton, 2006).

***Parapapio whitei* †** (Broom, 1940)

**(i) Localización:** La especie fue diagnosticada de acuerdo con una serie de cráneos de Makapansgat (Mb. 2 y 4) y otros restos fragmentarios de los Miembros 2 y 4 de Sterkfontein.

**(ii) Diagnóstico:** Exhibe los molares y cráneos más grandes del género *Parapapio* (Broom, 1940; Freedman, 1957; Freedman y Stenhouse, 1972). El rostro es relativamente más largo que *Pp. broomi*. Algunos autores (p. ej. Heaton, 2006) consideran a *Pp. whitei* es un taxón mal categorizado y que en realidad sería una subespecie de *Pp. broomi broomi*. Las estimaciones de tamaño corporal se han hecho de acuerdo con las proporciones dentales, estimando 25 kg para los machos y 19 kg para las hembras (Delson *et al.*, 2000). Un tamaño corporal grande puede implicar un mayor compromiso con los hábitats terrestres, aunque no existe material postcraneal confiable asociado a esta especie, por lo que la inferencia es poco consistente (Williams, 2014).

#### **1.1.10 Género *Procercocebus* † (Gilbert, 2007)**

##### ***Procercocebus antiquus* † (Gilbert, 2007)**

Descrito inicialmente como *Parapapio antiquus* por Freedman (1957) de acuerdo con los materiales de Taung. Más tarde fue reclasificado como *Papio wellsi* (Freedman, 1961) y finalmente rebautizado como *Pp. antiquus* (Freedman, 1965). Actualmente, y tras una nueva revisión del material, Gilbert (2007) reclasificó a *Pp. antiquus* en un nuevo género llamado *Procercocebus*, reconociendo en este nuevo género numerosas características craneodentales en común con *Cercocebus* y *Mandrillus*, muy diferente de otras especies de *Parapapio*.

**(i) Localización:** Actualmente únicamente se ha documentado de manera inequívoca en el yacimiento de Taung (Freedman, 1957, 1976; Maier, 1971; Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002).

**(ii) Diagnóstico:** Se caracteriza por un tamaño de pequeño a mediano (10-20 kg) (Delson *et al.*, 2000) y se diferencia de otros papioninos por un perfil nasal extremadamente recto, crestas maxilares muy robustas, líneas temporales y cresta nugal marcadas, fosas maxilares notablemente desarrolladas, tendencia a la reducción del lóbulo distal en el tercer molar y premolares superiores relativamente grandes. Si bien los valores para los índices premolares de *Pro. antiquus* son más cercanos

a la condición primitiva que muestran los macacos, también son consistentes con un miembro temprano del linaje *Cercocebus-Mandrillus*, que aún no había desarrollado premolares excepcionalmente grandes (Gilbert, 2007).

**(iii) Registro fósil:** *Procercobus antiquus* aparece en el registro fósil hace 1,5-2 Ma, en un período de tiempo en el cual la mayoría de los otros géneros modernos de papioninos africanos ya habían derivado (Gilbert, 2007). Los análisis filogenéticos han confirmado que *Pro. antiquus* es un miembro temprano del linaje *Cercocebus* (Gilbert, 2007, 2013; Pugh y Gilbert, 2018). Las fechas moleculares sugieren una divergencia de *Cercocebus* de *Mandrillus* ca. 3,6-4,1 Ma (Tosi *et al.*, 2003); por lo tanto, es parsimonioso suponer que en 1,5-2 Ma el linaje *Cercocebus* ya existía en África.

El reconocimiento de *Pro. antiquus* representa la primera evidencia del clado *Cercocebus-Mandrillus*, ya que casi todo el material fósil asignado originalmente a *Cercocebus* en África Oriental es actualmente atribuible a *Lophocebus* (Frost, 2001), aunque Leakey y Leakey (1976) ya notaron que el material de Olduvai y Koobi Fora era más similar a *L. albigena*. En Sudáfrica, el material previamente asignado a *Cercocebus* procede de Makapansgat y Kromdraai (Eisenhart, 1974; Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002). Sin embargo, todo el material es fragmentario y provisionalmente se conoce como *Cercocebus* sp. (Eisenhart, 1974; Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002). En general, dada la naturaleza fragmentaria e incierta del material previamente asignado a *Cercocebus*, el material *Procercobus* de Taung actualmente proporciona la evidencia más definitiva del clado C-M y del linaje *Cercocebus* en el registro fósil.

Con respecto a la desaparición del linaje *Cercocebus* del sur de África, es posible que el linaje simplemente se haya retirado hacia el norte en los últimos dos millones de años, a medida que las condiciones se volvieron progresivamente más secas en el sur de África. También es probable que *Pro. antiquus* fuera superado por *Papio* en la expansión de los ambientes abiertos y se viera obligado a confinarse en los hábitats más boscosos de las regiones más al norte (Gilbert, 2007).

## 1.2 Tribu *Colobini*

La tribu *Colobini* (Familia *Cercopithecidae*, Subfamilia *Colobinae*) (Jerdon, 1867) está formada únicamente por especies africanas (géneros *Colobus* y *Ptilocolobus*) que ocupan los bosques tropicales del África subsahariana. Los colobinos asiáticos –conocidos como langures– se agrupan en la tribu *Prebistyni*.

### 1.2.1 Género *Cercopithecoides* † (Mollett, 1947)

Los primeros restos de este género son fragmentos mandibulares y poscraneales documentados en estratos del Plioceno inicial en el Valle del Rift, los cuales fueron inicialmente clasificados como *Cer. kerioensis*, aunque este género es mayoritariamente conocido por los abundantes restos de *Cer. williamsi* recuperados en diversos registros Plio-Pleistocénicos de Sudáfrica, donde es uno de los pocos colobinos fósiles conocidos hasta el Pleistoceno tardío (Jablonski y Frost, 2010). *Cercopithecoides williamsi* también ha sido documentado en Leba (Angola) (Williams y Geissler, 2014). Las especies de *Cercopithecoides* en África Oriental son diversas: *Cer. kimeui* (Leakey 1982; Jablonski *et al.*, 2008), *Cer. meavea* (Frost y Delson, 2002), *Cer. kerioensis* (Leakey *et al.*, 2003), *Cer. alemayehui* (Gilbert y Frost, 2008) y *Cercopithecoides sp. indet.* (Jablonski *et al.*, 2008; Harrison, 2011).

#### *Cercopithecoides williamsi* † (Mollett, 1947)

(i) **Localización:** *Cercopithecoides williamsi* fue descrito por Mollett (1947) utilizando el espécimen tipo AD 1326-3 procedente de Makapansgat. Actualmente es el único colobino del registro fósil sudafricano (Delson, 1984, 1988; Jablonski, 2002). Se encuentra ampliamente distribuido tanto geográfica como cronológicamente por diversas cuevas de Plio-Pleistoceno de Sudáfrica: Bolt's Farm, Coopers Cave, Kromdraai, Makapansgat, Sterkfontein, Swartkrans y Taung.

En África Oriental, *Cer. williamsi* está escasamente representado, únicamente se ha documentado un esqueleto parcial (KNM-ER 4420) en Koobi Fora (Leakey, 1982; Delson, 1984; Leakey y Roe, 1994; Benefit, 1999; Jablonski *et al.*,

2008). En África Oriental el colobino más generalizado durante el Plio-Pleistoceno es *Cer. kimeui*, significativamente más grande que *Cer. williamsi* (Freedman, 1957; Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002; McKee *et al.*, 2011). Pese a ello, *Cer. williamsi* provocó la mayor radiación de colobinos del Plio-Pleistoceno, migrando de África Oriental hacia África del sur (Birchette, 1982; Elton, 2006).

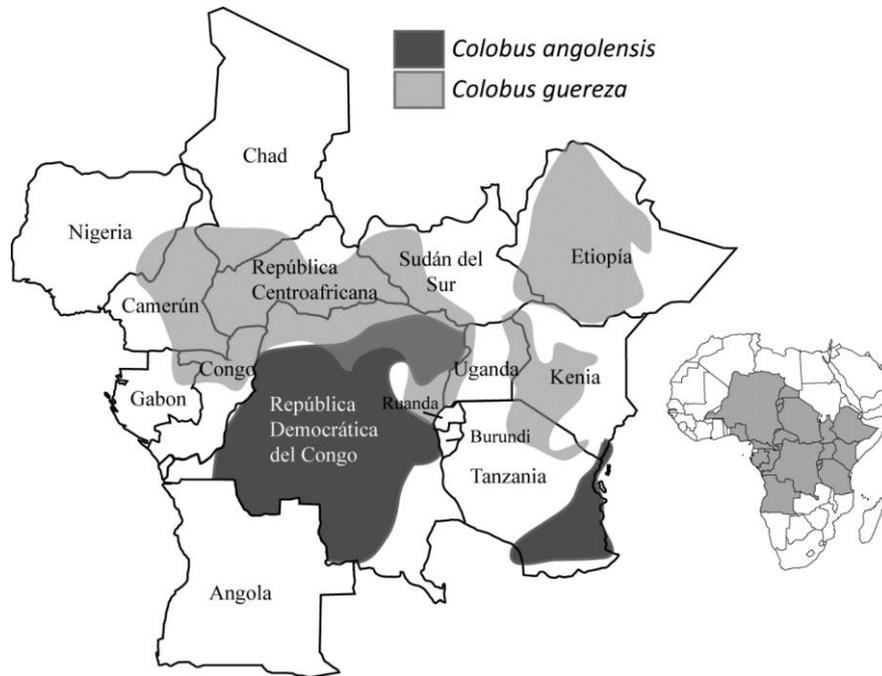
La extinción a principios del Pleistoceno de los grandes colobinos terrestres en África Oriental y meridional puede ser el resultado de la mayor variabilidad de los regímenes climáticos y de la falta de características morfológicas que permitieron su supervivencia (Jablonski y Leakey, 2008; Williams y Geissler, 2014).

**(ii) Diagnóstico:** *Cercopithecoides williamsi* tiene una calvaria grande y redondeada, un hocico corto, relativamente estrecho y redondeado, una cara ancha, grandes órbitas rectangulares ampliamente espaciadas y un torso supraorbital robusto. El dimorfismo sexual craneal es marcado, con cráneos relativamente largos y estrechos en los machos que contrastan con los cráneos más cortos y redondeados de las hembras (p. ej. Jablonski y Frost, 2010; Geissler, 2013).

El esqueleto de *Cer. williamsi* presenta una mezcla de características similares a las especies vivas (cúspides molares altas y afiladas, esmalte fino y amplia región interorbital) (Simons y Delson, 1978; Szalay y Delson, 1979; Birchette, 1981; Benefit, 1999; Jablonski *et al.*, 2008; Jablonski y Frost, 2010) y otras que son típicas de cercopitecinos terrestres. Se ha descrito como terrestre, dadas las características de la articulación del hombro y el codo (Vrba, 1976; Birchette, 1981; Leakey, 1982; Benefit, 1999; Elton, 2001; Jablonski, 2002; Codron *et al.*, 2005; Fourie *et al.*, 2008; Jablonski *et al.*, 2008; Jablonski y Frost, 2010).

### 1.2.2 Género *Colobus* (Illiger, 1811)

El género *Colobus* está formado por cinco especies (*Col. angolensis*, *Col. guereza*, *Col. polykomos*, *Col. satanas* y *Col. vellerosus*) que ocupan diversos bosques cerrados de África central y occidental (**Figura 49**).



**Figura 49.** Mapa de localización de las dos especies del género *Colobus* trabajadas en esta tesis. Elaboración propia.

(i) **Diagnóstico:** Se caracterizan y diferencian de los cercopitecinos (miembros de la Subfamilia *Cercopithecinae*) por unos molares de cúspides afiladas (**Figura 12a**), incisivos relativamente estrechos, hocicos más cortos, apertura nasal estrecha, espacio interorbital ancho y cuerpo mandibular profundo. Postcranealmente se caracterizan por unos miembros posteriores más largos que los anteriores, colas largas y pulgares acortados o ausentes (Fleagle, 1999). Los colobinos son relativamente pequeños (alrededor de 8 a 13 kg), arbóreos y restringidos a bosques primarios o secundarios, aunque durante el Plio-Pleistoceno, varios géneros fósiles como *Paracolobus*, *Rhinocolobus* y *Cercopithecoides*, tenían un tamaño corporal bastante superior (20-50 kg) (*cf.* 1.2.1 Género *Cercopithecoides*) (Delson *et al.*, 2000).

(ii) **Dieta:** Son principalmente folívoros, con un estómago dividido en tres cámaras adaptado al procesamiento de celulosa (Bauchop, 1978; Chivers, 1994). Sin embargo, diversos estudios han demostrado que, al contrario de las descripciones clásicas como folívoros estrictos (Hill, 1964; Napier, 1970), algunas poblaciones

complementan su dieta con una gran proporción de semillas (Davies *et al.*, 1988; Davies, 1994; Maisels *et al.*, 1994; Gautier-Hion *et al.*, 1997; Davies *et al.*, 1999).

***Colobus angolensis*** (Sclater, 1860)

*Colobus angolensis*, conocido como colobo angoleño, habita en los bosques tropicales de África central (**Figura 49**).

(i) **Hábitat:** Se encuentran en varios tipos de hábitats que abarcan bosques de galería, bosques de montaña (primarios y secundarios), tierras bajas y bosques de bambú. También puede llegar a encontrarse en sabanas y tierras pantanosas (Grzimek, 1988; Rowe, 1996).

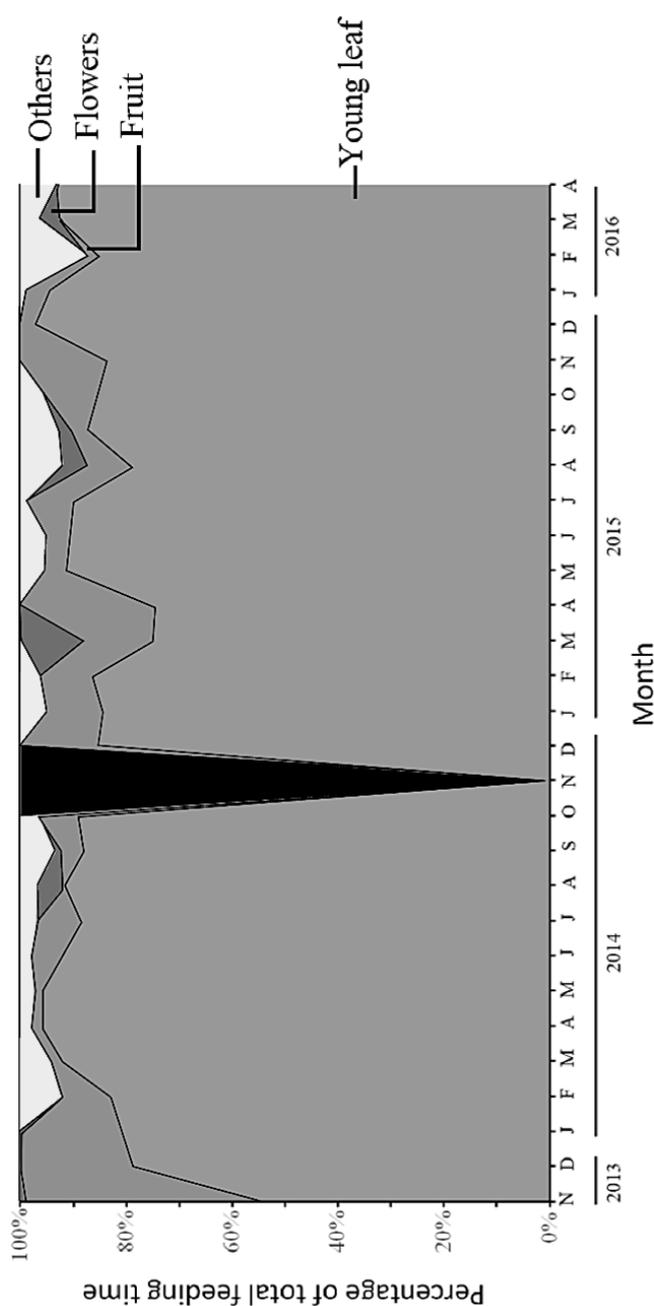
(ii) **Dieta:** Diversos estudios han enfatizado que las dietas pueden variar considerablemente entre grupos que viven en un mismo bosque (Chapman y Chapman, 1999; Chapman *et al.*, 2002), aunque de manera general su dieta consiste principalmente en hojas tiernas, complementada con frutas y semillas. Sin embargo, se ha documentado que algunas poblaciones del este de Tanzania se alimentan principalmente de fruta madura, complementada con hojas maduras (Durham, 2017).

***Colobus guereza*** (Rüppell, 1835)

*Colobus guereza*, conocido como guereza abisinio o colobo oriental negro y blanco, es el colobo más ampliamente distribuido por África central y occidental, y el mejor conocido de todas las especies del género *Colobus* (Zinner *et al.*, 2019) (**Figura 49**).

(i) **Hábitat:** Suele ocupar bosques o praderas boscosas, aunque también pueden sobrevivir en bosques secos o ribereños o, incluso, en regiones de hasta 3.300 m. Suelen vivir en el dosel arbóreo bajo si su área no se superpone con la de ninguna otra especie, aunque pueden bajar de los árboles y alimentarse en el suelo (Happold, 1987; Nowak, 1991; MacDonald, 1994).

(ii) **Dieta:** Algunas poblaciones han sido documentadas como altamente folívoras (Clutton-Brock, 1975; Oates, 1977; Wasserman y Chapman, 2003; Harris y Chapman, 2007; Hussein *et al.*, 2017), mientras que otras comen grandes cantidades de fruta (Fashing, 2001; Poulsen *et al.*, 2002). De manera general son predominantemente folívoros, ya que la mayor parte de su tiempo de alimentación consumen hojas jóvenes (87%). Sin embargo, durante ciertas épocas del año las frutas y semillas llegan a representar el 45% del tiempo de alimentación mensual. Las hojas jóvenes de *Celtis durandii* son el alimento más importante, que constituye el 58% del total de los registros de alimentación (Matsuda *et al.*, 2020) (**Figura 50**).



**Figura 50.** Cambios estacionales en la composición de la dieta en *Colobus guereza* desde 2013 a 2016. Modificado de Matsuda *et al.* (2020).

## **2. Métodos**

### **2.1 Réplicas dentales**

Las réplicas dentales se llevaron a cabo sobre los individuos originales, por lo que fue necesaria una limpieza del esmalte dental con acetona pura y/o etanol (95%) con el fin de eliminar la suciedad incrustada en la corona que pudiera dificultar una correcta impresión y eliminar el posible consolidante en el caso de las especies fósiles. Posteriormente, los negativos se obtuvieron con la aplicación de silicona de uso dental, siguiendo los procedimientos estandarizados descritos por Galbany *et al.* (2004, 2006). El material de impresión usado fue Polyvinylsiloxane President microSystem™ (Coltène®) de cuerpo regular, ampliamente usado en la práctica odontológica, debido a que no daña ni altera la estructura del diente y ofrece una buena replicación de las superficies (Beynon, 1987).

A partir de los negativos se obtuvieron réplicas positivas utilizando la resina de poliuretano Feropur PR-55 (FeroCa®) (las partes A y B se mezclan en una proporción en peso de 1:4), obteniendo réplicas fieles con excelentes detalles (Rose, 1983) (**Figura 51**).

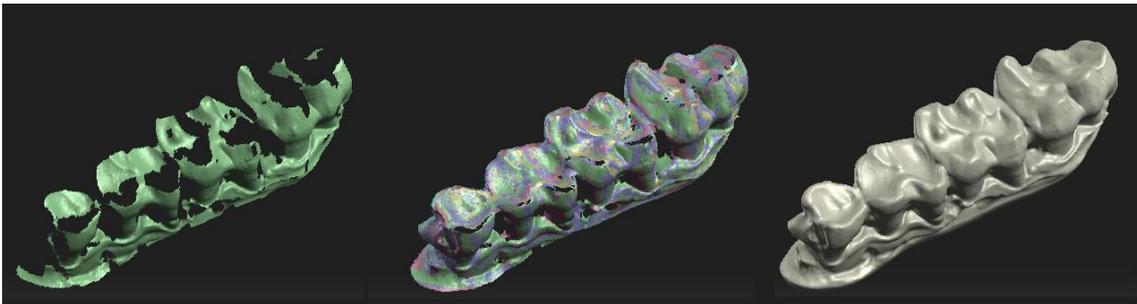


**Figura 51.** Diversos momentos del proceso de obtención de los positivos dentales. Obtención de los negativos con silicona (azul) y de los positivos con resina de poliuretano (blanco).

## 2.2 Procesamiento de las muestras dentales para el análisis topográfico

### 2.2.1 Obtención de la imagen 3D

Las réplicas dentales fueron digitalizadas con un escáner de superficie 3D de luz estructurada modelo DAVID SLS-2 a resolución máxima. Para digitalizar la totalidad de la superficie se realizaron 9 escaneos con un ángulo de rotación de 30°, usando la estructura giratoria habilitada para obtener una imagen en 360°. Cada una de las imágenes obtenidas fueron alineadas automáticamente mediante la superposición de regiones en común (**Figura 52**). La longitud de la escala de calibración se estableció en 30 mm, la recomendada por el fabricante para el escaneo de objetos de pequeño tamaño. Finalmente, los escaneos se fusionaron para formar una malla cerrada que se exportó a un archivo *.ply*, formato más utilizado en trabajos de digitalización 3D.



**Figura 52.** Proceso de superposición y alineado de cada uno de los escaneos (cada color indica un escaneo distinto) hasta la obtención de una figura fusionada y cerrada.

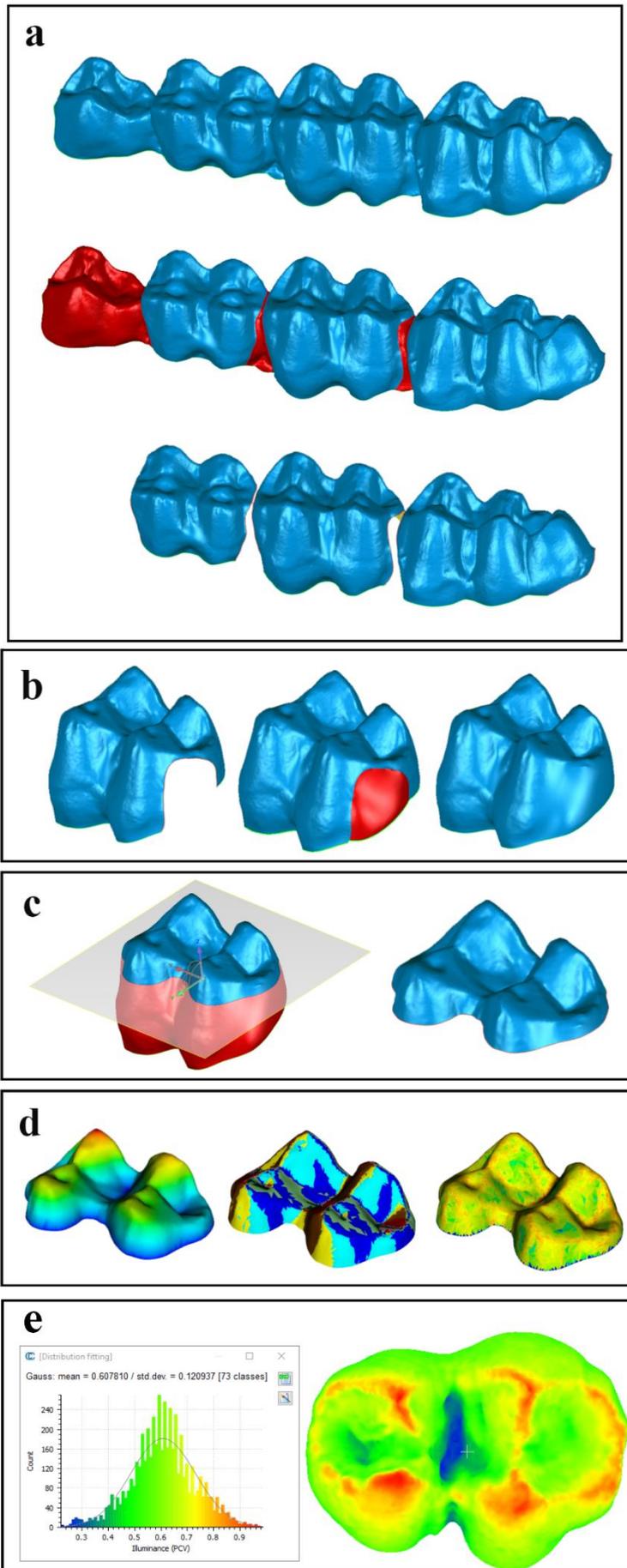
### 2.2.2 Procesado de mallas 3D

Los archivos *.ply* se importaron a Geomagic Studio 2014 (3D Systems, Morrisville, EE. UU.), un programa de ingeniería digital para el modelado de piezas en 3D. El primer paso de procesado fue aislar cada uno de los dientes de la pieza conjunta siguiendo la línea amelocementaria (**Figura 53a**). Puesto que las regiones interdentales están en contacto, al ser individualizadas, las paredes se encuentran sin relleno, por lo que fue necesario reconstruir estas zonas para cada diente, evitando al máximo la modificación de la forma natural de la corona (**Figura 53b**).

Durante este proceso también se realizaron procesos de edición menor como la eliminación de aberraciones y un suavizado (*smooth*) ligero de la superficie, ampliamente utilizados en este tipo de estudios (Winchester, 2016).

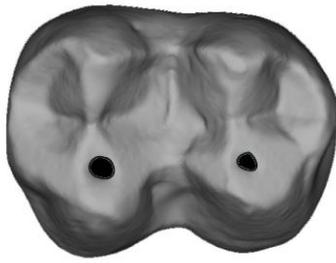
Con el fin de poder contabilizar correctamente los triángulos de la superficie oclusal, es necesario alinear las coronas dentales con el sistema de ejes XYZ con el programa MeshLab v.1.3.3 (ISTI-CNR, Universidad de Pisa). Tras la orientación, la superficie oclusal se encuentra posicionada hacia arriba respecto al eje Z, la dirección buco-lingual alineada con eje Y la dirección disto-mesial con el eje X. Finalmente, las coronas reorientadas fueron cortadas utilizando un plano horizontal XY por el punto más bajo de la superficie oclusal (**Figura 53c**). Existen dos métodos de corte comúnmente usados para los trabajos de tipografía dental: utilizar toda la corona (*entire enamel cap*, EEC) o utilizar la porción superior de la corona, cortando por el punto más bajo de la superficie oclusal (*basin cut off*, BCO). El método BCO es el más extendido, puesto que no siempre es posible realizar molde o escanear todo el diente hasta la línea amelocementaria (p. ej. Zuccotti *et al.*, 1998; Ungar y Williamson, 2000; M'Kirera y Ungar, 2003; Ungar y M'Kirera, 2003; Dennis *et al.*, 2004; King *et al.*, 2005; Evans *et al.*, 2007; Godfrey *et al.*, 2012; Berthaume y Schroer, 2017).

Con el fin de poder analizar las piezas dentales en MorphoTester, se redujo a 10.000 el número de polígonos, siguiendo las recomendaciones de Winchester (2016). MorphoTester permite el análisis de las variables DNE, RFI y OPCR. Para el cálculo de DNE los parámetros se fijaron 99.9 de energía, y para el OPCR se estandarizaron en 5 el recuento mínimo de parches, tal y como establece el procedimiento estándar (**Figura 53d**). Por otro lado, la variable PCV fue analizada mediante el software CloudCompare v2.11 alpha (Anoia). Para el cálculo de la variable fue usado el complemento *Porción de ciel visible*, promediando el resultado mediante el comando *Fit a Statistical Model to Scalar Field* (distribución de Gauss) (**Figura 53e**), tal y como se fija en el procedimiento estándar (Berthaume *et al.*, 2019a).

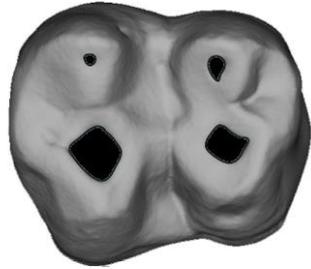


**Figura 53.** Diversos pasos del procesamiento de las muestras dentales hasta su análisis topográfico. (a) Aislado de las piezas dentales; (b) proceso de reconstrucción de las paredes interdetales; (c) proceso de corte por el punto más bajo de la superficie oclusal; (d) diversas visualizaciones de variables topográficas en MorphoTester; (e) cálculo de PCV en CloudCompare.

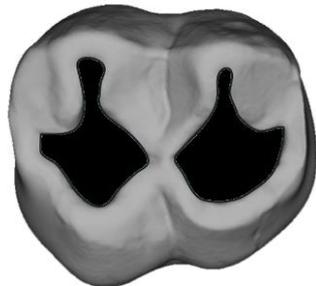
### 2.2.3 Caracterización del desgaste dental



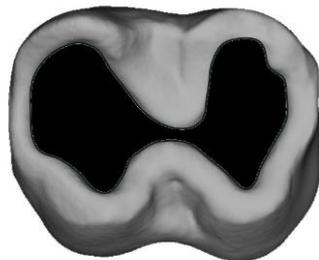
**1a.** Aparecen las primeras exposiciones de dentina en los ápices de las cúspides linguales (en superiores) y bucales (en inferiores).



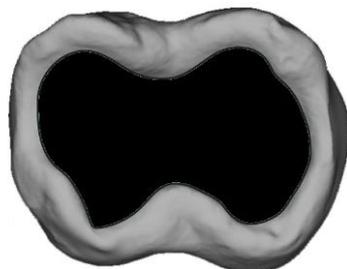
**1b.** Se expone la dentina en todos los ápices de las cuatro cúspides. En esta fase, la mayor exposición de dentina se encuentra en las cúspides linguales (en superiores) y bucales (en inferiores).



**2.** Aumenta el área total de dentina expuesta y las áreas bucal y lingual comienzan a fusionarse a lo largo de las crestas.



**3.** Las áreas de dentina forman "lagos" más grandes y se inicia el contacto de dentina mesio-distal formando una figura de "reloj de arena".



**4.** La superficie en forma de "reloj de arena" se vuelve cada vez más ancha hasta que todos los detalles de la corona desaparecen. El molar se encuentra desgastado hasta el cuello de la corona y se muestra un área de dentina plana delimitada por un estrecho borde de esmalte.

**Figura 54.** Vistas oclusales de los molares con las diversas etapas de exposición de dentina señaladas. Todos los molares son superiores.

# Resultados



# **1. Caracterización de la topografía dental en la tribu *Papionini* y evolución del desgaste**

Los estadísticos descriptivos para cada grupo alimentario, diente y desgaste dental se pueden encontrar en la **Tabla 12** y **Figura 55 (anexos)**. El análisis multivariante en la **Tabla 13 (anexos)** y las pruebas post hoc en la **Tabla 14-15 (anexos)**. La **Figura 56** y **Tabla 16** muestran el Análisis de Componentes Principales (PCA). En el Anexo 2 se puede encontrar las matrices de distancias ecológicas (**Tabla 17, anexos**), moleculares (**Tabla 18, anexos**) y topográficas (**Tabla 19, anexos**) utilizadas para los análisis de Mantle. La evolución de las variables topográficas a lo largo de las etapas de desgaste en las **Tablas 20 y 21 (anexos)** y las **Figura 57 y 58**.

### ***1.1 La topografía dental en la tribu Papionini actual***

Con el fin de poder caracterizar la topografía dental de la tribu *Papionini* de manera clara, se han utilizado los dientes sin desgastar (etapa 0) o ligeramente desgastados (etapa 1a) de la escala de desgaste (**Figura 54**), puesto que son las categorías de desgaste que mejor conservan la morfología oclusal del diente sin efecto de los factores alimentarios.

El análisis multivariante evidenció que existen diferencias significativas en el tipo de diente, la etapa de desgaste y la dieta (**Tabla 13**) en todas las variables topográficas (DNE, RFI, OPCR y PCV), pero no entre sexos ( $p\text{-valor} = >0,05$ ). En consecuencia, los efectos sexuales sobre la topografía molar no se consideraron para los análisis posteriores.

Los diagramas de cajas (**Figura 55 | Tabla 12, anexos**) caracterizan cada dieta de manera similar en cada diente. La tendencia general muestra que las especies que se caracterizan por una dieta alta en fibra (comedores de USOs y graminívoros) y los omnívoros tienden a tener los DNE y RFI más altos –y PCV bajo–, especialmente los graminívoros, que poseen las cúspides más altas y los valles más profundos de toda la tribu. Esta tendencia es más acusada en el M2 y M3, puesto que, en el M1, a medida que avanza el desgaste, los valores disminuyen. En el lado opuesto, se encuentran los durófagos, que tienen los valores más altos en PCV, con DNE y RFI bajos. Esta tendencia se mantiene con el inicio del desgaste (1a). En la complejidad (OPCR), el comportamiento es más variable. Los valores más altos de OPCR en dientes sin desgastar son para los graminívoros en todos los molares, pero en los dientes ligeramente desgastados los valores disminuyen y se posiciona como el valor más bajo. Los comedores de USOs y omnívoros tienen unos valores de complejidad altos en ambas etapas de desgaste; mientras que los durófagos son el grupo alimentario que muestra menos complejidad en general, pero a diferencia de los graminívoros, en los durófagos la complejidad aumenta con el desgaste ligero.

En general, las diferencias por pares para los dientes sin desgastar (**Tabla 14, anexos**) muestran que, independientemente del diente y la variable topográfica,

los comedores de fibra (exploradores de USOs y graminívoros) presentan diferencias significativas ( $p$ -valor =  $>0,05$ ) con los durófagos. Esto es lo esperado puesto que ya se ha observado que tienen distribuciones topográficas opuestas. Los omnívoros, tienden a mostrar diferencias significativas con los durófagos en todos los dientes y variables, excepto en el DNE y OPCR del M1. Las afinidades entre los omnívoros y el grupo formado por los comedores de USOs y graminívoros se encuentran caracterizada por diferencias en el DNE y OPCR en algunos molares. Por otro lado, en las comparaciones por pares de los dientes ligeramente desgastados (**Tabla 15, anexos**) encontramos que hay menos diferencias significativas que con los dientes sin desgastar, especialmente en el M3 y en la complejidad. Las pocas diferencias significativas que muestra el análisis se circunscriben al M1 y M2 y las afinidades mostradas son las mismas que las descritas para los dientes sin desgastar.

Los resultados del PCA proporcionan información más clara sobre la distribución y relación entre los tipos de dieta y la influencia ejercida por el tipo diente y el desgaste (**Figura 56 | Tabla 16**). Los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2) representan el  $>85\%$  de la varianza total y separan a los papioninos según las preferencias alimentarias y la morfología dental. DNE y RFI correlacionan positivamente ( $r > 0,6$ ;  $p < 0,01$ ) con el PC1 ( $>45\%$  de varianza) para las especies con molares de corona y cúspides más altas, mientras que el PCV correlaciona negativamente ( $r > -0,8$ ;  $p < 0,01$ ) con los durófagos, que exhiben principalmente molares de corona baja para una mayor resistencia al desgaste. Por otro lado, la distribución de la muestra a lo largo del PC2 ( $<45\%$  de la varianza) está fuertemente afectada por cargas positivas en el OPCR y DNE ( $r > 0,8$ ;  $p < 0,01$ ). En este componente, se separan relativamente bien el grupo de comedores de fibra, que tienen valores altos de DNE y complejidad, del grupo formado por los durófagos.

## ***1.2 Presión ecológica en la morfología oclusal***

Con el fin de inferir qué presión puede ser la que más influye en la topografía molar, se hicieron dos análisis de Mantle para correlacionar dos matrices. Se utilizaron permutaciones de mantel (10.000 iteraciones) para evaluar la significación, con el nivel de significación establecido en  $\alpha = 0,05$ . Por un lado, la matriz derivada de los resultados topográficos (**Tabla 19, anexos**) se comparó estadísticamente con las distancias moleculares consenso (**Tabla 18, anexos**). Las distancias genéticas se obtuvieron del árbol consenso descargado de la fuente de datos abiertos *10kTrees* ([www.10ktrees.nunn-lab.org](http://www.10ktrees.nunn-lab.org)). Las pruebas no mostraron correlaciones significativas en ningún molar (M2  $r = 0,127$ ,  $p = 0,180$ ; y M3  $r = 0,096$ ,  $p = 0,278$ ).

En consecuencia, se realizó un segundo bloque de pruebas de Mantel para cada tipo de diente entre las matrices topográficas y ecológicas (**Tabla 17, anexos**). Para la matriz de distancia ecológica, la categorización de la dieta se compiló a partir de la literatura, proporcionando datos cuantitativos actualizados de muestras silvestres y favoreciendo estudios con ecosistemas similares a los lugares de origen de la muestra trabajada. Los resultados obtenidos para el M2 arrojan diferencias significativas entre las dos matrices (M2  $r = 0,391$ ,  $p = 0,002$ ), pero no en el M3 ( $r = 0,173$ ,  $p = 0,155$ ).

## ***1.3 Evolución del desgaste***

Finalmente, para comprender el comportamiento de las variables topográficas a lo largo de las etapas de desgaste (etapas de 0-4) (**Figura 54**), se realizaron gráficos de evolución de cada variable topográfica y diente a lo largo de todas las etapas de desgaste (**Figura 57 y 58 | Tablas 20 y 21, anexos**). Los gráficos muestran que las tendencias generales son las mismas en dientes superiores e inferiores.

El DNE y el RFI evidencian una reducción durante las tres primeras etapas de desgaste (0-1b) en todas las dietas y dientes y una posterior estabilización o ligero repunte en las tres últimas etapas (2-4). Esto se debe a que las tres primeras

etapas de desgaste coinciden con la reducción en altura de las cúspides, mientras que en las tres últimas la zona oclusal está prácticamente plana y la variación en altura es poca, puesto que lo único que varía en estas últimas etapas es la extensión en superficie de la dentina (**Figura 54**). Las únicas especies que muestran un ligero aumento de DNE y RFI son los durófagos, omnívoros y graminívoros. El OPCR evoluciona de manera inversa al DNE y RFI. En esta variable, todos los tipos de dieta aumentan en complejidad en las tres primeras etapas de desgaste, debido a que la reducción paulatina de las cúspides provoca la creación de diversas facetas de desgaste, haciendo que la complejidad aumente. Sin embargo, en las tres últimas etapas de desgaste, la complejidad disminuye significativamente, debido a que las coronas planas ya no muestran facetas de desgaste tan variadas como en las etapas anteriores. Por último, el PCV aumenta exponencialmente durante las cuatro primeras etapas de desgaste (0-2), debido a que la reducción de la altura de las cúspides provoca un aumento de la superficie donde incide luz, reduciéndose drásticamente en las etapas posteriores, probablemente debido al desgaste convexo que se provoca cuando los dientes altamente desgastados y comienza a excavar la dentina, generando variaciones de altura que afectan a la superficie expuesta y, por lo tanto, a la cantidad de luz que puede reflejar.

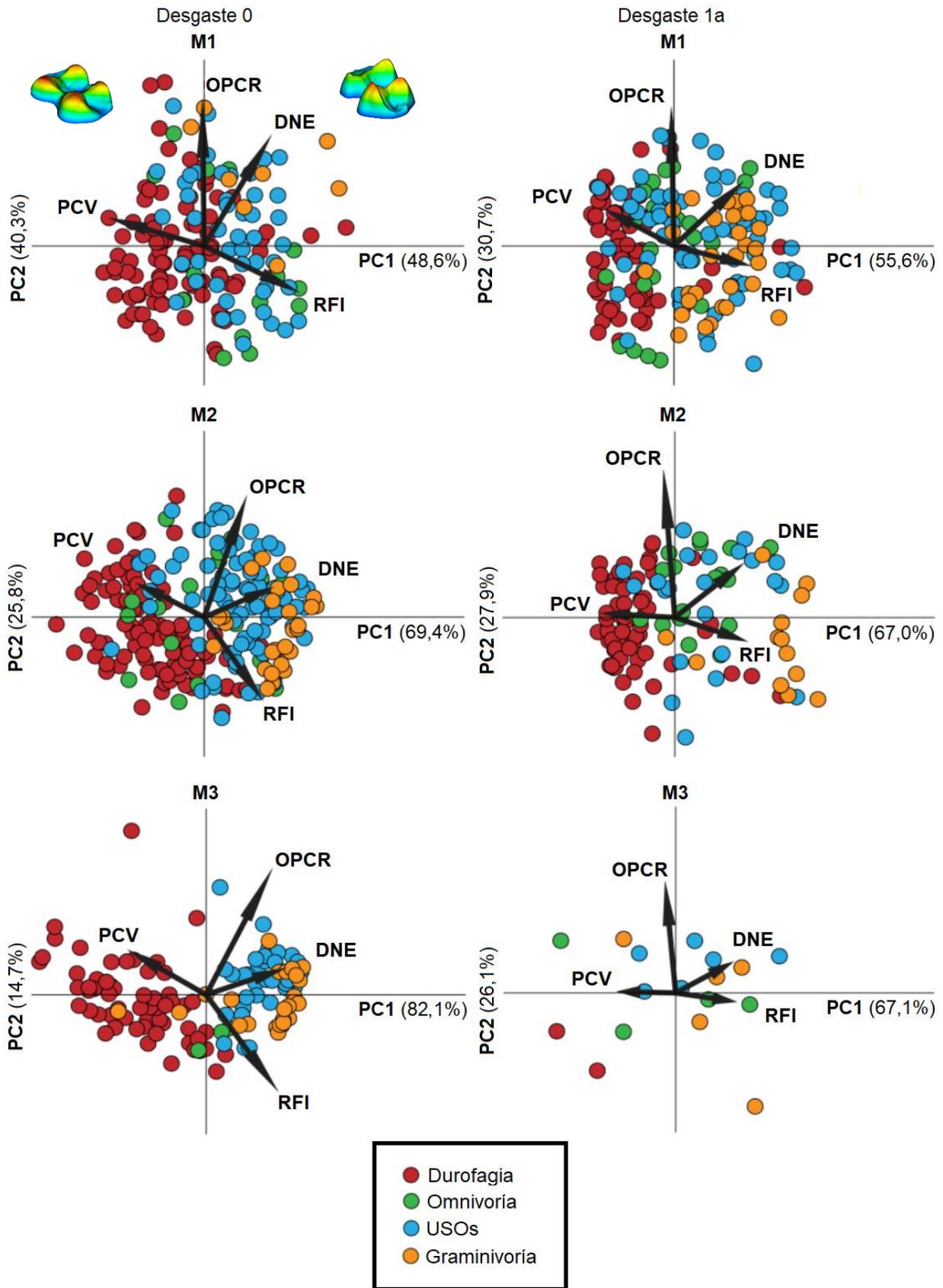
Resultados

**Tabla 16.** Cargas factoriales de los dos primeros Componentes Principales (PC1-2) de las variables topográficas dentales para los dientes analizados por etapa de desgaste (etapas 0 y 1a).

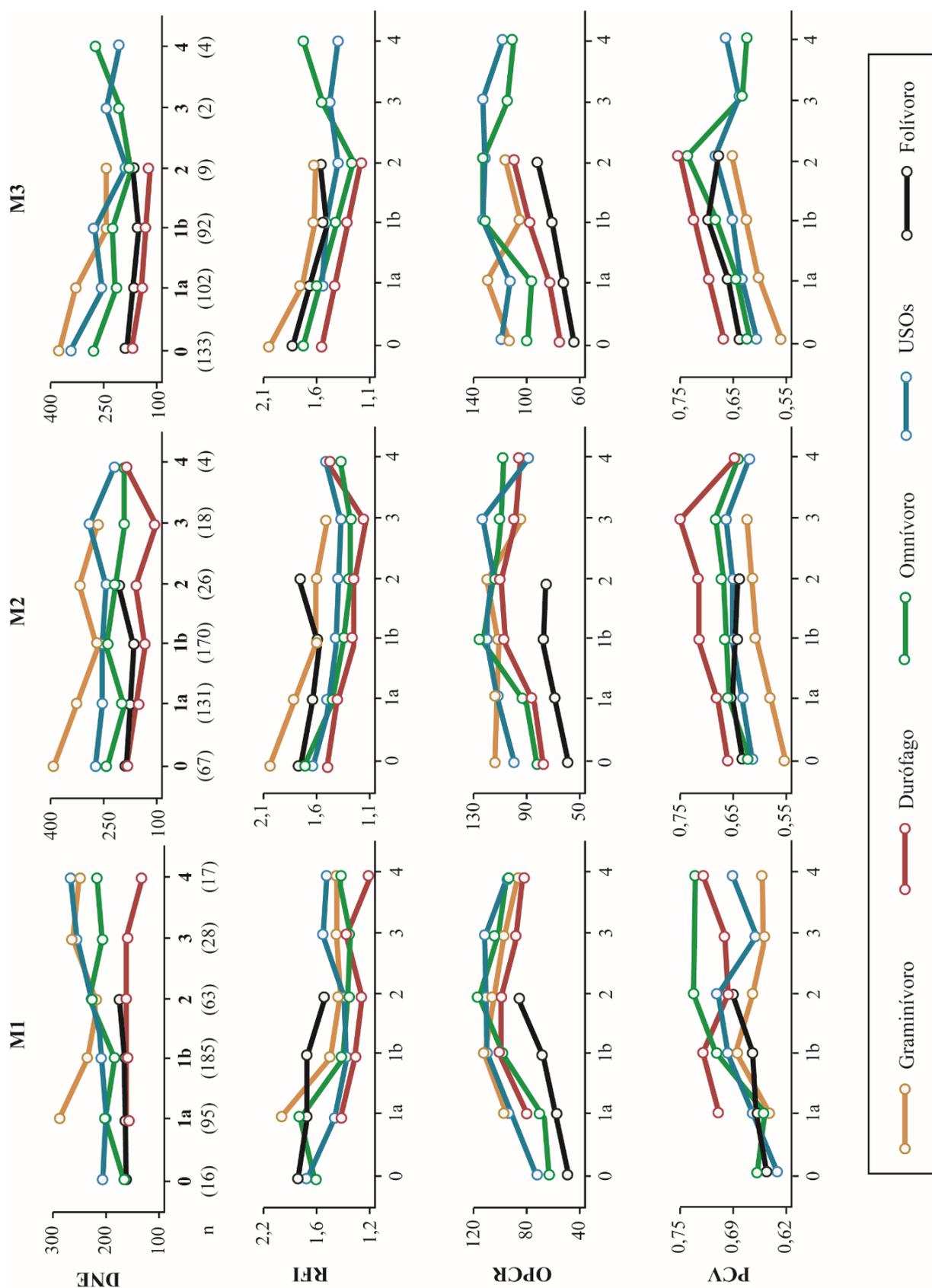
	<b>M1</b>		<b>M2</b>		<b>M3</b>	
<b>Wear 0</b>	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
Eigenvalue	1,946	1,614	2,779	1,034	3,283	0,589
% variance	48,656	40,361	69,488	25,848	82,09	14,728
<b>Metric</b>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>r</i>
DNE	<b>0,62</b>	<b>0,735</b>	<b>0,954</b>	<b>0,199</b>	<b>0,974</b>	0,123
RFI	<b>0,885</b>	<b>-0,312</b>	<b>0,807</b>	<b>-0,55</b>	<b>0,877</b>	<b>-0,443</b>
OPCR	-0,017	<b>0,971</b>	<b>0,582</b>	<b>0,800</b>	<b>0,806</b>	<b>0,579</b>
PCV	<b>-0,882</b>	<b>0,186</b>	<b>-0,938</b>	<b>0,227</b>	<b>-0,957</b>	<b>0,207</b>

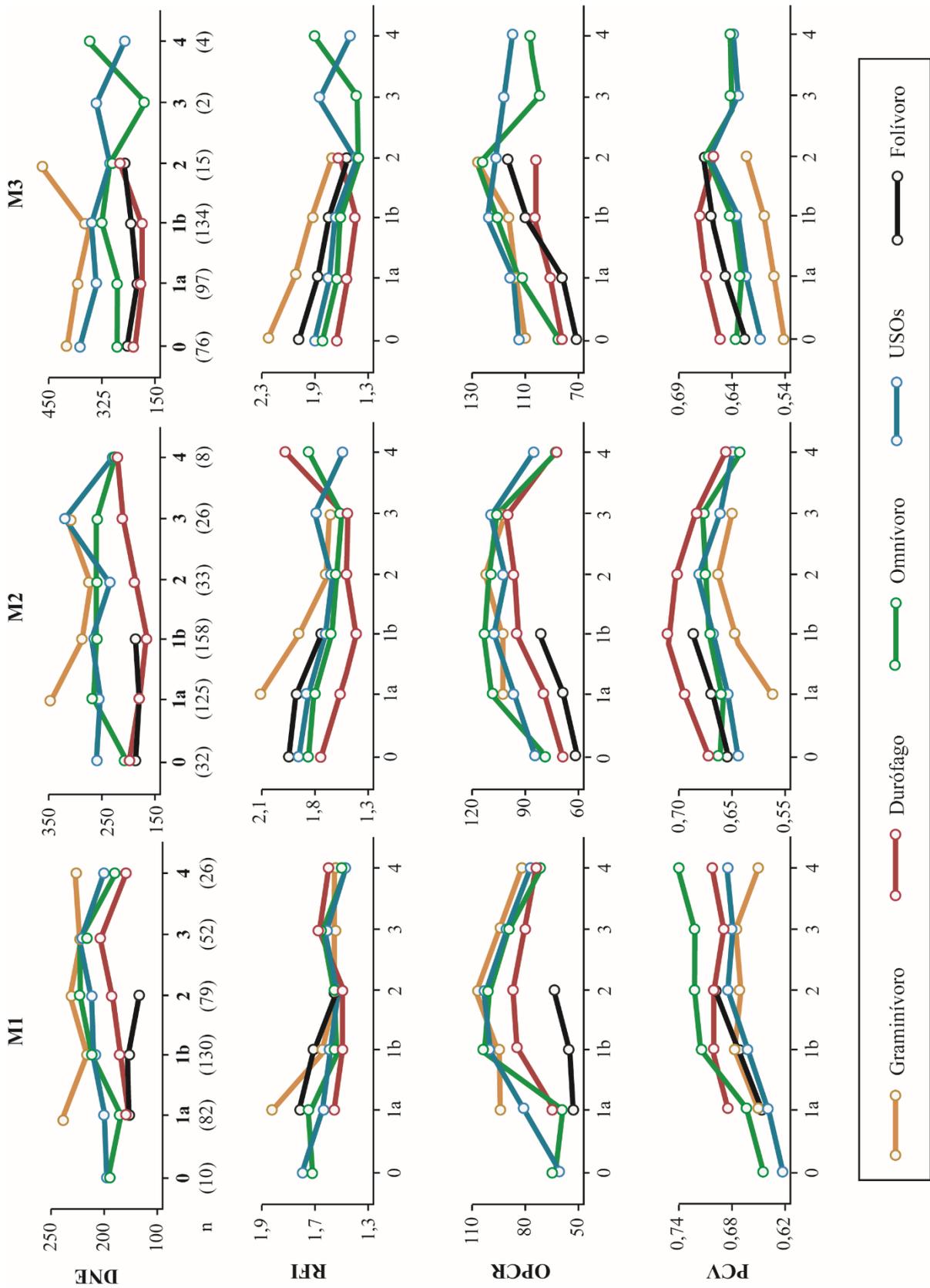
	<b>M1</b>		<b>M2</b>		<b>M3</b>	
<b>Wear 1a</b>	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
Eigenvalue	2,226	1,228	2,683	1,119	2,685	1,046
% variance	55,652	30,703	67,075	27,98	67,146	26,151
<b>Metric</b>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>r</i>
DNE	<b>0,828</b>	<b>0,451</b>	<b>0,901</b>	<b>0,36</b>	<b>0,92</b>	0,275
RFI	<b>0,922</b>	-0,14	<b>0,947</b>	-0,16	<b>0,969</b>	-0,078
OPCR	-0,031	<b>0,969</b>	-0,147	<b>0,981</b>	-0,169	<b>0,982</b>
PCV	<b>-0,83</b>	<b>0,258</b>	<b>-0,976</b>	0,029	<b>-0,934</b>	0,012



**Figura 56.** Diagrama de dispersión de los dos primeros Componentes Principales (PC1-2) distribuidos por molar y etapa de desgaste (desgaste 0 y 1a).



**Figura 57.** Evolución de las variables topográficas a lo largo de todas las etapas de desgaste por tipo de dieta. Los diagramas muestran la evolución de los dientes superiores.



**Figura 58.** Evolución de las variables topográficas a lo largo de todas las etapas de desgaste por tipo de dieta. Los diagramas muestran la evolución de los dientes inferiores.



## 2. Caracterización de la topografía dental en *Dinopithecus ingens* y *Gorgopithecus major*

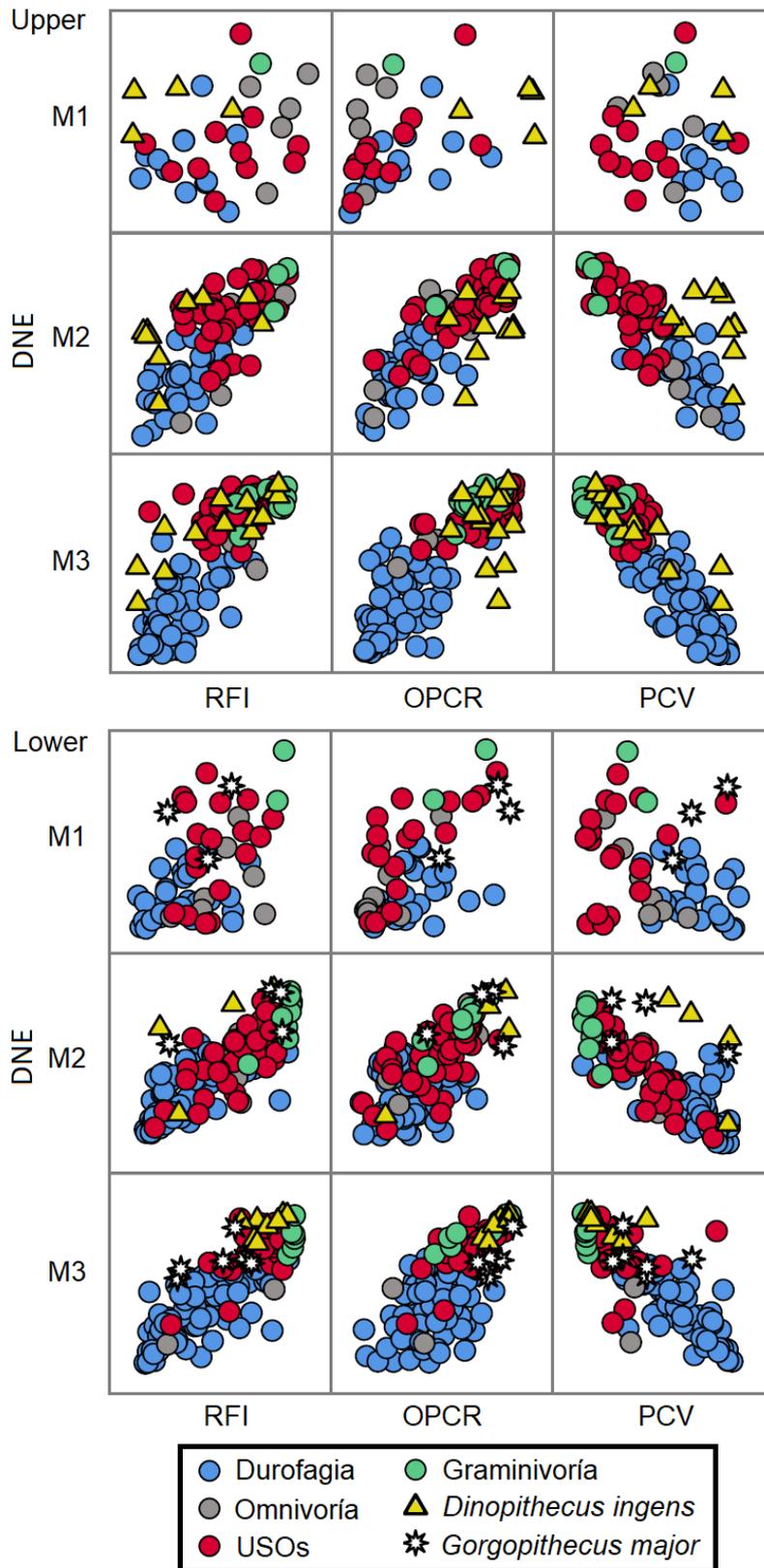
Los análisis descriptivos para cada diente, categoría dieta y especie fósil se encuentran en la **Tabla 22 (anexos)** y **Figuras 59 (anexos)** y **60**. Los resultados del análisis multivariante en la **Tabla 23 (anexos)** y los análisis post-hoc en la **Tabla 24 (anexos)**. Los Análisis Discriminantes Lineales (LDA) de cada diente en la **Figura 61** y los resultados de clasificación correcta en la **Tabla 25**.

Los diagramas de caja (**Figura 59, anexos**) y los gráficos bivariados (**Figura 60**) muestran una distribución general similar, independientemente del tipo de diente. Los valores más altos de DNE y RFI (ambas variables muestran señales similares, ya que están correlacionadas) se encuentran, normalmente, para los comedores de USOs y graminívoros y, en menor medida, para los omnívoros. Estos resultados son los esperados, puesto que tanto el DNE como el RFI se han asociado con morfologías caracterizadas por cúspides altas que permiten procesar de manera

eficiente dietas ricas en fibra, como recursos herbáceos, folívoros y, en menor medida, USOs. Al contrario, los valores más bajos para esta variable son siempre para los durófagos, que se caracterizan por unas cúspides bajas y menos afiladas, adecuadas para el consumo de alimentos biomecánicamente exigentes, como semillas o frutas con exocarpo duro. En cuanto a los taxones fósiles, *Dinopithecus* muestra unos valores generalmente altos en DNE y RFI, por lo que tiende a superponerse con los comedores de USO y graminívoros, mientras que *Gorgopithecus* muestra resultados más diversos. En general, tiene valores altos de DNE y RFI, excepto en M3, donde muestra valores más bajos, aunque dentro de la variabilidad de los consumidores de USO. El OPCR muestra una respuesta menos homogénea que el resto de las variables del estudio. En general, los valores más altos de OPCR son para los comedores de USO y graminívoros. El OPCR se ha sugerido útil para informar sobre la tenacidad de la dieta y la capacidad de cizallamiento (Pampush *et al.*, 2018), por lo que es consistente que los valores más altos sean para grupo formado por geladas y papiones. El género *Theropithecus* se caracterizan por una dieta principalmente graminívora, con importantes aportaciones de recursos subterráneos (Shapiro *et al.*, 2016), mientras que *Papio* tiene una dieta especialmente ecléctica, pero con un consumo intensivo de USO y otros recursos fibrosos (Whitten *et al.*, 1991). En el extremo opuesto, los durófagos son el grupo que muestra la menor complejidad. En esta variable, tanto *Dinopithecus* como *Gorgopithecus* muestran valores elevados, superponiéndose en gran medida con la variabilidad de los comedores de USOs y graminívoros. Por último, los valores más altos de PCV están siempre asociados a las especies durófagas, que se caracterizan por las coronas y cúspides más bajas de la tribu, arquitectura adecuada para romper y moler eficientemente alimentos duros y quebradizos. En cambio, los valores más bajos de PCV son para los comedores de USOs y graminívoros. En M1 y M2 tanto *Dinopithecus* como *Gorgopithecus* muestran PCVs altos, como los durófagos, mientras que en el M3 se asemejan a los valores mostrados por los explotadores de USOs.

Los LDAs (**Figura 61**) tienden a mostrar los mismos esquemas que los gráficos bivariados. En todos los dientes, los individuos están divididos por el tipo de

dieta en el PC1: los durófagos por un lado (correlacionados con valores altos de PCV) y el grupo formado por los comedores de USOs y graminívoros por el otro (correlacionados con valores altos de DNE y RFI); los omnívoros ocupan una posición central entre ambos grupos. Sin embargo, la posición de los fósiles cambia ligeramente dependiendo del tipo de diente, tal vez por las limitaciones de la muestra (*D. ingens* está representado en la dentición superior, mientras que *G. major* es la única especie con M1 inferior bien conservada). En el M1 superior, los individuos de *D. ingens* están superpuestos a los durófagos y comedores de USO. No obstante, este diente está representado por pocos individuos, por lo que es difícil poder hacer inferencias robustas al respecto. En el M2 superior, la mayoría de *D. ingens* se posicionan de manera dispersa en una zona central entre los durófagos, omnívoros y comedores de USO. Los resultados de la clasificación correcta (**Tabla 25**) clasifican a *D. ingens* principalmente como omnívoro, a excepción de dos individuos que están clasificados como durófagos y comedor de USOs (68,9% de los casos clasificados correctamente). En el M3 superior, la disposición de *D. ingens* es ligeramente diferente a los dientes anteriores. Se posicionaron y clasifican como comedores de USO, graminívoros y, en menor medida, omnívoros (84,2% de los casos clasificados correctamente). En el M1 inferior únicamente está representado por tres individuos de *G. major*. Estos individuos se localizan en los valores positivos de ambos ejes y se clasificaron principalmente como graminívoros, y en menor medida como durófagos (76,4% de los casos clasificados correctamente), aunque, del mismo modo que ocurre con el M1 superior, hay pocos individuos representados en esta categoría y las inferencias son limitadas. El M2 inferior están representadas ambas especies. *D. ingens* se posiciona y clasifica como durófago, y en menor medida como omnívoro. Por otro lado, *G. major* se posiciona principalmente cerca de los omnívoros y comedores de USOs y se clasifica como omnívoro, y en menor medida como durófago y graminívoro (63,1% de los casos clasificados correctamente). En el M3 inferior, *D. ingens* se clasifica como comedor de USO, y en menor medida como graminívoro; mientras que *G. major* se clasifica como comedor de USO, y en menor medida como durófago (67,6% de los casos clasificados correctamente).



**Figura 60.** Gráficos bivariados que muestran el DNE (eje Y) y el resto de las variables topográficas (eje X) para dientes superiores e inferiores. Los puntos de colores reflejan las dietas más comunes en la tribu *Papionini* y los símbolos reflejan la posición los taxones fósiles.

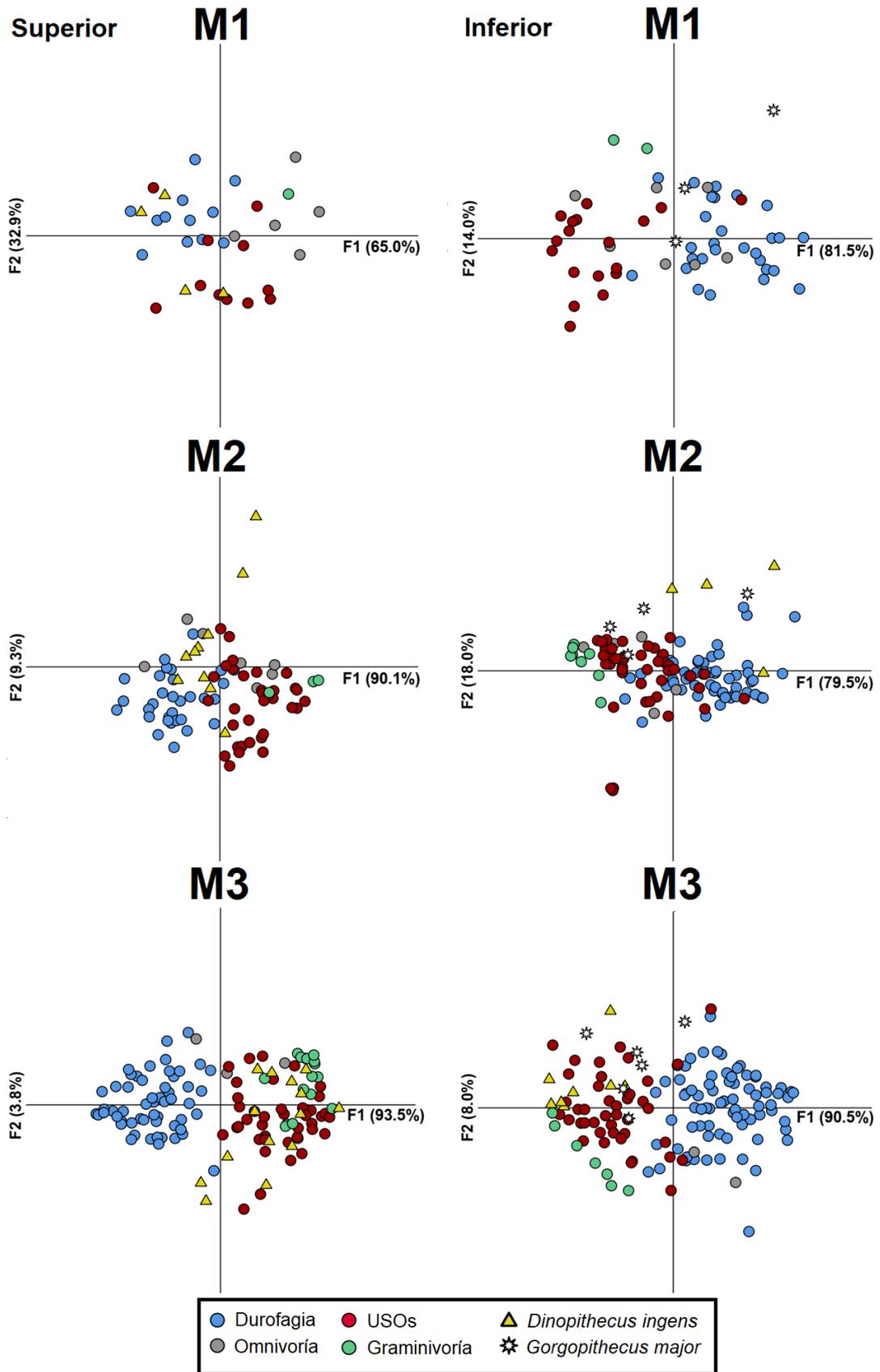


Figura 61. Análisis Discriminante Lineal (LDA) para cada dieta y diente.

Resultados

**Tabla 25.** Resultados de clasificación correcta, basados en el Análisis Discriminante Lineal (LDA) después de la validación cruzada. a= Casos clasificados correctamente.

Superior							Inferior						
M1							M1						
	Dur	Om	Uso	Gr	n		Dur	Om	Uso	Gr	n		
<b>Durófago</b>	<b>Dur</b>	10	0	1	1	12	<b>Durófago</b>	<b>Dur</b>	22	5	1	0	28
<b>Omnívoro</b>	<b>Om</b>	0	3	1	1	5	<b>Omnívoro</b>	<b>Om</b>	1	4	2	0	7
<b>USO</b>	<b>Uso</b>	2	0	8	1	11	<b>USO</b>	<b>Uso</b>	1	3	14	0	18
<b>Graminívoro</b>	<b>Gr</b>	0	0	0	1	1	<b>Graminívoro</b>	<b>Gr</b>	0	0	0	2	2
<b><i>D. ingens</i></b>	<b>Di</b>	2	0	2	0	4	<b><i>G. major</i></b>	<b>Gm</b>	1	0	0	2	3
a. 75,9%							a. 76,4%						
M2							M2						
	Dur	Om	Uso	Gr	n		Dur	Om	Uso	Gr	n		
<b>Durófago</b>	<b>Dur</b>	27	4	0	0	31	<b>Durófago</b>	<b>Dur</b>	44	4	6	0	58
<b>Omnívoro</b>	<b>Om</b>	1	3	1	2	7	<b>Omnívoro</b>	<b>Om</b>	1	2	0	1	5
<b>USO</b>	<b>Uso</b>	1	7	18	7	33	<b>USO</b>	<b>Uso</b>	5	9	20	7	43
<b>Graminívoro</b>	<b>Gr</b>	0	0	0	3	3	<b>Graminívoro</b>	<b>Gr</b>	0	0	1	7	8
<b><i>D. ingens</i></b>	<b>Di</b>	1	8	1	0	10	<b><i>D. ingens</i></b>	<b>Di</b>	3	1	0	0	4
a. 68,9%							a. 63,1%						
M3							M3						
	Dur	Om	Uso	Gr	n		Dur	Om	Uso	Gr	n		
<b>Durófago</b>	<b>Dur</b>	54	0	1	0	55	<b>Durófago</b>	<b>Dur</b>	63	5	2	2	75
<b>Omnívoro</b>	<b>Om</b>	0	3	1	1	5	<b>Omnívoro</b>	<b>Om</b>	1	1	0	0	2
<b>USO</b>	<b>Uso</b>	0	6	26	7	39	<b>USO</b>	<b>Uso</b>	1	3	14	7	41
<b>Graminívoro</b>	<b>Gr</b>	0	1	1	13	15	<b>Graminívoro</b>	<b>Gr</b>	0	0	0	6	7
<b><i>D. ingens</i></b>	<b>Di</b>	0	3	6	5	14	<b><i>D. ingens</i></b>	<b>Di</b>	0	0	7	1	8
a. 84,2%							a. 67,6%						

### 3. Caracterización de la topografía dental en géneros *Papio*, *Parapapio*, *Procercocebus*, *Cercopithecoides* y *Theropithecus*

Los estadísticos descriptivos para cada especie y dieta se pueden encontrar en la **Tabla 26** y **Figura 62 (anexos)**. El análisis multivariante en la **Tabla 27** y las pruebas post hoc en la **Tabla 28 (anexos)**. La **Figura 63** y **Tabla 30** muestran los Análisis Discriminantes Lineales para cada diente, y los resultados de asignación correcta derivados de los LDA se encuentran en la **Tabla 29 (anexos)**.

El análisis multivariante arroja diferencias significativas entre los taxones y las dietas ( $p\text{-valor} = <0,05$ ) en todas las variables topográficas y en ambos dientes (**Tabla 27**). Atendiendo a las pruebas post hoc del análisis multivariante (**Tabla 28, anexos**) del M2 superior, en el DNE todas las especies fósiles del género *Papio* muestran diferencias significativas con los folívoros y durófagos. En el género *Parapapio* no hay tanta homogeneidad: *Parapapio broomi* muestra diferencias con

los durófagos y graminívoros, *Pp. jonesi* con los comedores de USOs y graminívoros y *Pp. whitei* con folívoros y durófagos. Por otro lado, *Pro. antiquus* y *Cercopithecoides* muestran diferencias significativas con los graminívoros. En el RFI, todas las especies muestran diferencias significativas con los durófagos, y *P. angusticeps* también con los explotadores de USOs. En el género *Parapapio*, *Pp. broomi* y *Pp. jonesi* muestran diferencias con los folívoros y graminívoros; mientras que *Pp. sp* y *Pp. whitei* lo hacen con los durófagos. *Procercocebus antiquus* arroja diferencias con los folívoros y graminívoros. Por último, los individuos clasificados como *Cer. williamsi* no muestra diferencias con ninguna dieta, excepto *Cercopithecoides cf. williamsi*, que lo hace con todas las dietas, salvo los durófagos. En el OPCR, todas las especies del género *Papio* muestran diferencias con los folívoros. En el género *Parapapio*, *Pp. broomi* presenta diferencias con los folívoros, comedores de USO y graminívoros y *Pp. sp.* con explotadores de USO y graminívoros. El resto de los géneros y especies no muestran diferencias significativas. En el PCV, *P. angusticeps* presenta diferencias con los durófagos, mientras que *P. izodi* y *P. robinsoni* lo hacen con los graminívoros. En el género *Parapapio*, *Pp. broomi* muestra diferencias con los folívoros, explotadores de USOs y graminívoros, *Pp. jonesi* también lo hace con estas dos últimas dietas. *Pro. antiquus* y *Cer. williamsi* muestran diferencias con los graminívoros. El M2 inferior arroja menos diferencias significativas que en el diente superior. En el DNE hay diferencias significativas de *Pp. jonesi*, *T. o. darti* y *Cer. williamsi* con los folívoros y durófagos. En el RFI presentan diferencias significativas *Pp. angusticeps*, *Pp. jonesi*, *T. o. darti* y *Cer. williamsi* con los durófagos. En el OPCR, tanto *P. izodi*, *Pp. jonesi*, *T. o. darti* como *Cer. williamsi* muestran diferencias con los folívoros, excepto *Pp. jonesi* y *T. o. darti* que también lo hacen con los durófagos. En el PCV, *P. angusticeps*, *Pp. jonesi* y *T. o. darti* presentan diferencias con los durófagos, mientras que *P. izodi* lo hace con los graminívoros.

Se realizaron dos Análisis Discriminantes Lineales (LDA) con las cuatro variables topográficas (DNE, RFI, OPCR y PCV) en el M2 superior e inferior (**Tabla 30 | Figura 63**). Los LDAs, que incluyen los primates cercopitecinos africanos actuales –representados por cinco grupos alimentarios– y las especies extintas,

arrojaron cuatro funciones discriminantes que representaron el 100% de la varianza total. La probabilidad de clasificación correcta de toda la muestra (**Tabla 29, anexos**) fue de 43,1% para el M2 superior y un 40,7% para el M2 inferior.

Las dos primeras funciones (F1-F2) explicaron el 85,07% de la varianza total en el M2 superior y el 89,05% en el M2 inferior (**Tabla 30**). El F1 (48,2% en el M2 superior; 46,8% en el M2 inferior) está correlacionado positivamente con el RFI y negativamente con el DNE y OPCR (**Figura 63**). Este eje divide a los folívoros (género *Colobus*) de los comedores de USO (género *Papio*). En los valores positivos se localizan los folívoros, puesto que suelen tener unos RFI más altos debido a la elevación de sus cúspides. El F2 (37,5% en el M2 superior; 42,7% en el M2 inferior) está correlacionado positivamente con el DNE y RFI y negativamente con el PCV. Este eje divide a los durófagos en los valores negativos (mangabeys) de los comedores de USO, graminívoros y folívoros, los cuales tienen, en general, una topografía caracterizada por cúspides altas. La posición de los taxones fósiles varía según el diente. En el M2 superior, todos los taxones fósiles del género *Papio* se superponen con los graminívoros –sobre todo *P. angusticeps*–, omnívoros –mayoritariamente *P. izodi*– y folívoros –principalmente *P. robinsoni*–. Por otro lado, el género *Parapapio* tiende a superponerse con los durófagos –sobre todo *Pp. broomi* y *Pp. jonesi*–, mientras que *Pp. whitei* se encuentra disperso entre comedores de USO y folívoros. El género *Cercopithecoides* (incluidos *Cer. cf. williamsi*) y *Pro. antiquus* se encuentra dentro de la variabilidad de los durófagos. En el M2 inferior, el género *Papio* se encuentra localizado con los comedores de USO y omnívoros (*P. angusticeps*), *P. robinsoni* se posiciona entre los omnívoros, comedores de USO y durófagos, mientras que *P. izodi* está muy disperso. El género *Parapapio* se encuentra principalmente situado con los comedores de USO (*Pp. jonesi*), mientras que *Pp. broomi* está más disperso, con algunos individuos situados con los comedores de USO y otros con los durófagos. Ambas especies del género *Theropithecus* se encuentran situadas en una posición cercana a los comedores de USO y graminívoros. *Cer. williamsi*, a diferencia del M2 superior, se encuentra muy disperso, con individuos situados en cada tipo de dieta. Por último,

Resultados

*Pro. antiquus* se superpone con los durófagos, comedores de USOs, omnívoros y folívoros.

**Tabla 26.** Análisis descriptivos resumidos (media y desviación estándar, SD) de las variables topográficas para todos los taxones, dietas y dientes analizados.

Superior	n	DNE		RFI		OPCR		PCV	
		Media	SD	Media	SD	Media	SD	Media	SD
Durófago	77	184,440	31,737	1,480	0,089	84,437	12,228	0,673	0,025
USOs	54	274,190	55,761	1,602	0,120	105,787	15,933	0,625	0,022
Graminívoro	13	354,343	67,666	1,899	0,089	112,212	22,740	0,575	0,012
Omnívoro	6	233,848	71,068	1,694	0,187	83,396	14,109	0,635	0,039
Folívoros	55	191,855	25,878	1,722	0,103	67,139	10,622	0,644	0,019
<i>P. angusticeps</i>	4	353,553	50,850	1,867	0,127	101,344	18,907	0,602	0,037
<i>P. izodi</i>	9	273,030	34,302	1,660	0,081	92,833	18,156	0,648	0,030
<i>P. robinsoni</i>	11	274,653	67,582	1,688	0,117	94,227	17,543	0,651	0,042
<i>Pp. broomi</i>	13	235,876	79,996	1,584	0,177	85,856	16,186	0,671	0,040
<i>Pp. jonesi</i>	4	187,981	35,880	1,481	0,098	84,188	5,622	0,671	0,034
<i>Pp. sp</i>	4	264,892	81,946	1,731	0,165	77,500	15,075	0,637	0,033
<i>Pp. whitei</i>	4	279,003	78,336	1,699	0,109	93,156	17,426	0,624	0,044
<i>Pro. antiquus</i>	3	202,370	37,548	1,496	0,058	86,792	21,638	0,659	0,031
<i>Cer. williamsi</i>	3	186,582	44,118	1,510	0,105	76,625	12,974	0,673	0,011
<i>Cer. cf. will.</i>	2	183,877	28,487	1,410	0,043	88,125	26,870	0,698	0,015

Inferior	n	DNE		RFI		OPCR		PCV	
		Media	SD	Media	SD	Media	SD	Media	SD
Durófago	62	185,518	31,821	1,530	0,126	82,204	11,423	0,671	0,029
USOs	41	244,201	50,782	1,702	0,120	91,074	12,362	0,619	0,027
Graminívoro	8	326,424	59,350	2,030	0,112	103,922	11,514	0,566	0,018
Omnívoro	4	235,062	55,451	1,697	0,056	92,563	18,873	0,628	0,016
Folívoros	46	187,596	27,638	1,765	0,122	69,902	9,950	0,640	0,020
<i>P. angusticeps</i>	2	275,288	17,845	1,868	0,052	87,063	7,690	0,597	0,009
<i>P. izodi</i>	4	229,541	77,594	1,625	0,145	95,625	12,512	0,658	0,042
<i>P. robinsoni</i>	4	224,119	35,651	1,652	0,046	84,719	13,336	0,634	0,009
<i>Pp. broomi</i>	4	231,373	48,393	1,684	0,246	90,094	2,251	0,634	0,036
<i>Pp. jonesi</i>	12	264,215	68,061	1,707	0,140	99,281	14,227	0,631	0,033
<i>Pro. antiquus</i>	4	239,435	56,155	1,643	0,097	91,188	9,698	0,642	0,019

Resultados

<i>T. o. darti</i>	4	345,892	68,533	1,872	0,206	105,563	5,576	0,574	0,019
<i>T. o. oswaldi</i>	2	251,209	63,871	1,676	0,221	95,188	4,685	0,611	0,045
<i>Cer. williamsi</i>	7	246,837	50,195	1,787	0,223	89,500	15,197	0,632	0,045

**Tabla 27.** Resultados de MANOVA testeando las diferencias en el sexo y la dieta en el M2 superior e inferior. Los números en negrita corresponden a valores <0,05.

Efectos	Superior							
	DNE		RFI		OPCR		PCV	
	F	p	F	p	F	p	F	p
Modelo	10,433	<b>0,000</b>	11,201	<b>0,000</b>	10,542	<b>0,000</b>	8,949	<b>0,000</b>
Dieta	12,504	<b>0,000</b>	18,538	<b>0,000</b>	7,591	<b>0,000</b>	11,706	<b>0,000</b>
Sexo	3,951	<b>0,021</b>	4,482	<b>0,012</b>	3,536	<b>0,031</b>	5,479	<b>0,005</b>
Dieta x Sexo	1,332	0,174	0,900	0,574	3,109	<b>0,000</b>	1,808	<b>0,028</b>

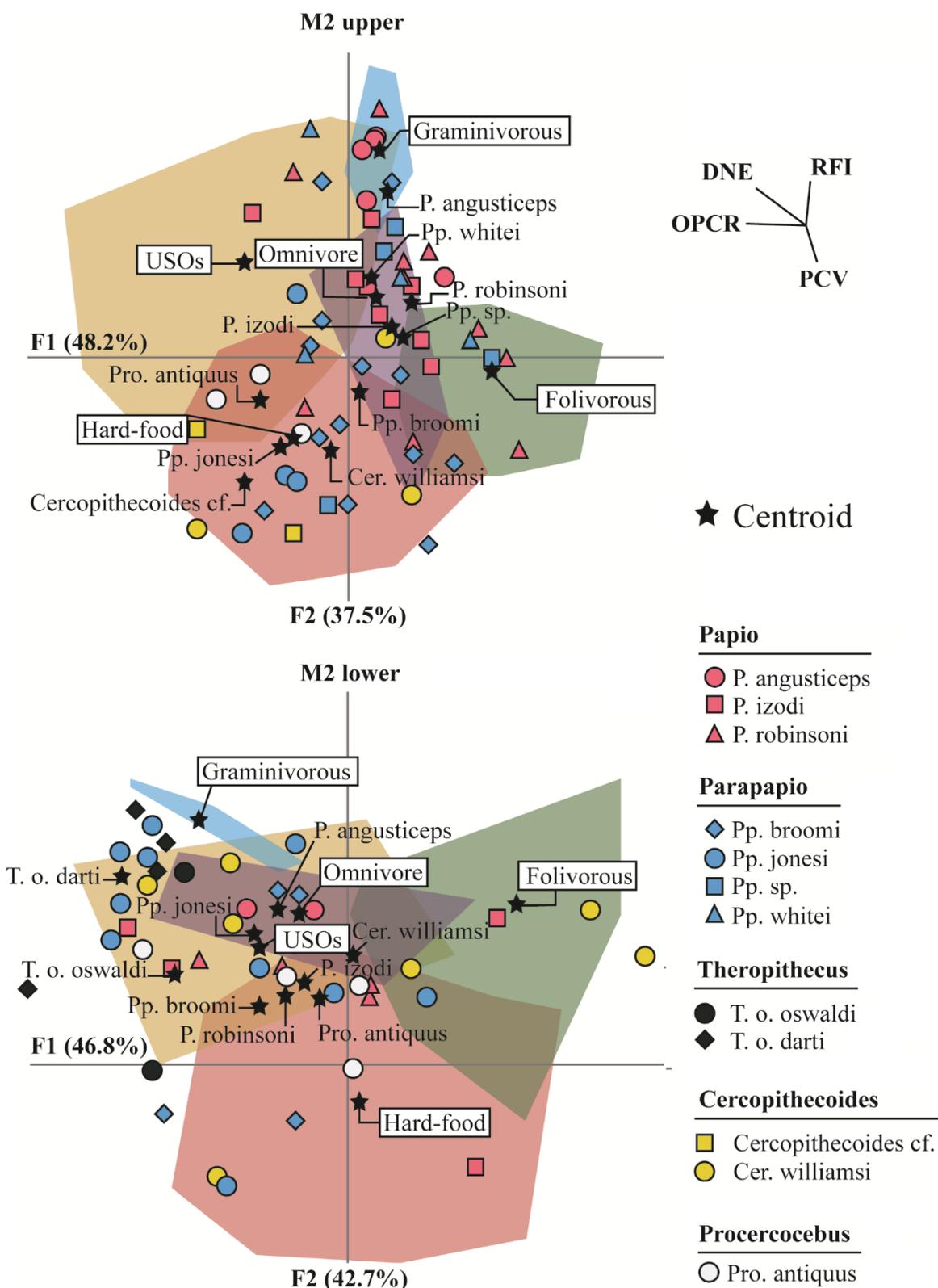
Efectos	Inferior							
	DNE		RFI		OPCR		PCV	
	F	p	F	p	F	p	F	p
Modelo	5,835	<b>0,000</b>	7,163	<b>0,000</b>	6,340	<b>0,000</b>	6,968	<b>0,000</b>
Dieta	7,310	<b>0,000</b>	11,280	<b>0,000</b>	6,238	<b>0,000</b>	11,912	<b>0,000</b>
Sexo	1,016	0,364	0,336	0,715	2,775	0,065	0,233	0,792
Dieta x Sexo	0,658	0,777	1,523	0,127	0,777	0,663	1,398	0,177

**Tabla 30.** Correlación inter-grupos entre los dos primeros factores (F1-F2) de los resultados topográficos para los taxones trabajados.

	M2 superior		M2 inferior	
	F1	F2	F1	F2
Eigenvalues	1,905	1,480	1,153	1,053
% variance	48,2	37,5	46,8	42,7

Inter-group correlation				
DNE	-0,134	0,871	-0,651	0,484
RFI	0,599	0,680	0,009	0,888
OPCR	-0,500	0,593	-0,789	0,152
PCV	-0,110	-0,745	0,332	-0,808



**Figura 63.** Gráficos de dispersión de los dos primeros factores (F1-F2) que representan el 85,7% (M2 superior) y el 89,05% (M2 inferior) de la varianza total. Las envolturas convexas (*convex hull*) representan cada grupo de dieta.

# Discusión



## ***1. La topografía dental como método para estudiar la morfología oclusal***

### **1.1 Señales entre variables**

Es complicado seleccionar la variable más adecuada para cuantificar un aspecto en concreto de la morfología dental, por ello es interesante utilizar varios parámetros para cuantificar la morfología propia del diente. La diversidad morfológica que encontramos en primates responde a la gran variabilidad ecológica del grupo, por lo que es importante tener en cuenta el tipo de morfología dental que estamos comparando en cada estudio. Por ejemplo, los frugívoros -especialmente los durófagos-, tienen coronas bastante simples, caracterizadas topográficamente con valores bajos de DNE y RFI, con facetas (*patches*) pequeños y PCV alto. Esta morfología es apropiada para procesar la pulpa de fruta y, sobre todo, para triturar semillas y otros frutos con exocarpo duro (*cf. 2.2 Anatomía funcional*). Al contrario, los folívoros y comedores de USOs se encuentran en el extremo opuesto del espectro, con valores de DNE y RFI altos, pero con un PCV bajo, lo que indica una eficiencia de corte de los alimentos tenaces y en general de todos los alimentos altos en fibra.

La integración de todas las variables es lo que proporciona una imagen más clara de la señal topográfica de cada especie. El uso de una única variable podría sesgar los datos, puesto que algunos tipos de dieta suelen converger en sus propiedades físicas, pudiendo llegar a superponerse los resultados de una variable en concreto. Por ello, es interesante conocer las ventajas y limitaciones de cada una de ellas y comprender la información que obtenemos en conjunto.

**DNE:** En este trabajo, el DNE ha sido una de las principales variables que han aportado los resultados más discriminantes. A partir de otros estudios publicados en primates, el DNE ha demostrado ser útil para diferenciar los molares de especies folívoras de frugívoras de platirrinos (Winchester *et al.*, 2014), pero poco preciso en hominoideos (Berthaume y Schroer, 2017).

Aunque uno de los rasgos que caracteriza a la tribu *Papionini* es la presencia de dientes bilofodontos de coronas altas –en comparación con otros clados de primates– la altura y curvatura de las cúspides parece ser lo suficientemente variable como para que el DNE sea sensible a ligeros cambios. Cabe tener en cuenta que, puesto que es una variable sensible a la altura de las estructuras, el trabajo con dientes desgastados puede afectar a la efectividad de los resultados. Es por ello por lo que es importante no mezclar dientes con desgastes muy diferentes, puesto que los resultados pueden perder nitidez.

La variabilidad de la superficie dental incluye tanto la convexidad como la concavidad y, como resultado, el DNE aumenta con ambos tipos de cambio de forma. El DNE, calculado en esta tesis mediante el programa MorphoTester, no discrimina entre convexidad y concavidad, a diferencia de otros programas que proporcionan valores negativos para la concavidad y valores positivos para la convexidad (p. ej. Guy *et al.*, 2013, 2015).

**RFI:** La capacidad de distinguir entre el relieve inducido por cúspides altas, el relieve inducido por cuencas profundas o el relieve de una superficie dental compleja (con diversas de estructuras) es especialmente importante, dado que la funcionalidad esperada para un diente con superficies dentales altas, profundas o complejas son muy diferentes. Por ejemplo, en platirrininos los dientes con alto relieve y cuencas poco profundas se encuentran principalmente en especies folívoras, los dientes con alto relieve y cuencas profundas se encuentran principalmente en especies insectívoras que perforan la cutícula dura, mientras que los dientes complejos son comunes en especies que muelen o trituran alimentos con exocarpo duro (Rosenberger, 1992; Thiery *et al.*, 2019). El principal problema del RFI es que proporciona los mismos promedios para superficies con relieves opuestos. Por ejemplo, un diente con una sola cúspide alta y otro con un valle profundo podrían, teóricamente, tener la misma variación de altura y, por lo tanto, la misma ratio de altura entre el área 3D y 2D, puesto que ambas estructuras muestran la misma variación respecto al plano (Thiery *et al.*, 2019). La variación de la altura también parece ser independiente del número de estructuras, por lo que un diente con una

única cúspide alta y otro diente con varias estructuras pequeñas (cúspides, pliegues o grietas) podrían tener los mismos valores de RFI (Bailey *et al.*, 2011; Guy *et al.*, 2015). Para evitar la superposición de los valores RFI es conveniente no comparar cladogramas que posean estructuras dentales muy diferentes. En esta tesis se han comparado estructuras dentales con una misma base morfológica –dientes bilofodontos y dentro de una misma tribu– por lo que la disposición o el número de estructuras no varía.

**OPCR:** Se ha aplicado en diversos estudios con primates y, generalmente, parece ser la variable que ofrece menos información, debido a que muestra grandes niveles de superposición entre especies con dietas muy diferentes (p. ej. Guy *et al.*, 2013; Winchester *et al.*, 2014; Glowacka *et al.*, 2016; Berthaume *et al.*, 2018; Pampush *et al.*, 2018), probablemente porque hay una menor variabilidad de la complejidad en primates que en otros mamíferos (Winchester *et al.*, 2014; Berthaume *et al.*, 2018), especialmente en hominoideos (Ungar y M'Kirera, 2003; Glowacka *et al.*, 2016), pero no en plitirinos (Ungar *et al.*, 2018).

El OPCR se basa en el supuesto de que todos los límites entre parches individuales sirven como "sitios de rotura" (Evans *et al.*, 2007). Cuantas más facetas muestre un diente, más compleja se considera la corona. El problema radica en la interpretación de la supuesta complejidad y cómo esta variable puede ayudar a inferir dieta o, al menos, propiedades mecánicas de los alimentos consumidos.

Diversos estudios destacan que el OPCR informa sobre la tenacidad de la dieta, es decir, sobre la facilidad de una pieza dental para cortar y procesar alimentos fibrosos (Evans *et al.*, 2007; Boyer, 2008; Boyer *et al.*, 2010; Bunn *et al.*, 2011; Pampush *et al.*, 2018). Sin embargo, otros autores dudan de esta afirmación y destacan su carácter ambiguo (Thiery *et al.*, 2017), considerándose únicamente útil y confiable cuando se aplica a morfología muy dispares (Pineda-Munoz *et al.*, 2017). Los resultados de esta tesis corroboran la hipótesis sobre la capacidad de esta variable para informar sobre la tenacidad de la dieta, puesto que, en general, el OPCR es más alto en aquellas especies con dietas altas en fibra (*Papio* y *Theropithecus*) y más bajo en los durófagos.

**PCV:** El PCV es una variable de reciente incorporación en los estudios de topografía dental y que aún no cuenta con un *corpus* de aplicaciones en grandes series dentales. Los trabajos que han aplicado esta variable han encontrado fuertes correlaciones entre el PCV y la dieta en primates platirrinos y prosimios (Berthaume *et al.*, 2019) y en homínidos (Berthaume *et al.*, 2018). También ha sido especialmente útil para investigar los efectos del desgaste en morfología dental, pudiendo llegar a predecir qué facetas de desgaste se generan primero (Berthaume *et al.*, 2019).

Tras la aplicación de esta variable en una gran serie dental de cercopitecinos, esta tesis puede confirmar que el PCV ha sido una de las variables más discriminantes de este trabajo, siendo capaz de separar a los grupos en base a la dureza de los alimentos consumidos, principalmente durófagos del grupo de comedores de recursos fibrosos.

Puesto que esta variable es especialmente sensible a la incidencia de luz en una superficie –en este caso en cúspides–, del mismo modo que aquellas variables que afectan a la altura de los dientes (DNE y RFI), es especialmente importante controlar el estadio de desgaste de los dientes con los que se van a trabajar.

En definitiva, el DNE y el PCV son las variables que mejor discriminan a los grupos según su tendencia alimentaria, especialmente si la biomecánica asociada a la dieta es muy diferente del resto. El RFI también sería un buen indicador, ya que está correlacionada con el DNE, sin embargo, el OPCR es una variable compleja y que no siempre parece tener la resolución suficiente para discriminar entre categorías alimentarias en morfologías similares (Bunn *et al.*, 2011; Pineda-Munoz *et al.*, 2017).

## 1.2 Limitaciones del método

(i) La predicción por analogía es uno de los métodos más usados para inferir la dieta en especies fósiles. Se basa en la comparación de un carácter morfológico de un individuo fósil con el de las especies vivas relacionadas filogenéticamente. Esta

es la base de gran parte de los trabajos de anatomía comparada, donde se sugiere una dieta si la morfología dental del taxón fósil es lo suficientemente semejante a la de la especie actual. Sin embargo, este método de comparación, especialmente cuando se valora cualitativamente, tiene limitaciones importantes: no existe un criterio claro sobre cuán similares deben ser los dientes para justificar una inferencia alimentaria, añadiendo un fuerte componente subjetivo; también surgen problemas cuando la forma de un diente fósil no se parece a ninguna especie viva y, por lo tanto, no puede interpretarse en un contexto moderno. Este problema es especialmente patente en la tribu *Papionini*, puesto que es una tribu que parece mostrar numerosas homologías (*cf. 3 Señal morfológica vs. señal filogenética*).

(ii) Existen diversos trabajos que remarcan la influencia de los alimentos mecánicamente exigentes como causa principal de los procesos selectivos que rigen la morfología dental (*cf. 3.2 Propiedades mecánicas de los alimentos*). Sin embargo, los alimentos que no requieren un procesamiento mecánico exigente (p. ej. fruta de pulpa madura no ácida, resina u otros alimentos blandos) no ejercen una presión selectiva en la forma del diente, ni suelen dejar trazas de desgaste, por lo que diversos tipos de alimentos son obviados en las inferencias alimentarias. Es por ello por lo que las inferencias alimentarias producto de trabajos que aplican métodos indirectos suelen ser, a menudo, escuetas e insatisfactorias, puesto que únicamente aquellos alimentos abrasivos (por sí mismos o por agentes externos adheridos) o duros serán los únicos representados.

(iii) De manera similar, es posible que la forma del diente no siempre refleje por completo la dieta de la especie en cuestión, sino que puede tratarse de plesiomorfías (caracteres arcaicos) (Evans y Pineda-Munoz, 2018). El corto tiempo de divergencia entre dos especies puede haber sido insuficiente para cambiar drásticamente la forma de los molares, por lo que puede haber un “retraso” entre los cambios en las preferencias alimentarias y las adaptaciones morfológicas dentales posteriores (Davis y Pineda-Munoz, 2016).

(iv) En relación con las plesiomorfías, también cabe la posibilidad de estar delante de un proceso de homoplasia, como ocurre con la tribu *Papionini* y que, a menudo,

es una posibilidad que no se suele contemplar. Como se ha comentado anteriormente (*cf. 1.4.1 Homoplasias en la tribu Papionini*), la ingesta de alimentos biomecánicamente resistentes suele ejercer una presión para desarrollar caracteres anatómicos análogos –especialmente en la región craneofacial– entre especies que no tienen por qué estar relacionadas filogenéticamente. Contemplar este proceso puede ser altamente necesario si se quiere utilizar un carácter en cuestión para hacer inferencias filogenéticas. Este problema ha sido discutido en el apartado 3. *Señal morfológica vs. señal filogenética*.

(v) El protocolo de procesamiento de datos 3D adaptado para este estudio es largo e incluye muchos pasos que pueden aumentar el riesgo de sumar errores durante el proceso (*cf. 2.2 Procesamiento de las muestras dentales para el análisis topográfico*). De manera general, todos los protocolos publicados son igualmente largos, complejos y variados (p. ej. Winchester, 2016; Thiery *et al.*, 2017; Berthaume *et al.*, 2019b), por lo que es necesario establecer protocolos más simples y homogéneos que faciliten la aplicación de un mismo protocolo para posibilitar la comparación directa de resultados. Además, el procesamiento de una malla requiere la toma de decisiones con respecto a múltiples parámetros que tendrán efectos directos en los resultados topográficos: suavizado de la superficie, reducción del número de triángulos o métodos de corte de la malla. Es por ello por lo que cada protocolo topográfico debería estar adaptado en base a las características propias de los molares que se pretenden analizar (Winchester, 2016). Por ejemplo, el grado de reducción de ruido del protocolo topográfico dental aplicado en los *Papionini* puede no ser óptimo para los platirrininos del género *Pithecia*, que se caracteriza por la presencia de crenulaciones en el esmalte. Si se aplica un suavizado alto, la superficie se puede simplificar tanto que acabe por eliminar aquellas características importantes.

(vi) La falta de datos climáticos y ambientales de las regiones de procedencia de los individuos vivos exacerba el problema de las especies usadas como modelo (Teaford, 2007). Muchos primates, especialmente los cercopitecinos, son oportunistas y cambian su dieta estacional y/o regionalmente (p. ej. Chapman y

Chapman, 1990, 1999; Gautier-Hion *et al.*, 1993; Davies *et al.*, 1999). Como resultado, la combinación de individuos de una misma especie procedentes de diferentes regiones –incluso si éstas son cercanas– podría producir una señal sesgada. Este problema se puede minimizar agrupando individuos de ecosistemas próximos. En este trabajo, la única especie que tiene un gran rango de dispersión es *Papio anubis*. Se ha valorado la localización exacta de cada individuo para caracterizar el ecosistema del que proceden los individuos. Los individuos que procedían de ecosistemas especialmente diferentes han sido obviados en los análisis, puesto que el consumo de recursos diferentes puede influir en la nitidez de los resultados. Este problema se ha podido evidenciar en el registro fósil. La evolución de los cercopitecinos de Sudáfrica parece estar fuertemente vinculada a los entornos regionales (Elton, 2007). Algunos estudios sugieren dietas diferentes en una misma especie que se documenta en dos yacimientos sincrónicos, incluso cercanos entre ellos. Por ejemplo, el patrón de microdesgaste dental de *Pp. jonesi* de Makapansgat sugiere una dieta principalmente basada gramíneas y/u hojas, mientras que en Sterkfontein sería mixta (El-Zaatari *et al.*, 2005); o *Cer. williamsi* con un patrón de dieta durófaga en Makapansgat y más blanda en Sterkfontein (Teaford *et al.*, 2008).

### 1.3 Diferencias entre tipo de diente

Existen pocos trabajos que analicen la morfología dental en todos los molares, dado que la mayoría se han centrado en el segundo molar inferior (p. ej. Ungar y M’Kirera, 2003; Merceron *et al.*, 2006; Boyer, 2008; Bunn *et al.*, 2011; Whinchester *et al.*, 2014), y muy pocos lo han hecho utilizando diversos dientes (p. ej. Bunn y Ungar, 2009). Bunn y Ungar (2009) evidenciaron que la información morfológica proporcionada por los dos molares –en su caso  $M_1$  y  $M_2$ – en cercopitecoideos era diferente y que, por lo tanto, no son directamente comparables. Los resultados de los análisis topográficos del presente trabajo corroboran esta conclusión. Este trabajo ha evidenciado que los resultados proporcionados para el  $M_1$  y  $M_2$  a menudo arrojan diferencias a la hora de clasificar a los individuos en un

grupo alimentario y, por lo tanto, se tendría que considerar el tipo de diente como una variable importante cuando se realizan aproximaciones alimentarias a partir de éstos.

En varios clados de mamíferos, el M3 es el molar más variable en cuanto a morfología, tamaño y complejidad oclusal (p. ej. Scott *et al.*, 2018). Trabajos sobre el Modelo de cascada inhibitoria (*Inhibitory cascade model, ICM*) sugieren que los molares –o cúspides– que se desarrollan más tarde (M2 respecto al M1 y M3 respecto al M2) se ven afectados por más factores que pueden influir en el desarrollo que las estructuras que se forman en estadios más tempranos, aumentando su variabilidad morfológica (p. ej. Kavanagh *et al.*, 2007; Asahara, 2013). Estos estudios también se ven respaldados por los trabajos sobre la morfología de la unión esmalte-dentina en primates, donde los M1 tienden a tener cuencas menos profundas y ápices de dentina más desarrollados (*dentine-horn tips*) que los M2 y M3 (Olejniczak *et al.*, 2007).

#### 1.4 Diferencias entre dientes superiores e inferiores

A lo largo de esta tesis se ha podido comparar el comportamiento de las variables topográficas en dientes superiores e inferiores, apreciándose diferencias entre especies y grupos de dieta. Tal y como se aprecia en los LDA (**Figuras 61**), la variabilidad intragrupal tiende a ser mayor. Esto es especialmente importante en la distribución de los individuos que consumen dietas altas en fibra (graminívoros y comedores de USOs) donde se observa una gran variabilidad en su distribución para los molares inferiores. Esto puede deberse a que la muestra es menor en los dientes inferiores, con algunas especies menos representadas en la muestra fósil. Este problema es más evidente en el género *Parapapio*, donde, desafortunadamente, únicamente *Pp. jonesi* está bien representado en los dientes inferiores, el resto de las especies no lo está o es muy escasa. Debido a ello, esta especie sugiere una dieta durófaga en los dientes superiores y una dieta basada en USOs u omnívora en los dientes inferiores. La falta de representación del género *Parapapio* en

los dientes inferiores imposibilita saber si existe una tendencia diferente en los dientes inferiores o es únicamente *Pp. jonesi* en la especie que se aprecia.

El hecho de que los dientes superiores e inferiores arrojen resultados diferentes o contradictorios puede ser debido a una funcionalidad diferente durante el ciclo masticatorio. Aunque los estudios sobre la morfología dental se han centrado principalmente en dientes superiores –por cuestiones de volumen de la muestra o estandarización de los protocolos– es especialmente interesante complementarlo con dientes inferiores debido a la “hipótesis del mortero y la mano de mortero” (*mortar and pestle hypothesis*). Esta hipótesis sugiere que la forma del molar inferior actuaría como una mano de mortero, estabilizando el alimento, mientras que el molar superior actuaría como un mortero, ayudando a descomponer el alimento a través de la molienda, provocando el desarrollo de diferentes morfologías adaptadas a cada función (Luke y Lucas, 1983; Lucas y Lucas, 1983, 1984).

### 1.5 Evolución del desgaste dental

El comportamiento de las variables topográficas a lo largo de las etapas de desgaste puede ser característico de los recursos alimentarios que una especie ha consumido. La presión que ejerce el consumo de un tipo de alimento, especialmente los biomecánicamente exigentes, caracterizará el tipo y tasa de desgaste.

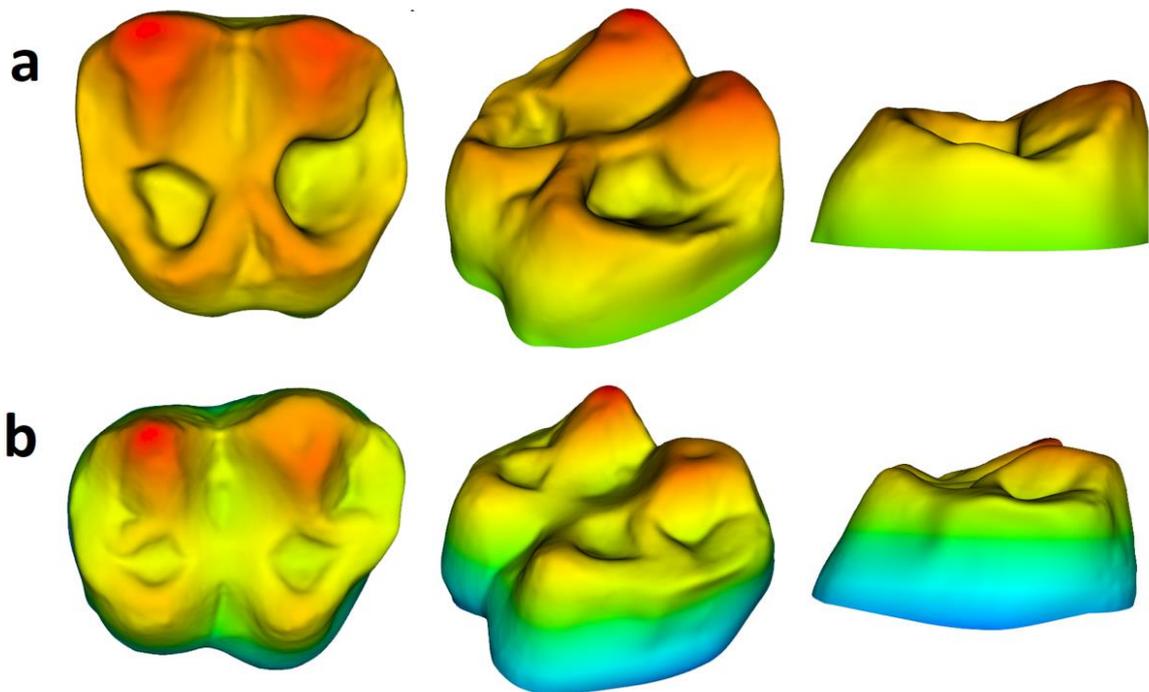
Los resultados topográficos muestran que el DNE y el RFI decrecen en las primeras etapas de desgaste en todas las dietas, debido a la pérdida drástica de angularidad y altura de las cúspides, sin embargo, los omnívoros, comedores de USOs y graminívoros muestran un aumento de DNE y RFI en las etapas de desgaste más avanzadas, mientras que el resto de las dietas –las que están representadas en estas etapas– decrecen. Los primates que tienen dietas altas en fibra y especialmente abrasivas, requieren que, a medida que se desgastan las cúspides, se generen nuevas crestas de corte para mantener la eficiencia masticatoria. La creación de una morfología causada por el desgaste a modo de compensación adaptativa se

conoce como morfología secundaria y responde a la “hipótesis de la escultura dental” (*cf. 2.4 Desgaste dental*). El aumento de la angularidad (DNE) con el desgaste ya había sido observado en diversas especies folívoras (M’Kirera & Ungar, 2003; Bunn *et al.*, 2011; Winchester *et al.*, 2014; Ungar, 2015; Glowacka *et al.*, 2016; Pampush *et al.*, 2016, 2018). Este tipo de aumento no deberían observarse en primates durófagos, ya que el esmalte grueso aumenta su resistencia al desgaste. Al contrario de lo que ocurre con los folívoros –que requieren crestas de corte permanentemente afiladas– los durófagos únicamente precisan de dientes que puedan soportar cargas intensas. Sin embargo, los resultados de este trabajo sugieren –especialmente en dientes inferiores– que los durófagos también tienden a aumentar su angularidad con el desgaste. Esto puede ser debido a que el consumo de alimentos duros con dientes muy desgastados y planos (etapas 2-4) provoca una rápida excavación de la dentina –mucho más blanda que el esmalte– generando unos hoyos profundos con crestas de esmalte alrededor del depósito de dentina. Este tipo de excavaciones en la dentina se observa en todas las especies, pero en durófagos está especialmente exacerbada, creando uniones de esmalte-dentina que se afilan continuamente (**Figura 64**). Estas fóveas de dentina son interpretadas por MorphoTester como variaciones de la altura –en este caso negativas– respecto al plano, lo que causa un aumento de las variables sensibles a la altura. Como se ha comentado anteriormente (*cf. 1.2 Limitaciones del método*), la topografía dental no discrimina entre variaciones cóncavas (positivas) y convexas (negativas), sino que calcula la variación de la altura respecto a un punto 0.

Por otro lado, la evolución de la complejidad (OPCR) genera unas líneas de tendencia inversamente proporcionales al DNE y RFI. La complejidad aumenta en las tres primeras etapas de desgaste debido a que el desgaste desigual de las cúspides crea numerosas facetas –interpretadas como bordes cortantes– diversamente orientadas. El aumento en el número de facetas ha sido interpretado como una mayor complejidad y una morfología eficiente para el consumo de dietas fibrosas (*cf. 1.1 Señales entre variables*). Sin embargo, en las últimas etapas de desgaste, el OPCR decrece, probablemente porque la reducción drástica de las cúspides hasta

su total desaparición provoca la desaparición de las facetas/parches y una homogeneización de la superficie oclusal.

Por último, el PCV aumenta exponencialmente durante las cuatro primeras etapas de desgaste (0-2) en todos los tipos de dieta. Esto se debe a que la reducción inicial de la altura de las cúspides provoca un redondeamiento de la superficie y, por lo tanto, un aumento de la superficie total de incidencia de luz. Sin embargo, en las últimas etapas de desgaste (a partir del estadio 2) se reduce drásticamente. El uso continuado de la pieza dental cuando las cúspides han desaparecido y la corona está plana provoca un desgaste convexo en la dentina, generando variaciones de altura y reduciendo el número y el tamaño de las superficies que quedan expuestas a la luz.



**Figura 64.** Diversas visiones de dientes de (a) *Lophocebus albigena* (individuo PAP1740\_RG37574) y (b) *Papio anubis* (individuo PAP3079\_RG21729). Ambos dientes están clasificados en la etapa de desgaste 1b. El diente de *L. albigena* (a) muestra el profundo desgaste de la dentina.

## 2. Topografía vs. otros métodos de inferencia alimentaria

Existen dos tipos de enfoques a la hora de inferir dieta mediante piezas dentales: los métodos o *proxies* directos e indirectos. Los métodos de análisis directos se basan en la presencia de señales directamente provocadas por los alimentos consumidos (análisis de micro y macrodesgaste dental) y la biogeoquímica del esmalte (especialmente sus proporciones de isótopos estables); mientras que los análisis indirectos incluyen los análisis de la morfología de una estructura (topografía dental o coeficiente de cizallamiento).

Los diferentes *proxies* alimentarios informan de la dieta a escalas de tiempo que pueden ser muy diferentes (Davis y Pineda-Munoz, 2016). Este hecho es especialmente importante cuando intentamos reconstruir la dieta de especies fósiles, ya que puede complicar la comprensión ecológica (p. ej. Schubert *et al.*, 2006; Shrestha y Wegge, 2006). Por ello, diversos artículos proponen el uso de técnicas *multiproxy* (p. ej. González-Guarda *et al.*, 2018), aunque también deben valorarse otros motivos como el tratamiento diferencial de los datos entre trabajos.

Los estudios que han comparado los límites temporales que abarcan diversas técnicas de inferencia alimentaria (**Figura 65**) han demostrado que hay métodos que pueden informar de una dieta consumida minutos y horas antes de la muerte del individuo (contenido estomacal u observación ecológica directa), semanas (macro y microdesgaste) o aportar información que puede abarcar millones de años (morfología dental) (Fortelius y Solounias, 2000; Davis y Pineda-Munoz, 2016).

Entre los métodos más usados en paleoantropología se encuentran el macro y microdesgaste, la proporción de isótopos estables y la morfología dental. Sin embargo, a pesar de que se aplican recurrentemente, tienen algunas limitaciones que deben ser contempladas.

### 2.1 Microdesgaste dental

El microdesgaste dental (microestriación y microtextura) ha demostrado ser capaz de diferenciar entre categorías alimentarias amplias cuando responden al

consumo de alimentos con diferentes características físicas (p. ej. Ungar y Teaford, 1996; Teaford *et al.*, 1996; Daegling y Grine, 1999; Pérez-Pérez *et al.*, 1999; Martínez *et al.*, 2020). Este método tiene el potencial de diferenciar las variaciones alimentarias a corto plazo, lo que permite la detección de cambios estacionales (p. ej. Teaford y Glander, 1996). Sin embargo, esto también es una limitación, puesto que implica que los patrones de estrías o textura que dejan los alimentos ingeridos antes de la muerte podrían tener un efecto desproporcionado en los patrones de desgaste, fenómeno conocido como la “efecto de la última cena” (del inglés, *the last supper effect*) en los patrones de desgaste oclusal (Grine, 1986). Además, si las estrías más finas se han asociado a alimentos más blandos (a menudo plantas C<sub>3</sub>) y las estrías más marcadas con alimentos más duros (a menudo plantas C<sub>4</sub>), la distinción entre plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> basada en el microdesgaste no es sencilla y puede conducir a interpretaciones ambiguas (Sponheimer y Lee-Thorp, 2003).

Los trabajos que infieren dieta a partir del microdesgaste, se basan en la comparación con especies actuales cuya dieta se conoce, para probar hipótesis de paleodieta en organismos fósiles. A menos que se apliquen análisis experimentales *in vivo*, los estudios de microdesgaste deben basarse en especímenes procedentes de colecciones de museos e información alimentaria generalizada para la especie, que en sí misma puede ser escasa o muy variada, en lugar de información específica sobre los alimentos consumidos por un individuo en particular (Kay y Covert, 1984).

## 2.2 Isótopos estables

Uno de los grandes problemas que tiene la inferencia de la dieta en base a isótopos es que la resolución del método está supeditada a factores como la región de toma de la muestra (Codron *et al.*, 2012) o el tamaño corporal del individuo. La masa del individuo analizado puede causar grandes diferencias en las tasas de incorporación isotópica, debido a las diferentes escalas metabólicas (Thomas y Crowther, 2015). Los organismos más grandes tienden a cambiar más lentamente su composición isotópica que los organismos más pequeños. Por ejemplo,

un elefante de casi 3.500 kg (*Loxodonta africana*) tardaría unos 2,7 años en reflejar completamente un cambio alimentario en su composición isotópica, mientras que un ratón de 38 gr (*Lemniscomys striatus*) lo haría en unos tres meses (Thomas y Crowther, 2015). Esto se refleja en los resultados en dietas más restringidas para las especies grandes que las pequeñas, que acaban mostrando una mayor variación intraespecífica (Davis y Pineda-Munoz, 2016).

La ambigüedad de las categorías isotópicas es otro de los problemas comúnmente descrito. En especial, la categoría de dieta C<sub>3</sub> es tan amplia que incluye todas las partes comestibles de los árboles (hojas, fruta, nueces, semillas y cormos), arbustos, tubérculos de sabana y pastos de ambientes templados (Lee-Thorp *et al.*, 1989). Los tubérculos, uno de los principales recursos en las dietas de los cercopitecinos de ambientes abiertos, se clasifican como C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Yeakel *et al.*, 2007), produciendo señales isotópicas variables que terminan complicando la interpretación paleoecológica.

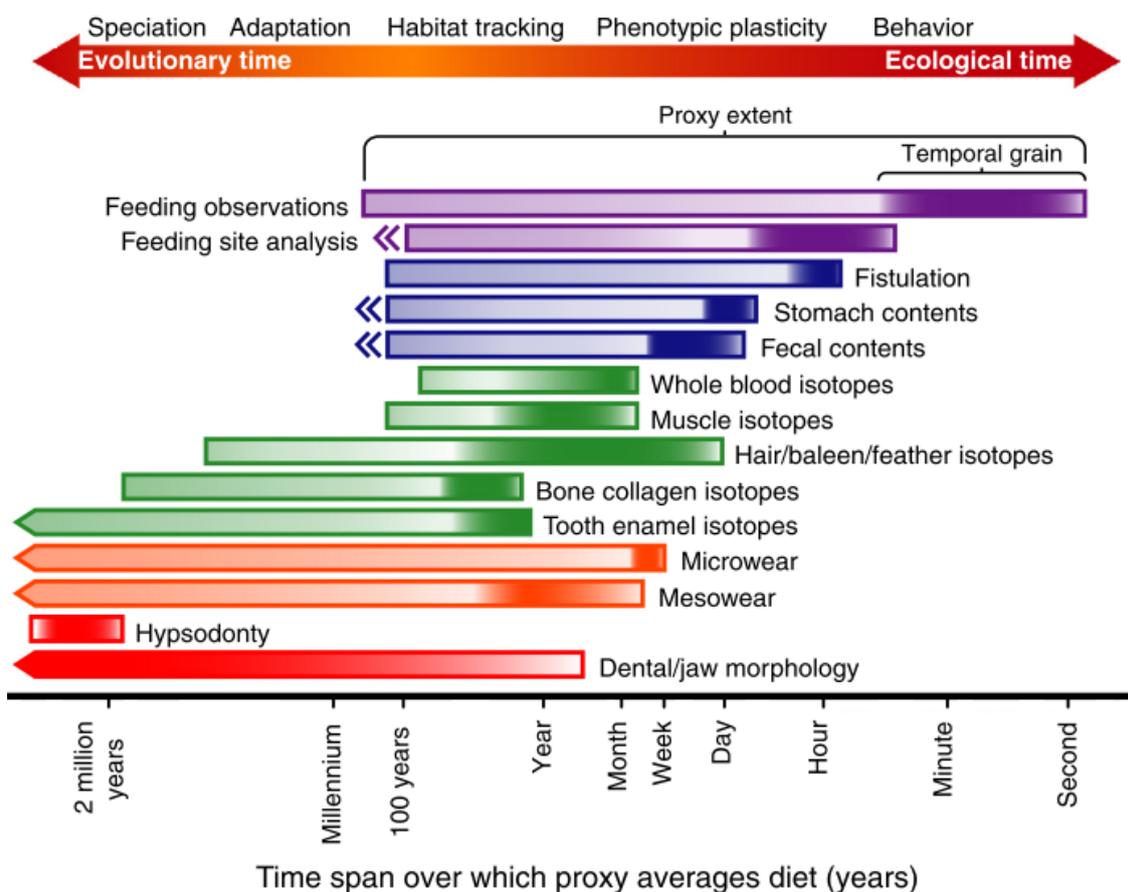
### 2.3 Morfología dental

Los trabajos previos sobre morfología dental (p. ej. Benefit y McCrossin, 1990; Benefit, 1999, 2000) se han basado principalmente en el Cociente de Corte o la valoración cualitativa de la superficie oclusal. Ambos trabajos arrojan resultados ambiguos y tienden a clasificar a los individuos en categorías alimentarias que incluyen dietas muy diferentes. Es común encontrar clasificaciones de “folívoro y frugívoro” para varios de los taxones trabajado en esta tesis. Sin embargo, esta afirmación proporciona poca información, debido a que las estructuras dentales necesarias para procesar una dieta folívora o frugívora son radicalmente diferentes.

Otro problema es la definición de frugivoría de la que cada autor hace uso: dieta únicamente formada por frutos (duros o no) o dieta que incluye, también, el consumo de diversas semillas y granos. Tal y como se ha descrito anteriormente (*cf.* 3.1 *Fallback foods*; 3.2 *Propiedades mecánicas de los alimentos*), la biomecánica y la anatomía asociada al consumo de semillas y otros alimentos duros son

específicas, por lo que es necesario una definición más detallada de la dieta de las especies, especialmente para poder realizar inferencias más robustas.

Por este motivo es interesante el enfoque que proporcionan los métodos multiescala (a corto y largo plazo), favoreciendo los estudios multi *proxy* (p. ej. González-Guarda *et al.*, 2018). La realización de trabajos con escalas cruzadas puede proporcionar una aproximación paleoecológica más completa, infiriendo la dieta en momentos específicos y durante diferentes períodos de tiempo y equilibrando las debilidades metodológicas de algunos métodos que individualmente proporcionan datos ambiguos.



**Figura 65.** Escalas temporales que abarcan los diferentes *proxies* que registran la dieta. La resolución óptima de un método viene indicada por la franja oscurecida (*temporal grain*). La extensión del proxy es el intervalo de tiempo durante el cual se puede utilizar el método (*proxy extent*). Los *proxies* marcados por un extremo puntiagudo tienen rangos que se extienden más allá de los límites del gráfico.

Modificado de David y Pineda-Munoz (2016).

### 3. Señal morfológica vs. señal filogenética

La reciente aplicación de la biología molecular en el estudio de primates actuales ha cuestionado muchas de las relaciones filogenéticas clásicamente establecidas en base a los análisis morfológicos (**cf. 1.4.1 Homoplasias en la tribu Papionini**). Esta aparente dicotomía entre morfología y genética se agrava cuando se quieren aplicar análisis morfológicos en especies extintas, de las cuales únicamente conservamos sus estructuras anatómicas.

Los resultados de la prueba de Mantle derivados del análisis topográfico no mostraron correlación entre las distancias genéticas y las topográficas, lo que confirma la idea de que los procesos de convergencia evolutiva podrían haber afectado al grupo. Estos resultados sugieren que existe una correlación entre la morfología y la dieta, que indicaría que la dieta tendría una alta presión selectiva sobre la morfología dental. En los cercopitecinos, y particularmente en *Papionini*, las homoplasias son comunes y sugieren que los caracteres craneodentales pueden no ser indicadores filogenéticos fiables (Lockwood y Fleagle, 1999; Lycett y Collard, 2005; Collard y Wood, 2001).

La hipótesis de la homología defiende que las regiones esqueléticas (p. ej. la región craneofacial), que responden a factores no genéticos, como el estrés biomecánico, están sujetas a una fuerte plasticidad fenotípica y tienden a desarrollar homoplasias (Collard y O'Higgins, 2001; Lycett y Collard, 2005; Collard y Wood, 2001). En el cráneo, los principales estresantes biomecánicos proceden del aparato masticatorio, que incluye las tensiones óseas sufridas durante la masticación, las fuerzas de los músculos temporales, maseteros y pterigoideos y el estrés de la articulación temporomandibular (Bouvier, 1986; Vinyard *et al.*, 2003). En concreto, la alimentación durófaga entre especies filogenéticamente distantes está relacionada con el desarrollo de ciertos rasgos funcionales homólogos, como mandíbulas robustas, músculos masticadores desarrollados y molares planos y densamente esmaltados (Dominy *et al.*, 2008). En consecuencia, la morfología craneofacial y dental deberían ser usados de manera cautelosa si se quieren realizar estudios filogenéticos.

#### **4. La importancia de los alimentos alternativos como presión selectiva sobre la morfología de los molares**

Los debates sobre la relación entre la proporción de un tipo de alimento y su influencia selectiva en el diseño molar se remontan a varias décadas y han sido descritos anteriormente (*cf.* 2.2 *Anatomía funcional*).

Puesto que los resultados de las pruebas de Mantle han sugerido que la dieta es la variable correlacionada con la morfología dental, sería interesante determinar si es la dieta primaria o la secundaria (*fallback food*) la que tiene una presión selectiva principal. Algunos estudios han sugerido que los alimentos alternativos tendrían un papel decisivo sobre la morfología dental, debido a que éstos provocarían el desarrollo de unos caracteres necesarios para procesar alimentos biomecánicamente desafiantes que son críticos a la hora de sobrevivir en periodos de estrés climático (*cf.* 3.1 *Fallback foods*). Por ejemplo, Kinzey (1978) demostró que dos especies de monos titi (*Callicebus torquatus* y *C. brunneus*) exhiben adaptaciones dentales divergentes para procesar diferentes alimentos alternativos –hojas e insectos respectivamente–, a pesar de compartir una dieta predominantemente frugívora. Del mismo modo, Lambert *et al.* (2004) descubrieron que durante los periodos de abundancia de fruta no hay diferencia en la dieta *L. albigena* y los guenones de cola roja (*Cercopithecus ascanius*), mientras que, durante los periodos de estrés climática (como por ejemplo durante el fenómeno de *El Niño*), *L. albigena* (que tiene un esmalte especialmente grueso) sobrevive gracias al consumo de los alimentos duros que son inaccesibles para los guenones de esmalte más delgado. En este caso, la presión selectiva que ejerce un alimento biomecánicamente desafiante (semillas o frutos con exocarpo duro) habría sido suficiente para favorecer, entre otras cosas, un esmalte dental especialmente grueso.

Todos los miembros de la tribu *Papionini* parecen mostrar adaptaciones craneodentales –y también postcraneales– al consumo de alimentos alternativos, excepto *C. atys*. *Cercocebus atys* consume semillas de *Sacoglottis gabonensis* durante todo el año (**Figura 32**), la cual requiere de una potente mordida isométrica para romper el exocarpo (Daegling *et al.*, 2011; McGraw *et al.*, 2011). El consumo

rutinario de un alimento con propiedades materiales como las de la *Sacoglottis*, incluso cuando otros alimentos menos desafiantes están disponibles, es incongruente, puesto que tiene características normalmente atribuidas a los alimentos alternativos.

Los geladas son una especie excelente para examinar el papel de los alimentos alternativos en primates. En comparación con la diversidad alimentaria de especies estrechamente relacionadas como *Papio* (**Figura 40**), la dieta de los geladas es relativamente simple, consumen principalmente gramíneas (pasto y juncia) durante la mayor parte del año (p. ej. Hunter, 2001; Fashing *et al.*, 2014; Woldegeorgis y Bekele, 2015), pudiendo llegar a consumir más del 90% de gramíneas en algunos meses del año (Dunbar, 1977). Sin embargo, el consumo de USOs está bien documentado como complemento (*cf.* 1.1.6 Género *Theropithecus*). En este caso, los USOs podrían ser considerados como alimento alternativo, puesto que cumplen con las características clásicas para ser clasificados como alimentos alternativos: son mecánicamente tenaces, difíciles de extraer, se consumen en periodos críticos y son nutricionalmente pobres para el tiempo y el esfuerzo invertido en su extracción (Dominy *et al.*, 2008). La morfología oclusal de *Theropithecus* se encuentra extremadamente enfatizada (cúspides especialmente altas y valles muy profundos), en comparación con la bilofodoncia del resto de la tribu, incluso si se compara con géneros con los que forma clado (*Papio*). Esto podría indicar que el desarrollo de esta morfología es una buena adaptación para un consumo eficiente recursos gramíneas. Sin embargo, a pesar de la enfatización de sus rasgos, el género *Theropithecus* siempre se agrupa con el género *Papio*, lo que indicaría una morfología oclusal igualmente adecuada para el consumo de USOs.

Los USOs son otro de los alimentos alternativos más comunes en primates, y se ha sugerido su consumo también en los homínidos (p. ej. Sponheimer y Lee-Thorp, 1999; van der Merwe *et al.*, 2003). Aunque los tubérculos no domesticados son demasiado resistentes a la fractura para el consumo humano ( $\mu = 1.304,0 \text{ Jm}^{-2}$ ), diversos trabajos señalan que el cocinado de los USOs provoca cambios de du-

reza en el tejido cortical, reduciendo el desafío mecánico de masticarlos y digerirlos (Wrangham y Conklin-Brittain, 2003; Dominy *et al.*, 2008). Aunque la cocción es especialmente importante porque es capaz de ablandar los tubérculos lo suficiente como para permitir la oclusión molar y evitar el desarrollo de la solanina que los vuelve tóxicos al consumo humano, el beneficio nutricional depende principalmente de la acción digestiva de la amilasa salival. La amilasa es la única enzima responsable de la hidrólisis del almidón y la variación del número de copias del gen de la amilasa salival (AMY1) ha experimentado una selección positiva entre las poblaciones humanas con dietas ricas en almidón (Perry *et al.*, 2007).

5. La tribu Papionini como modelo paleoecológico para la evolución humana

## ***5. La tribu Papionini como modelo paleoecológico para la evolución humana***

### **5.1 Problemática en la caracterización de la dieta en la tribu Papionini**

La totalidad de la muestra de las especies vivas trabajada en esta tesis procede de colecciones de museos, donde la información sobre la dieta natural de los especímenes es desconocida. Debido a ello, la información sobre la dieta de una especie acaba por ser obtenida de la literatura científica. Sin embargo, uno de los problemas principales asociados a los trabajos ecológicos en primates actuales es la gran variabilidad de métodos usados para la recopilación de datos. Conklin-Brittain *et al.* (2000) revisaron la literatura sobre la dieta en simios y encontraron una gran variabilidad en la descripción de la dieta de los chimpancés. La revisión de 24 estudios evidenció una dieta frugívora que variaba del 19 al 99%, pudiendo crear un sesgo dramático según el trabajo consultado. Sumado a ello, estos estudios rara vez mencionan las partes de los alimentos más consumidas, pudiendo enmascarar propiedades mecánicas decisivas para valorar posibles presiones selectivas sobre la morfología dental (Dominy *et al.*, 2008; Vogel *et al.*, 2008; Wright *et al.*, 2008).

Además, diversos trabajos han evidenciado que la dieta en primates puede variar entre localidades cercanas (Cuozzo y Sauther, 2012), entre estaciones (Brugiere *et al.*, 2002), de un año a otro (Chapman y Chapman, 1990) e incluso entre sexos (Bowler y Bodmer, 2011), lo que puede crear un sesgo a la hora de obtener los datos necesarios si los autores no han considerado dicha variabilidad.

## 5.2 Tribu *Papionini* como modelo paleoecológico

El interés por el estudio de los cercopitecinos fósiles ha sido constante desde los primeros descubrimientos (p. ej. Broom, 1936, 1937, 1938, 1940; Freedman, 1957, 1961, 1965). Más allá de los aportes intrínsecos al conocimiento de su historia filogenética, se considera que proporcionan una valiosa información bioestratigráfica y paleoecológica de los homínidos y homíninos (Delson, 1984, 1988a,b; McKee, 1993a; McKee *et al.*, 1995; Strait y Wood, 1999; Elton, 2001; Gilbert, 2008; Bettridge y Dunbar, 2012; Gilbert *et al.*, 2015a). En especial, la tribu *Papionini* se ha propuesto como posible modelo para la reconstrucción de los patrones de dispersión de los homíninos, puesto que probablemente convivieron de manera simpátrica y realizaron radiaciones en momentos similares (p. ej. DeVore y Washburn, 1963; Jolly, 1970, 2001). Los estudios de mtDNA sugieren que la radiación de los papiones modernos comenzó hace unos dos millones de años, en el mismo momento que la aparición y la diversificación del género *Homo* (Newman *et al.*, 2004; Zinner *et al.*, 2013). La filogeografía de los papiones propone un proceso de fragmentación, aislamiento y reconexión de poblaciones con episodios de hibridación entre linajes, probablemente desencadenados por cambios climáticos (Zinner *et al.*, 2018; Rogers *et al.*, 2019), lo que no difiere mucho de las tesis propuestas para las primeras poblaciones humanas.

Los cercopitecinos y algunas especies de homínidos convergen en su masa corporal, lo que ha llevado a considerar la hipótesis de adaptaciones a presiones selectivas similares (Bettridge y Dunbar, 2012). Por esta razón, y en ausencia de hominoideos fósiles, las principales tendencias evolutivas asociadas con el linaje humano y descritas como apomorfías –p. ej. el aumento de la capacidad craneal–

se prueban en los cercopitecinos, debido a que constituyen el grupo de primates más cercano geográfica y filogenéticamente (Jolly, 1970, 2001; McKee *et al.*, 1995; Elton *et al.*, 2001; Elton, 2006). Por ejemplo, el modelo cercopitecoideo/hominido formulado por Jolly (1970, 2001), conocido como la "hipótesis de los comedores de semillas", ha tenido mucho éxito al proponer un paralelismo entre los géneros *Paranthropus* y *Theropithecus*, taxones que tienen analogías vinculadas a un sistema masticatorio particularmente desarrollado.

### 5.3 Situación taxonómica de los cercopitecinos fósiles en Sudáfrica

Los cercopitecinos fósiles son especialmente abundantes en los depósitos del Plio-Pleistoceno africano, siendo una de las radiaciones de primates mejor documentadas (p. ej. Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002; Jablonski y Frost, 2010). Sin embargo, a pesar de su abundancia y éxito evolutivo, el estado filogenético y taxonómico sigue siendo tema de debate (p. ej. Gilbert, 2008).

Debido al limitado conocimiento de la variabilidad morfológica de las poblaciones fósiles, la utilidad de ciertos géneros y especies es objeto de un intenso debate. Existe una situación taxonómica ambigua con el material sudafricano, que también puede explicarse por la falta de precisión en los criterios comúnmente utilizados para el diagnóstico de taxones fósiles. La mayoría de estos criterios implican una evaluación cualitativa de la variación en las estructuras cráneo-dentales interpretadas como discriminantes. Esto es especialmente dramático en las especies del género *Parapapio*, donde el método de clasificación comúnmente usado ha sido el tamaño de los molares (Broom, 1940; Freedman, 1957; Freedman y Stenhouse, 1972), debido a que "las características morfológicas entre taxones son indistinguibles" (Freedman, 1957) o la valoración de perfil nasal para discriminar entre *Papio* y *Parapapio* (Szalay y Delson, 1979; Jablonski, 2002; Jablonski y Frost, 2010). Esto ha provocado que diversos autores hayan puesto en duda la diversidad morfológica y las divisiones taxonómicas propuestas para los cercopitecinos del Plio-Pleistoceno sudafricano (Freedman, 1961, 1965; Leakey y Whitworth, 1958; Maier, 1970; Freedman y Stenhouse, 1972; Eisenhart, 1974;

Szalay y Delson, 1979; Clarke y Tobias, 1995; Clarke, 1999; Frost, 2001; Thackeray y Myer, 2004; Heaton, 2006; Williams *et al.*, 2007; Fourie *et al.*, 2008; Monson *et al.*, 2017).

La dificultad de clasificar taxonómicamente restos fósiles impacta directamente en la comprensión de su historia filogenética y en la identificación de las primeras apariciones de especies en los registros paleontológicos. La evaluación de la coexistencia de diversos taxones simpátricos se encuentra especialmente limitado debido a la complejidad de la estratificación de la mayoría de las cuevas sudafricanas y al poco conocimiento que hay sobre la génesis de los estratos y las tasas de deposición. La presencia de grandes carnívoros en un depósito se ha convertido en un medio para evaluar la tasa de deposición de los estratos. Este enfoque fue aplicado por O'Regan y Reynolds (2009) en su evaluación del Miembro 4 de Sterkfontein. Llegaron a la conclusión de que es posible que el conjunto de Sterkfontein sea un palimpsesto, dado que es poco probable que diez carnívoros de gran cuerpo (>21,5 kg) pudieran haber coexistido de forma sincrónica y simpátrica.

La situación se encuentra agravada por la falta de dataciones absolutas (p. ej. Behrensmeyer *et al.*, 1997; Potts, 1998; Trauth *et al.*, 2009; deMenocal, 2011) y el poco rigor a la hora de documentar la posición stratigráfica real de los restos fósiles, muchos de ellos recuperados en posiciones secundarias o descontextualizados. Estos problemas también se extrapolan a taxones poco representados en los registros africanos, como *Lophocebus* y *Cercocebus*, cuya identificación sigue siendo debatida tanto en los depósitos de África Oriental como en Sudáfrica (Eisenhart, 1974; Delson, 1984, 1988b; Frost, 2001; Jablonski y Leakey, 2008).

#### **5.4 La dieta en los cercopitecinos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica**

A diferencia de los homínidos sudafricanos, los cuales han sido objeto de numerosos estudios (p. ej. Lee-Thorp y van der Merwe, 1993; Sponheimer y Lee-Thorp, 1999; Grine *et al.*, 2006), los cercopitecinos han recibido relativamente poca atención. Hasta la fecha, se han publicado algunos estudios de inferencia alimentaria que abarcan análisis de morfología dental (p. ej. Benefit y McCrossin,

1990; Benefit, 1999), de isótopos estables (p. ej. Lee-Thorp *et al.*, 1989; Lee-Thorp y van der Merwe, 1993; Codron *et al.*, 2005; Cerling *et al.*, 2013; Williams y Geissler, 2014) y microdesgaste dental (p. ej. El-Zaatari *et al.*, 2005; Williams, 2014; Shapiro *et al.*, 2016).

**(i) Género *Papio***

***Papio angusticeps* (Cooper's Cave y Kromdraai A)**

La topografía dental sugiere una dieta graminívora según el molar superior, mientras que el molar inferior se clasifica como consumidor de USOs. Estos resultados estarían de acuerdo con las reconstrucciones paleoambientales de Cooper's Cave (de Ruiter *et al.*, 2009) y Kromdraai A (Vrba, 1975; Reed, 1997), que sugieren un predominio de pastizales con bosques y fuente de agua cercanos. Sin embargo, y atendiendo a otros trabajos morfológicos, esta especie fue considerada por Benefit (1999) como un frugívoro primario, lo cual no es consistente con los resultados topográficos. Debido a la escasez de estudios sobre la dieta de este taxón, es complejo discutir sobre las inferencias alimentarias.

***Papio izodi* (Sterkfontein y Taung)**

La topografía dental ha arrojado resultados no concluyentes, debido a que los individuos analizados están especialmente dispersos, superponiéndose con folívoros, explotadores de USOs y omnívoros. En cualquier caso, se podría aceptar una dieta alta en fibra y excluir el consumo de semillas y otros alimentos duros. Estos resultados son consistentes con estudios previos de microdesgaste (El-Zaatari *et al.*, 2005) e isótopos (Williams y Patterson, 2010), los cuales propusieron un patrón similar al de *P. ursinus*, con explotación intensiva de gramíneas y USOs.

***Papio robinsoni* (Swartkrans)**

El patrón de topografía dental propone una dieta omnívora o folívora, aunque algunos individuos pueden ser clasificados como comedores de USOs. Estos resultados son consistentes con los trabajos de microdesgaste dental de individuos

procedentes de Sterkfontein y Swartkrans, que fueron reconstruidos como folívoros o graminívoros, con un patrón similar al de *Col. guereza* y *T. gelada* (El-Zaatari *et al.*, 2005). Los resultados topográficos también están de acuerdo con los trabajos isotópicos de Lee-Thorp y van der Merwe (1993) de que *P. robinsoni* era un consumidor principalmente de recursos C<sub>3</sub>, especialmente en Swartkrans. Sin embargo, revisiones posteriores han propuesto un mayor consumo de recursos C<sub>4</sub>, que abarcaría entre un 20-40% (Condrón *et al.*, 2005). Por el contrario, otros trabajos sobre morfología han propuesto una dieta altamente frugívora (60%) (Benefit y McCrossin, 1990; Benefit, 1999) con un consumo de gramíneas y hojas de un 22%.

Los resultados topográficos coinciden con las reconstrucciones paleoambientales realizadas en Swartkrans –de donde procede la totalidad del material analizado atribuido a este taxón– (*cf.* 4.3.7 *Swartkrans*). Los estudios paleoambientales reconstruyen el yacimiento como una sabana moderadamente abierta y árida (p. ej. Vrba, 1980; Avery, 2001), con presencia de bosque cerrado (Benefit y McCrossin, 1990) y dominio de pastizales en los estratos más actuales (Reed, 1997).

## (ii) Género *Parapapio*

### *Parapapio broomi* (Sterkfontein y Makapansgat)

La mayoría de los individuos analizados sugirieron una dieta durófaga, similar al de los mangabeys, aunque algunos individuos de esta especie se encuentran dispersos y superpuestos a los omnívoros o graminívoros. Puesto que la topografía dental se basa en el análisis morfológico de la superficie oclusal, se espera que los resultados sean equivalentes a otros estudios morfológicos. Benefit y McCrossin (1990) y Benefit (2000) propusieron una dieta folívora y frugívora (55%) (**Figura 66**). Trabajos posteriores han propuesto una dieta frugívora con incorporación de alimentos duros (Freedman, 1957, 1965; Maier, 1971; Gommery *et al.*, 2008). Los trabajos isotópicos clasifican *Pp. broomi* en Sterkfontein como oportunista (van der Merwe *et al.*, 2003) o consumidor de C<sub>3</sub> mixto (Fourie *et al.*,

2008). Sin embargo, otros análisis isotópicos muestran una señal de C<sub>4</sub> relativamente fuerte con respecto a los babuinos vivos, lo que sugiere cierto hábito y dieta terrestre que comprende una cantidad significativa, pero variable, de pastos, USOs o consumo de animales que explotaron estos recursos (Codron *et al.*, 2005, 2008). Del mismo modo que el microdesgaste dental, que sugiere una omnivoría terrestre (El-Zaatari *et al.*, 2005; Williams y Geissler, 2014).

Es preciso destacar que los individuos de *Pp. broomi* analizados en este trabajo proceden de dos yacimientos lo suficientemente alejados (ca. 286 km) entre sí como para que los ecosistemas locales fueran diferentes y pudieran ofrecer recursos distintos (**Figura 28**). Trabajos de microdesgaste dental en *P. robinsoni* de Swartkrans y Sterkfontein –yacimientos cercanos, a <5 km– han advertido que los patrones de estrías no se superponen, por lo que los hábitos alimenticios en estos dos sitios podrían ser distintos (El-Zaatari *et al.*, 2005). Las diferencias paleoambientales locales podrían ser uno de los motivos que podría explicar la existencia de algunos individuos que son clasificados de una manera diferente a la mayoría y la inconsistencia de los trabajos realizados previamente (Elton, 2007).

#### ***Parapapio jonesi*** (Sterkfontein)

La señal topográfica es variada y sugiere una dieta durófaga en el molar superior, y principalmente graminívora y comedor de USOs –con algunas excepciones– en molar inferior. Los resultados del M2 inferior son consistentes con el consumo de recursos de C<sub>4</sub> propuesto por Lee-Thorp y van der Merwe (1993), aunque estudios posteriores sugirieron señales mixtas de C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (van der Merwe *et al.*, 2003). Por otro lado, los resultados de los molares superiores coincidirían con la dieta principalmente frugívora propuesta por Benefit y McCrossin (1990) y Benefit (1999) y con los resultados del microdesgaste dental que sugieren una dieta omnívora para los individuos de Sterkfontein (El-Zaatari *et al.*, 2005). Puesto que todos los individuos proceden del mismo yacimiento, la disparidad entre la señal de los dientes superior e inferior puede deberse a la “hipótesis del mortero y la

mano de mortero” comentada anteriormente. Sin embargo, hay que considerar la probabilidad de asignaciones taxonómicas incorrectas en el material fósil.

***Parapapio whitei*** (Sterkfontein y Makapansgat)

Desafortunadamente, la muestra analizada en este estudio es escasa y los individuos disponibles arrojaron señales altamente variables y no concluyentes. Los trabajos isotópicos en los individuos de Makapansgat sugirieron la explotación de recursos C<sub>4</sub>, pudiendo entrar en competencia con otras especies terrestres como *T. o. darti* o *Cer. williamsi* (Fourie *et al.*, 2008), mientras que los individuos del Mb. 4 de Sterkfontein se identificaron como oportunista terrestre, con los recursos C<sub>4</sub> (Codron *et al.*, 2005; Fourie *et al.*, 2008). Por otro lado, el patrón de microdesgaste propone una dieta frugívora basada en recursos con exocarpo duro, similar a *L. albigena* y otros taxones de bosque tropical como la especie fósil *Phlogotettix subhimalayanus* de Siwaliks (India) (Williams, 2014). *Phlogotettix subhimalayanus* ha sido descrito como durófago o consumidor de USOs con arena adherida en un hábitat estacional dominado por pastos C<sub>4</sub> (Williams y Holmes, 2011). Del mismo, modo la morfología dental (Benefit, 1999) sugiere una dieta ambigua que abarca frugivoría y folivoría, aunque sería el menos frugívoro del género.

Algunos trabajos han relacionado al género *Parapapio* con los mangabeys (Frost y Delson, 2002), puesto que *Parapapio* se documenta en depósitos reconstruidos como más boscosos (Makapansgat y Mb. 4 de Sterkfontein), y generalmente ausente en cronologías posteriores donde domina un ecosistema más abierto. La única excepción son las especies de *Parapapio* documentadas en Bolt’s Farm –no representadas en este trabajo– que han sido asociadas a hábitats secos, abiertos y al consumo de alimentos duros (Gommery *et al.*, 2008).

**(iii) Género *Dinopithecus***

***Dinopithecus ingens*** (Sterkfontein y Swartkrans)

La dieta inferida para *Dinopithecus ingens* ha sido consistente en toda la literatura publicada, independientemente del método utilizado. El microdesgaste

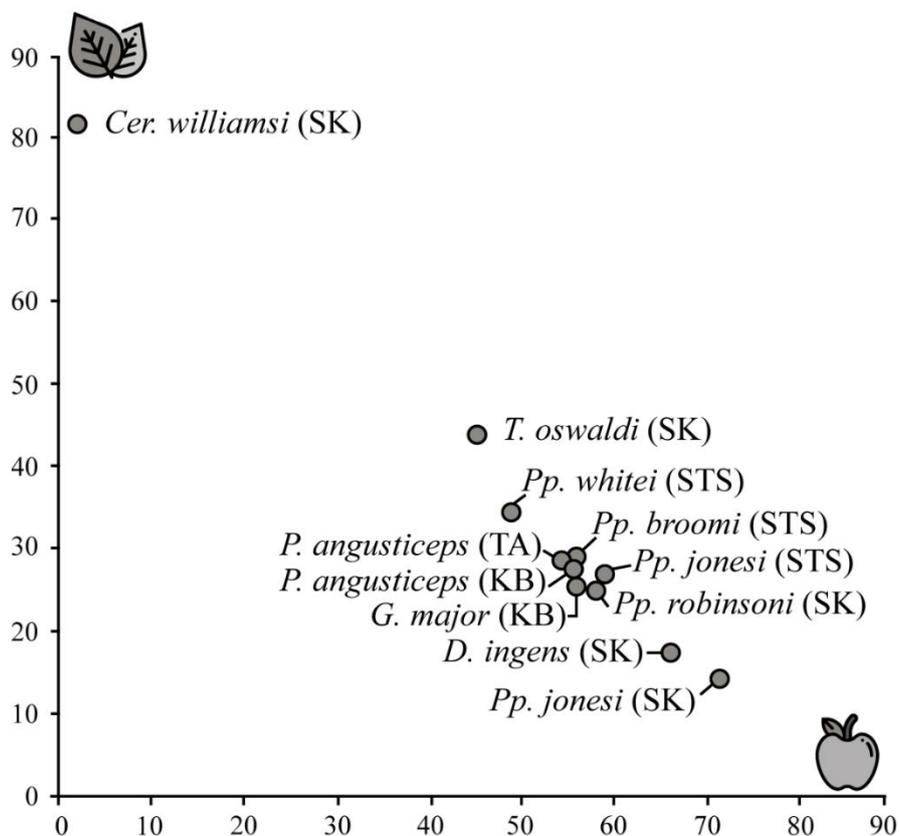
dental propone una dieta altamente oportunista, como la mayoría de los taxones del género *Papio*, con la fruta como el alimento más importante, aunque con un consumo intensivo de USOs y herbáceas en ciertas estaciones del año (El-Zaatari *et al.*, 2005). Las reconstrucciones basadas en la morfología apoyan esta afirmación, Benefit y McCrossin (1990) y Benefit (1999) sugirieron que el 66% de la dieta consistía en fruta. Los análisis isotópicos apuntaron inicialmente a una dieta principalmente basada en recursos C<sub>3</sub> (Lee-Thorp y van der Merwe, 1993), pero revisiones nuevas han evidenciado un consumo más alto de recursos C<sub>4</sub> (Codron *et al.*, 2005). Los datos topográficos apoyan las inferencias alimentarias hechas anteriormente, ya que *Dinopithecus* suele ser clasificado como alimentador de USOs (*Papio*), omnívoro (*Macaca*) o graminívoro (*Theropithecus*) –excepto en el M2 inferior–, lo que implica una arquitectura oclusal adaptada para el procesamiento y consumo de alimentos ricos en fibra. Los tres géneros se caracterizan por una dieta altamente flexible y preferiblemente frugívora –excepto *Theropithecus*, que es principalmente graminívoro– con una destacable explotación de recursos subterráneos y herbáceas en tiempos de escasez (p. ej. Whiten *et al.*, 1987; Fashing *et al.*, 2014; Ménard *et al.*, 2014). El Mb. 1 de Swartkrans –de donde provienen prácticamente todos los *Dinopithecus* del registro fósil– ha sido reconstruido como un entorno de bosque abierto con zonas de pastizales (Reed, 1997). El hecho de que los individuos de *Dinopithecus* ocuparan paisajes abiertos confirma la idea del consumo de recursos típicos de estos hábitats de la misma manera que lo hacen los papiones y geladas actuales.

#### (iv) Género *Gorgopithecus*

##### *Gorgopithecus major* (Kromdraai A)

La dieta propuesta para *Gorgopithecus major* tiende a ser controvertida y heterogénea. Mientras que los patrones de microdesgaste dental indican una dieta principalmente folívora, similar a la de *Colobus guereza* (El-Zaatari *et al.*, 2005), los valores de cociente de cizallamiento indican una dieta altamente frugívora (Be-

nefit y McCrossin, 1990). Otras reconstrucciones lo han clasificado como generalistas terrestres, similar a los actuales papiones de sabana (Szalay y Delson, 1979; Fleagle, 1999). La topografía dental indica una dieta similar a la del género *Papio* y *Theropithecus gelada*, que consumen principalmente USOs y recursos graminoideos. Sin embargo, hay que destacar que esta especie, a diferencia de *Dinopithecus*, tiene a algunos individuos clasificados como durófagos en todos los dientes, lo que dificulta una inferencia robusta en base a la morfología dental y encaja con la dificultad de asignar una dieta concreta a este taxón. Las reconstrucciones paleoambientales de Kromdraai A –donde se documenta *G. major*– sugieren sabanas abiertas (Vrba, 1975), combinadas con la presencia de bosques ribereños (Reed, 1997). Este ambiente mixto podría proporcionar a *Gorgopithecus* acceso a recursos alimentarios más heterogéneos y variados que *D. ingens*, proporcionándole una dieta más diversa.



**Figura 66.** Gráfico bivariado con la reconstrucción del consumo de hojas y fruta en las dietas anuales de cercopitecinos del Plio-Pleistoceno de Sudáfrica. Las proporciones han sido medidas de acuerdo con la morfología y tamaño de las crestas de corte. Modificado de Benefit (2000).

**(v) Género *Procercocobus***

***Procercocobus antiquus* (Taung)**

Los individuos analizados en este estudio se localizan en una posición intermedia entre los comedores de USOs y los durófagos. Estos resultados están parcialmente de acuerdo con los estudios de microdesgaste dental, que sugirieron la explotación de USOs (Williams y Patterson, 2010). Puesto que todos los individuos de esta especie provienen de Taung –reconstruido como una zona boscosa a 2,8-2,6 Ma (Dart, 1925; Berger y Clarke, 1995)–, es consistente con una dieta frugívora, que puede incluir alimentos de exocarpo duro. Además, debido a las numerosas características craneodentales en común con *Cercocobus* y *Mandrillus*, este género ha sido propuesto como taxón basal del clado *Cercocobus-Mandrillus* (Gilbert, 2007) (*cf. 1.4.1 Homoplasias en la tribu Papionini*), por lo que es esperable la superposición morfológica dental con el grupo de durófagos, que en este caso está representado por mangabeys.

**(vi) Género *Cercopithecoides***

***Cercopithecoides williamsi* (Sterkfontein, Swartkrans y Makapansgat)**

Los resultados topográficos muestran señales heterogéneas entre los dientes superiores e inferiores. En el molar superior, tanto *Cer. williamsi* como *Cer. cf. williamsi* se agruparon con los durófagos, excepto algunos individuos que mostraron señales de comedores de USOs u omnívoros. Por el contrario, en el molar inferior, los individuos fueron agrupados con los comedores de USOs y folívoros. Esta heterogeneidad de los resultados podría deberse a que la muestra proviene de yacimientos con reconstrucciones paleoambientales opuestas: sabana para Sterkfontein y Swartkrans, y bosques para Makapansgat. La importancia de tener en cuenta las diferencias en los ambientes locales ya se ha comentado con anterioridad (Elton, 2001).

Los resultados de los dientes superiores concuerdan con el microdesgaste dental, que propone una dieta graminívora (El-Zaatari *et al.*, 2005), con incorporación de elementos más duros en los individuos Makapansgat, respecto a los de

Sterkfontein y Swartkrans (Teaford *et al.*, 2008). Estas diferencias podrían sugerir que existieron cambios temporales en la dieta entre el Plioceno medio-tardío y el Pleistoceno temprano (El-Zaatari *et al.*, 2005). Los resultados morfológicos han advertido un desgaste muy acusado en los dientes de *Cer. williamsi*, lo que podría reflejar durofagia o adhesión de partículas de arena o polvo en los alimentos, como es característico en el consumo de USOs (Freedman, 1957). Sin embargo, la posible durofagia entraría en conflicto con la ausencia de crestas nucales y sagitales, bajo desarrollo de los músculos temporales, esmalte dental fino y aparato masticador grácil que caracteriza a la especie (Simons y Delson, 1978; Szalay y Delson, 1979).

Los resultados topográficos en los dientes inferiores concuerdan con algunos estudios sobre microdesgaste dental (Teaford y Leakey, 1992), morfología dental (Benefit, 1999) e isótopos (Williams y Geissler, 2014), que sugirieron una dieta folívora. La existencia de resultados variables también se ha observado en estudios isotópicos, donde se propuso el consumo de recursos de C<sub>3</sub> en algunos individuos y de C<sub>4</sub> tropical en otros (Codron *et al.*, 2005; Fourie *et al.*, 2008). Esta polarización de los resultados puede sugerir una separación de nichos ecológicos (Fourie *et al.*, 2008) o la existencia de ejemplares de dos especies diferentes (Codron *et al.*, 2005).

#### (vii) Género *Theropithecus*

##### *Theropithecus oswaldi darti* (Makapangat y Swartkrans)

La topografía dental superpone a *T. darti* con *T. gelada*. Estos resultados concuerdan con los estudios isotópicos (Codron, 2005; Cerling *et al.*, 2013), los patrones de microdesgaste dental (El-Zaatari *et al.*, 2005; Williams y Holmes, 2011; Williams y Geissler, 2014; Shapiro *et al.*, 2016) y los trabajos de morfología dental (Benefit y McCrossin, 1990; Benefit, 1999), los cuales coinciden en proponerlo como graminívoro y explotador intensivo del nicho terrestre.

***Theropithecus oswaldi oswaldi*** (Swartkrans)

Hay dos individuos de *T. o. oswaldi* en este estudio, uno de ellos se asemeja a *T. o. darti*, pero el otro se aleja del grupo de los teropitecinos. Desafortunadamente, y debido a la escasez de individuos, no se puede hacer una inferencia robusta sobre la dieta de acuerdo con los resultados topográficos. Es posible que el individuo que se aleja de los gramívoros sea un valor atípico, puesto que las reconstrucciones alimentarias realizadas para este taxón sugieren una dieta gramívoros (Benefit y McCrossin, 1990; El-Zaatari *et al.*, 2005).

### 5.5 La barrera de los 2 Ma

En el registro fósil de cercopitecinos, los 2 Ma supone el inicio de la radiación de los papioninos terrestres de gran cuerpo fuera de África (p. ej. Gibert *et al.*, 1995; Belmaker, 2002, 2010), la aparición de nuevos linajes (género *Papio*, *Lophocebus* y *Cercocebus*), la mayoría de ellos de gran tamaño (*D. ingens*, *G. major*, *Papio* y *T. o. oswaldi*) (Delson, 1984, 1988a; Heaton, 2006) (**Figura 27**), y el declive en el número de especies totales (**Figura 26**). Los resultados topográficos obtenidos en esta tesis han sido lo suficientemente sensibles como para diferenciar a algunos de los grandes linajes anteriores a los 2 Ma de los posteriores.

Si tomamos como cierta la hipótesis de que *Parapapio* es el género ancestral de *Papio* (Newman *et al.*, 2004; Pugh y Gilbert, 2018), la topografía dental ha sido capaz de discernir la tendencia evolutiva del clado *Parapapio-Papio*, de una dieta durófaga en *Parapapio* a una dieta biomecánicamente tenaz de consumo de USOs para *Papio*, probablemente incentivados por la creciente aridificación de los 2 Ma o una competencia por los recursos. En general, los taxones de *Parapapio* –en el diente superior, donde está mejor representado– se agrupan con los durófagos. Todos los taxones de *Parapapio* se documentan en Makapansgat y en el Mb. 4 de Sterkfontein, los dos sitios más antiguos de Plio-Pleistoceno de Sudáfrica. Las reconstrucciones paleoambientales de Makapansgat sugieren principalmente la presencia de un dosel arbóreo (Rayner *et al.*, 1993; Zavada y Cadman, 1993; Sponheimer *et al.*, 1999, 2001), praderas y bosques de ribera (Wells y Cooke, 1956;

Cadman y Rayner, 1989) o sabanas arboladas (Hopley *et al.*, 2006). El Mb. 4 de Sterkfontein ha sido reconstruido como un hábitat que incluía tanto bosques como pastizales (Vrba, 1974; Bamford, 1999; Avery, 2001). Es por ello por lo que se espera que los taxones que habitaban estos ambientes más cerrados tuvieran una amplia diversidad de recursos a su alcance, pudiendo incluir fruta con exocarpo duro en su dieta. Estas reconstrucciones paleoambientales concuerdan con los estudios morfológicos que indican que varias especies de *Parapapio* muestran adaptaciones a la locomoción arbórea en ambientes cerrados (Elton, 2001). De hecho, se considera que la desaparición de *Parapapio* en Sudáfrica a principios del Pleistoceno pudo estar relacionada con la dispersión de los ambientes abiertos y la competencia con el género *Papio* (p. ej. Haug y Tiedemann, 1998; Sardella *et al.*, 1998; Marlow *et al.*, 2000; Agustí y Antón, 2002).

Los resultados de *Parapapio* contrastan con los resultados generales para el género *Papio*, género posterior a los 2 Ma y asociado a ambientes abiertos. La morfología dental del género *Papio* es más variable que la de *Parapapio*, probablemente porque el número de sitios donde se documenta es mayor y porque los recursos de hábitat abierto tienden a tener propiedades físicas más abrasivas, que son aquellas que se evidencian mejor en las inferencias alimentarias (p. ej. Lucas *et al.*, 2000; Dominy *et al.*, 2008). La mayoría de los taxones se agrupan con comedores de alimentos altos en fibra (graminívoros y explotadores de USOs), folívoros u omnívoros. Este cambio en el patrón de agrupamiento con respecto a *Parapapio* –anterior a 2 Ma y asociado a hábitats boscosos– concuerda con las reconstrucciones paleoambientales donde se ha documentado. *Papio izodi* es el único taxón del género que se documenta en estratos anteriores a los 2 Ma (Mb. 4 de Sterkfontein) y, de hecho, está prácticamente en su totalidad agrupado con los omnívoros. Este resultado es esperable, puesto que el Mb. 4 de Sterkfontein todavía se caracteriza por la presencia de bosque. Pero *P. robinsoni* y *P. angusticeps* se agrupan con aquellos taxones donde la dieta es más abrasiva, ya que se documentan en registros reconstruidos principalmente como ambientes abiertos.

Las diferentes señales topográficas que muestran *Papio* y *Parapapio* entran en conflicto con antiguas valoraciones sobre la morfología dental de ambos géneros. Freedman (1957) indica, en su definición del género *Parapapio*, que sus dientes son "*morfológicamente indistinguibles de los del género Papio*". Trabajos posteriores aseveran esa confirmación, sugiriendo que los géneros *Parapapio* y *Papio* no cumplen con los criterios para ser definidos como especies separadas, debido a la inexistencia de autapomorfías claras (Cracraft, 1983), proponiendo la existencia de cronoespecies (Leakey, 1993). La discusión sobre la presencia de autapomorfías entre ambos géneros se ve agravada por la ausencia de restos postcraneales en la mayoría de las especies de *Parapapio*, lo que complica una descripción más exhaustiva del género y la clasificación de especímenes dentro de cada especie (Thackeray y Myer, 2004).

A diferencia de *Parapapio* y *Papio*, donde se ven dos señales divergentes que coinciden con la llegada del Pleistoceno, este cambio no se aprecia en el género *Theropithecus*. *Theropithecus o. darti* es anterior a 2 Ma y *Theropithecus o. oswaldi* es posterior, pero no existe, presumiblemente, ningún cambio en la dieta entre los dos. Probablemente el género *Theropithecus* haya sido mucho más estenotópico (menos flexible en sus adaptaciones) que *Papio*, con adaptaciones dentales y postcraneales para la graminivoría desde una etapa temprana de su historia evolutiva (Jolly, 1972; Eck y Jablonski, 1987; Lee-Thorp *et al.*, 1989), y que se habría ido exacerbando a medida que avanzaba el Pleistoceno (Cerling *et al.*, 2013). De hecho, se ha interpretado que la pronta adaptación a ambientes abiertos y consumo de gramíneas de *Theropithecus* haya podido ser una estrategia para evitar el conflicto con *Parapapio*, el cual parece haber explotado recursos y ambientes mixtos tanto terrestres como arbóreos (Fourie *et al.*, 2008).

La adaptación a los ambientes abiertos parece haber sido la clave del éxito de los géneros *Papio* y *Theropithecus*, los dos únicos géneros Plio-pleistocénicos que sobreviven hoy en día. Es posible que la flexibilidad conductual y ecológica característica de *Papio* y, en parte, de *Theropithecus* les haya permitido sobrellevar

## *Discusión*

las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, a diferencia del resto de cercopitecinos terrestres, que pudieron tener un comportamiento más restringido a regiones cerradas (Gilbert, 2007). También se hipotetiza que ambos géneros pudieron tener una ventaja competitiva debido a la capacidad de coexistir con humanos, del mismo modo que hacen hoy en día, especialmente el género *Papio* (Jablonski, 2002).

# Conclusiones



1. El DNE y el PCV son las variables topográficas que mejor discriminan entre grupos alimentarios en dietas con biomecánicas opuestas, especialmente entre los alimentadores de fibra (graminívoros y explotadores de USOs) y los durófagos.
2. Existen ligeras diferencias entre los resultados proporcionados por cada molar (M1-M3) que afectan a la clasificación alimentaria en algunos taxones fósiles. Estas diferencias podrían responder al Modelo de cascada inhibitoria.
3. Se han evidenciado diferencias entre los molares superiores e inferiores, que afectan a la clasificación alimentaria en algunos taxones fósiles. Estas diferencias podrían deberse a la “hipótesis del mortero y la mano de mortero”.
4. El comportamiento de las variables topográficas a lo largo de las etapas de desgaste es característico de los recursos alimentarios consumidos.
5. Las curvas de evolución de las variables topográficas con el desgaste dental en dientes superiores e inferiores son similares.
6. La evolución del desgaste muestra que el DNE y el RFI decrecen en las primeras etapas de desgaste en todas las dietas, debido a la pérdida drástica de angularidad y altura de las cúspides. Mientras que en el resto siguen decreciendo, en las dietas fibrosas y durófagas aumenta en las etapas de desgaste más avanzadas. Este aumento del DNE y RFI puede deberse a la creación de una morfología secundaria que responde a la “hipótesis de la escultura dental”.
7. La complejidad (OPCR) aumenta en las primeras etapas de desgaste debido a la creación de numerosas facetas y decrece en las últimas etapas debido a la reducción drástica de las cúspides y al aplanamiento y homogeneización de la superficie oclusal.
8. El PCV aumenta en todas las dietas en las primeras etapas de desgaste y se reduce significativamente en las últimas, debido al aplanamiento de las cúspides y a que el desgaste de la dentina provoca diferencias en altura, reduciendo las superficies expuestas a la luz.

9. Todas las variables pueden ofrecer algún tipo de señal diferentes –aunque atenuada– en etapas avanzadas de desgaste, excepto el OPCR, lo que confirma la idea de que los procesos de convergencia evolutiva podrían haber afectado al grupo.
10. Los resultados de la prueba de Mantle derivados del análisis topográfico no mostraron correlación entre las distancias genéticas y las topográficas.
11. Los resultados de la prueba de Mantle sugieren que existe una correlación entre la morfología y la dieta, que indicaría que la dieta tendría una alta presión selectiva sobre la morfología dental.
12. Las coronas dentales de la tribu *Papionini* son homoplásicas, del mismo modo que diversos caracteres craneofaciales, lo que provoca que la topografía dental no sea un método útil para realizar inferencias filogenéticas.
13. La distribución de las especies actuales en base a la topografía dental sugiere que la morfología oclusal puede responder al consumo de alimentos alternativos.
14. La topografía dental de *Papio angusticeps* sugiere una dieta graminívora en el molar superior y de consumidor de USOs en el molar inferior. Estos resultados estarían de acuerdo con las reconstrucciones paleoambientales donde se documenta.
15. La topografía dental de *Papio izodi* no ha arrojado resultados concluyentes, debido a que se superpone con folívoros, explotadores de USOs y omnívoros. En cualquier caso, se podría excluir la durofagia.
16. La topografía dental de *Papio robinsoni* propone una dieta omnívora o folívora, aunque algunos individuos pueden ser clasificados como comedores de USOs. Estos resultados son consistentes con las reconstrucciones paleoambientales, los trabajos de microdesgaste dental e isotópicos y están en desacuerdo con otros trabajos morfológicos.

17. La topografía dental de *Parapapio broomi* sugiere una dieta durófaga, aunque algunos individuos se encuentran dispersos y superpuestos a los omnívoros y graminívoros. Estos resultados están en desacuerdo con trabajos morfológicos y parcialmente de acuerdo con los isotópicos.
18. La topografía dental de *Parapapio jonesi* sugiere una dieta durófaga y principalmente graminívora y de comedor de USOs en el molar inferior. Estos resultados están de acuerdo con los datos isotópicos, morfológicos y de microdesgaste.
19. La topografía dental de *Parapapio whitei* es no concluyente, debido a la escasez de individuos.
20. La topografía dental de *Dinopithecus ingens* propone una dieta alta en fibra (graminivoría o explotador de USOs). Estos resultados son consistentes con las reconstrucciones paleoambientales, los trabajos isotópicos, morfológicos y de microdesgaste.
21. La topografía dental de *Gorgopithecus major* sugiere una dieta principalmente de explotador de USOs o graminívoro, con algunos individuos clasificados como durófagos. Estos resultados están parcialmente de acuerdo con las reconstrucciones paleoambientales, los patrones de microdesgaste y los trabajos morfológicos.
22. La topografía dental de *Procercocebus antiquus* sitúa a los individuos en una posición intermedia entre los comedores de USOs y los durófagos. Estos resultados están parcialmente de acuerdo con los estudios de microdesgaste, la reconstrucción paleoclimática y filogenética.
23. La topografía dental de *Cercopithecoides williamsi* sugiere una dieta durófaga en los molares superiores y una dieta basada en USOs o folívora en los molares inferiores. Estos resultados están parcialmente de acuerdo con el microdesgaste dental y los trabajos isotópicos.

24. La topografía dental de *Theropithecus oswaldi darti* se superpone a la mostrada por *Theropithecus gelada*, sugiriendo una dieta graminívora. Estos resultados son consistentes con los trabajos morfológicos, isotópicos y de microdesgaste.
25. La muestra de *Theropithecus oswaldi oswaldi* es escasa y poco concluyente.
26. Los patrones topográficos son capaces de advertir el cambio de dieta asociado al cambio climático dentro de un mismo clado: *Parapapio* –anterior a los 2 Ma– muestra una dieta propia de zonas mixtas o boscosas; mientras que *Papio* –posterior a los 2 Ma– muestra una dieta oportunista basada en fibra y asociada a hábitats abiertos.
27. El clado de *Theropithecus* no parece mostrar diferencias entre el taxón anterior a los 2 Ma (*T. o. darti*) y el taxón posterior (*T. o. oswaldi*), lo que sugiere que la graminivoría, y la morfología asociada a ésta, pudo adoptarse en una etapa evolutiva temprana.

# Bibliografía



**A**

- Abelló, M.T., Meulen, T.T., Prins, E.F. (Eds.) (2018) *EAZA Mangabey Best Practice Guidelines*. Netherlands: Parc Zoològic de Barcelona, Spain & GaiaZOO, Kerkrade
- Adams, J.W., Rovinsky, D.S., Herries, A.I.R., Menter, C.G. (2016) Macromammalian faunas, biochronology and palaeoecology of the early Pleistocene Main Quarry hominin-bearing deposits of the Drimolen Palaeocave System, South Africa. *PeerJ*, 4: e1941
- Agustí, J., Antón, M. (2002) *Mammoths, sabertooths, and hominids*. Nueva York: Columbia University Press
- 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
- Alba, D.M., Rodríguez-Hidalgo, A., Aouraghe, H., van der Made, J., Oujaa, A., Hadjoudi, H., Saladie, P., Aissa, A.M., Marín, J., Farkouch, M., Lorenzo, C., Bengamra, S., Delson, E., Chacon, M.G., Sala-Ramos, R. (2021) New macaque fossil remains from Morocco. *J. Hum. Evol.*, 153: 102951
- Albarède, F., Balter, V., Braga, J., Blichert-Toft, J., Telouk, P., Thackeray, F. (2006) *U-Pb dating of enamel from the Swartkrans Cave hominid site (South Africa) by MC-ICP-MS*. In: Goldschmidt Conference Abstracts
- Alberts, S.C., Altmann, J. (2003) Matrix models for primate life history analysis. In: Kappler, P.M., Pereira, M.E. (Eds.), *Primate life histories and socioecology*. Chicago, IL: University of Chicago Press
- 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*. New York: Cambridge University Press
- Alemseged, Z., Geraads, D. (1998) *Theropithecus atlanticus* (Thomas, 1884) (Primates: Cercopithecidae) from the late Pliocene of Ahl al Oughlam, Casablanca, Morocco. *J. Hum. Evol.*, 34(6): 609-621

## Bibliografía

- Allen, K.L., Cooke, S.B., Gonzales, L.A., Kay, R.F. (2015) Dietary inference from upper and lower molar morphology in platyrrhine primates. *PLOS ONE*, 10: e0118732
- Al-Safadi, M.M. (1994) The hamadryas baboon, *Papio hamadryas* (Linnaeus, 1758) in Yemen (Mammalia: Primates: Cercopithecidae). *Zool. Middle East*, 10: 5-16
- Altmann, S.A. (1974) Baboons, space, time, and energy. *Am. Zool.*, 14: 221-248
- Altmann, S., Altmann, J. (1970) *Baboon Ecology*. Chicago: University of Chicago Press
- Altmann, J., Muruthi, P. (1988) Differences in daily life between semi provisioned and wild-feeding baboons. *Am. J. Primatol.*, 15: 213-221
- Andrews, C.W. (1916) Note on a new baboon (*Simopithecus oswaldi*, gen. et sp. nov.) from the Pliocene of British East Africa. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 8: 410-419
- Andrews, M.W. (1986) Contrasting approaches to spatially distributed resources by *Samiri* and *Callicebus*. In: Else, J.G., Lee, P.C. (Eds.), *Primate ontogeny, cognition and social behaviour*. London: Cambridge University Press
- Andrews, P. (1981) Species diversity and diet in monkeys and apes during the Miocene. In: Stringer, C.B. (Ed.), *Aspects of Human Evolution*. London: Taylor and Francis
- Andrews, P.J. (1982) Hominoid evolution. *Nature*, 295: 185-186
- Andrews, P., Aiello, L. (1984) An evolutionary model for feeding and positional behaviour. In: Chivers, D., Wood, B., Bilsborough, A. (Eds.), *Food Acquisition and Processing in Primates*. New York: Plenum Press
- Andrews, P., Humphrey, L. (1999) African Miocene Environments and the Transition to Early Hominines. In: Bromage, T.G., Schrenk, F. (Eds.), *African Biogeography, Climate Change and Human Evolution*. Oxford: Oxford University Press
- Andrews, P., Meyer, G., Pilbeam, D.R., Van Couvering, J.A., Van Couvering, J.A.H. (1981) The Miocene fossil beds of Maboko Island, Kenya: Geology, age, taphonomy and paleontology. *J. Hum. Evol.*, 10: 35-48
- Anthony, M.R.L., Kay, R.F. (1993) Tooth form and diet in ateline and alouattine primates: Reflections on the comparative method. *J. Vertebr. Paleontol.*, 11: 356-382
- Asahara, M. (2013) Unique inhibitory cascade pattern of molars in canids contributing to their potential to evolutionary plasticity of diet, *Ecol. Evol.*, 3(2): 278-285

## Bibliografía

- Avery, D.M. (1995) Southern savannas and Pleistocene hominid adaptations: the micromammalian perspective. In: Vrba, E.S., Denton, G.H., Partridge, T.C., Burckle, L.H. (Eds.), *Paleoclimate and Evolution with Special Emphasis on Human Origins*. New Haven: Yale University Press
- (1998) An assessment of the lower Pleistocene micromammalian fauna from Swartkrans Members 1 -3, Gauteng, South Africa. *Geobios*, 31: 393-414
- (2001) The Plio-Pleistocene vegetation and climate of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals. *J. Hum. Evol.*, 41: 113-132
- (2007) Pleistocene micromammals from Wonderwerk Cave, South Africa: practical issues. *J. Archaeol. Sci.*, 34: 613-625

## B

- Bailey, G.N., Reynolds, S.C., King, G.C.P. (2011) Landscapes of human evolution: models and methods of tectonic geomorphology and the reconstruction of hominin landscapes. *J. Hum. Evol.*, 60: 257-280
- Balter, V., Blichert-Toft, J., Braga, J., Telouk, P., Thackeray, F., Albareda, F. (2008) U-Pb dating of fossil enamel from the Swartkrans Pleistocene hominid site. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 267: 236-246
- Bamford, M., (1999). Pliocene fossil woods from an early hominid cave deposit, Sterkfontein, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 95: 231-237
- Barnicot, N.A., Hewett-Emmett, D. (1972) Red cell and serum proteins of *Cercocebus*, *Presbytis*, *Colobus* and other species. *Folia Primatol.*, 117: 442-457
- Barnosky, A.D., Carrasco, M.A. (2002) Effects of Oligo-Miocene global climate changes on mammalian species richness in the northwestern quarter of the USA. *Evol. Ecol. Res.*, 4: 811-841
- Barton, R.A. (1989) *Foraging strategies, diet and competition in olive baboons*. PhD Dissertation, University of St. Andrews
- Batujeff, N. (1896) Carabelli's höckerchen und andere unbeständige höcker der oberen Mahlzälme bei dem Menschen und den Affen. *Bull. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg*, 5: 93-109

## Bibliografía

- Bauchop, T. (1978) Digestion of leaves in vertebrate arboreal folivores. In: Montgomery, G.G. (Ed), *The Ecology of Arboreal Folivores*. Washington, D.C: Smithsonian Institution Press
- Beaudet, A., Braga, J., de Beer, F., Schillinger, B., Steininger, C., Vodopivec, V., Zanolli, C. (2016) Neutron microtomography-based virtual extraction and analysis of a cercopithecoid partial cranium (STS 1039) embedded in a breccia fragment from Sterkfontein Member 4 (South Africa). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 159: 737-745
- Behrensmeyer, A.K. (1982) The geological context of human evolution. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 10: 39-60
- Behrensmeyer, A.K., Deino, A.L., Hill, A., Kingston, J., Saunders, J.J. (2002) Geology and geochronology of the Middle Miocene Kipsaramon site complex, Muruyur Beds, Tugen Hills, Kenya. *J. Hum. Evol.*, 42: 11-38
- Behrensmeyer, A., Todd, N., Potts, R., McBrinn, G. (1997) Late Pliocene faunal turnover in the Turkana basin, Kenya and Ethiopia. *Science*, 278: 1589-1594
- Belmaker, M., (2002) First evidence of the presence of *Theropithecus* sp. in the Southern Levant. *Isr. J. Zool.*, 48: 165
- (2010) The presence of a large cercopithecine (cf. *Theropithecus* sp.) in the Ubeidiya formation (Early Pleistocene, Israel). *J. Hum. Evol.*, 58: 79-89
- Benefit, B.R. (1987) *The Molar Morphology, Natural History, And Phylogenetic Position Of The Middle Miocene Monkey Victoriapithecus*. PhD Dissertation, New York University
- (1993) The permanent dentition and phylogenetic position of *Victoriapithecus* from Maboko Island, Kenya. *J. Hum. Evol.*, 25: 83-172
- (1994) Phylogenetic, paleodemographic, and taphonomic implications of *Victoriapithecus* deciduous teeth. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 95: 277-331
- (1999) *Victoriapithecus*, the Key to Old World Monkey and Catarrhine Origins. *Evol. Anthropol.*, 7(5): 155-174
- (2000) *Old World monkey origins and diversification: an evolutionary study of diet and dentition*. *Old World Monkeys*. Cambridge University Press

## Bibliografía

- Benefit, B.R., McCrossin, M.L. (1990) Diet, Species Diversity and Distribution of African Fossil Baboons. *Kroeber Anthropological Society Papers*, Nos. 71-72
- Benefit, B.R., McCrossin, M.L. (1991) Ancestral facial morphology of Old World higher primates. *PNAS. USA*, 88: 5267-71
- Benefit, B.R., McCrossin, M.L. (1993) The facial anatomy of *Vicroriapirhecus* and its relevance to the ancestral cranial morphology of Old World monkeys and apes. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 92: 329-70
- Benefit, B.R., McCrossin, M.L. (1995) Miocene hominoids and hominid origins. *Annual Review of Anthropology*, 24: 237-56
- Benefit, B.R., McCrossin, M.L. (1997) Earliest known Old World monkey skull!. *Nature*, 388: 368-71
- Benefit, B.R., McCrossin, M.L. (1999) Diet, Species Diversity and Distribution of African Fossil Baboons. *Kroeber Anthropological Society Papers*, Nos., 71-72
- Berger, L., Clarke, R.C. (1995) Eagle involvement in accumulation of the Taung child fauna. *J. Hum. Evol.*, 29: 275-299
- Berger, L.R., de Ruiter, D.J., Steininger, C.M., Hancox, P.J. (2003) Preliminary results of excavations at the newly discovered Coopers D deposit, Gauteng, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 99: 276-278
- Berger, W.H., Jansen, E. (1994) Mid-Pleistocene climate shift: The Nansen connection. In: Johannessen, O.M., Muench, R.D., Overland, J.E. (Eds.), *The Polar Oceans and Their Role in Shaping the Global Environment*. Geophys. Monogr. Ser., vol. 85. Washington D.C: AGU
- Berger, L.R., Keyser, A.W., Tobias, P.V. (1993) Gladysvale: first early hominid site discovered in South Africa since 1948. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 92: 107-111
- Berger, L.R., Lacruz, R., de Ruiter, D.J. (2002) Revised age estimates of Australopithecus-bearing deposits at Sterkfontein. South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 119: 192-197
- Berger, L.R., Tobias, P.V. (1994) New discoveries at the early hominin site of Gladysvale, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 90: 223-226

## Bibliografía

- Bernor, R.L. (1983) Geochronology and zoogeographic relationships of Miocene Hominoidea. In: Ciochon, R.L., Corruccini, R.S. (Eds.), *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*. New York: Plenum Press
- Bernor, R.L., Flynn, L.J., Harrison, T., Hussain, S.T., Kelley, J. (1988) *Dionysopithecus* from southern Pakistan and the Biochronology and biogeography of early Eurasian catarrhines. *J. Hum. Evol.*, 17: 339-358
- Berthaume, M.A. (2016a) On the Relationship Between Tooth Shape and Masticatory Efficiency: A Finite Element Study. *Anatomical Record*, 299(5): 679-687
- (2016b) Food Mechanical Properties and Dietary Ecology. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 159: 579-S104
- Berthaume, M.A., Delezene, L.K., Kupczik, K. (2018) Dental topography and the diet of *Homo naledi*. *Journal of Human Evolution*, 118: 14-26
- Berthaume, M.A., Dumont, E.R., Godfrey, L.R., Grosse, I.R. (2013). How does tooth cusp radius of curvature affect brittle food item processing?. *Journal of the Royal Society Interface*, 10: 20130240
- Berthaume, M.A., Dumont, E.R., Godfrey, L.R., Grosse, I.R. (2014) The effects of relative food item size on optimal tooth cusp sharpness during brittle food item processing. *Journal of the Royal Society Interface*, 11: 20140965
- Berthaume, M.A., Lazzari, V., Guy, F. (2020) The landscape of tooth shape: Over 20 years of dental topography in primates. *Evol. Anthropol.*, 1-18
- Berthaume, M.A., Schroer, K. (2017) Extant ape dental topography and its implications for reconstructing the emergence of early *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 112: 15-29
- Berthaume, M.A., Winchester, J., Kupczik, K. (2019a) Ambient occlusion and PCV (portion de ciel visible): A new dental topographic metric and proxy of morphological wear resistance. *PLOS ONE*, 14 (5): e0215436
- Berthaume, M.A., Winchester, J., Kupczik, K. (2019b) Effects of cropping, smoothing, triangle count, and mesh resolution on 6 dental topographic metrics. *PLOS ONE*, 14(5): e0216229

## Bibliografía

- Bettridge, C.M., Dunbar, R.I.M. (2012). Modeling the biogeography of fossil baboons. *Int. J. Primatol.*, 33: 1278-1308
- Beymon, A.D. (1987) Replication technique for studying microstructure in fossil enamel. *Scanning Microscopy*, 1: 663-669
- Bi, S.G., Bené, J.C.K., Bitty, E.A., Kassé, B.K., Guessan, A.N., Koffi, A.D., Akpatou, B., Koné, I. (2013) Roloway Guenon (*Cercopithecus diana roloway*) and White-Naped Mangabey (*Cercocebus atys lunulatus*) Prefer Mangrove Habitats in Tanoé Forest, South-Eastern Ivory Coast. *Journal of Ecosystem and Ecography*, 3: 126
- Bibi, F., Souron, A., Bocherens, H., Uno, K., Boisserie, J. (2013) Ecological change in the lower Omo Valley around 2.8 Ma. *Biology Letters*, 9: 20120890
- Birchette, M.G. (1981) Postcranial remains of *Cercopithecoides*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 54: 201
- (1982) *The postcranial skeleton of Paracolobus chemeroni*. PhD Dissertation, Harvard University
- Bishop, W.W. (1968) The evolution of fossil environments in East Africa. *Trans Leic. Literary and Philosophical Society*, 62: 22-44
- Blue, K.T., McCrossin, M.L. (2001) A re-investigation into the number of cercopithecoid taxa at the middle Miocene site of Maboko, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.*, 32: 41
- Blue, K., McCrossin, M., Benefit, B.R. (2006) Terrestriality in a Middle Miocene context: *Victoriapithecus* from Maboko, Kenya. In: Ishida, H., Tuttle, R., Pickford, M., Ogi-hara, N., Nakatsukasa, M. (Eds.), *Human Origins and Environmental Background*. USA: Springer
- Boag, P.T., Grant, P.R. (1981) Intense natural selection in a population of Darwin's finches (*Geospizinae*) in the Galapagos. *Science*, 214: 82-85
- Boag, P.T., Grant, P.R. (1984) Darwin's finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos: Breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. *Ecological Monographs*, 54: 463-489

## Bibliografía

- Bobe, R., Behrensmeyer, A.K., Chapman, R. (2002). Faunal change, environment variability and late Pliocene hominin evolution. *J. Hum. Evol.*, 42: 475-497
- Bobe, R., Behrensmeyer, A.K. (2004) The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus *Homo*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207: 339-420
- Bock, W.J., von Wahlert, G. (1965) Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 19: 269-299
- Bouvier, M. (1986) A biomechanical analysis of mandibular scaling in old world monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 69: 473-482
- Bowler, M., Bodmer, R.E. (2011) Diet and food choice in Peruvian red uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*): selective or opportunistic seed predation?. *Int. J. Primatol.*, 32: 1109-1122
- 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., Costeur, L., Lipman, Y. (2012) Earliest record of *Platychoerops* (Primates, Plesiadapidae), a new species from Mouras Quarry, Mont de Berru, France. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 149: 329-346
- 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
- Boyer, D.M., Puente, J., Gladman, J.T., Glynn, C., Mukherjee, S., Yapuncich, G.S., Daubechies, I. (2015) A new fully automated approach for aligning and comparing shapes. *The Anatomical Record*, 298: 249-276
- Braga, J., Thackeray, J.F. (2003) Early *Homo* at Kromdraai B: probabilistic and morphological analysis of the lower dentition. *Comptes Rendus Palevol*, 2: 269-279
- Brain, C.K. (1958) The Transvaal Ape-Man-Bearing cave deposits. *Transvaal Museum Memoirs*, 11: 1-125
- (1981) *The Hunter or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. Chicago: University of Chicago Press

## Bibliografía

- (1993) (Ed.) *Swartkrans: A cave's chronicle of early man. Transvaal Museum Monograph*. Pretoria: Transvaal Museum
- (1995) The influence of climatic changes on the completeness of early hominin record in Southern African caves, with particular reference to Swartkrans. In: Vrba, E., Denton, G., Partridge, T., Buckle, L. (Eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. New Haven: Yale University Press
- (2004a) Structure and Stratigraphy of the Swartkrans Cave in the Light of the New Excavations. In: Brain, C.K. (Ed), *Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man*. Pretoria Transvaal Museum: Northern Glagship Institution
- (2004b) A Taphonomic Overview of the Swartkrans Fossil Assemblages. In: Brain, C.K. (Ed), *Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man*. Pretoria Transvaal Museum: Northern Glagship Institution
- Brain, C.K., Churcher, C.S, Clark, J.D., Grine, F.E, Shipman, P., Susman, R.L, Turner, A., Watson. V. (1988) New evidence of early hominids, their culture and environment from the Swartkrans cave. *S. Afr. J. Sci.*, 84: 828-835
- Brock, A., McFadden, P.L., Partridge, R.C. (1977) Preliminary palaeomagnetic results from Makapansgat and Swartkrans. *Nature*, 266: 249-250
- Bronikowski, A.M., Altmann, J. (1996) Foraging in a variable environment: weather patterns and the behavioural ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39: 11- 25
- Broom, R. (1936) A new fossil baboon from the Transvaal. *Annals of the Transvaal Museum*, 18: 393-396
- (1937) On some new Pleistocene mammals from limestone caves of the Transvaal. *S. Afr. J. Sci.*, 33: 750-68
- (1938) The Pleistocene anthropoid apes of South Africa. *Nature*, 142: 377-379
- (1940) The South African Pleistocene cercopithecoid apes. *Annals of the Transvaal Museum*, 20: 89-100

## Bibliografía

- Broom, R., Hughes, A.R. (1949) Notes on the fossil baboon of the Makapan Caves. *S. Afr. J. Sci.*, 2: 194-6
- Broom, R., Jensen, J.S. (1946) A new fossil baboon from the caves at Potgeitersrust. *Annals of the Transvaal Museum*, 20: 337-40
- Broom, R., Robinson J.T. (1949) A new type of fossil baboon, *Gorgopithecus major*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 119: 379-386
- Brugière, D., Gautier, J.-P., Mounrazi, A., Gautier-Hion, A. (2002) Primate diet and biomass in relation to vegetation composition and fruiting phenology in a rain forest in Gabon. *Int. J. Primatol.*, 23: 999-1024
- 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
- Bunn, J.M., Ungar, P.S. (2009) Dental topography and diets of four old world monkey species. *Am. J. Primatol.*, 71: 466-477
- Burnett, G.T. (1828) Illustrations of the Manupeda or apes and their allies: being the arrangement of the Quadrumana or Anthropomorphous beasts indicated in the outline. *Quarterly Journal of Science, Literature and the Arts*, 26: 300-307
- Bush, A.B.G., Philander, S.G.H. (1999) The climate of the Last Glacial Maximum: Results from a coupled atmosphere-ocean general circulation model. *Journal of Geophysical Research*, 104: 24509-24525
- Button, A. (1973) *A regional study of the stratigraphy and development of the Transvaal Basin in the eastern and northeastern Transvaal*. PhD Dissertation, University of Witwatersrand
- Byrne, R.W., Whiten, A., Henzi, S.E., McCulloch, E.M. (1993) Nutritional constraints on mountain baboons (*Papio ursinus*): implications for baboon socioecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 233-246

C

- Cadman, A., Rayner, R. (1989) Climatic change and the appearance of *Australopithecus africanus* in the Makapansgat sediments. *J. Hum. Evol.*, 18: 107-113
- Calandra, I., Merceron, G. (2016) Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Review*, 46: 215-228
- Calandra, I., Schulz, E., Pinnow, M., Krohn, S., Kaiser, T. (2012) Teasing apart the contributions of hard dietary items on 3D dental microtextures in primates. *J. Hum. Evol.*, 63: 85-98
- Caldecott, J.O., Feistner, A.T.C., Gadsby, E.L. (1996) A comparison of ecological strategies of pig-tailed macaques, mandrills and drills. In: Fa, J.E., Lindburg, D.G. (Eds.), *Evolution and Ecology of Macaque Societies*. Cambridge: Cambridge University Press
- Camperio Ciani, A., Palentini, L., Arahou, M., Martinoli, L., Capiluppi, C., Mouna, M. (2005) Population decline of *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Biological Conservation*, 121: 635-641
- Carrión, J.S., Scott, L., Arribas, A., Fuentes, N., Gil-Romera, G., Montoya, E. (2007) Pleistocene landscapes in central Iberia inferred from pollen analysis of hyena coprolites. *Journal of Quaternary Science*, 22: 191-202
- Cerling, T.E., Chritz, K.L., Jablonski, N.G., Leakey, M.G., Manthi, F.K. (2013) Diet of *Theropithecus* from 4 to 1 Ma in Kenya. *PNAS*, 110: 10507-10512
- Cerling, T.E., Hay, R.L. (1986) An isotopic study of paleosol carbonates from Olduvai Gorge. *Quaternary Research*, 25: 63-78
- Cerling, T.E., Harris, J., Leakey, M., Mudida, N. (2003) Stable isotope ecology of northern Kenya with emphasis on the Turkana Basin. In: Leakey, M.G., Harris, J.M. (Eds.), *Lothagam: the dawn of humanity in Eastern Africa*. New York: Columbia University Press
- Cerling, T., Wynn, J., Andanje, S., Bird, M.I., Korir, D.K., Levin, N.E., Mace, W., Macharia, A.N., Quade, J., Remien, C.H. (2011) Woody cover and hominin environments in the past 6 million years. *Nature*, 476: 51-56

## Bibliografía

- Chalmers, N.R. (1968) Group composition, ecology and daily activities of free living mangabeys in Uganda. *Folia Primatol.*, 8: 247-262
- Chang, C., Takai, M., Ogino, S. (2010) First discovery of colobine fossils from the early to middle Pleistocene of southern Taiwan. *J. Hum. Evol.*, 63: 439-451
- Chapman, C.A., Chapman, L.J. (1990) Dietary variability in primate populations. *Primates*, 31: 121-128
- Chapman, C.A., Chapman, L.J. (1999) Implications of small scale variation in ecological conditions for the diet and density of red colobus monkeys. *Primates*, 40: 215-232
- 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. In: Glenn, M.E., Cords, M. (Eds.), *The Guenon: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers
- Chivers, D.J. (1994) Functional anatomy of the gastrointestinal tract. In: Davies, A.G., Oates, J.F. (Eds.), *Colobine monkeys: Their ecology, behavior and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press
- Churcher, C.S., Watson, V. (2004) Additional fossil Equidae from Swartkrans. In: Brain, C.K. (Ed), *Swartkrans. A cave's chronical of early man. Transvaal Museum Monograph n° 8*. Pretoria: Transvaal Museum
- Clarke, R.J. (1994) On some new interpretations of Sterkfontein stratigraphy. *S. Afr. J. Sci.*, 90: 211-214
- (1998) First ever discovery of a well-preserved skull and associated skeleton of Australopithecus. *S. Afr. J. Sci.*, 94: 463
- (1999) Discovery of complete arm and hand of the 3.3 million-year-old Australopithecus skeleton from Sterkfontein. *S. Afr. J. Sci.*, 95: 477-480
- (2002a) On the unrealistic “revised age estimates” for Sterkfontein. *S. Afr. J. Sci.*, 98: 415-418
- (2002b) Newly revealed information on the Sterkfontein Member 2 Australopithecus skeleton. *S. Afr. J. Sci.*, 98: 523-526

- (2013) Australopithecus from Sterkfontein Caves, South Africa. In: Reed, K.E., Fleagle, J., Leakey, R.E.F. (Eds.), *Palaeobiology of Australopithecus*. New York: Springer
- Clarke, R.J., Barry, R.J., McCarthy, R., Selikowitz, M., Brown, C.R., Croft, R.J. (2003) Effects of stimulant medications on the EEG of children with Attention-Deficit y Hyperactivity Disorder Predominantly Inattentive type. *International Journal of Psychophysiology*, 47: 129-137
- Clarke, R.J., Kuman, K. (1998) The Sterkfontein caves: palaeontological and archaeological sites. In: Clarke, R.J., Kuman, K., Brain, C.K., Tobias, P.V., Thackeray, J.F. (Eds.), *Mid-Congress Excursion Handbook. Dual Congress '98: International Associations of Human Palaeontologists and Human Biologists*. Pretoria: Desktop Creations
- Clarke, R.J., Tobias, P.V. (1995) Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African Hominid. *Science*, 269(5223): 521-425
- Clutton-Brock, T.H. (1975) Feeding behavior of red colobus and black and white colobus in East Africa. *Folia Primatol.*, 23: 165-207
- Codron, J., Codron, D., Lee-Thorp, J.A., Sponheimer, M., Bond, W.J., de Ruiter, D., Grant, R. (2005) Taxonomic, anatomical, and spatio-temporal variations in the stable carbon and nitrogen isotopic compositions of plants from an African savanna. *J. Archaeol. Sci.*, 32: 1757-1772
- Codron, J., Codron, D., Sponheimer, M., Kirkman, K., Duffy, K.J., Raubenheimer, E.J., Mélice, J-L., Grant, R., Clauss, M., Lee-Thorp, J.A. (2012) Stable isotope series from elephant ivory reveal lifetime histories of a true dietary generalist. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 279: 2433-2441
- Codron, D., Lee-Thorp, J.A., Sponheimer, M., de Ruiter, D., Codron, J. (2008) What insights can baboon feeding ecology provide for early hominin niche differentiation?. *Int. J. Primatol.*, 29: 757-772
- Coiner-Collier, S., Scott, R.S., Chalk-Wilayto, J., Cheyne, S.M., Constatino, P., Dominy, N.J., Elgart, A.A., Glowacka, H., Loyola, L.C., Ossi-Lupo, K., Raguét-Schofield, M., Talebi, M.G., Sala, E.A., Sieradzy, P., Taylor, A.B., Vinyard, C.J., Wright, B.W.,

## Bibliografía

- Yamashita, N., Lucas, P.W., Vogel, E.R. (2016) Primate dietary ecology in the context of food mechanical properties. *J. Hum. Evol.*, 98: 103-118
- Collard, M., O'Higgins, P. (2001) Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evolution & Development*, 3: 322-331
- Collard, M., Wood, B.A. (2000) Soft-tissue characters in higher primate phylogenetics. *PNAS*, 97: 11130-11132
- Collard, M., Wood, B.A. (2001) Homoplasy and the early hominid masticatory system: inferences from analyses of extant hominoids and papionins. *J. Hum. Evol.*, 41: 167-194
- Conklin-Brittain, N., Knott, C., Wrangham, R. (2000) The feeding ecology of apes. The apes: challenges for the 21st century. *Brookfield, IL: Chicago Zoological Society*
- Conklin-Brittain, N.L., Wrangham, R.W., Hunt, K.D. (1998) Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. II. Macronutrients. *Int. J. Primatol.*, 19(6): 971-998
- Conroy, C.C. (1990) *Primate Evolution*. New York: Washington University
- Constantino, P.J., Wright, B.W. (2009) The Importance of Fallback Foods in Primate Ecology and Evolution. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 140: 599-602
- Cooke, S.B. (2006) The phylogenetic position of the Victoriapithecidae. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 129 (S42): 77
- Cooke, C. (2012) *The feeding, ranging, and positional behavior of Cercocebus torquatus (the red-capped mangabey) in Sette Cama, Gabon: A phylogenetic perspective*. PhD Dissertation, Ohio State University
- Cowling, S.A., Cox, P.M., Jones, C.D., Maslin, M.A., Peros, M. (2008) Simulated glacial and interglacial vegetation across Africa: Implications for species phylogenies and trans-African migration of plants and animals. *Global Change Biology*, 14: 827-840
- Cronin, J., Sarich, V. (1976). Molecular evidence for the dual origin of the mangabeys among Old World monkeys. *Nature*, 260: 700-702
- Cracraft, J. (1983) Species concepts and speciation analysis, *Curr. Ornithol.*, 1: 159-187

## Bibliografía

- Curnoe, D., Grun, R., Taylor, L. Thackeray, J.F. (2001) Direct ESR dating of a Pliocene hominin from Swartkrans. *J. Hum. Evol.*, 40: 379- 391
- Cuozzo, F.P., Sauter, M.L. (2006) Severe wear and tooth loss in wild ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): a function of feeding ecology, dental structure, and individual life history. *J. Hum. Evol.*, 51: 490-505
- Cuozzo, F.P., Sauter, M.L. (2012) The Dental Ecology of Ring-Tailed Lemurs (*Lemur catta*). In: Masters, J., Gamba, M., Génin, F. (Eds.), *Leaping Ahead: Advances in Prosimian Biology*. New York: Springer Science
- D**
- Daegling, D.J., Grine, F.E. (1999) Terrestrial foraging and dental microwear in *Papio ursinus*. *Primates*, 40: 559-572
- Daegling, D.J., McGraw, W.S. (2007) Functional Morphology of the Mangabey Mandibular Corpus: Relationship to Dental Specializations and Feeding Behavior. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 134: 50-62
- Daegling, D.J., McGraw, W.S., Ungar, P.S., Pampush, J.D., Vick, A.E., Bitty, E.A. (2011) Hard-Object Feeding in Sooty Mangabeys (*Cercocebus atys*) and Interpretation of Early Hominin Feeding Ecology. *PLOS ONE*, 6(8): e23095
- Danielson, D.R., Reinhard, K.J. (1998) Human dental microwear caused by calcium oxalate phytoliths in prehistoric diet of the lower Pecos region, Texas. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 107: 297-304
- Dart, R.A. (1925) *Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa. *Nature*, 115: 195-199
- Davies, A.G. (1994) Colobine populations. In: Davies, A.G., Oates, J.F. (Eds.), *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press
- Davies, A.G., Bennett, E.L., Waterman, P.G. (1988) Food selection by two South-east Asian colobine monkeys (*Presbytis rubicunda* and *Presbytis melalophos*) in relation to plant chemistry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 34(1): 33-56

## Bibliografía

- Davies, A.G., Oates, J.F., Dasilva, G.L. (1999) Patterns of frugivory in three West African colobine monkeys. *Int. J. Primatol.*, 20: 327- 357
- Davis, M., Pineda-Munoz, S. (2016) The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecol. Evol.*, 6 (6): 1883-1897
- Dechow, P.C., Singer, R. (1984) Additional fossil Theropithecus from Hopefield, South Africa: a comparison with other African sites and a reevaluation of its taxonomic status. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 63: 405-435
- Delson, E. (1973) *Fossil Colobine Monkeys of the Circum-Mediterranean region and the evolutionary history of the Cercopithecidae (Primates, Mammalia)*. PhD Dissertation, Columbia University
- (1975a) *Evolutionary history of the Cercopithecidae*. In: Szalay F, editor. *Approaches to primate paleobiology: contributions to primatology, Vol. 5*. Basel: S. Karger
- (1975b) Paleoeecology and zoogeography of the Old World monkeys. In Tuttle, R. (Ed), *Primate Functional Morphology and Evolution*. Mouton: The Hague
- (1979) Prohylobates (Primates) from the early Miocene of Libya: a new species and its implications for cercopithecoid origins. *Géobios*, 12: 725-733
- (1980) Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. In: Lindberg, D.G., (Ed.), *The Macaques: Studies in Ecology, Behaviour, and Evolution*. New York: Van Nostrand Reinhold
- (1984) Cercopithecoid biochronology of the African Plio-Pleistocene: Correlation among eastern and southern hominid-bearing localities. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 69: 199-218
- (1988a) Oreopithecidae. In: I. Tattersall, E. Delson, J. Van Couvering (Eds.), *Encyclopedia of Human Evolution*. New York: Garland
- (1988b) Chronology of South African australopith site units. In: Grine, F. (Ed.), *Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines*. New York: Aldine de Gruyter

## Bibliografía

- (1993) Theropithecus fossils from Africa and India and the taxonomy of the genus. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge: Cambridge University Press
- (1996) *The oldest monkeys in Asia*. Pp. 40 in International symposium: evolution of Asian primates. Freude and Kyoto University Primate Research Institute, Inuyama, Aichi, Japan
- (2007) Monkey. In: Lindburg, D.G. (Ed.), *McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology, and Evolution*. New York: Van Nostrand Reinhold
- Delson, E., Andrews, P. (1975) Evolution and interrelationships of the Catarrhine primates. In: Lockett, W.P., Szalay, F.S. (Eds.), *Phylogeny of the Primates*. New York: Plenum Publishing Corporation
- Delson, E., Dean, D. (1993) Are *Papio baringensis* species of *Papio* or *Theropithecus*? In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge: Cambridge University Press
- Delson, E., Eck, G.G., Leakey, M.G., Jablonski, N.G. (1993). Appendix I: a partial catalogue of fossil remains of *Theropithecus*. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: the rise and fall of a primate genus*. Cambridge: Cambridge University Press
- Delson, E., Terranova, C.J., Jungers, W.L., Sargis, E.J., Jablonski, N.G., Dechow, P.C. (2000) Body mass in Cercopithecidae (Primates, Mammalia): estimation and scaling in extinct and extant taxa. *American Museum of Natural History Anthropological Papers*, 83: 1-159
- deMenocal, P.B. (1995) Plio-Pleistocene African climate. *Science*, 270: 53-59
- (2004). African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 220: 3-24
- (2011). Climate and Human Evolution. *Science*, 331(6017): 540-542
- 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

## Bibliografía

- Denton, G.H. (1999) Cenozoic climate change. In: Bromage, T.G., Schrenk, F. (Eds.), African Biogeography, Climate Change and Human Evolution. *The Human Evolution Series*. Oxford: Oxford University Press
- Denys, C. (1990) *Implications paléocologiques et paléobiogéographiques de l'étude de rongeurs Plio-Pleistocene d'Afrique orientale et australe*. PhD Dissertation, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6)
- (1999) Of mice and men: evolution in East and South Africa during Plio-Pleistocene times. In: Bromage, T.G., Schrenk, F. (Eds.), *African Biogeography, Climate Change and Human Evolution*. Oxford: Oxford University Press
- de Ruiter, D.J. (2003a) Relative abundance, skeletal part representation and accumulating agents of macromammals at Swartkrans. In: Brain, C.K. (Ed.), *Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man. Transvaal Museum Monograph No. 8*. Pretoria: Transvaal Museum
- (2003b) Revised faunal lists for members 1-3 of Swartkrans. *Annals of the Transvaal Museum*, 40: 29-41
- de Ruiter, D.J., Pickering, T.R., Steininger, C.M., Kramers, J.D., Hancox, P.J., Churchill, S.E., Berger, L.R., Backwell, L. (2009). New Australopithecus robustus fossils and associated U-PB dates from Cooper's Cave (Gauteng, South Africa). *J. Hum. Evol.*, 56: 497-513
- de Ruiter, D.J., Sponheimer, M., Lee-Thorp, J.A. (2008) Indications of habitat association of Australopithecus robustus in the Bloubaan Valley. *South Africa. J. Hum. Evol.*, 55: 1015-20
- de Terra, M. (1905) *Beiträge zu einer odontographie der Menschenrassen*. Berlin: Berlinische Verlags
- DeVore, I., Hall, K.R.L. (1965) Baboon ecology. In: DeVore, I. (Ed.), *Primate behavior*. New York: Holt, Rinehart and Winston
- DeVore, I., Washburn, S.L. (1963) Baboon ecology and human evolution. In: Howel, F.C., Bourlière, F. (Eds.), *African Ecology and Human Evolution*. New York: Viking Fund Publications in Anthropology

## Bibliografía

- Devreese, L. (2011) *Many hands make light work. Foraging strategy of agile mangabeys (Cercocebus agilis) exhibiting a permanent large grouping pattern at Bai Hokou, Central African Republic*. Master Thesis, University of Antwerp
- Dietrich, W.O. (1942) Altestquartare Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. *Palaontographica*, 94: 44-75
- Di Fiore, A., Rendall, D. (1994) Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *PNAS*, 91: 9941-9945
- Disotell, T.R. (1994) Generic level relationships of the Papionini (Cercopithecoidea). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 94: 47-57
- (2000) Molecular systematics of the Cercopithecidae. In: Whitehead, P.F., Jolly, C.J. (Eds.), *Old World Monkeys*. New York: Cambridge University Press
- Disotell, T.R., Honeycutt, R.L., Ruvulo, M. (1992) Mitochondrial DNA phylogeny of the Old-World monkey tribe Papionini. *Molecular Biology and Evolution*, 9: 1-13
- Dominy, N.J., Vogel, E.R., Yeakel, J.D., Constantino, P., Lucas, P.W. (2008) Mechanical properties of plant underground storage organs and implications for dietary models of early hominins. *Evolutionary Biology*, 35: 159-175
- Dowsett, H.J., Barron, J.A., Poore, R.Z., Thompson, R.S., Cronin, T.M., Ishman, S.E., Willard, D.A. (1999) Middle Pliocene paleoenvironmental reconstruction: PRISM2. *U.S. Geological Survey*, Reston
- Dumont, E.R. (1995) Enamel thickness and dietary adaptation among extant primates and chiropterans. *Journal of Mammalogy*, 76: 1127- 1136
- (1999) The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *J. Zool.*, 248: 219-229
- Dunbar, R.I.M. (1977) Feeding ecology of gelada baboons: a preliminary report. In: Clutton-Brock, T.H. (Ed.), *Primate Ecology*. London: Academic Press
- (1983) Theropithecines and hominids: Contrasting solutions to the same ecological problem. *J. Hum. Evol.*, 12:647-658
- (1988) *Primate social systems*. NY: Cornell University Press

- (1992) A model of the gelada socio-ecological system. *Primates*, 33: 69-83
- Dunbar, R.I.M., Bose, U. (1991) Adaptation to Grass-eating in Gelada Baboons. *Primates*, 32(1): 1-7
- Dunbar, R.I.M., Dunbar, P. (1974) On hybridisation between *Theropithecus gelada* and *Papio anubis* in the wild. *J. Hum. Evol.*, 3:187-192
- Dutrillaux, B., Courturier, J., Muleris, M., Lombard, M., Chauvier, G. (1982) Chromosomal phylogeny of forty-two species or subspecies of cercopithecoids (Primates Catarrhini). *Annales de Génétique*, 25: 96-109

## E

- Eck, G.G. (1976) Cercopithecoidea from Omo group deposits. In: Coppens, Y., Howell, F.C., Isaac, G.L., Leakey, R.E.F. (Eds.), *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*. Chicago: University of Chicago Press
- (1987) *Theropithecus oswaldi* from the Shungura Formation, lower Omo valley, southwestern Ethiopia. In: Les Faunes Plio-Pleistocènes de la Basse Vallée de l'Omo (Ethiopie). In: Coppens, Y., Howell, F.C. (Eds.), *Cercopithecidae de la Formation de Shungura. Cahiers de Palaéontologies, Travaux de Palaéontologie Est-Africaine, tome 3*. Paris: Editions du Centre National de la Recherche Scientifique
- (1993) *Theropithecus darti* from the Hadar Formation, Ethiopia. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: the rise and fall of a primate genus*. Cambridge: Cambridge University Press
- Eck, G.G., Jablonski, N.G. (1984) A reassessment of the taxonomic status and phyletic relationships of *Papio baringensis* and *Papio quadratiostris* (Primates: Cercopithecidae). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 65: 109- 134
- Eck, G.G., Jablonski, N.G. (1987) The skull of *Theropithecus brumpti* compared with those of other species of the genus *Theropithecus*. In: Coppens, Y., Howell, F.C. (Eds.), *Les Faunes Plio-Pleistocenes de la Basse Valle de l'Omo (Euthiopie). Tome 3. Cercopithecidae de la Formation de Shungura*. Paris: CNRS
- Eisenhart, W.L. (1974) *The fossil cercopithecoids of Makapansgat and Sterkfontein*. PhD Dissertation, Harvard College

## Bibliografía

- Ejigu, D., Bekele, A. (2014) Diurnal activity patterns and feeding ecology of the endemic geladas (*Theropithecus gelada*) in the Simien Mountains National Park, Ethiopia. *African Journal of Ecology*, 53: 231-237
- Else, J.G. (1991) Nonhuman primates as pests. In: Box, H.O. (Ed.), *Primate responses to environmental change*. London: Chapman & Hall
- Elton, S. (2000) *Ecomorphology and evolutionary biology of African cercopithecoids: Providing an ecological context for hominin evolution*. PhD Dissertation, University of Cambridge
- (2001) Locomotor and habitat classifications of cercopithecoid post cranial material from Sterkfontein member 4. Bolt's Farm and Swartkrans members 1 and 2, South Africa. *Palaeontol. Africana*, 37: 115-126
- (2006) Forty years on and still going strong: the use of hominin-cercopithecoid comparisons in palaeoanthropology. *Journal of the Royal Anthropological Institute (NS)*, 12: 19-38
- (2007) Environmental correlates of the cercopithecoid radiations. *Folia Primatol.*, 78: 344-364
- Elton, S., Bishop, L.C., Wood, B. (2001) Comparative context of Plio-Pleistocene hominin brain evolution. *J. Hum. Evol.*, 41: 1-27
- Elton, S., Dunn, J. (2020) Baboon biogeography, divergence, and evolution: Morphological and paleoecological perspectives. *J. Hum. Evol.*, 145, 102799
- El-Zaatari, S., Grine, F.E., Teaford, M.F., Smith, H.F. (2005) Molar microwear and dietary reconstructions of fossil Cercopithecoidea from the Plio-Pleistocene deposits of South Africa. *J. Hum. Evol.*, 49: 180-205
- Eriksson, K.A., Truswell, J.F., Button, A. (1976) Paleoenvironmental and geochemical models from an Early Proterozoic carbonate succession in South Africa. In: Walter, M.R. (Ed.), *Stromatolites*. Amsterdam: Elsevier
- Estebanz, F., Galbany, J., Martínez, L.M., Turbón, D., Pérez-Pérez, A. (2012) Buccal dental microwear analyses support greater specialization in consumption of hard foodstuffs for *Australopithecus anamensis*. *Journal of Anthropological Sciences*, 90: 63-185

## Bibliografía

- Etourneau, J., Schneider, R., Blanza, T., Martinez, P. (2010) Intensification of the Walker and Hadley atmospheric circulations during the Pliocene-Pleistocene climate transition. *Earth and Planetary Science Letters*, 297(1-2): 103-110
- Evans, A.R. (2013) Shape descriptors as ecometrics in dental ecology. *Hystrix*, 24(1): 133-140
- Evans, A.R., Janis, C.M. (2014) The evolution of high dental complexity in the horse lineage. *Annales Zoologici Fennici*, 51: 73-79
- Evans, A., Jernvall, J. (2009) Patterns and constraints in carnivoran and rodent dental complexity and relative tooth size. *J. Vertebr. Paleontol.*, 29: 92A
- Evans, A.R., Pineda-Munoz, S. (2018) Inferring mammal dietary ecology from dental morphology. *Methods in paleoecology*, 37-51
- Evans, E.E.M.N., Van Couvering, J.A.H., Andrews, P. (1981) Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *J. Hum. Evol.*, 10: 35-48
- 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**
- Fa, J.E. (1989) The Genus *Macaca*: A review of taxonomy and evolution. *Mammal Review*, 19: 45-81
- Fashing, P.J. (2001) Feeding ecology of guerezas in the Kakamega Forest: The importance of Moraceae fruit in their diet. *Int. J. Primatol.*, 22(4): 579-609
- Fashing, P.J., Mulindahabi, F., Gakima, J.B., Masozera, M., Mununura, I., Plumptre, A.J., Nguyen, N. (2007) Activity and ranging patterns of *Colobus angolensis ruwenzorii* in Nyungwe forest, Rwanda: Possible costs of large group size. *Int. J. Primatol.*, 28(3): 529-550
- Fashing, P.J., Nguyen, N., Venkataraman, V.V., Kerby, J.T. (2014) Gelada feeding ecology in an intact ecosystem at Guassa, Ethiopia: variability over time and implications for theropit and hominin dietary evolution. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 155: 1-16
- Feakins, S.J., Levin, N.E., Liddy, H.M., Sieracki, A., Eglington, T.I., Bonnefille, R. (2013) Northeast African vegetation change over 12 my. *Geology*, 41: 295-298

## Bibliografía

- Ferràndez-Cañadell, C., Ribot, F., Gibert, L. (2014) New fossil teeth of *Theropithecus oswaldi* (Cercopithecoidea) from the Early Pleistocene at Cueva Victoria (SE Spain). *J. Hum. Evol.*, 74: 55-66
- Flagstad, Ø., Syvertsen, P.O., Stenseth, N.C., Jakobsen, K.S. (2001) Environmental change and rates of evolution: The phylogeographic pattern within the hartebeest complex as related to climatic variation. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 667-677
- Fleagle, J.G. (1999) *Primate Adaptation and Evolution*. New York: Academic Press
- (2013) *Primate adaptation and evolution*. San Diego: Academic Press
- Fleagle, J.G., Kay, R.F., Anthony, M.R.L. (1996) Fossil New World monkeys. Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L., Flynn, J.J. (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics*. Washington, D.C: Smithsonian Institution
- Fleagle, J.G., McGraw, W.S. (1999) Skeletal and dental morphology supports diphyletic origin of baboons and mandrills. *PNAS*, 96: 1157-1161
- Fleagle, J.G., McGraw, W.S. (2002) Skeletal and dental morphology of African papionins: unmasking a cryptic clade. *J. Hum. Evol.*, 42: 267-292
- Foley, R.A. (1987) *Another unique species: patterns in human evolutionary ecology*. New York: John Wiley and Sons
- (1993) African terrestrial primates: the comparative evolutionary biology of *Theropithecus* and the Hominidae. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: the rise and fall of a primate genus*. Cambridge: Cambridge University Press
- Folinsbee, K.E. (2008) *Evolutionary history and biogeography of papionin monkeys*. PhD Dissertation, University of Toronto
- Fooden, J. (1976) Provisional classification and key to living species of macaques (Primates: Macaca). *Folia Primatol.*, 25: 225-236
- (1980) Classification and distribution of living macaques (Macaca Lacepede, 1799). In: Lindberg, D.G. (Ed.), *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. New York: Van Nostrand-Reinhold

## Bibliografía

- Fortelius, M. (1985) Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, 180: 1-76
- Fortelius, M., Eronen, J., Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobokova, I., Zhang, Z., Zhou, L. (2002) Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evol. Ecol. Res.*, 4: 1005-1016
- Fortelius, M., Solounias, N. (2000) Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*, 3301: 1-36
- Forthman-Quick, D.L., Demment, M. (1988) Dynamics of exploitation: Differential energetic adaptations of two troops of baboons to recent human contact. In J. E. Fa & C. Southwick (Eds.), *Ecology and behaviour of food enhanced primate groups*. New York: Liss
- Fourie, N.H., Lee-Thorp, J.A., Ackermann, R.R. (2008) Biogeochemical and craniometric investigation of dietary ecology, niche separation, and taxonomy of Plio-Pleistocene cercopithecoids from the Makapansgat limeworks. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 135: 121-135
- Fourtau, R. (1918) *Contribution a l'étude des vertebres miocenes de l'Egypte*. Cairo: Survey Department, Ministry of Finance
- Freakins, S.J., deMenocal, P.B. (2010) Global and African regional climate during the Cenozoic. In: Werdelin, L., Sanders, W.J. (Eds.), *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press
- Freedman, L. (1957) The Fossil Cercopithecoidea of South Africa. *Annals of the South African Museum*, 23: 121-370
- (1961) New cercopithecoid fossils, including a new species, from Taung, Cape Province, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 46(1): 1-28
- (1965) Fossils and subfossils primates from the limestone deposits at Taung, Bolt's Farm and Witkrans, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 9: 19-48
- (1970) A new check-list of fossil cercopithecoidea of South Africa. *Palaeontol. Africana*, 13: 109-110

## Bibliografía

- (1976) South African Fossil Cercopithecoidea: A Re-assessment Including a Description of New Materials from Makapansgat, Sterkfontein and Taung. *J. Hum. Evol.*, 5: 297-315
- Freedman, L., Stenhouse, N.S. (1972) The Parapapio species of Sterfontein, Transvaal, South Africa. *Palaeontol. Africana*, 14: 93-111
- Frost, S.R. (2001) *Fossil Cercopithecidae of the Afar Depression, Ethiopia: species systematics and comparison to the Turkana Basin*. PhD Dissertation, The City University of New York
- (2007) Fossil Cercopithecidae From the Middle Pleistocene Dawaitoli Formation, Middle Awash Valley, Afar Region, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 134: 460-471
- Frost, S.R., Alemseged, Z. (2007) Middle Pleistocene fossil Cercopithecidae from Asbole, Afar Region, Ethiopia. *J. Hum. Evol.*, 53: 227-259
- Frost, S.R., Delson, E. (2002) Fossil Cercopithecidae from the Hadar Formation and surrounding areas of the Afar Depression, Ethiopia. *J. Hum. Evol.*, 43(5): 687-748
- Frost, S.R., Haile-Selassie, Y., Hlusko, L.J. (2009) Cercopithecidae. In: Haile-Selassie, Y., Wolde Gabriel, G. (Eds.), *Ardipithecus kadabba Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia, The Middle Awash Series*. Berkeley: University of California Press
- Frost, S.R., Jablonski, N.G., Haile-Selassie, Y. (2014) Early Pliocene Cercopithecidae from Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia) and the origins of the Theropithecus oswaldi lineage. *J. Hum. Evol.*, 76: 39-53
- Frost, S.R., Marcus, L.F., Bookstein, F.L., Reddy, D.P., Delson, E. (2003a) Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *The Anatomical Record*, 275A: 1048-1072
- Frost, S.R., Plummer, T., Bishop, L.C., Ditchfield, P., Ferraro, J., Hicks, J. (2003b). Partial cranium of *Cercopithecoides kimeui* Leakey, 1982 from Rawi Gully, southwestern Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 122: 191-199

**G**

- Gagnon, M., Chew, A.E. (2000) Dietary preferences in extant african Bovidae. *Journal of Mammalogy*, 81: 490-511
- 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., Estebaranz, 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. *Microscopy Research and Technique*, 69(4): 246-252
- Galbany, J., Imanizabayo, O., Romero, A., Vecellio, V., Glowacka, H., Cranfield, M., Bromage, T., Mudakikwa, A., Stoinski, T., McFarlin, S. (2016) Tooth wear and feeding ecology in mountain gorillas from Volcanoes National Park, Rwanda. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 159: 457-465
- Galbany, J., Martínez, L.M., Pérez-Pérez, A. (2004) Tooth replication techniques, SEM imaging and microwear analysis in primates: methodological obstacles. *Anthropologie*, XLII: 5-12
- 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: e94938
- Gamarra, B. (2014) *Implicacions filogenètiques i adaptatives de la variabilitat morfològica de la dentició dels primats Catarrhini actuals i fòssils*. PhD Dissertation, Universitat de Barcelona
- Gartlan, J.S., Brain, C.K. (1968) Ecology and social variability in *Cercopithecus aethiops* and *Cercopithecus mitis*: In: Jay, P. (Ed.), *Primates: Studies in Adaptation and Variability*. New York: Holt Rinehart Winston
- Gathua, M. (2000) *Intraspecific Variation in Foraging Patterns of Redtail Monkeys (Cercopithecus ascanius) in the Kakamega Forest, Kenya*. PhD Dissertation, Columbia University

## Bibliografía

- Gaulin, S.J.C., Konner, M.J. (1977) On the natural diet of primates, including hu mans. In: Wurtman, R., Wurtman, J. (Eds.), *Nutrition and the Brain, Vol. I*. New York: Raven Press
- Gautier-Hion, A. (1978) Food niches and coexistence in sympatric primates in Gabon. In: Chivers, D.J., Herbert, J. (Eds.), *Recent advances in primatology, Vol. 2*. New York: Academic Press
- (1980) Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of Cercopithecus monkeys. *Journal of Animal Ecology*, 49(1): 237-269
- Gautier-Hion, A., Gautier, J.P., Maisels, F. (1993) Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related African monkeys. *Vegetatio*, 107/108: 237-244
- Gautier-Hion, A., Gautier, J.P., Mougazi, A. (1997) Do black colobus in mixed-species groups benefit from increased foraging strategy?. *Compte Rendu de l'Academie des Sciences*, 320: 67-71
- Gear, J.H.S. (1926) A preliminary account of the baboon remains from Taungs. *S. Afr. J. Sci.*, 23: 731-747
- Gebo, D.L., Chapman, C.A. (1995) Habitat, annual, and seasonal effects on positional behavior in Red Colobus monkey. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 96: 73-82
- Geissler, E. (2013) *Dental microwear analysis of Cercopithecoides williamsi*. Master Thesis, Georgia State University
- Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1812) Tableau des quadrumanes, 1. Ord. Quadrumanes. *Annales du Muséum d'histoire naturelle Paris*, 19: 85-122
- (1843) Description des mammifères nouveaux ou imparfaitement connus Famille des Singes. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*, 2: 486-592
- Geraads, D. (1987). Dating the north African cercopithecoid fossil record. *Human Evolution.*, 2: 19-27
- Gibert, J., Ribot, F., Gibert, L., Leakey, M., Arribas, A., Martínez, B. (1995) Presence of the cercopithecoid genus Theropithecus in Cueva Victoria (Murcia, Spain). *J. Hum. Evol.*, 28: 487-493

## Bibliografía

- Gilbert, C.C. (2007) Identification and description of the first Theropithecus (Primates: Cercopithecidae) material from Bolt's Farm, South Africa. *Annals of the Transvaal Museum*, 44: 1-10
- (2008) *African Papionin Phylogenetic History and Plio-Pleistocene Biogeography*. PhD Dissertation, Stony Brook University
- (2013) Cladistic analysis of extant and fossil African papionins using craniodental data. *J. Hum. Evol.*, 64: 399-433
- Gilbert, W.H., Frost, S.R. (2008) *Cercopithecidae*. In: Gilbert, W.H., Asfaw, B. (Eds.), *Homo erectus, Pleistocene Evidence from the Middle Awash Ethiopia*. Berkeley: University of California Press
- Gilbert, C.C., Frost, S.R., Strait, D.S. (2009a) Allometry, sexual dimorphism, and phylogeny: A cladistic analysis of extant African papionins using craniodental data. *J. Hum. Evol.*, 57: 298-320
- Gilbert, C.C., McGraw, W.S., Delson, E. (2009b) Plio-Pleistocene eagle predation on fossil cercopithecids from the Humpata Plateau, Southern Angola. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 139: 421-429
- Gilbert, C.C., Frost, S.R., Pugh, K.D., Anderson, M., Delson, E. (2018) Evolution of the modern baboon (*Papio hamadryas*): A reassessment of the African Plio-Pleistocene record. *J. Hum. Evol.*, 122: 38-89
- Gilbert, C.C., Rossie, J.B. (2007) Congruence of molecules and morphology using a narrow allometric approach. *PNAS*, 104(29): 11910-11914
- Gilbert, C.C., Steininger, C.M., Kibii, J.M., Berger, L.R. (2015a) *Papio* cranium from the hominin-bearing site of Malapa: implications for the evolution of modern baboon cranial morphology and South African Plio-Pleistocene biochronology. *PLOS ONE*, 10: e0133361
- Gilbert, C.G., Frost, S.R., Delson, E. (2015b) Review of Olduvai cercopithecoids reveals a newly recognized taxon and biochronological connection to South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 156: 60-144

## Bibliografía

- Gilbert, C.C., Takahashi, M.Q., Delson, E. (2016) Cercopithecoid humeri from Taung support the distinction of major papionin clades in the South African fossil record. *J. Hum. Evol.*, 90: 88-104
- Glowacka, H., McFarlin, S.C., Catlett, K.K., Mudakikwa, A., Bromage, T.G., Cranfield, M.R., Stoinski, T.S., Schwartz, G.T. (2016) Age-related changes in molar topography and shearing crest length in a wild population of mountain gorillas from Volcanoes National Park, Rwanda. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 160: 3-15
- 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., Post, D., Melnick, D. (1978) An analysis of cercopithecoid odontometrics. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 49: 517-532
- Gommery, D., Senut, B., Pickford, M. (1998) Nouveaux restes post-crâniens d'Hominoidea du Miocène inférieur de Napak, Ouganda. *Annales de Paléontologie*, 84: 287-306
- Gommery, D., Thackeray, J.F., Ségas, F., Potze, S., Kgasi, L. (2008) The earliest primate (*Parapapio* sp.) from the Cradle of Humankind World Heritage site (Waypoint 160, Bolt's Farm, South Africa). *S. Afr. J. Sci.*, 104: 405-408
- González-Guarda, E., Petermann-Pichincura, A., Tornero, C., Domingo, L., Agustía, J., Pino, M., Abarzúa, A.M., Capriles, J.M., Villavicencio, N.A., Labarca, R., Tolorza, V., Sevilla, P., Rivals, F. (2018) Multiproxy evidence for leaf-browsing and closed habitats in extinct proboscideans (Mammalia, Proboscidea) from Central Chile. *PNAS* (115), 37: 9258-9263
- Gordon, K.D. (1980) *Dental Attrition in the Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*): A Scanning Electron Microscope Study*. PhD Dissertation, Yale University
- (1984) Orientation of occlusal contacts in the chimpanzee, *Pan troglodytes verus*, deduced from scanning electron-microscopic analysis of dental microwear patterns. *Archives of Oral Biology*, 29: 783-787

## Bibliografía

- Granger, D.E., Gibbon, R.J., Kuman, K., Clarke, R.J., Bruxelles, L., Caffee, M.W. (2015) New cosmogenic burial ages for Sterkfontein Member 2 Australopithecus and Member 5 Oldowan. *Nature*, 522: 85-88
- Gray, J.E. (1850) Description of a new species of monkey, recently living in the Society's menagerie. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 18: 77-78
- Green, J.L., Croft, D.A. (2018) Using Dental Mesowear and Microwear for Dietary Inference: A Review of Current Techniques and Applications. In: Croft, D.A., Su, D.F, Simpson, S.W. (Eds.), *Methods in Paleoecology Reconstructing. Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities*. Switzerland: Springer Nature
- Gregory, W.K. (1922) *The origin and evolution of human dentition*. Baltimore: Williams and Wilkins Press
- Grine, F.E. (1986) Dental evidence for dietary differences in Australopithecus and Paranthropus: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *J. Hum. Evol.*, 15: 783-822
- Grine, F.E., Ungar, P.S., Teaford, M.F., El-Zaatari, S. (2006) Molar microwear in Paranthropus afarensis: evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions. *J. Hum. Evol.*, 51: 297-319
- Groves, C.P. (1978) Phylogenetic and population systematics of the mangabeys (Primates: Cercopithecoidea). *Primates*, 19: 1-34
- (2001) *Primate taxonomy*. Washington, D.C: Smithsonian Institution Press
- Grueter, C.C., Li, D., Ren, B., Wei, F., Xiang, Z., van Schaik, C.P. (2009) Fallback foods of temperate-living primates: A case study on snub-nosed monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 140(4): 700-715
- Grzimek, B. (1988) *Grzimek's Encyclopedia of Mammals*. Munchen, West Germany: Mcgraw-Hill
- Guevara, E.E., Steiper, M.E. (2014) Molecular phylogenetic analysis of the Papionina using concatenation and species tree methods. *J. Hum. Evol.*, 66: 18-28

## Bibliografía

- Gugel, I.L., Grupe, G., Kunzelmann, K.H. (2001) Simulation of dental microwear: characteristic traces by opal phytoliths give clues to ancient human dietary behavior. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 114:124-138
- Gundling, T., Hill, A. (2000) Geological context of fossil Cercopithecoidea from eastern Africa. In: Whitehead, P.F., Jolly, C.J. (Eds.), *Old World monkeys*. Cambridge: Cambridge University Press
- Gupta, V.J. (1977) Fossil cercopithecoid from the Lower Boulder Conglomerate Formation (Middle Pleistocene) of Mirzapur, Kharar Tehsil, District Ropar, Punjab. *Rec. Res. Geol. (Chandigarh)*, 3: 450-452
- Gupta, V.L., Sahni, A. (1981) Theropithecus delsoni, a new cercopithecine species from the Upper Siwaliks of India. *B. Indian Geologists' Association*, 14: 69-71
- Guy, F., Gouvard, F., Boistel, R., Euriat, A., Lazzari, V. (2013) Prospective in (primate) dental analysis through tooth 3D topographical quantification. *PLOS ONE*, 8: e66142
- Guy, F., Lazzari, V., Gilissen, E., Thiery, G. (2015) To what extent is primate second molar enamel occlusal morphology shaped by the enamel-dentine junction? *PLOS ONE*, 10: e0138802

## H

- Hamilton, A., Taylor, D., Howard, P. (2001) Hotspots in African forests as quaternary refugia. In: Webler, W., White, L.J.T., Vedder, A., Naughton-Treves, L., (Eds.), *African Rain Forest Ecology and Conservation: An Interdisciplinary Perspective*. New Haven: Yale University Press
- Hanya, G. (2004) Diet of a Japanese macaque troop in the coniferous forest of Yakushima. *Int. J. Primatol.*, 25: 55-71
- Hanya, G., Kiyono, M., Yamada, A., Suzuki, K., Furukawa, M., Yoshida, Y., Chijiwa, A. (2006) Not only annual food abundance but also fallback food quality determines the Japanese macaque density: Evidence from seasonal variations in home range size. *Primates*, 47(3): 275-278
- Happel, R. (1988) Seed-eating by West African cercopithecines, with reference to the possible evolution of bilophodont molars. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 75: 303-327

## Bibliografía

- Happold, D.C.D. (1987) *Mammals of Nigeria*. New York: Clarendon Press and Oxford University Press
- Harding, R.S.O. (1976) Ranging patterns of a group of baboons (*Papio anubis*) in Kenya. *Folia Primatol.*, 25: 143-185
- (1981) An order of omnivores: Nonhuman primate diets in the wild. Harding, R.S.O., Teleki, G. (Eds.), *Omnivorous Primates*. New York: Columbia University Press
- Harris, E.E. (2000) Molecular systematics of the Old World monkey tribe Papionini: Analysis of the total available genetic sequences. *J. Hum. Evol.*, 38: 235-256
- Harris, J.M., Cerling, T.E. (2002) Dietary adaptations of extant and Neogene African suids. *J. Zool.*, 256(1): 45-54
- Harris, T.R., Chapman, C.A. (2007) Variation in diet and ranging of black and white colobus monkeys in Kibale National Park, Uganda. *Primates*, 48: 208-221
- Harris, E.E., Disotell, T.R. (1998) Nuclear gene trees and the phylogenetic relationships of the mangabeys (Primates: Papionini). *Molecular Biology and Evolution*, 15(7): 892-900
- Harris, J.M., Leakey, M. (1993) The faunal context. In: Walker, A., Leakey, R. (Eds.), *The Nariokotome Homo erectus Skeleton*. Cambridge: Harvard University Press
- Harris, J., Watkins, R. (1974) New early Miocene vertebrate locality near Lake Rudolf, Kenya. *Nature*, 252: 576-577
- Harrison, M.J.S. (1988) The mandrill in Gabon's rain forest-ecology, distribution and status. *Oryx*, 22: 218-228
- Harrison, T. (1989) New postcranial remains of *Victoriapithecus* from the middle Miocene of Kenya. *J. Hum. Evol.*, 18: 3-54
- (2011) Cercopithecids (Cercopithecidae, Primates). In: Harrison, T. (Ed.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context*. Netherlands: Springer
- Harrison, T., Harris, E.E. (1996) Plio-Pleistocene cercopithecids from Kanam East, western Kenya. *J. Hum. Evol.*, 30: 539-561

## Bibliografía

- Hatley, T., Kappelman, J. (1980) Bears, pigs, and Plio-Pleistocene hominids: a case for the exploitation of belowground food resources. *Human Ecology*, 8: 371-387
- Haug, G.H., Tiedemann, R. (1998) Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature*, 393: 673-676
- Haughton, S.H. (1925) Note on the occurrence of a species of baboon in limestone deposits near Taungs. *Trans. R. Soc. South Africa*, 12: 68
- Hausfater, G. (1976) Predatory behavior of yellow baboons. *Behaviour*, 56: 44-68
- Heaton, J. (2006) *Taxonomy of the Sterkfontein fossil Cercopithecinae: The Papionini of Members 2 and 4 (Gauteng, South Africa)*. PhD Dissertation, Indiana University
- Hemingway, C.A., Bynum, N. (2005) The influence of seasonality on primate diet and ranging. In: Brockman, D.K., van Schaik, C.P. (Eds.), *Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge: Cambridge University Press
- Henzi, P., Barrett, L. (2003) Evolutionary Ecology, Sexual Conflict, and Behavioral Differentiation Among Baboon Populations. *Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews*, 12(5): 217-230
- Hernández-Aguilar, R.A. (2007) Savanna chimpanzees use tools to harvest the underground storage organs of plants. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104: 19210-19213
- Herries, A.I.R. (2003) *Magnetostratigraphic seriation of South African hominin paleocaves*. PhD Dissertation, University of Liverpool
- Herries, A.I.R., Curnoe, D., Adams, J.W. (2009) A multi-disciplinary seriation of early Homo and Paranthropus bearing palaeocaves in southern Africa. *Quaternary International*, 202: 14-28
- Herries, A., Shaw, J. (2011) Palaeomagnetic analysis of the Sterkfontein palaeocave deposits: implications for the age of the hominin fossils and stone tool industries. *J. Hum. Evol.*, 60: 523-539

## Bibliografía

- Hewett-Emmett, D., Cook, C.N., Barnicot, N.A. (1976) Old World monkey hemoglobins: deciphering phylogeny from complex patterns of molecular evolution. In: Goodman, M., Tashian, R.E. (Eds.), *Molecular anthropology*. New York: Plenum
- Hill, C.M. (2000) A conflict of interest between people and baboons: crop raiding in Uganda. *Int. J. Primatol.*, 21: 299-315
- Hill, W.C.O. (1964) The maintenance of langurs (Colobinae) in captivity: experiences and some suggestions. *Folia Primatol.*, 2: 222-231
- (1967) Taxonomy of the baboon. In: Vagtborg, H. (Ed.), *The Baboon in Medical Research, vol. 2*. Austin: University of Texas Press
- (1974) *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy. Volume 7: Catarrhini, Cercopithecinae, Cercocebus, Macaca, and Cynopithecus*. Edinburgh: Edinburgh University Press
- Hill, R.A., Dunbar, R.I.M. (2002) Climatic determinants of diet and foraging behaviour in baboons. *Evolutionary Ecology*, 16: 579-593
- Hill, A., Leakey, M., Kingston, J., Ward, S. (2002) New cercopithecoids and a hominoid from 12.5 Ma in the Tugen Hills succession, Kenya. *J. Hum. Evol.*, 1/2: 75-93
- Hillson, S. (2005) *Teeth, 2nd ed.* Cambridge: Cambridge University Press
- Hoffman, J.M., Fraser, D., Clementz, M.T. (2015) Controlled feeding trials with ungulates: a new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear. *The Journal of Experimental Biology*, 218: 1538-1547
- Homewood, K.M. (1978) Feeding strategy of the Tana mangabey (*Cercocebus galeritus galeritus*) (Mammalia: Primates). *J. Zool.*, 186: 375-391
- Hopley, P.J., Latham, A.G., Marshall, J.D. (2006) Palaeoenvironments and palaeodiets of mid-Pliocene micromammals from Makapansgat Limeworks, South Africa: a stable isotope and dental microwear approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 233 (3-4): 235-251
- Horn, A.D. (1987) The socioecology of the black mangabey (*Cercocebus atterimus*) near Lake Tumba, Zaire. *Am. J. Primatol.*, 12: 165-180

## Bibliografía

- Hoshino, J. (1985) Feeding ecology of mandrills (*Mandillus sphinx*) in Campo Animal Reserve, Cameroon. *Primates*, 26: 248-273
- Hladik, C.M. (1973) Alimentation et activite d'un groupe de chimpanzes reintroduits en foret gabonaise. *Terre Vie*, 27: 343-443
- Hlusko, L.J. (2002) Expression Types for Two Cercopithecoid Dental Traits (Interconulus and Interconulid) and Their Variation in a Modern Baboon Population. *Int. J. Primatol. Primatology*, 23(6): 1309-1318
- (2004) Protostylid variation in Australopithecus. *J. Hum. Evol.*, 46: 579-594
- (2006) A new large Pliocene colobine species (Mammalia: Primates) from Asa Issie, Ethiopia. *Geobios*, 39: 57-69
- (2007) A new late Miocene species of Paracolobus and other Cercopithecoidea (Mammalia: Primates) fossils from Lemudong'o, Kenya. *Kirtlandia*, 56: 72-85
- Hussein, I., Afework, B., Dereje, Y. (2017) Population structure and feeding ecology of Guereza (*Colobus guereza*) in Borena-Sayint National Park, northern Ethiopia. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 9: 323-333
- Hunter, C.P. (2001) *Ecological determinants of gelada ranging patterns (Theropithecus gelada)*. PhD Dissertation, University of Liverpool
- Hylander, W.L. (1975) Incisor size and diet in anthropoids with special reference to Cercopithecidae. *Science*, 189: 1095-1098
- (1979) Mandibular function in Galago crassicaudatus and Macaca fascicularis: an in vivo approach to stress analysis of the mandible. *Journal of Morphology*, 159(2): 253-96

## I

- Illiger, J.K.W. (1811) *Prodomus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis eorumque versione germanica*. Berolini, Sumptibus C. Salfeld
- Iwamoto, T. (1979) Feeding ecology. In: Kawai, M. (Ed.), *Ecological and Sociological Studies of Gelada Baboons*. Basel: Springer

Iwamoto, M. (1982) A fossil baboon skull from the lower Omo basin, southwestern Ethiopia. *Primates*, 23: 533-541

## J

Jablonski, N.G. (1993) Evolution of the masticatory apparatus in *Theropithecus*. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge: Cambridge University Press

----- (1994) Convergent evolution in the dentitions of grazing macropodine marsupials and the grass-eating cercopithecine primate *Theropithecus gelada*. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 77: 37-43

----- (2002) Fossil Old World monkeys: The late Neogene radiation. In Hartwig W.C. (Ed.), *The Primate Fossil Record*. Cambridge: Cambridge University Press

Jablonski, N.G., Frost, S.R. (2010) Cercopithecoidea. In: Werdelin, L., Sanders, W.J. (Eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press

Jablonski, N.G., Leakey, M.G. (2008) *Koobi Fora a research project vol. 6. The fossil monkeys*. San Francisco: California Academy of Sciences

Jablonski, N.G., Leakey, M.G., Anton, M. (2008) Systematic paleontology of the cercopithecines. In: Jablonski, N.G., Leakey, M.G. (Eds.), *Koobi Fora Research Project, Volume 6: The Fossil Monkeys*. San Francisco: California Academy of Sciences

Jablonski, N.G., Whitfort, M. J., Roberts-Smith, N., Xu, Q. (2000) The influence of life history and diet on the distribution of catarrhine primates during the Pleistocene in eastern Asia. *J. Hum. Evol.*, 39: 131-157

James, W.W. (1960) *The Jaws and Teeth of Primates*. London: Pitman Medical Publishing Co., Ltd

Janis, C.M. (1990) Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of Macropodoids and Ungulates. *Memoirs of the Queensland Museum*, 28(1): 349-366

Janis, C.M, Fortelius, M. (1988) On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews*, 63:197-230

## Bibliografía

- Jarvey, J.C., Low, B.S., Pappano, D.J., Bergman, T.J., Beehner, J.C. (2018) Graminivory and Fallback Foods: Annual Diet Profile of Geladas (*Theropithecus gelada*) Living in the Simien Mountains National Park, Ethiopia. *Int. J. Primatol.*, 39(1): 105-126
- Jernvall, J., Selänne, L. (1999) Laser confocal microscopy and geographic information systems in the study of dental morphology. *Paleontologica Electronica*, 2(1): 1-18
- Johnson, C.A., Swedell, L., Rothman, J.M. (2012) Feeding ecology of olive baboons (*Papio anubis*) in Kibale National Park, Uganda: preliminary results on diet and food selection. *African Journal of Ecology*, 50: 367-370
- Jones, T.R. (1937) A new fossil primate from Sterkfontein, Krugersdorp, Transvaal. *S. Afr. J. Sci.*, 33: 709-728
- Jones, T., Ehardt, C.L., Butynski, T.M., Davenport, T.R.B., Mpunga, N.E., Machaga, S.J., De Luca, D.W. (2005) The highland mangabey *Lophocebus kipunji*: a new species of African monkey. *Science*, 308: 1161-1164
- Jones, C., Sabater Pi, J. (1968) Comparative ecology of *Cercocebus albigena* (gray) and *Cercocebus torquatus* (kerr) in Rio Muni, West Africa. *Folia Primatol.*, 9(2): 99-113
- Jolly, C.J. (1965) *Origins and specialization of the long-faced Cercopithecoidea*. PhD Dissertation, University of London
- (1966) Introduction to the Cercopithecoidea with notes on their use as laboratory animals. *Symposium of the Zoological Society, London*, 17: 427-457
- (1967) The evolution of the baboons. In: Vagtborg, H. (Ed.), *The Baboon in Medical Research, vol. 2*. Austin: University of Texas Press
- (1970) The Seed-Eaters: A New Model of Hominid Differentiation Based on a Baboon Analogy. *Man*, 5(1): 5-26
- (1972) The classification and natural history of *Theropithecus* (*Simopithecus*) (Andrews, 1916), baboons of the African Plio-pleistocene. *Bulletin of British Museum Natural History, Geology*, 22: 1-123
- (1993) Species, subspecies, and baboon systematics. In: Kimbel, W.H., Martin, L.B., (Eds.), *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*. New York: Plenum

----- (2001) A Proper Study for Mankind: Analogies From the Papionin Monkeys and Their Implications for Human Evolution. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 44: 177-204

## K

Kajuna, S.T.A.R., Bilanski, W.K., Mittal, G.S. (1997) Textural changes in banana and plantain pulp during ripening. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 75: 244-250

Kansky, R., Gaynor, D. (2000) *Baboon management strategy for the Cape Peninsula. Final report, Table Mountain fund project number ZA 568*. South Africa: Cape Town

Kavanagh, K.D., Evans, A.R., Jernvall, J. (2007) Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development, *Nature*, 449: 427-432

Kay, R.F. (1975) Allometry and early hominids, *Science*, 189: 63

----- (1977) The evolution of molar occlusion in Cercopithecoidea and early catarrhines. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 46: 327-352

----- (1978) The dental structure of mammalian folivores with special reference to primates and Phalangerioidea (Marsupialia). *The Ecology of Arboreal Folivores*, 173-192

----- (1981) The nut-crackers- A new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 55: 141-151

----- (1984) On the use of anatomical features to infer foraging behavior in extinct primates. In: Rodman, P.S., Cant, J.G.H. (Eds.), *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates: Contributions to an Organismal Biology of Prosimians, Monkeys, and Apes*. New York: Columbia University

Kay, R., Covert, H. (1984) Anatomy and behavior of extinct primates. In: Chivers, D., Wood, B., Bilsborough, A. (Eds.), *Food acquisition and processing in primates*. New York: Plenum Press

Kay, R.F., Hiiemae, K.M. (1974) Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 40: 227-256

Kay, R.F., Hylander, W.L. (1978) The dental structure of mammalian folivores with special reference to Primates and Phalangerioidea (Marsupialia). In: Montgomery, G.G.

## Bibliografía

- (Ed.), *The Ecology of Arboreal Folivores*. Washington D.C: Smithsonian Institution Press
- 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. In: Begun, D.R., Ward, C., Rose, M. (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Homi- noids and Great Ape and Human Origins*. New York: Plenum Press
- Kelley, J.L., Swanson, W.J. (2008) Dietary change and adaptive evolution of enamel in humans and among primates. *Genetics*, 178: 1595-1603
- Kennett, J.P. (1995) A review of polar climatic evolution during the Neogene, based on the marine sediment record. In: Vrba, E.S., Denton, G.H., Partridge, T.C., Burckle, L.H. (Eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. New Ha- ven: Yale University Press
- Keyser, A. (2000) The Drimolen skull: the most complete australopithecine cranium and mandible to date. *S. Afr. J. Sci.*, 96: 189-193
- Keyser, A.W., Menter, C.G., Moggi-Cecchi, J., Pickering, T.R., Berger, L.R., (2000) Dri- molen: a new hominid bearing site in Gauteng, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 96: 193- 197
- 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. *PNAS*, 102: 16579-16583
- Kingdon, J. (1997) *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. London: Academic Press
- Kingdon, J., Hoffmann, M. (2013) *Mammals of Africa*. London: Bloomsbury Publishing
- Kinzey, W.G. (1978) Feeding behaviour and molar features in two species of titi monkey. In: Chivers D.J., Herbert, J. (Eds.), *Recent Advances in Primatology, Vol. 1, Behav- iour*. London: Academic Press

- (1992) Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 88: 499-514
- Kinzey, W.G., Norconk, M.A. (1993) Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by Pithecia and Chiropotes in Surinam and Venezuela. *Int. J. Primatol.*, 14: 207-227
- Kirk, E.C., Simons, E.L. (2000) Diet of fossil primates from the Fayum Depression of Egypt: A quantitative analysis of molar shearing. *J. Hum. Evol.*, 40: 203-229.
- Kitching, J., Wells, L.H., Westphal, E. (1948) Fossil cercopithecoid primates from the Limeworks Quarry, Makapansgat, Potgietersrust. *S. Afr. J. Sci.*, 1: 171-2
- Klukkert, Z.S., Dennis, J.C, M'Kirera, F., Ungar, P.S. (2012a) Dental Topographic Analysis of the Molar Teeth of Primates. In: Bell, L.S. (Ed.), *Forensic Microscopy for Skeletal Tissues*. NJ: Humana Press
- Klukkert, Z.S., Teaford, M.F., Ungar, P.S. (2012b) A dental topographic analysis of chimpanzees. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 148: 276-284
- Knott, C.D. (2005) Energetic responses to food availability in the great apes: implications for hominin evolution. In: Brockman, D.K., van Schaik, C.P. (Eds.), *Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates*. New York: Cambridge University Press
- Kojola, I., Helle, T., Huhta, E., Niva, A. (1998) Foraging conditions, tooth wear, and herbivore body reserves: a study of female reindeer. *Oecologia*, 117: 26-30
- Kramers, J.D., Dirks, P.H.G.M (2017) The age of fossil StW573 ('Little Foot'): An alternative interpretation of  $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$  burial data. *S. Afr. J. Sci.*, 113(3/4): 1-8
- Kuhn, H.-J. (1967) Zur systematik der Cercopithecidae. In: Starck, D., Schneider, R., Kuhn, H.-J. (Eds.), *Neue Ergebnisse der Primatologie*. Stuttgart: G. Fischer
- Kuman, K., Clarke, R.J. (2000) Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5. *J. Hum. Evol.*, 38: 827-847
- Kuman, K., Field, A.S., Thackeray, J.F. (1997) Discovery of new artefacts at Kromdraai. *S. Afr. J. Sci.*, 93: 187-193

**L**

- Lacépède, B.G.È. de la V. (1799) Tableaux des divisions, sous-divisions, ordres et genres des mammifères. In: *Discours d'Ouverture et de Clôture du Cours d'Histoire Naturelle, l'An VII de la République, et Tableaux Méthodiques des Mammifères et des Oiseaux*. Paris: Plassan
- Lacruz, R., Ungar, P., Hancox, P.J., Brink, J.S., Berger, L.R. (2003) Gladysvale: fossils, strata and GIS analysis. *S. Afr. J. Sci.*, 99: 283-285
- Laden, G., Wrangham, R.W. (2005) The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods: Plant underground storage organs (USOs) and australopith origins. *J. Hum. Evol.*, 49: 482-498
- Lahm, S.A. (1986) Diet and Habitat Preference of *Mandrillus sphinx* in Gabon: Implications of Foraging Strategy. *Am. J. Primatol.*, 11:9-26
- Lamb, H.F., Damblon, F., Maxted, R.W. (1991) Human impact on the vegetation of the Middle Atlas, Morocco, during the last 5000 years. *Journal of Biogeography*, 18: 519-532
- Lambert, J.E. (2002) Resource switching in guenons: a community analysis of dietary flexibility. In: Glenn, M., Cords, M. (Eds.), *The guenons: diversity and adaptation in African monkeys*. New York: Kluwer Academic Press
- (2005) Competition, predation and the evolution of the cercopithecine cheek pouch: the case of *Cercopithecus* and *Lophocebus*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 126: 183-192
- (2007) Seasonality, fallback strategies, and natural selection: A chimpanzee and Cercopithecoid model for interpreting the evolution of the hominin diet. In: Ungar, P.S. (Ed.), *Evolution of the human diet: The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford: Oxford University Press
- Lambert, J.E., Chapman, C.A., Wrangham, R.W., Conklin-Brittain, N.L. (2004) Hardness of cercopithecine foods: Implications for the critical function of enamel thickness in exploiting fallback foods. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 125: 363-368

## Bibliografía

- Lambert, J.E., Rothman, J.M. (2015) Fallback Foods , Optimal Diets, and Nutritional Targets : Primate Responses to Varying Food Availability and Quality. *Annual Review of Anthropology*, 44: 493-512
- Lautenschlager, M., Herterich, K. (1990) Atmospheric response to ice age conditions- climatology near the earth's surface. *Journal of Geophysical Research*, 95: 22547-57
- Lawn, B.R., Lee, J.J.-W., Chai, H. (2010) Teeth: among nature's most durable biocomposites. *Annual Review of Materials Research*, 40: 55-75
- Leakey, M.G. (1982) Extinct large colobines from the Plio-Pleistocene of Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 58: 153-172
- (1993) Evolution of Theropithecus in the Turkana Basin. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge: Cambridge University Press
- Leakey, R.E.F. (1969) New Cercopithecidae from the Chemeron Beds of Lake Baringo, Kenya. *Fossil Vertebrates of Africa*, 1: 53-69
- Leakey, M.G., Delson, E. (1987) Fossil Cercopithecidae from the Laetoli beds. In: Leakey, M.D., Harris, J.M. (Eds.), *Laetoli: A Pliocene Site in Northern Tanzania*. Oxford: Clarendon Press
- Leakey, M.G., Feibel, C.S., Bernor, R.L., Harris, J.M., Cerling, T.E., Stewart, K.M., Storrs, G.W., Walker, A., Werdelin, L., Winkler, A.J. (1996) Lothagam: a record of faunal change in the Late Miocene of East Africa. *J. Vertebr. Paleontol.*, 16: 556-570
- Leakey, M.G., Leakey, R.E.F. (1976) Further Cercopithecinae (Mammalia, Primates) from the Plio/Pleistocene of East Africa. *Fossil Vertebrates of Africa*, 4: 1-5
- Leakey, M.D., Roe, D.A. (1994) *Olduvai Gorge 5: Excavations in Beds III, IV and the Masek Beds, 1968-1971*. Cambridge: Cambridge University Press
- Leakey, M.G., Teaford, M.F., Ward, C.V. (2003) Cercopithecidae from Lothagam. In: Leakey, M.G., Harris, J.M. (Eds.), *Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa*. New York: Columbia University Press

## Bibliografía

- Leakey, L.S.B., Whitworth, T. (1958) Notes on the genus *Simopithecus* with a description of a new species from Olduvai. *Occasional Papers Coryndon Memorial Museum*, 6: 1-14
- 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
- Lee, S.K., Lee, K.E., Hawang, Y.H., Kida, M., Tsutsumi, T., Ariga, T., Park, J-C., Kim, J-W. (2011) Identification of the DPP mutation in a new kindred and phenotype-genotype correlation. *Oral Diseases*, 17: 314-9
- Lee, J.J.-W., Morris, D., Constantino, P.J., Smith, T.M., Lawn, B.R. (2010) Properties of tooth enamel in great apes. *Acta Biomaterialia*, 6: 4560-65
- Lee-Thorp, J., Andossa, L., Hassane, TM., Vignaud, P., Sponheimer, M., Brunet, M. (2012) C4 resource use by Chadian Pliocene hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(50): 20369-20372
- Lee-Thorp, J.A., Sponheimer, M., Luyt, J. (2007) Tracking changing environments using stable carbon isotopes in fossil tooth enamel: an example from the South African hominin sites. *J. Hum. Evol.*, 53: 595-601
- Lee-Thorp, J.A., van der Merwe, N.J., Brain, C.K. (1989) Isotopic evidence for dietary differences between two extinct baboon species from Swartkrans. *J. Hum. Evol.*, 18: 183-190
- Lee-Thorp, J.A., van der Merwe, N.J. (1993) Carbon isotope studies of Swartkrans fauna and hominids. In: Brain, C.K. (Ed.), *Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man No. 8*. Pretoria: Transvaal Museum Monograph
- Lesson, R.P. (1827) *Manuel de mammalogie*. Paris: Roret
- Li, C., Zhao, C., Fan, P.F. (2015) White-cheeked macaque (*Macaca leucogenys*): A new macaque species from Medog, southeastern Tibet. *Am. J. Primatol.*, 77: 753-766
- Lia, J., Han, K., Xing, J., Kim, H-S., Rogers, H., Ryderf, O.A., Disotell, T., Yue, B., Batzer, M.A. (2009) Phylogeny of the macaques (Cercopithecidae: *Macaca*) based on Alu elements. *Gene*, 448(2): 242-249

## Bibliografía

- Liedigk, R., Kolley, J., Boker, K.O., Meijaard, E., Md-Zain, B.M., Abdul-Latiff, M.A.B., Ampeng, A., Lakim, M., Abdul-Patah, P., Tosi, A.J., Brameier, M., Zinner, D., Roos, C. (2015) Mitogenomic phylogeny of the common long-tailed macaque (*Macaca fascicularis fascicularis*). *BMC Genomics*, 16: 222
- Liedigk, R., Roos, C., Brameier, M., Zinner, D. (2014) Mitogenomics of the Old World monkey tribe Papionini. *BMC Evol Biol*, 14:176
- Liem, K.F. (1980) Adaptive significance of intraspecific and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *Am. Zool.*, 20: 295-314
- Linnaeus, C. (1758) *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines Genera, Species cum Characteribus, Differentis, Synonymis, Locis. Editio Decima, Reformata*. Stockholm: Laurentii Salvii
- (1766) *Systeme naturae*. 12th Ed. Vol. 1: 350
- Llorente Espino, M. (2019) *Primates. Biología, comportamiento y evolución*. Barcelona: Lynx Edicions
- Lockwood, C.A., Fleagle, J.G. (1999) The Recognition and evaluation of homoplasy in primate and human Evolution. *Yearbook of Physical Anthropology*, 42: 189-232
- Logan, M., Sanson, G.D. (2002) The effect of tooth wear on the feeding behaviour of free-ranging koalas (*Phascolarctos cinereus*, Goldfuss). *J. Zool.*, 256: 63-69
- López-Torres, S., Selig, K.R., Prufrock, K.A., Lin, D., Silcox, M.T. (2018) Dental topographic analysis of paromomyid (Plesiadapiformes, Primates) cheek teeth: more than 15 million years of changing surfaces and shifting ecologies. *Historical Biology*, 30: 76-88
- Low, A.B., Rebelo, A.G. (Eds.) (1996) *Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. Pretoria: Dept Environmental Affairs & Tourism
- Lowman, M.D., Box, J.D. (1983) Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Australian Journal of Ecology*, 8: 17-25
- Lucas, P. (2004) *Dental Functional Morphology. How Teeth Work*. Cambridge: Cambridge University Press

## Bibliografía

- Lucas, L. (2012) *Variation in Dental Morphology and Bite Force Along the Tooth Row in Anthropoids*. PhD Dissertation, Arizona State University
- Lucas, P.W., Corlett, R.T., Luke, D.A. (1986) Postcanine tooth size and diet in anthropoid primates. *Z. Morphol. Anthropol.*, 76: 253-276
- 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. *Journal of Anatomy*, 212: 486-500
- Lucas, P.W., Luke, D.A. (1983) Methods for analyzing the breakdown of food in human mastication. *Archives of Oral Biology*, 28:813-819
- Lucas, P.W., Luke, D.A. (1984) Chewing it over: basic principles of food breakdown. In: Chivers, D., Wood, B.A., Bilsborough, A., (Eds.). *Food acquisition and processing in primates*. New York: Plenum
- Lucas, P., Omar, R., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A., Henry, A., Michael, S., Thai, L.A., Watzke, J., Strait, D., Atkins, A. (2013) Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: Implications for hominin diets. *Journal of the Royal Society Interface*, 1-9
- Lucas, P.W., Teaford, M.F. (1994) Functional morphology of colobine teeth. In: Davies, A.G., Oates, J.F. (Eds), *Colobine Monkeys: their Ecology, Behaviour and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press
- Lucas, P.W., Teaford, M.F. (1995) Significance of silica in leaves to long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Folia Primatol.*, 64: 30-36
- Lucas, P.W., Turner, I.M., Dominy, N.J., Yamashita, N. (2000) Mechanical Defences to Herbivory. *Annals of Botany*, 86: 913-920
- Luke, D.A., Lucas, P.W. (1983) The significance of cusps. *J. Oral. Rehabil.*, 10: 197-206
- Lycett, S.J., Collard, M. (2005) Do homologies impede phylogenetic analyses of the fossil hominids? An assessment based on extant papionin craniodental morphology, *J. Hum. Evol.*, 49: 618e642

## M

- Maas, M.C., Dumont, E.R. (1999) Built to last: the structure, function, and evolution of primate dental enamel. *Evol. Anthropol.*, 8: 133-152

## Bibliografía

- MacDonald, D. (1984) *The Encyclopedia of Mammals*. NY: Facts on File Publications
- MacInnes, D.G. (1943) Notes on the East African Miocene primates. *J. East Afr. Nat. Hist. Soc. Natl. Mus.*, 17: 141-81
- Macho, G.A., Spears, I.R. (1999) Effects of loading on the biomechanical behavior of molars of Homo, Pan, and Pongo. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 109: 211-227
- Maguire, J.M., Pemberton, D., Collett, M.H. (1980) The Makapansgat Limeworks grey breccia: hominids, hyenas, hystricids or hillwash?. *Palaeontol. Africana*, 23: 75-98
- Maier, W. (1971) Two new skulls of *Parapapio antiquus* from Taung and a suggested phylogenetic arrangement of the genus *Parapapio*. *Ann. S. African Mus.*, 59: 1-16
- (1972) The first complete skull of *Simopithecus darti* from Makapansgat, South Africa, and its systematic position. *J. Hum. Evol.*, 1: 395-405
- (1977) Die Evolution der bilophodonten Molaren der Cercopithecoidea. *Z. Morphol. Anthropol.*, 68: 25-56
- 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
- Marlow, J.R., Lange, C.B., Wefer, G., Rosell-Melé, A. (2000) Upwelling intensification as part of the Pliocene-Pleistocene climate transition. *Science*, 29: 2288-2291
- Marshall, A.J., Wrangham, R.W. (2007) Evolutionary consequences of fallback foods. *Int. J. Primatol.*, 28: 1219-1235
- 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
- Martínez, L.M., Estebananz-Sánchez, F., Galbany, J., Pérez-Pérez, A. (2016) Testing Dietary Hypotheses of East African Hominines Using Buccal Dental Microwear Data. *PLOS ONE*, 11(11): e0165447
- Martínez, L.M., Estebananz-Sánchez, F., Ferrández-Cañadell, C., Romero, A., Ribot, F., Galbany, J., Gibert, L., Pérez-Pérez, A. (2020) Buccal dental-microwear and feeding

## Bibliografía

- ecology of Early Pleistocene *Theropithecus oswaldi* from Cueva Victoria (Spain). *J. Hum. Evol.*, 142: 102736
- Matsuda, I., Ihobe, H., Tashiro, Y., Yumoto, T., Baranga, D., Hashimoto, C. (2020) The diet and feeding behavior of the black-and-white colobus (*Colobus guereza*) in the Kalinzu Forest, Uganda. *Primates*, 61: 473-484
- McBrearty, S., Jablonski, N.G. (2005) First fossil chimpanzee. *Nature*, 437(7055): 105-8
- McCrossin, P. (1994) An overview of career assessment instruments in use in Australia. *Aust. J. Psychol.*, 16(4): 5-8
- McCrossin, M.L., Benefit, B.R. (1992) Comparative assessment of the ischial morphology of *Victoriapithecus macinnesi*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 87: 277-90
- McCrossin, M.L., Benefit, B.R. (1997) On the relationships and adaptations of *Kenyapithecus*, a large-bodied hominoid from the middle Miocene of eastern Africa. In: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. New York: Plenum
- McCrossin, M.L., Benefit, B.R., Gitau, S.N., Palmer, A.K., Blue, K.T. (1998) Fossil evidence for the origins of terrestriality among Old World higher primates. In: Strasser, E., Fleagle, J., Rosenberger, A., McHenry, H. (Eds.), *Primate Locomotion: Recent Advances*. New York: Plenum Press
- McGraw, S. (1994) Census, habitat preference, and polyspecific associations of six monkeys in the Lomako Forest, Zaire. *Am. J. Primatol.*, 34(4): 295-307
- (1996) *The positional behavior and habitat use of six sympatric monkeys in the Tai Forest, Ivory Coast*. PhD Dissertation, SUNY at Stony Brook
- (2002) Diversity of guenon positional behavior. In: Glenn, M.E., Cords, M. (Eds.), *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. New York: Kluwer Academic Publishers
- McGraw, W.S., Fleagle, J.G. (2006) Biogeography of *Cercocebus-Mandrillus* Clade: Evidence from the Face. In: Lehman, S., Fleagle, J.G. (Eds.), *Primate Biogeography*. New York: Springer

## Bibliografía

- McGraw, W.S., Pampush, J.D., Daegling, D.J. (2012) Brief Communication: Enamel Thickness and Durophagy in Mangabeys Revisited. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 147: 326-333
- McGraw, W.S., Vick, A.E., Daegling, D.J. (2011) Sex and age differences in the diet and ingestive behaviors of sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) in the Tai Forest, Ivory Coast. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 144:140-1153
- 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
- McDougall, I., Watkins, R.T. (1985) Age of hominoid-bearing sequence at Buluk, northern Kenya. *Nature*, 318: 175-178
- McKee, J.K. (1991) Palaeo-ecology of the Sterkfontein hominids: a review and synthesis. *Palaeontol. Africana*, 28: 41-51
- (1993a) Faunal dating of the Taung hominid deposit. *J. Hum. Evol.*, 25: 363-376
- (1993b) Formation and geomorphology of caves in calcareous tufas and implications for the study of Taung fossil depot. *Trans. R. Soc. South Africa*, 48: 307-322
- (1996) Faunal turnover patterns in the Pliocene and Pleistocene of southern Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 92: 111-113
- McKee, J.K., Keyser, A.W. (1994) Craniodental remains of *Papio angusticeps* from the Haasgat Cave Site, South Africa. *Int. J. Primatol.*, 15: 823-841
- McKee, J.K., Thackeray, J.F., Berger, L.R. (1995) Faunal assemblage seriation of southern Africa Pliocene and Pleistocene fossil deposits. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 96: 235-250
- McKee, J.K., von Mayer, A., Kuykendall, K.L. (2011) New species of Cercopithecoides from Haasgat, North West Province, South Africa. *J. Hum. Evol.*, 60: 83-93
- Meikle, W.E. (1977) Molar Wear Stages in *Theropithecus gelada*. *Pap. Kroeber Anthropol. Soc.*, 50:21-26

## Bibliografía

- Mehlman, P. (1988) Food resources of the wild Barbary Macaque *Macaca sylvanus* in high-altitude fir forest Ghomaran Rif Morocco. *J. Zool.*, 214(3): 469-490
- Ménard, N. (1985) Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie: Régime en chênaie décidue. *Rev. Ecol-Terre Vie*, 40(45): 1-466
- (2002) Ecological plasticity of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Evol. Anthropol.*, 1: 95-100
- Ménard N., Motsch, P., Delahaye, A., Saintvanne, A., Le Flohic, G., Dupé, S., Vallet, D., Qarro, M., Pierre, J-S. (2013) Effect of habitat quality on the ecological behaviour of a temperate-living primate: time-budget adjustments. *Primates*, 54: 217-228
- Ménard, N., Qarro, M. (1999) Bark stripping and water availability: a comparative study between Moroccan and Algerian Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Rev. Ecol-Terre Vie*, 54: 123-132
- Ménard, N., Rantier, Y., Foulquier, A., Qarro, M., Chillasse, L., Vallet, D., Pierre, J-S., Butet, A. (2014) Impact of human pressure and forest fragmentation on Moroccan Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) populations. *Oryx*, 48(2): 276-284
- Ménard, N., Vallet, D. (1986) Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie: régime en forêt sempervirente et sur les sommets rocheux. *Rev. Ecol-Terre Vie*, 41 :173-192
- 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
- Meyer, D., Rinaldi, I.D., Ramlee, H., Perwitasari-Farajallah, D., Hodges, J.K., Roos, C. (2011) Mitochondrial phylogeny of leaf monkeys (genus *Presbytis*, Eschscholtz, 1821) with implications for taxonomy and conservation. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 59(2): 311-319
- Miller, E.R. (1996) *Mammalian paleontology of an Old World monkey locality, Wadi Moghara, early Miocene, Egypt*. PhD Dissertation, Washington University
- (1999) Faunal correlation of Wadi Moghara, Egypt - implications for the age of *Prohylobates tandyi*. *J. Hum. Evol.*, 36: 519-533

## Bibliografía

- Miller, E.R., Benefit, B.R., McCrossin, M.L., Plavcan, J.M., Leakey, L.G., El- Barkooky, A.N., Hamdan, M.A., Abdel Gawad, M.K., Hassan, S.M., Simons, E.L. (2009) Systematics of early and middle Miocene Old World monkeys. *J. Hum. Evol.*, 57: 195-211
- Mitani, M. (1989) *Cercocebus torquatus*: Adaptive Feeding and Ranging Behaviors Related to Seasonal Fluctuations of Food Resources in the Tropical Rain Forest of Southwestern Cameroon. *Primates*, 30(3): 307-323
- M'Kirera, F., Ungar, P.S. (2003) Occlusal relief changes with molar wear in *Pan troglodytes* and *Gorilla*. *Am. J. Primatol.*, 60: 31-41
- Mollett, O. (1947) Fossil mammals from the Makapansgat Valley, Potgietersrust. 1. *Primates: S. Afr. J. Sci.*, 43: 295-303
- Monson, T.A., Brasil, M.F., Stratford, D.J., Hlusko, L.J. (2017) Patterns of craniofacial variation and taxonomic diversity in the South African Cercopithecidae fossil record. *Palaeontologia Electronica*, 20: 1-20
- Monson, T.A., Hlusko, L.J. (2014) Identification of a Derived Dental Trait in the *Papio*-*nini* Relative to Other Old World Monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 155: 422-429
- Morse, P.E., Daegling, D.J., McGraw, W.S., Pampush, J.D. (2013) Dental wear among cercopithecoid monkeys of the Taï forest, Côte d'Ivoire. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 150: 655-665
- Müller, P.L.S. (1773) *Des Ritters Carl von Linné königlich Schwedischen Leibartes, vollständiges Natursystem nach der zwölften Luteinischen Ausgabe und nach Anleitung de Holländischen Houttuynischen Werks mit einer ausführlichen Erklärung, vol. 1.* G.N. Nürnberg: Raspe

## N

- Nakatsukasa, M. (1994) Morphology of the humerus and femur in African mangabeys and guenons: functional adaptation and implications for the evolution of positional behavior. *Afr. Study Monogr.*, 21: 1-61
- (1996) Locomotor differentiation and different skeletal morphologies in mangabeys (*Lophocebus* and *Cercocebus*). *Folia Primatol.*, 66: 15-24

## Bibliografía

- Napier, J.R. (1970) Paleocology and catarrhine evolution. In: Napier, J.R., Napier, P.H. (Eds.), *Old World monkeys*. London: Academic Press
- Napier, J.R., Napier, P.H. (1967) *A handbook of living primates*. London: Academic Press
- Napier, J.R., Napier, P.H. (1994) *The Natural History of Primates*. Cambridge: The MIT Press
- Nesbit Evans, E.M., van Couvering, J.A.H., Andrews, P. (1981) Palaeoecology of Miocene sites in Western Kenya. *J. Hum. Evol.*, 10: 99-116
- Newman, T.K., Jolly, C.J., Rogers, J. (2004) Mitochondrial phylogeny and systematics of baboons (*Papio*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 124: 17-27
- Norconk, M.A., Veres, M. (2011) Physical properties of fruit and seeds ingested by primate seed predators with emphasis on sakis and bearded sakis. *The Anatomical Record*, 294: 2092-2111
- Norton, G.W., Rhine, R.J., Wynn, G.W., Wynn, R.D. (1987) Baboon diet: a five-year study of stability and variability in the plant feeding and habitat of the yellow baboons (*Pap. cynocephalus*) of Mikumi National Park, Tanzania. *Folia Primatol.*, 48: 78-120
- Nowak, R. (1991) *Walker's mammals of the world, 5th ed., Vol. 1*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press
- Noy-Meir, I. (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annuals Review of Ecology and Systematics*, 4: 25-51
- O**
- Oates, J. (1977) The guereza and its food. In: Clutton-Brock, T.H. (Ed.), *Primate Ecology*. New York: Academic Press
- Okecha, A., Newton-Fisher, A., Nicholas, E. (2006) The diet of olive baboons (*Papio anubis*) in the Budongo Forest Reserve, Uganda. In: Newton-Fisher, N. E., Notman, H., Paterson, J.D., Vernon, R. (Eds.), *Primates of Western Uganda*. New York: Springer
- Olejniczak, A.J., Gilbert, C.C., Martin, L.B., Smith, T.M., Ulhaas, L., Grine, F.E. (2007) Morphology of the enamel-dentine junction in sections of anthropoid primate maxillary molars. *J. Hum. Evol.*, 53: 292-301

## Bibliografía

- Olupot, W., Chapman, C.A., Brown, C.H., Waser, P.M. (1994) Mangabey (*Cercocebus albigena*) population density, group size, and ranging: A twenty-year comparison. *Am. J. Primatol.*, 32(3): 197-205
- Olupot, W., Chapman, C.A., Waser, P.M., Isabirye-Basuta, G. (1997) Mangabey (*Cercocebus albigena*) ranging patterns in relation to fruit availability and the risk of parasite infection in Kibale National park, Uganda. *Am. J. Primatol.*, 43: 65-78
- Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P.B., Choong, A.M.F., Clissold, F.J., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Dominy, N.J., Elgart, A., Enrico, L., Fine, P.V.A., Howard, J.J., Jalili, A., Kitajima, K., Kurokawa, H., McArthur, C., Lucas, P.W., Markesteijn, L., Pérez-Harguindeguy, N., Poorter, L., Richards, L., Santiago, L.S., Sosinski, E.E., Van Bael, S.A., Warton, D.I., Wright, I.J., Wright, S.J., Yamashita, N. (2011) Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*, 14: 301-312
- O'Regan, H.J., Reynolds, S.C. (2009) An ecological reassessment of the southern African carnivore guild: a case study from Member 4, Sterkfontein, South Africa. *J. Hum. Evol.*, 57: 212-222
- Osborn, H. (1897) Trituberculy: a review dedicated to the late Professor Cope. *American Naturalist*, 31: 74-90
- Oudemans, I.T. (1890) Apterygota des indischen Archipels. In: Weber, M. (Ed.), *Reise in Ostindien*, Taf. VI-VII, 1: 73-91
- P**
- Page, S.L., Goodman, M. (2001) Catarrhine phylogeny: Non-coding DNA evidence for a diphyletic origin of the mangabeys and for a human-chimpanzee clade. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 18(1): 14-25
- Palmer, T.S. (1903) Some new generic names of mammals. *Science*, 17: 873
- Palmer, A.K. (2000) *Utilizing dental microwear analysis: Exploring the paleoecological adaptations and paleocommunity structure of the Middle Miocene primate fauna from Maboko Island, Kenya*. Master Thesis, Southern Illinois University
- Palmer, A.K., Benefit, B.R., McCrossin, M.L., Gitau S.M. (1998) Paleoecological implications of dental microwear analysis for the middle Miocene primate fauna from Maboko Island, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 26: 175

## Bibliografía

- Pampush, J.D., Daegling, D.J., Vick, A.E., McGraw, S.W., Covey, R.M., Rapoff, A.J. (2011) Technical Note: Converting Durometer Data into Elastic Modulus in Biological Materials. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 146: 650-653
- Pampush, J.D., Duque, A.C., Burrows, B.R., Daegling, D.J., Kenney, W.F., McGraw, W.S. (2013) Homoplasia and thick enamel in primates. *J. Hum. Evol.*, 64: 216-224
- Pampush, J.D., Spradley, J.P., Morse, P.E., Harrington, A.R., Allen, K.L., Boyer, D.M., Kay, R.F. (2016) Wear and its effects on dental topography measures in howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 161(4): 705-721
- Pampush, J., Spradley, J., Morse, P., Griffith, D., Gladman, J., Gonzales, L., Kay, R. (2018) Adaptive wear-based changes in dental topography associated with atelid (Mammalia: Primates) diets. *Biological Journal of the Linnean Society*, 124(4): 84-606
- Partridge, T.C. (1978) Re-appraisal of the lithostratigraphy of Sterkfontein hominid site. *Nature*, 275: 282-287
- (1979) Re-appraisal of lithostratigraphy of Makapansgat Limeworks hominid site. *Nature*, 279: 484-488
- (1982) The chronological positions of the fossil hominids of Southern Africa. In: De Lumley, M.A. (Ed.), *L'Homo erectus et la place de l'homme de Tautavel parmi les hominids fossils*. Nice: Premier Congrès International de Paleontologie Humaine
- (1986) Paleoeology of the Pliocene and Lower Pleistocene hominids of Southern Africa: how good is the chronological and palaeoenvironmental evidence?. *S. Afr. J. Sci.*, 82: 80-83
- (2005) Dating of the Sterkfontein hominids: progress and possibilities. *Trans. R. Soc. South Africa*, 60(2): 107-110
- Partridge, T.C., Granger, D.E., Caffee, M.W., Clarke, R.J. (2003) Lower Pliocene hominid remains from Sterkfontein. *Science*, 300: 607-612
- Partridge, T.C., Shaw, J., Heslop, D., Clarke, R.J. (1999) New hominid skeleton from Sterkfontein, South Africa, age and preliminary assessment. *Journal of Quaternary Science*, 14: 293-298

## Bibliografía

- Partridge, T.C., Shaw, J., Heslop, D. (2000) Note on recent magneto-stratigraphic analyses in Member 2 of the Sterkfontein formation. In: Partridge, T.C., Maud, R.R. (Eds.), *The Cenozoic of southern Africa*. New York: Oxford University Press
- Paterson, J.D. (2006) Aspects of Diet, Foraging, and Seed Predation in Ugandan Forest Baboons. In: Newton-Fisher, N.E, Notman, H., Paterson, J.D., Reynolds, V. (Eds.), *Primates of Western Uganda*. New York: Springer,
- Patnaik, R., Cerling, T.E., Uno, K.T., Fleagle, J.G. (2014) Diet and habitat of Siwalik primates *Indopithecus*, *Sivaladapis* and *Theropithecus*. *Annales Zoologici Fennici*, 51: 123-142
- 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 Genetics*, 7: e1001342
- Pérez-Pérez, A., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L. (1999) Non-occlusal dental microwear analysis of a 300,000-year-old *Homo heidelbergensis* teeth from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain): implications of intrapopulation variability for dietary analysis of hominid fossil remains. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 108: 433-457
- Perry, G.H., Dominy, N.J., Claw, K.G., Lee, A.S., Fiegler, H., Redon, R., Werner, J., Villanea, F.A., Mountain, J.L., Misra, R., Carter, N.P., Lee, C., Stone, A.C. (2007) Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation. *Nat. Genet.*, 39: 1256-1260
- Phillips-Conroy, J.E., Bergman, T., Jolly, C.J. (2000) Quantitative assessment of occlusal wear and age estimation in Ethiopian and Tanzanian baboons. In: Whitehead, P.F., Jolly, C.J. (Eds.), *Old World monkeys*. Cambridge: Cambridge University Press
- Pickering, T., Clarke, R., Heaton, J. (2004) The context of Stw 573, an early hominid skull and associated skeleton from Sterkfontein Member 2: Taphonomy and paleoenvironment. *J. Hum. Evol.*, 46: 279-297
- Pickering, T., Heaton, J., Szwedski, S., Kuman, K. (2011) Taphonomy of bones from baboons killed and eaten by wild leopards in Mapungubwe National Park, South Africa. *Journal of Taphonomy*, 9: 117-159

## Bibliografía

- Pickering, C.M., Hill, W., Newsome, D., Leung, Y.-L. (2010) Comparing hiking, mountain biking and horse riding impacts in Australian and the United States of America. *Journal of Environmental Management*, 91: 551-562
- Pickering, R., Kramers, J.D. (2010) A re-appraisal of the stratigraphy and new U-Pb dates at the Sterkfontein hominin site, South Africa. *J. Hum. Evol.*, 56: 70-86
- Pickford, M. (1983) Sequence and environments of the lower and middle Miocene hominoids of western Kenya. In: Ciochon, R.L., Corruccini, R.S (Eds.), *New Interpretations 01 Ape and Human Ancestry*. New York: Plenum Press
- (1984) *Kenya Palaeontology Gazetteer, Volume 1 - Western Kenya*. Nairobi: National Museums of Kenya, Department of Sites and Monuments Documentation
- (1985) A new look at Kenyapithecus based on recent discoveries in western Kenya. *J. Hum. Evol.*, 14: 113-143
- (1986) The geochronology of Miocene higher primate faunas of East Africa, In: Else, J., Lee, P. (Eds.), *Primate Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press
- Pickford, M., Kuniyatsu, Y. (2005) Catarrhines from the middle Miocene (ca. 14.5 Ma) of Kipsaraman, Tugen Hills, Kenya. *Anthropological Science.*, 113: 189-224
- Pickford, M., Senut, B. (1988) Habitat and locomotion in Miocene cercopithecoids. In: Gaultier-Hion, A., Bourlière, F., Gautier, J-P., Kingdon, J., (Eds.), *A Primate Radiation: Evolutionary Biology of the African Guenons*. Cambridge: Cambridge University Press
- Pilbeam, D., Walker, A. (1968) Fossil monkeys from the Miocene of Napak, North-East Uganda. *Nature*, 220: 657-660
- Pilbeam, D., Young, N. (2004) Hominoid evolution: synthesizing disparate data. *Comptes Rendus Palevol*, 3: 305-321
- Pineda-Munoz, S., Lazagabaster, I.A., Alroy, J., Evans, A.R. (2017) Inferring diet from dental morphology in terrestrial mammals. *Methods in Ecology and Evolution*, 8: 481-491
- Piperno, D.R. (2006) *Phytoliths. A Comprehensive Guide for Archaeologists and Paleoecologists*. Oxford: Altamira Press

## Bibliografía

- Popowicz, T.E., Fortelius, M. (1997) On the cutting edge: tooth blade sharpness in herbivorous and faunivorous mammals. *Annales Zoologici Fennici*, 34: 73-88
- Post, D.G. (1978) *Feeding and Ranging Behavior of the Yellow Baboon*. PhD Dissertation, Yale University
- (1982) Activity patterns of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya. *Animal Behaviour*, 29: 357-374
- Potts, R. (1998) Environmental hypotheses of hominin evolution. *Yearbook of Physical Anthropology*, 41: 93-136
- Poulsen, J.R., Clark, C.J., Connor, E.F., Smith, T.B. (2002) Differential resource use by primates and hornbills: implications for seed dispersal. *Ecology*, 83: 228-240
- Pozzi, L., Hodgson, J.A., Burrell, A.S., Sterner, K.N., Raaum R.L., Disotell T.R. (2014) Primate phylogenetic relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 75: 165-183
- Prufrock, K.A., Boyer, D.M., Silcox, M.T. (2016) The first major primate extinction: an evaluation of paleoecological dynamics of North American stem primates using a homology free measure of tooth shape. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 159: 683-697
- Pugh, K.D., Gilbert, C.C. (2018) Phylogenetic relationships of living and fossil African papionins: Combined evidence from morphology and molecules. *J. Hum. Evol.*, 123: 35-51
- Purnell, M., Seehausen, O., Galis, F. (2012) Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes. *Journal of the Royal Society, Interface*, 9: 2225-2233
- ## Q
- Quris, R. (1975) Ecologie et organisation sociale de *Cercocebus galeritus agilis* dans le nord-est du Gabon. *La terre et la vie, Société nationale de protection de la nature et d'acclimatation de France*, 3: 337-398

**R**

- Raam, R.L., Sterner, K.N., Noviello, C.M., Stewart, C.B., Disotell, T.R. (2005) Catarrhine primate divergence dates estimated from complete mitochondrial genomes: concordance with fossil and nuclear DNA evidence. *J. Hum. Evol.*, 48(3): 237-257
- Rasmussen, D., Friscia, A.R., Gutierrez, M., Kappelman, J., Miller, E.R., Muteti, S., Reynoso, D., Rossie, J.B., Spell, T.L., Tabor, N.J., Gierlowski-Kordesch, E., Jacobs, B.F., Kyongo, B., Macharwas, M., Muchemi, F. (2019) Primitive Old World monkey from the earliest Miocene of Kenya and the evolution of cercopithecoid bilophodonty. *PNAS*, 116(13): 6051-6056
- Ravelo, C., Andreasen, D., Lyle, M., Lyle, A.O., Wara, M.W. (2004) Regional climate shifts caused by gradual cooling in the Pliocene epoch. *Nature*, 429: 263-267
- Rayner, R.J., Moon, B.P., Masters, J.C. (1993) The Makapansgat australopithecine environment. *J. Hum. Evol.*, 24: 219-231
- Reed, K. (1997) Early hominid evolution and ecological change through the African Pliocene. *J. Hum. Evol.*, 32: 289-322
- (1998) Using large mammal communities to examine ecological and taxonomic organization and predict vegetation in extant and extinct assemblages. *Paleobiology*, 32: 384-408
- Reed, K.E., Rector, A.L. (2006) *African Pliocene Palaeoecology. Evolution of the Human Diet: The Known, the Unknown, and the Unknowable*. Oxford University Press
- Remane, A. (1925) Der Fossile Pavian (*Papio* sp.) von Oldoway nebst Bemerkungen über die Gattung *Simopithecus* C. W. Andrews. In: Reck, H. (Ed.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition 1913, vol. 2*. Leipzig: Borntraeger
- Rensberger, J.M. (1973) An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology*, 47: 515- 528
- Reynolds, S.C., Bailey, G.N., King, G.C.P. (2011) Landscapes and their relation to hominin habitats: case studies from *Australopithecus* sites in eastern and southern Africa. *J. Hum. Evol.*, 60: 281-298
- Ritgen, F.V. (1824) *Natürliche Eintheilung der Säugethiere*. Giessen: Müller

- Robinson, B.W., Wilson, D.S. (1998) Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *American Naturalist*, 151(3): 223-235
- Rödel, M-A., Range, F., Seppänen, J-T., Noë, R. (2002) Caviar in the rain forest: monkeys as frog-spawn predators in Taï National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 289-294
- Rogers, M.E., Abernethy, K.A., Fontaine, B., Wickings, E.J., White, L.J.T., Tutin, C.E.G. (1996) Ten days in the life of a mandrill horde in the Lopé Reserve, Gabon. *Am. J. Primatol.*, 40: 297-313
- Rogers, M.E., Abernethy, K., Bermejo, M., Cipolletta, C., Doran, D., McFarland, K., Nishihara, T., Remis, M., Tutin, C.E.G. (2004) Western gorilla diet: A synthesis from six sites. *Am. J. Primatol.*, 64(2): 173-192
- Rogers, J., Raveendran, M., Harris, R.A., Mailund, T., Leppälä, K., Athanasiadis, G., Schierup, M.H., Cheng, J., Munch, K., Walker, J.A., Konkel, M.K., Jordan, V., Steely, C.J., Beckstrom, T.O., Bergey, C., Burrell, A., Schrempf, D., Noll, A., Kothe, M., Kopp, G.H., Liu, Y., Murali, S., Billis, K., Martin, F.J., Muffato, M., Cox, L., Else, J., Disotell, T., Muzny, D.M., Phillips-Conroy, J., Aken, B., Eichler, E.E., Marques-Bonet, T., Kosiol, C., Batzer, M.A., Hahn, M.W., Tung, J., Zinner, D., Roos, C., Jolly, C.J., Gibbs, R.A., Worley, K.C. (2019) The comparative genomics and complex population history of *Papio* baboons. *Science Advances* 30, 5(1): eaau6947
- Rogers, E., Tutin, C., Parnell, R., Voysey, B., Fernandez, M. (1994) *Seasonal feeding on bark by gorillas: an unexpected keystone food?* In: Abstracts from the XIVTH Congress of the Int Primatol Society. Strasbourg: IPS
- Romero, A., Galbany, J., De Juan, J., Pérez-Pérez, A. (2012) Short and long-term in vivo human buccal dental-microwear turnover. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 148: 467-472
- Rosenberger, A.L., Kinzey, W.G. (1976) Functional patterns of molar occlusion in platyrrhine primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 45: 281-298
- Rook, L., O'Higgins, P. (2005) A comparative study of adult facial morphology and its ontogeny in the fossil macaque *Macaca majori* from Capo Figari, Sardinia, Italy. *Folia Primatol.*, 76: 151- 171

## Bibliografía

- Rook, L., Martínez-Navarro, B., Howell, F.C. (2004) Occurrence of *Theropithecus* sp. in the late Villafranchian of southern Italy and implication for Early Pleistocene “out of Africa” dispersals. *J. Hum. Evol.*, 47: 267-277
- Roos, C., Boonratana, R., Supriatna, J., Fellowes, J.R., Groves, C.P., Nash, S.D., Rylands, A.B., Mittermeier, M.A. (2014) An updated taxonomy and conservation status review of Asian primates. *Asian Primates Journal*, 4: 2-38
- Roos, C., Kothe, M., Alba, D.M., Delson, E., Zinner, D. (2019) The radiation of macaques out of Africa: Evidence from mitogenome divergence times and the fossil record. *J. Hum. Evol.*, 133: 114-132
- Rose, M.D. (1976) Bipedal behavior of olive baboons (*Papio anubis*) and its relevance to an understanding of the evolution of human bipedalism. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 44: 247-262
- (1983) Quadrupedalism in primates. *Primates*, 14: 337-357
- Rosenberger, A.L. (1992) The evolution of feeding niches in New World monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 88: 525-562
- Ross, C., MacLarnon, A.M., Warren, Y., Adanu, J., Higham, J.P. (2011) Are forest baboons different? A comparison of forest-Living and open-country populations. In: Sommer, V., Ross, C. (Eds.), *The monkeys and apes of Gashaka: primate socio-ecology and conservation in Nigeria's biodiversity hotspot*. New York: Springer
- Rowe, N. (1996) *The Pictorial Guide to the Living Primates*. New York: Pogonias Press
- Rowell, T.E. (1969) Long-term changes in a population of Ugandan baboons. *Folia Primatol.*, 11: 241-254
- Rüppell, E. (1935) *Neuer Nachtrag von Beschreibungen und Abbildungen neuer Fische: im Nil entdeckt*. Museum Senckenbergianum
- S**
- Saheki, M. (1966) Morphological studies of *Macaca fuscata*. *Primate,s* 7: 407-422
- Sanson, G.D., Kerr, S.A., Gross, K.A. (2007) Do silica phytoliths really wear mammalian teeth?. *J. Archaeol. Sci.*, 34: 526-531

- Sardella, R., Caloi, L., Di Stefano, G., Palombo, M.R., Petronio, C., Abbazzi, L., Azzarli, A., Ficarelli, G., Mazza, P., Mezzabotta, C., Rook, L., Torre, D., Argenti, P., Capasso Barbato, L., Kotsakis, T., Gliozzi, E., Masini, F., Sala, B. (1998) Mammal faunal turnover in Italy from the Middle Pliocene to the Holocene. *Meded. Ned. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO*, 60: 499-511
- Sayre, R., Comer, P., Hak, J., Josse, C., Bow, J., Warner, H., Larwanou, M., Kelbessa, E., Bekele, T., Kehl, H., Amena, R., Andriamasimanana, R., Ba, T., Benson, L., Boucher, T., Brown, M., Cress, J., Dassering, O., Friesen, B., Gachathi, F., Houcine, S., Keita, M., Khamala, E., Marangu, D., Mokuu, F., Morou, B., Mucina, L., Mugisha, S., Mwavu, E., Rutherford, M., Sanou, P., Syampungani, S., Tomor, B., Vall, A., Vande Weghe, J., Wangui, E., Waruingi, L. (2013) *A New Map of Standardized Terrestrial Ecosystems of Africa*. Washington, DC: Association of American Geographers
- Savage, R.J.G., Hamilton, R. (1973) Introduction to the Miocene mammal faunas of Gebel Zelten, Libya. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 22: 483-511
- Senut, B. (1986) Nouvelle decouvertes de restes post-craniens de primates Miocenes (Hominoidea et Cercopithecoidea) sur le site Maboko au Kenya occidental. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 303: 1359-362
- Sclater, P.L. (1860) Characters of eleven new species of birds discovered by Osbert Salvin in Guatemala. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 28(1): 298-301
- Schluter, D., Grant, P.R. (1984) Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches. *American Naturalist*, 123: 175-196
- Schmid, P., Berger, L.R. (1997) Middle Pleistocene hominid carpal proximal phalanx from the Gladysvale site, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 93: 430-431
- Schmidt, C.W., Watson, J.T. (Eds.) (2020) *Dental Wear in Evolutionary and Biocultural Contexts*. Cambridge: Academic Press
- Schubert, B.W. (2007) Dental mesowear and the palaeodiets of bovids from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa. *Palaeontologia Africana*, 42: 43-50
- Schubert, B.W., Ungar, P.S., Sponheimer, M., Reed, K.E. (2006) Microwear evidence for Plio-Pleistocene bovid diets from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241(2): 301-319

## Bibliografía

- Schultz, A.H. (1970) The comparative uniformity of the Cercopithecoidea. In: Napier, J.R., Napier, P.H. (Eds.), *Old World Monkeys*. New York: Academic Press
- Schwarz, E. (1928) The species of the genus *Cercocebus*. *The Annals and magazine of natural history*, 5: 664-670
- Schwarcz, H.P., Grun, R.C., Tobias, P.V. (1994) ESR dating studies of the australopithecine site of Sterkfontein, South Africa. *Journal Human Evolution*, 26(3): 175-18
- Scott, G.R., Turner, C.G., Townsend, G.C., Martínón-Torres, M. (2018). The anthropology of modern human teeth: Dental morphology and its variation in recent and fossil *Homo sapiens*. Cambridge: University Press
- Selig, K.R., Khalid, W., Silcox, M.T. (2020) Mammalian molar complexity follows simple, predictable patterns. *PNAS*, 118: 1 e2008850118
- Sewell, L., Merceron, G., Hopley, P.J., Zipfel, B., Reynolds, S.C. (2019) Using springbok (*Antidorcas*) dietary proxies to reconstruct inferred palaeovegetational changes over 2 million years in Southern Africa. *J. Archaeol. Sci.: Reports*, 23: 1014-1028
- Shah, N. (2003) *Foraging strategies in two sympatric mangabey species (Cercocebus agilis and Lophocebus albigena)*. PhD Dissertation, State University of New York
- Shackleton, N.J., Berger, A., Peltier, W.R. (1990) An alternative astronomical calibration of the lower Pleistocene timescale based on ODP Site 677. *Transactions of the Royal Society Edinburgh Earth Sciences*, 81: 251-261
- Shackleton, N.J., Crowhurst, S., Hagelberg, T., Pisias, N.G., Schneider, D.A. (1995a) A new Late Neogene time scale: application to Leg 138 Sites. In: Pisias, N.G., Janacek, L.A., Palmer-Julson, A., Van Andel, T.H., (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, vol 138*. Texas: College Station
- Shackleton, N.J., Hall, M.A., Pate, D. (1995b) Pliocene stable isotope stratigraphy of Site 846. In: Pisias, N.G., Janacek, L.A., Palmer-Julson, A., Van Andel, T.H., (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, vol 138*. Texas: College Station
- Shackleton, N.J., Pisias, N.G. (1985) Atmospheric carbon dioxide, orbital forcing, and climate. *Geophysical Monograph*, 32: 412-417

## Bibliografía

- Shapiro, A.E. (2015) *Variation in dental microwear textures and dietary variation in African Old World monkeys (Cercopithecidae)*. PhD Dissertation, Arizona State University
- Shapiro, A.E., Venkataraman, V.V., Nguyen, N., Fashing, P.J. (2016) Dietary ecology of fossil Theropithecus: Inferences from dental microwear textures of extant geladas from ecologically diverse sites. *J. Hum. Evol.*, 99: 1-9
- Shellis, R., Beynon, A., Reid, D., Hiiemae, K. (1998) Variations in molar enamel thickness among primates. *J. Hum. Evol.*, 35: 507-522
- Shipman, P., Bosler, W., Davis, K.L. (1981) Butchering of giant geladas at an Acheulian site. *Current Anthropology*, 22: 257-268
- Shipman, P., Harris, J.M. (1988) Habitat preference and paleoecology of Australopithecus boisei in Eastern Africa. In: Grine, F.E. (Ed.), *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*. New York: Aldine de Gruyter
- Shrestha, R., Wegge, P. (2006) Determining the composition of herbivore diets in the trans-Himalayan rangelands: a comparison of field methods. *Rangeland Ecol. Manag.*, 59: 512-518
- Silcox, M.T., Teaford, M.F. (2002) The diet of worms: an analysis of mole dental microwear. *Journal of Mammalogy*, 83: 804-814
- Simons, E.L. (1969) Miocene monkey (Prohylobates) from northern Egypt. *Nature*, 223: 687-689
- (1970) The deployment and history of Old World monkeys (Cercopithecidae, Primates). In: Napier, J.R., Napier, P.H. (Eds.), *Old World Monkeys*. New York: Academic Press
- Simons, E.L., Delson, E. (1978) Cercopithecidae and Parapithecidae. In: Maglio, V.J., Cooke, H.B.S. (Eds.), *Evolution of African Mammals*. Cambridge: Harvard University Press
- Simpson, G. (1951) *Horses: The story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history*. New York: Oxford University Press

- Singleton, M. (2002) Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: Cercopithecinae). *J. Hum. Evol.*, 42: 547-578
- (2005) Functional Shape Variation in the Cercopithecine Masticatory Complex. In: Slice, D.E. (Ed.), *Modern Morphometrics In Physical Anthropology*. Boston: Springer
- Skinner, M.M., Evans, A., Smith, T., Jernvall, J., Tafforeau, P., Kupczik, K., Olejniczak, A.J., Rosas, A., Radovic, J., Thackeray, J.F., Toussait, M., Hublin, J.-J. (2010) Contributions of enamel-dentine junction shape and enamel deposition to primate molar crown complexity. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 142: 157-163
- Slaughter, B. (1970) Evolutionary trends of Chiropteran dentitions. In: Slaughter, B., Walton, D. (Eds.), *About bats*. Dallas: Southern Methodist University Press
- Smith, R.J., Jungers, W.L. (1997) Body mass in comparative primatology. *J. Hum. Evol.*, 32: 523-559
- Smith, L.W., Link, A., Cords, M. (2008) Cheek pouch use, predation risk, and feeding competition in blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 137: 334-341
- 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
- Soltani, M., Sheikhzade, N., Ebrahimzad, H.A., Zargar, A. (2010) Effects of Zataria multiflora Essential Oil on Innate Immune Responses of Common Carp (*Cyprinus carpio*). *Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 5(3): 191-199
- Souron, A. (2018) Morphology, diet, and stable carbon isotopes: On the diet of *Theropithecus* and some limits of uniformitarianism in paleoecology. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 166: 261-267
- Sponheimer, M., Lee-Thorp, J.A. (1999) Isotopic evidence for the diet of an early hominid, *Australopithecus africanus*. *Science*, 283: 368-370
- Sponheimer, M., Lee-Thorp, J.A. (2003) Differential resource utilization by extant Great Apes and Australopithecines: towards solving the C4 conundrum. *Comp. Biochem. Physiol.*, 136: 27-34

## Bibliografía

- Sponheimer, M., Lee-Thorp, J.A. (2009) Biogeochemical Evidence for the Environments of Early Homo in South Africa. In: Grine, F.E, Fleagle, J.G., Leakey, R.E. (Eds.), *The First Humans - Origin and Early Evolution of the Genus Homo*. Switzerland: Springer
- Sponheimer, M., Reed, K.E., Lee-Thorp, J.A. (1999) Combining isotopic and ecomorphological data to refine bovid paleodietary reconstruction: a case study from the Makapansgat Limeworks hominin locality. *J. Hum. Evol.*, 36: 705-718
- Sponheimer, M., Reed, K.E., Lee-Thorp, J.A. (2001) Isotopic palaeoecology of Makapansgat Limeworks Perissodactyla. *S. Afr. J. Sci.*, 97: 327-329
- Stanyon, R., Fantini, C., Camperio-Ciani, A., Chiarelli, B., Ardito, G. (1988) Banded karyotypes of 20 Papionini species reveal no necessary correlation with speciation. *Am. J. Primatol.*, 16: 3-17
- Steininger, C., Berger, Lee R., Kuhn, B.F. (2008) A partial skull of *Paranthropus robustus* from Cooper's Cave, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 104: 143-146
- Steiper, M.E., Seiffert, E.R. (2012) Evidence for a convergent slow-down in primate molecular rates and its implications for the timing of early primate evolution. *PNAS*, 109: 6006-6011
- Steiper, M.E., Young, N.M. (2006) Primate molecular divergence dates. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 41: 384-394
- Steiper, M.E., Young, N.M. (2008) Timing primate evolution: Lessons from the discordance between molecular and paleontological estimates. *Evol. Anthropol.*, 17: 179-188
- Stephens, D.W., Krebs, J. (1986) *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press
- Stevens, N.J., Seiffert, E.R., O'Conner, P.M., Roberts, E.M., Scmitz, M.D., Krause, C., Gorscak, E., Ngasala, S., Hieronymus, T.L., Temu, J. (2013) Paleontological evidence for an Oligocene divergence between old world monkeys and apes. *Nature*, 497: 611-614
- Strait, S.G. (1997) Tooth use and the physical properties of food. *Evol. Anthropol.*, 5: 199-211
- Strait, S.G., Vincent, J.F.V. (1998) Primate faunivores: physical properties of prey items. *Int. J. Primatol.*, 19: 867-878

## Bibliografía

- Strait, D.S., Wood, B.A. (1999) Early hominid biogeography. *PNAS*, 96: 9196-9200
- Strasser, E., Delson, E. (1987) Cladistic analysis of cercopithecoid relationships. *J. Hum. Evol.*, 16(1): 81-99
- Stratford, D., Granger, D.L., Bruxelles, L., Clarke, R.J., Kuman, K., Gibbon, R.J. (2017) Comments on 'The age of fossil StW573 ('Little Foot'): An alternative interpretation of 26Al/10Be burial data'. *S. Afr. J. Sci.*, 113(5/6): 1-3
- Struhsaker, T. (1981) Polyspecific associations among Tropical Rain-Forest primates. *Z. Tierpsychol.*, 57: 268e304
- Swedell, L. (2006) *Strategies of sex and survival in Hamadryas baboons: Through a female lens*. Upper Saddle River: Pearson Prentice-Hall
- (2011) African papionins: Diversity of social organization and ecological flexibility. In: Campbell, C.J., Fuentes, A., MacKinnon, K.C., Bearder, S.K., Stampf, R. (Eds.), *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press
- Swedell, L., Hailemeskel, G., Schreier, A. (2008) Composition and Seasonality of Diet in Wild Hamadryas Baboons: Preliminary Findings from Filoha. *Folia Primatol.*, 79: 476-490
- Szalay, F.S., Delson, E. (1979) *Evolutionary History of the Primates*. New York: Academic Press
- Szypuła, B. (2015) Relief Index (RI) as a simple tool for geomorphometry. In: Jasiewicz, J., Zwoliński, Zb., Mitasova, H., Hengl, T. (Eds.), *Geomorphometry for Geosciences*. Poland: Adam Mickiewicz University in Poznań - Institute of Geoecology and Geoinformation, International Society for Geomorphometry, Poznań

## T

- Teaford, M.F. (2007) What do we know and not know about dental microwear and diet? In: Ungar, P.S. (Ed.), *Evolution of the human diet: the known, the unknown and the unknowable*. New York: Oxford University Press
- Teaford, M.F., Glander, K.E. (1996) Dental microwear and diet in a wild population of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). In: Norconk, M.A., Rosenberger, A.L.,

## Bibliografía

- Garber, P.A. (Eds.) *Adaptive radiations of neotropical primates*. New York: Plenum Press
- Teaford, M.F., Grine, F., Kay, R.F., Schubert, B., Ungar, P. (2008) Low magnification dental microwear: the problem of postmortem artefacts. *J. Vertebr. Paleontol.*, 28: 151A
- Teaford, M.F., Leakey, M.G. (1992) Dental microwear and diet in Plio-Pleistocene cercopithecoids from Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol. Supplement*, 14: 160
- Teaford, M.F., Lucas, P.W., Ungar, P.S., Glander, K.E. (2006) Mechanical defenses in leaves eaten by Costa Rican howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 129: 99-104
- Teaford, M.F., Lytle, J.D. (1996) Diet-induced changes in rates of human tooth microwear: a case study involving stone-ground maize. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 100: 143-147
- Teaford, M.E., Maas, M.C., Simons, E.L. (1996) Dental microwear and microstructure in early Oligocene primates from the Fayum, Egypt: Implications for diet. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 101: 527-43
- Teaford, M.F., Oyen, O.J. (1989) In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 80: 447-460
- Teaford, M.F., Runestad, J.A. (1992) Dental microwear and diet in Venezuelan primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 88: 347-364
- Teaford, M.F., Ungar, P.S. (2000) Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *PNAS*, 97(25): 13506-13511
- Temerin, L.A., Cant, J.G.H. (1983) The evolutionary divergence of Old World monkeys and apes. *American Naturalist*, 122: 335-351
- Terborgh, J. (1983) *Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology*. Princeton: Princeton University Press
- Thackeray, J.F., de Ruiter, D., Berger, L., van der Merwe, N. (2001) Hominid fossils from Kromdraai: a revised list of specimens discovered since 1938. *Annals of the Transvaal Museum*, 38: 43-56

## Bibliografía

- Thackeray, J.F., Kirschvink, J.L., Raub, T.D. (2002) Palaeomagnetic analysis of calcified deposits from the Plio-Pleistocene hominid site of Kromdraai, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 98: 537-540
- Thackeray, F., Myer, S. (2004) Parapapio broomi and Parapapio jonesi from Sterkfontein: males and females of one species?. *Annals of the Transvaal Museum*, 41: 79-82
- Thierry, G., Gillet, G., Lazzari, V., Merceron, G., Guy, F. (2017) Was Mesopithecus a seed eating colobine? Assessment of cracking, grinding and shearing ability using dental topography. *J. Hum. Evol.*, 112: 79-92
- Thierry, G., Guy, F., Lazzari, V. (2019) A comparison of relief estimates used in three-dimensional dental topography. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 170: 260-274
- Thomas, H. (1985) The early and middle Miocene land connection of the Afro-Arabian Plate and Asia: A major event for hominid dispersal? In: Delson, E. (Ed.), *Ancestors: The Hard Evidence*. New York: Alan R. Liss
- Thomas, S.M., Crowther, T.W. (2015) Predicting rates of isotopic turnover across the animal kingdom: a synthesis of existing data. *J. Anim. Ecol.*, 84: 861-870
- Thornington, R.W., Groves, C.P. (1970) An annotated classification of the Cercopithecoidea. In: Napier, J.R., Napier, P.H. (Eds.), *Old World Monkeys Evolution, Systematics, and Behavior*. New York: Academic Press
- Tobias, P.V., Clarke, R.J. (1996) Faunal evidence and Sterkfontein Member 2 foot bones of early hominid. *Science*, 271: 1301-1302
- Tosi, A.J., Detwiler, K.M., Disotell, T.R. (2005) X-chromosomal window into the evolutionary history of the guenons (Primates: Cercopithecini). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 36: 58-66
- Tosi, A.J., Disotell, T.R., Morales, J.C., Melnick, D.J. (2003) Cercopithecine Y-chromosome data provide a test of competing morphological evolutionary hypotheses. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 27: 510-521
- Tosi, A.J., Morales, J.C., Melnick, D.J. (1999). Y-chromosome phylogeny of the macaques (Cercopithecidae: Macaca). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 28S: 266

## Bibliografía

- Tosi, A.J., Morales, J.C., Melnick, D.J. (2000) Comparison of Y chromosome and mtDNA phylogenies leads to unique inferences of macaque evolutionary history. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 17: 133-144
- Trauth, M.H., Larrasoaña, J.C., Mudelsee, M. (2009) Trends, rhythms and events in Pliocene Pleistocene African climate. *Quaternary Science Reviews*, 28: 399-411
- Turner, A. (1997) *The Big Cats and Their Fossil Relatives*. New York: Columbia University Press
- Tütken, T., Kaiser, T.M., Vennemann, T., Merceron, G. (2013) Opportunistic feeding strategy for the earliest Old World hypsodont equids: evidence from stable isotope and dental wear proxies. *PLOS ONE*, 8: e74463
- Tutin, C.E.G., Ham, R.M., White, L.J.T., Harrison, M.J.S. (1997) The primate community of the Lope Reserve, Gabon: diets, responses to fruit scarcity, and effects on biomass. *Am. J. Primatol.*, 42: 1-24
- ### U
- Ulhaas, L., Kullmer, O., Schrenk, F., Henke, W. (2004) A new 3D approach to determine functional morphology of cercopithecoïd molars. *Annals of Anatomy*, 186: 487-493
- Ungar, P.S. (1994) Patterns of ingestive behavior and anterior tooth use differences in sympatric anthropoid primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 95: 197-219
- (1998). Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates. *Evolutionary Anthropology*, 205: 3-13
- (2004). Dental topography and diets of Australopithecus afarensis and early Homo. *J. Hum. Evol.*, 46(5): 605-22
- (2010). *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. Johns Hopkins University Press
- (2015). Mammalian dental function and wear: a review. *Biosurf. Biotribol.*, 1: 25-41
- Ungar, P.S., Berger, L.R. (2018) Brief communication: dental microwear and diet of Homo naledi. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 166(1): 228-235

## Bibliografía

- Ungar, P.S., Grine, F.E., Teaford, M.F. (2008) Dental microwear and diet of the Pliocene hominin *Paranthropus boisei*. *PLOS ONE*, 3(4): e2044
- Ungar, P.S., Hartgrove, C.L., Wimberly, A.N., Teaford, M.F. (2017) Dental topography and microwear texture in *Sapajus apella*. *Biosurface and Biotechnology*, 3(4): 124-134
- Ungar, P.S., Healy, C., Karme, A., Teaford, M.F., Fortelius, M. (2018) Dental topography and diets of platyrrhine primates. *Historical Biology*, 30: 64-75
- Ungar, P.S., Kay, R.F. (1995) The dietary adaptations of European Miocene catarrhines. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 92: 5479-5481
- Ungar, P.S., M'Kirera, F. (2003) A solution to the worn tooth conundrum in primate functional anatomy. *PNAS*, 100: 3874-3877
- Ungar, P.S., Teaford, M.F., Glander, K.E., Pastor, R.F. (1995) Dust accumulation in the canopy: a potential cause of dental microwear in primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 97: 93-99
- 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 toothwear on functional morphology: A preliminary study using dental topographic analysis. *Palaeontologica Electronica*, 3: 18

## V

- Van Couverting, J.A.H., Van Couverting, J.A. (1976) Early Miocene mammal fossils from East Africa: Aspects of geology, faunistics and paleoecology. In: Isaac, G.L., McCown, E.R. (Eds.), *Human originals: Leakey, L. and the East African evidence*. Menlo Park, Calif: W.A. Benjamin
- van der Kuyl, A.C., Kuiken, C.L., Dekker, J.T., Perizonius, W.R.K., Goudsmit, J. (1995) Phylogeny of African monkeys based upon mitochondrial 12S rRNA sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 40: 173-180

## Bibliografía

- van der Merwe, N.J., Thackeray, F.J., Lee-Thorp, J.A., Luyt, J. (2003) The carbon isotope ecology and diet of *Australopithecus africanus* at Sterkfontein, South Africa. *J. Hum. Evol.*, 581-597
- van Doorn, A.C., O’Riain, M.J., Swedell, L. (2010) The effects of extreme seasonality of climate and day length on the activity budget and diet of semi-commensal chacma baboons (*Papio ursinus*) in the Cape Peninsula of South Africa. *Am. J. Primatol.*, 72: 104-112
- Van Lavieren, E. (2006) *Status of the Barbary macaque (Macaca sylvanus) population in the cedar forest, Middle Atlas Mountains, Morocco*. Report on survey conducted in 2005
- Van Soest, P.J. (1982) *Nutritional Ecology of the Ruminant*. Your Town Press, Salem, Mass
- Vincent, J.F.V., Wegst, U.G.K. (2004) Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure & Development*, 33: 187-199
- Vinyard, C.J., Wall, C.E., Williams, S.H., Hylander, W.L. (2003) Comparative functional analysis of skull morphology of tree-gouging primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 120: 153-170
- Vogel, C. (1968) The phylogenetical evaluation of some characters and some morphological trends in the evolution of the skull in catarrhine primates. In: Chiarelli, B. (Eds.), *Taxonomy and phylogeny of Old World primates with references to the origin of man*. Turin: Rosenberg and Sellier
- Vogel, E.R., van Woerden, J.T., Lucas, P.W., Atmoko, S.S.U., van Schaik, C.P., Dominy, N.J. (2008) Functional ecology and evolution of hominoid molar enamel thickness: *Pan troglodytes schweinfurthii* and *Pongo pygmaeus wurmbii*. *J. Hum. Evol.*, 55: 60-74
- Von Koenigswald, G.H.R. (1969) Miocene Cercopithecoidea and Oreopithecoidea from the Miocene of East Africa. In: Leakey, L.S.B. (Ed.), *Fossil Vertebrates of Africa*. New York and London: Academic Press

## Bibliografía

- von Koenigswald, W., Rensberger, J.M., Pfretzschner, H.U. (1987) Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. *Nature*, 328: 150-152
- Vrba, E.S. (1974) Chronological and ecological implications of the fossil bovidae at the Sterkfontein australopithecine site. *Nature*, 250: 19-23
- (1975) Some evidence of chronology and palaeocology of Sterkfontein, Swartkrans, and Kromdraai from the fossil Bovidae. *Nature*, 254: 301-304
- (1976) *The fossil bovidae of Sterkfontein, Swartkrans and Kromdraai*. Pretoria: Transvaal Museum Memoirs, n. 21
- (1980) The significance of bovid remains as indicators of environment and predation patterns. In: Behrensmeier, A.K., Hill, A.P. (Eds.), *Fossils in the Making*. Chicago: University of Chicago Press
- (1981) The Kromdraai australopithecine site revisited in 1980: recent investigations and results. *Annals of the Transvaal Museum*, 33: 17-60
- (1982) *Biostratigraphy and chronology based particularly on Bovidae of southern hominid associated assemblages*. In: de Lumley, H., de Lumley, M.-A. (Eds.), Proc. Congres International de Palaeontologie Humaine, vol. 2. Nice, France
- (1985) Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. *S. Afr. J. Sci.*, 81: 229-236
- (1995) The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate. In: Vrba, E.S., Denton, G., Burckle, L., Partridge, T. (Eds.), *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origin*. New Haven: Yale University Press
- (1999) Some thoughts on climatic change and evolution in African Neogene biota and hominids. In: Bromage, T.G., Schrenk, F. (Eds.), *African Biogeography, Climate Change, and Early Hominid Evolution*. Oxford: Oxford University Press
- (2000) Major features of Neogene mammalian evolution in Africa. In: Partridge, T.C., Maud, R.R. (Eds.), *The Cenozoic of South Africa*. Oxford: Oxford University Press

Vrba, E.S., Panagos, D.C. (1982) New perspectives on taphonomy, palaeoecology and chronology of the Kromdraai ape-man. In: Coetzee, J.A., Van Zinderen Bakker, E.M. (Eds.), *Palaeoecology of Africa and the Surrounding Islands, vol. 15*. New York: CRC Press

## W

Walker, J., Cliff, R.A., Latham, A.G. (2006) U-Pb isotopic age of the StW 573 hominid from Sterkfontein, South Africa. *Science*, 314: 1592-1594

Walker, P.L., Murray, P. (1975) An assessment of masticatory efficiency in a series of anthropoid primates with special reference to the Colobinae and Cercopithecinae. In: Tuttle, R. (Ed.), *Primate Functional Morphology and Evolution*. Mouton: The Hague and Paris

Waser, P.M. (1975) Monthly variations in feeding and activity patterns of the mangabey, *Cercocebus albigena* (Lydekker). *East African Wildlife Journal*, 13: 249-263

----- (1977) Feeding, ranging and group size in the mangabey *C. albigena*. In: Clutton-Brock, T.H. (Ed.), *Primate ecology: studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkeys and apes*. New York: Academic Press

----- (1984) Ecological differences and behavioral contrasts between two mangabey species. In: Rodman, P.S., Cant, J.G.H. (Eds.), *Adaptations for foraging in non-human primates*. New York: Columbia University Press

Wasserman, M.D., Chapman, C.A. (2003) Determinants of colobine monkey abundance: the importance of food energy, protein, and fibre content. *Journal of Animal Ecology*, 72: 650-659

Watson, V. (1993) Composition of the Swartkrans bone accumulation in terms of skeletal parts and animals represented. In: Brain, C.K. (Eds.), *Swartkrans: a cave's chronicle of early Man. Transvaal Museum Monograph 8*. Pretoria: Transvaal Museum

----- (2004) Composition of the Swartkrans bone accumulations, in terms of skeletal parts and animals represented. In: Brain, C.K. (Ed.), *Swartkrans: a Cave's Chronicle of Early Man. Transvaal Museum Monograph, 2 ed., vol. 8*. Pretoria: Transvaal Museum

## Bibliografía

- Wells, L.H., Cooke, H.B.S. (1956) Fossil Bovidae from the Limeworks quarry, Makapansgat. *Potgietersrus. Palaeontol. Afr.*, 4: 1-67
- White, E.C. (2007) *Ecology of Mandrillus sphinx: ranging, diet and social structure of a mandrill horde in Lopé National Park, Gabon*. Cornwall: University of Exeter
- Whiten, A., Byrne, R.W., Henzi, S.P. (1987) The behavioural ecology of mountain baboons. *Int. J. Primatol.*, 8: 367-388
- Whiten, A., Byrne, R.W., Barton, R.A., Waterman, P.G., Henzi, S.P. (1991) Dietary and foraging strategies of baboons. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 334: 187- 195
- Whitney, K.D., Smith, T.B. (1998) Habitat use and resource tracking by African Ceratogymna hornbills: implications for seed dispersal and forest conservation. *Animal Conservation*, 1: 107-117
- Wieczkowski, J. (2009) Brief Communication: Puncture and Crushing Resistance Scores of Tana River Mangabey (*Cercocebus galeritus*) Diet Items. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 140: 572-577
- Wildman, D.E., Bergman, T.J., al-Aghbari, A., Sterner, K.N., Newman, T.K., Phillips-Conroy, J.E., Jolly, C.J., Disotell, T.R. (2004). Mitochondrial evidence for the origin of hamadryas baboons. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 32: 287-296
- Williams, F.L. (2014) Dietary Reconstruction of Pliocene Parapapio whitei from Makapansgat, South Africa, Using Dental Microwear Texture Analysis. *Folia Primatol.*, 85: 21-37
- Williams, F.L., Ackermann, R.R., Leigh, S.R. (2007) Inferring Plio-Pleistocene southern biochronology from facial affinities in Parapapio and other fossil papionins. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 132: 163-174
- Williams, F., Clymer, G., Proctor, D. (2006) Is Papio robinsoni or Papio angusticeps a better dietary ancestor for Papio ursinus?. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 129: 188
- Williams, FL., Geissler, E. (2014) Reconstructing the Diet and Paleoecology of Plio-Pleistocene Cercopithecoides Williamsi From Sterkfontein, South Africa. *Palaios*, 29: 483-494

- Williams, F.L., Holmes, N.A. (2011) Evidence of Terrestrial Diets in Pliocene Eurasian Papionins (Mammalia: Primates) Inferred From Low-Magnification Stereomicroscopy of Molar Enamel Use-Wear Scars. *Palaios*, 26: 720-729
- Williams, F.L., Patterson, J.W. (2010) Reconstructing the Paleoecology of Taung, South Africa From Low Magnification of Dental Microwear Features in Fossil Primates. *Palaios*, 25: 439-448
- Williams, B.A., Ross, C.F., Frost, S.R., Waddle, D.M., Gabadirwe, M., Brooks, G.A. (2012) Fossil *Papio* cranium from !Ncumtsa (Koanaka) Western Ngamiland, Botswana. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 149: 1-17
- Williams, S.H., Wright, B.W., Truong, V., Daubert, C.R., Vinyard, C.J. (2005) Mechanical properties of foods used in experimental studies of primate masticatory function. *Am. J. Primatol.*, 67: 329-346
- Winchester, J.M. (2016) MorphoTester: An Open Source Application for Morphological Topographic Analysis. *PLOS ONE*, 11(2): e0147649
- 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
- Winkler, A.J. (2002) Neogene paleobiogeography and East African paleoenvironments: Contributions from the Tugen Hills rodents and lagomorphs. *J. Hum. Evol.*, 42: 237-256
- Winney, B.J., Hammond, R.L., Macasero, W., Flores, B., Boug, A., Biquand, V., Biquand, S., Bruford, M.W. (2004) Crossing the Red Sea: phylogeography of the hamadryas baboon, *Papio hamadryas*. *Mol. Ecol.*, 13: 2819-2827
- Woldegeorgis, C., Bekele, A. (2015) Diet and feeding behaviour of geladas (*Theropithecus Gelada*) at the Gich area of the Simien Mountains National Park, Ethiopia. *Gl. J. Biol., Agr. & H. Sc.*, 4(1): 178-184
- Wynn, J.G., Retallack, G.J. (2001) Paleoenvironmental reconstruction of middle Miocene paleosols bearing *Kenyapithecus* and *Victoriapithecus*, Nyakach Formation, southwestern Kenya. *J. Hum. Evol.*, 40: 263-288

Wrangham, R.W. (1980) An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75: 262-300

Wrangham, R.W.; Conklin-Brittain, N.L. (2003) Cooking as a Biological Trait. *CBPA*, 136 (1): 35-46

Wright, B.W., Ulibarri, L., O'Brien, J., Sadler, B., Prodhan, R., Covert, H.H., Nadler, T. (2008) It's tough out there: variation in the toughness of ingested leaves and feeding behavior among four Colobinae in Vietnam. *Int. J. Primatol.*, 29: 1455-1466

## X

Xiang, Z-F., Huo, S., Xiao, W., Quan, R-C., Grueter, C.C. (2007) Diet and feeding behavior of *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: Adaptations to a marginal environment. *Am. J. Primatol.*: 69, 1141-1158

## Y

Yamagiwa, J., Basabose, A.K. (2009) Fallback foods and dietary partitioning among Pan and Gorilla. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 140(4): 739-750

Yamashita, N. (1996) Seasonality and site specificity of mechanical dietary patterns in two Malagasy lemur families (Lemuridae and Indriidae). *Int. J. Primatol.*, 17: 35-387

----- (1998). Functional dental correlates of food properties in five Malagasy lemur species. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 106: 169-188

----- (2002). Diets of two lemur species in different microhabitats in Beza Mahafaly special reserve, Madagascar. *Int. J. Primatol.*, 23: 1025-1051

Yamashita, N., Igarashi, Y., Ai, M. (2003) Tooth contacts at the mandibular retruded position, influence of operator's skill on bite registration. *J. Oral. Rehabil.*, 30: 318-323

Yamashita, N., Vinyard, C.J., Tan, C.L. (2009) Food mechanical properties in three sympatric species of Haplemur in Ranomafana National Park, Madagascar. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 139: 368-381

Yamakoshi, G. (2004) Food seasonality and socioecology in Pan: Are West African chimpanzees another bonobo?. *Afr. Study Monogr.*, 25: 45-60

Yeager, C.P. (1996) Feeding ecology of the long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in Kalimantan Tengah, Indonesia. *Int. J. Primatol.*, 17: 51-52

Yeakel, J.D., Bennett, N.C., Koch, P.L., Dominy, N.J. (2007) The isotopic ecology of African mole rats informs hypotheses on the evolution of human diet. *Proc. Royal Soc. B*, 274: 1723-1730

## Z

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693

Zagwijn, W.H. (1998) Borders and boundaries: a century of stratigraphical research in the Tegelen-Reuver area of Limburg (the Netherlands). *Med. Ned. Ins. T. Geo. TNO*, 60: 19-34

Zavada, M.S., Cadman, A. (1993) Palynological investigations at the Makapansgat Lime-works: an Australopithecine site. *J. Hum. Evol.*, 25: 337-350

Zinner, D., Chuma, I.S., Knauf, S., Roos, C. (2018) Inverted intergeneric introgression between critically endangered kipunjis and yellow baboons in two disjunct populations. *Biol. Lett.*, 14: 20170729

Zinner, D., Fickenschner, G.H., Roos, C. (2013) Family Cercopithecidae (Old World monkeys). In: Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Wilson, D.E. (Eds.), *Handbook of the mammals of the world, Vol. 3: Primates*. Barcelona: Lynx Edicions

Zinner, D., Peláez, F., Torkler, F. (2001) Distribution and Habitat Associations of Baboons (*Papio hamadryas*) in Central Eritrea. *Int. J. Primatol.*, 22(3): 397-413

Zinner, D., Tesfaye, D., Stenseth, N.C., Bekele, A., Mekonnen, A., Doeschner, S., Atickem, A., Roos, C. (2019) Is *Colobus guereza gallarum* a valid endemic Ethiopian taxon?. *Primate Biol.*, 6: 7-16

Zuccotti, L.F., Williamson, M.D., Limp, W.F., Ungar, P.S. (1998) Technical note: Modeling primate occlusal topography using geographic information systems technology. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 107: 137-142

# Anexos



## *Anexos*

**Anexo 1:** Base de datos

**Anexo 2:** Caracterización de la topografía dental en la tribu *Papionini* actual y evolución del desgaste

**Anexo 3:** Caracterización de la topografía dental en *Dinopithecus ingens* y *Gorgopithecus major*

**Anexo 4:** Caracterización de la topografía dental en géneros *Papio*, *Parapapio*, *Procercocebus*, *Cercopithecoides* y *Theropithecus*

