



**El patró de microestriació dental de primats
Catarrhini: un model ecològic per primats
fòssils i homínids**

Memòria presentada per

Jordi Galbany i Casals

per a optar al grau de

Doctor en Biologia

Dirigida pel Dr. Alejandro Martínez Pérez-Pérez, Professor Titular d'Antropologia
Física de la Unitat d'Antropologia del Departament de Biologia Animal de la
Universitat de Barcelona

Programa de Doctorat d'*Antropologia Biològica*, bienni 1999-2001

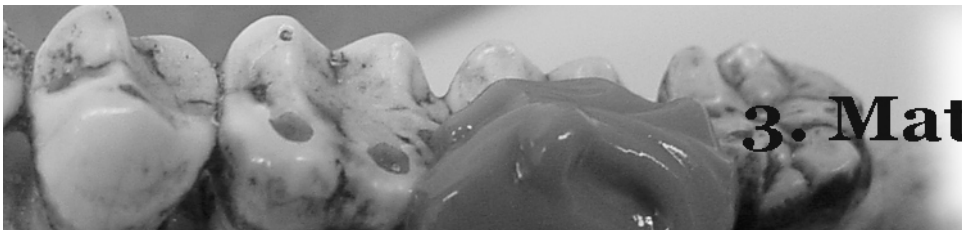
Alejandro Martínez Pérez-Pérez
Director

Clara García Moro
Tutora

Jordi Galbany i Casals
Doctorand

“Nen petit: On van els animals quan moren?
Nena petita: Tots els animals bons van al Cel, però
els dolents van al Museu d’Història Natural.”

Ernest H. Shepard, 1929



3. Material

3.1 La mostra

Les dents analitzades pertanyen a nombroses espècies de primats actuals i fòssils de les Superfamílies *Hominoidea* i *Cercopithecoidea*. Totes les dents han estat replicades a partir dels espècimens originals provinents de diverses col·leccions osteològiques (veure 3.3 i annex).

El catàleg de motlles de dents realitzat a la Universitat de Barcelona i editat pel Dr. Alejandro Pérez-Pérez (Galbany et al., 2004c) presenta una relació de la majoria de les dents de primats replicades. Així mateix, a l'annex d'aquest manuscrit apareixen tots els espècimens replicats ordenats alfabèticament per espècie en cada un dels grups considerats: *Hominoidea*, *Cercopithecoidea* i primats fòssils. Tots ells van acompanyats d'informació rellevant, com ara la col·lecció d'origen, la referència original de la col·lecció, la ubicació i referència de la rèplica, sexe, edat, dent i origen geogràfic de l'individu i la data de captura, sempre que ha estat possible.

Han estat moltes les espècies i subespècies replicades, tot i que no totes han estat analitzades per diversos motius. Algunes de les dents replicades, tot i que presentaven superfícies bucals en bon estat de conservació, no presentaven microestriacions alimentàries i, per tant, no van poder ser analitzades. Tampoc no s'ha analitzat la microestriació d'algunes espècies amb una mostra final insuficient. Únicament s'han analitzat molars, tot i que alguns dels motlles de l'annex presenten dents premolars, canines o incisives.

Els motlles obtinguts de les col·leccions del Dr. Peter S. Ungar gairebé no han aportat dents amb patrons de microestriació ben preservats perquè quan es van realitzar els motlles negatius no es van netejar correctament les superfícies vestibulars, ja que el seu objectiu era estudiar únicament la superfície oclusal. Tot i així, s'han pogut aconseguir algunes imatges d'aquests motlles que ofereixen patrons de microestriació correctes a la superfície vestibular. Alhora, s'ha pogut realitzar l'estudi de mida dental a partir d'aquesta col·lecció.



Figura 3.1.1. Primats actuals de diverses col·leccions osteològiques i material d'obtenció de motlles dentals.

La mostra final estudiada és de 2238 dents de primats actuals incloses en 1635 rèpliques dentals. D'aquestes dents, 1341 van ser replicades *in situ*, a les col·leccions osteològiques. La majoria de les dents analitzades pertanyen cadascuna a un únic individu, només en algun cas excepcional s'ha replicat més d'un motlle o d'una dent per individu. La col·lecció del Dr. Peter S. Ungar ha aportat un total de 897 dents incloses en 294 motlles que representen cadascun a un individu. La Figura 3.1.1 mostra alguns exemplars de les col·leccions estudiades i el material durant el procés de realització dels motlles.

Pel que fa als primats fòssils, s'han realitzat 45 motlles a l'Institut Paleontològic de Sabadell, 40 de *Dryopithecus laietanus* i 5 d'*Oreopithecus bambolli*, i també s'han inclòs 10 peces dentals d'*Australopithecus afarensis* obtingudes al National Museum of Ethiopia pel Dr. Alejandro Pérez-Pérez. La col·lecció del Dr. Peter S. Ungar ha aportat 82 motlles més de primats fòssils: 15 *Oreopithecus sp.*, 19 *Pliopithecus sp.*, 16 *Anapithecus sp.*, 14 *Mesopithecus sp.*, 6 *Dryopithecus sp.*, 2 *Proconsul africanus*, 1 *Sivapithecus sp.*, 1 *Kenyapithecus sp.*, 1 *Ramapithecus sp.* i 7 *Ouranopithecus sp.*, obtinguts dels originals a partir de nombroses col·leccions i museus (vegeu l'annex). Com ja s'ha dit, cap primat fòssil de la col·lecció del Dr. Ungar no ha pogut ser analitzat a causa que les superfícies vestibulars de les dents no presentaven patrons de microestriació alimentària ben preservats.

Els primats actuals s'han utilitzat per a realitzar l'estudi comparat amb els patrons de microestriació dental dels primats fòssils estudiats. La majoria dels primats actuals analitzats van ser capturats en llibertat al seu hàbitat natural i, per tant, mai no van ser alimentats en condicions de captivitat. Aquells casos en que les dents pertanyien a primats que van estar en captivitat durant part o la totalitat de la seva vida no es van incloure a les anàlisis del microdesgast dental (annex).

No tots els primats analitzats han estat incorporats a l'estudi final del patró de microestriació dental. A cada publicació de l'apartat dels resultats s'han incorporat els individus idonis pels assolir els objectius de l'estudi plantejat. En cap cas s'han considerat individus infantils o juvenils, i en alguna ocasió només s'ha considerat una única peça dental, com és el cas de l'última publicació presentada, on només s'han considerat els M2 inferiors esquerres.

La Taula 3.1.1 mostra un quadre resum dels primats estudiats. A l'annex es poden consultar totes les variables obtingudes per cada dent analitzada, així com l'origen de cada primat i la totalitat de dents replicades.

Taula 3.1.1. Resum del primats analitzats ordenats alfabèticament per grups.

Les subespècies s'han considerat quan ha estat possible.

HOMINOIDEA		<i>Cercopithecus cephus</i>	1
<i>Gorilla beringei</i>	4	<i>Cercopithecus nictitans</i>	1
<i>Gorilla g. gorilla</i>	64	<i>Cercopithecus pogonias</i>	2
<i>Gorilla g. graueri</i>	10	<i>Chlorocebus aethiops</i>	15
<i>Gorilla gorilla</i>	1	<i>Chlorocebus a. pygerythrus</i>	11
<i>Hylobates lar</i>	1	<i>Colobus angolensis</i>	2
<i>Hylobates syndactylus</i>	2	<i>Colobus badius</i>	5
<i>Pan t. schweinfurthii</i>	12	<i>Colobus guerezza</i>	3
<i>Pan t. troglodytes</i>	15	<i>Colobus polykomos</i>	11
<i>Pan t. verus</i>	10	<i>Colobus verus</i>	1
<i>Pan troglodytes</i>	4	<i>Macaca fascicularis</i>	5
<i>Pongo p. abelli</i>	4	<i>Macaca fuscata</i>	1
<i>Pongo p. pygmaeus</i>	32	<i>Macaca mulatta</i>	2
<i>Pongo pygmaeus</i>	1	<i>Mandrillus sphynx</i>	4
		<i>Papio anubis</i>	31
CERCOPITHECOIDEA		<i>Papio cynocephalus</i>	3
<i>Cercocebus albigena</i>	1	<i>Papio hamadryas</i>	1
<i>Cercocebus galeritus</i>	3	<i>Papio leucophaeus</i>	3
<i>Cercocebus torquatus</i>	3	<i>Theropithecus gelada</i>	1
<i>Cercopithecus albogularis</i>	4		
<i>Cercopithecus ascanius</i>	1	PRIMATS FÒSSILS	
<i>Cercopithecus mitis</i>	3	<i>Australopithecus afarensis</i>	10
<i>Cercopithecus neglectus</i>	4	<i>Dryopithecus laietanus</i>	10
<i>Cercopithecus campbellii</i>	2	<i>Oreopithecus bambolli</i>	1

Finalment, s'han estudiat algunes rèpliques dentals obtingudes en restes cranials o mandibulars de primats obtingudes sobre el terreny, és a dir, restes d'animals trobades *in situ* al seu hàbitat natural. Aquest és el cas d'alguns espècimens de *Papio anubis* que van ser trobats a les localitats tanzanes de Sinya i del Llac Natron el mes de gener de 2002 gràcies a un projecte del grup de recerca HOMINID del Parc Científic de la Universitat de Barcelona. Alguns

d'aquests materials han estat inclosos en les mostres de dents obtingudes de les col·leccions osteològiques i han estat incorporats a l'anàlisi només si no presentaven traces d'erosió o alteració tafonòmica de l'esmalt dental.

En qualsevol cas, independentment de l'origen de les mostres, la proporció de rèpliques dentals amb esmalt ben preservat és molt baix. Malauradament, no totes les dents de les col·leccions osteològiques es troben en un estat de conservació òptim. Moltes estan fracturades o presenten plans de fractura a la superfície vestibular de l'esmalt. En altres ocasions presenten un gran desgast oclusal que fa impossible replicar correctament les superfícies vestibulars, ja que són molt reduïdes. De la totalitat d'individus disponibles a les col·leccions osteològiques, només es van realitzar motlles d'aquelles dents en bon estat de conservació per tal de maximitzar la conservació dels patrons de microestriació. Aquests, però, no són visibles sense eines d'amplificació i, en

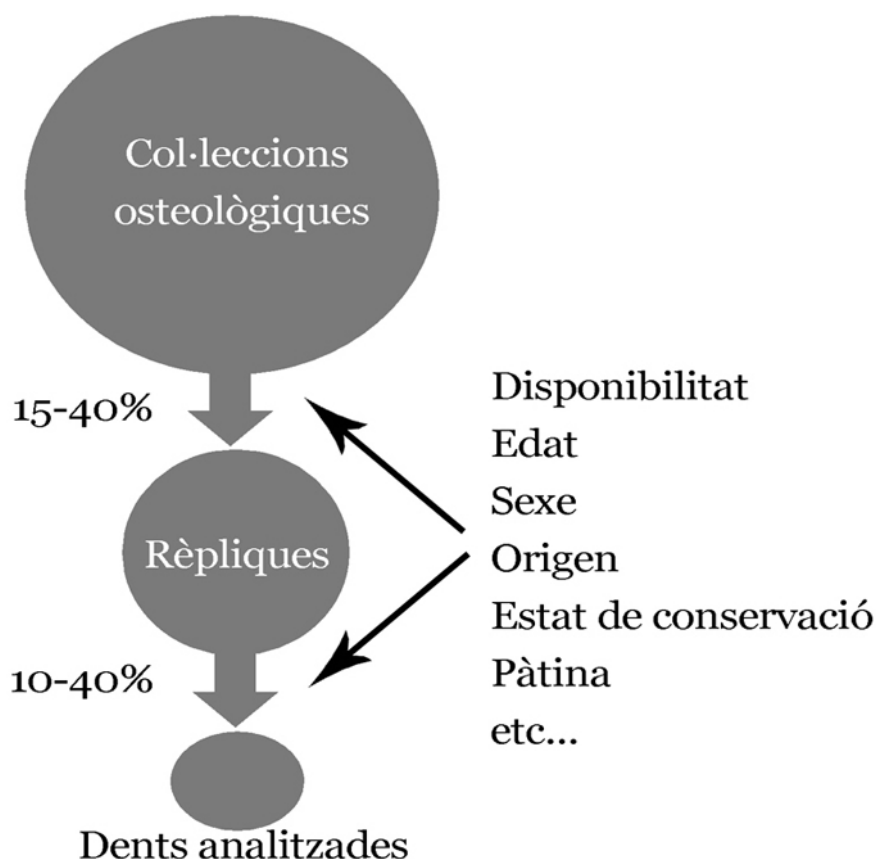


Figura 3.1.2. Variabilitat del percentatge de dents ben preservades de les col·leccions osteològiques i les rèpliques obtingudes.

moltes ocasions, és difícil escollir la mostra més adequada. En funció de l'espècie considerada, el total de dents disponibles, la quantitat de rèpliques realitzades i el nombre de dents ben preservades són valors que no coincideixen (Figura 3.1.2 i Taula 3.1.2). El percentatge de materials replicats a les col·leccions osteològiques varia entre el 15% a *Macaca fascicularis* i el 40% a *Cercopithecus*, en el millor dels casos (Taula 3.1.2).

Taula 3.1.2. Percentatges de dents ben preservades replicades a les col·leccions osteològiques, de les rèpliques analitzades i rendiment real, en funció de l'espècie analitzada.

	% Dents originals replicades (a)	% Rèpliques analitzades (b)	% Rendiment real
<i>Hominoidea</i> (N=462)	37,80	29,04	10,97
<i>Hylobates sp.</i> (N=209)	31,31	7,14	0,02
<i>Papio sp.</i> (N=69)	30,43	42,18	12,83
<i>Cercopithecus sp.</i> (N=221)	41,37	31,13	12,87
<i>Colobus sp.</i> (N=422)	26,95	11,36	0,03
<i>Macaca sp.</i> (N=152)	16,62	14,28	0,02
TOTAL	30,74	22,52	6,12

(a) Col·leccions osteològiques:

Anthropologisches Institut und Museum Universitaet Zuerich Irchel (IMAZ)
Peabody Museums of Archaeology and Ethnology – Harvard University (PMAE)
The Museum of Comparative Zoology – Harvard University (HMCZ)

(b) Galbany & Pérez-Pérez (2004) i Galbany et al. (2004b)

Considerant únicament les dents ja replicades, només entre un 10% i un 40% presenten bones superfícies d'esmalt amb patrons de microestriació analitzables (Taules 3.1.2 i 4.6.1). Aquests valors novament presenten una gran variabilitat en funció de l'espècie analitzada. Les rèpliques de dents dels papions són les que millors patrons de microestriació presenten (42,18%), mentre que dels *Colobus* i els *Hylobates* són les pitjor conservades (11,36% i 7,14%

respectivament). Són poques, per tant, les dents que finalment van poder ser estudiades: només un 6% del total de peces disponibles inicialment (Taula 3.1.2, Galbany & Pérez-Pérez, 2004).

3.2 Les espècies

Les mostres analitzades es poden dividir en tres grans grups, responenent a criteris alhora taxonòmics i pràctics: *Hominoidea*, *Cercopithecoidea* i primats fòssils. Els primats fòssils s'han utilitzat per comprovar la utilitat dels models de microstriació dental dels *Cercopithecoidea* i els *Hominoidea* actuals analitzats.

3.2.1 *Hominoidea*

Aquest grup, tot i que és el que inclou menys espècies, ha estat el que s'ha analitzat més a fons. S'han estudiat 4 gèneres d'*Hominoidea* actuals (*Gorilla*, *Pan*, *Pongo* i *Hylobates*) que inclouen un gran nombre d'espècies i subespècies: *Gorilla gorilla gorilla*, *Gorilla gorilla graueri*, *Gorilla (gorilla) beringei*, *Pan troglodytes troglodytes*, *Pan troglodytes schweinfurthii*, *Pan troglodytes verus*, *Pan paniscus*, *Pongo pygmaeus pygmaeus*, *Pongo pygmaeus abellii*, *Hylobates lar*, *Hylobates agilis*, *Hylobates concolor*, *Hylobates khlossii*, *Hylobates moloch*, *Hylobates pileatus* i *Hylobates syndactylus* (Taula 3.1.1 i annex). Donat que es disposava d'informació precisa de l'origen geogràfic dels espècimens considerat, s'han pogut realitzar anàlisis tant de la variabilitat subespecífica del patró de microestriació com a nivell regional o geogràfica (4.7 i 4.9).

Els gibons (*Hylobates sp.*), que pertanyen a la Família dels *Hylobatidae*, presenten nivells molt baixos de dimorfisme sexual (Plavcan, 2001). Es distribueixen als boscos tropicals del sud-est asiàtic i, generalment, les diferents espècies són al·lopàtrides (Chivers, 1977; Groves, 1972; Geissmann, 1991; Haimoff et al., 1984). Aquesta Família de primats es pot separar en quatre grans grups, de vegades atribuïbles a 4 gèneres diferents *Bunopithecus*, *Nomascus*, *Hylobates* i *Symphalangus* (Marshall & Sugardjito, 1986; Brandon-Jones et al., 2004).

Els orangutans (*Pongo pygmaeus*) són els primats asiàtics actuals de major mida. Es diferencien dues subespècies. La més abundant quant a nombre

d'individus, *Pongo pygmaeus pygmaeus*, es troba a l'illa de Borneo. L'altra, *Pongo pygmaeus abelli*, habita algunes regions de la veïna illa de Sumatra. Antigament, els orangutans haurien ocupat també extenses àrees de Java i la Xina. La distribució actual d'aquesta espècie inclou hàbitats en mosaic de boscos tropicals plujosos de fins a 2000 metres d'altitud (Delgado & Van Schaik, 2000). Els orangutans presenten un gran dimorfisme sexual. Les femelles pesen al voltant de 60 kg en promig, mentre que els mascles poden doblar aquest pes. També presenten dimorfisme sexual molt evident a la dentició canina (Fleagle, 1999). Comparada amb altres *Hominoidea*, la mandíbula dels orangutans presenta un cos més alt i una branca mandibular molt vertical. La seva dentició té l'esmalt més gruixut i les cúspides de les molars són bastant planes i arrodonides.

Els goril·les, *Gorilla gorilla*, són l'espècie més gran de primat actual, i habiten dues grans regions equatorials i tropicals dels boscos africans, tot i que presenten diversitat en els hàbitats ocupats, des de boscos primaris i secundaris a formacions herbàcies (Doran & McNeilage, 1998). Actualment hi ha tres subespècies descrites. El goril·la de planura occidental -*Gorilla gorilla gorilla*- el goril·la de planura oriental -*Gorilla gorilla graueri*- i el goril·la de muntanya -*Gorilla (gorilla) beringei*-. Aquests tres grups difereixen a nivell morfològic, tot i que genèticament són propers (Doran & McNeilage, 1998). Tots ells presenten grans nivells de dimorfisme sexual general, especialment en mida corporal. Les femelles pesen de 70 a 90 kg en promig, mentre que els mascles poden arribar als 200 kg. Els goril·les presenten un gran dimorfisme sexual als canins i un major desenvolupament de les cúspides dels molars, que són més elevades que les dels ximpanzés (Fleagle, 1999).

El ximpanzé comú, *Pan troglodytes*, ocupa tota Àfrica central, des de Senegal a Tanzània. Avui dia hi ha tres subespècies àmpliament acceptades: *Pan troglodytes troglodytes*, *Pan troglodytes verus* i *Pan troglodytes schweinfurthii*. Ocupen una gran varietat d'hàbitats, des de boscos tropicals primaris fins a sabanes seques arbrades, depenent de la subespècie considerada (Estes, 1997). Totes elles presenten nivells de dimorfisme sexual moderats.

Finalment, el bonobo, *Pan paniscus*, és una espècie molt propera al ximpanzé comú que habita les selves humides de la zona central de la República

Democràtica del Congo, l'antic Zaire (Wrangham *et al.*, 2001). Aquesta espècie presenta, igual que el ximpanzé, nivells moderats de dimorfisme sexual (White, 1996).

3.2.2 *Cercopithecoidea*

Han estat nombrosos els *Cercopithecoidea* actuals estudiats. Les repliques obtingudes representen gairebé la totalitat de gèneres existents: *Cercocebus*, *Chlorocebus*, *Cercopithecus*, *Colobus*, *Erythrocebus*, *Mandrillus*, *Papio*, *Theropithecus*, *Macaca*, *Nasalis*, *Trachypithecus* i *Presbytis*. Les espècies de cercopitècids estudiades s'indiquen a la Taula 3.1.1 i a l'annex.

Dels gèneres de *Cercopithecoidea* replicats, únicament va ser possible analitzar el patró de microestriació de *Chlorocebus*, *Cercopithecus*, *Colobus* i *Papio*. Això és degut principalment a que les mostres disponibles per la resta d'espècies no eren suficientment grans (Galbany *et al.*, 2004c, annex). Tot i així, les espècies de *Cercopithecoidea* analitzades ofereixen un ampli ventall d'entorns ecològics i estratègies tròfiques ben conegudes i diferenciades.

Els gèneres *Chlorocebus* i *Cercopithecus* estan representats per tres espècies: *Chlorocebus aethiops* (Figura 3.1.3), *Cercopithecus mitis* i *Cercopithecus neglectus*. Totes elles són cercopitècids africans, en sentit ampli, que habiten boscos tancats de la zona sub-sahariana i presenten gran diversitat de colors i aparences, però una gran uniformitat de mida corporal i morfologia (Schultz, 1970). Aquests primats presenten extremitats i cua llargues, i ocupen diversos nivells de l'estrat arbori dels boscos. Presenten una locomoció quadrúpeda arborícola, tot i que baixen al sòl sovint. En general són espècies bàsicament frugívores, tot i que també ingereixen insectes, flors i altres parts vegetals, sobretot les espècies de mida més gran, que ingereixen més fulles (Beeson *et al.*, 1996; Fleagle, 1999; Strier, 2000; Tweheyo & Obua, 2001; Nakagawa, 2003). Poden presentar, fins i tot, una gran variabilitat poblacional en l'alimentació (Fairgrieve & Muhumuza, 2003).

El gènere *Colobus*, que pertany a la família *Colobidae*, està representat per les espècies *Colobus angolensis* i *Colobus guereza*. Són espècies força similars, i molt més arborícoles que els cercopitècids. Presenten dietes bàsicament folívores que poden digerir gràcies als seus estómacs complexos i

saculats que alberguen colònies bacterianes capaces de digerir la cel·lulosa. També incorporen una certa proporció de fruits a la dieta (Baranga, 1983; Crissey & Pribyl, 1997; Davies et al., 1999; Fleagle, 1999; Fashing, 2001; Usongo & Amubode, 2001).



Figura 3.1.3. Mona vervet, *Chlorocebus aethiops* (A), i grup de papions, *Papio anubis* (B), alimentant-se en un bosc de galeria del Nairobi National Park (Kenya) i en una sabana arbrada de Ngoro-ngoro Conservation Area (Tanzania), respectivament.

Finalment, el gènere *Papio*, que pertany a la mateixa família que els gèneres *Chlorocebus* i *Cercopithecus*, està representat per una única espècie *Papio anubis* (Figura 3.1.3). Presenta un gran dimorfisme sexual, habita espais oberts de sabana i és un primat principalment terrestre. S'alimenta bàsicament de recursos obtinguts dels arbres del gènere *Acacia*, com ara fulles, flors, llavors i tavelles; també ingereix una gran diversitat de gramínies, tubercles, fruits

diversos i nombroses espècies animals (Altmann & Altmann, 1970; Rowel, 1979; Wahungu, 1998; Fleagle, 1999; Pochron, 2000; Hill & Dunbar, 2002).

3.2.3 Primats fòssils i homínids

S'han obtingut moltes dentals de nombroses espècies de primats fòssils, tal i com mostra l'annex. Únicament, però, s'han detectat patrons de microestriació dental ben preservats en 2 espècies: *Dryopithecus laietanus* i *Oreopithecus bambolli*, així com en nombrosos espècimens de l'homínid *Australopithecus afarensis*.

Els *Dryopithecus laietanus* analitzats provenen majoritàriament del jaciment paleontològic de Can Llobateres, a Sabadell, una de les localitats amb més diversitat faunística del Miocè Europeu (Agustí et al., 2003). Aquesta espècie d'*Hominoidea*, que va habitar diverses zones del Mediterrani fa entre 12 i 9,5 milions d'anys, s'ha considerat un membre primitiu del llinatge dels orangutans (Begun et al., 1990; Begun, 1992; Moyà-Solà & Kölher, 1993, 1995, 1996). Presenta adaptacions a una locomoció suspensora arborícola quadrúpeda (Moyà-Solà & Kölher, 1996) i sembla que va habitar zones costaneres i regions tancades o arbrades de l'Europa central, sud i oest (Kölher et al., 1997). En aquest entorn ecològic hi abundaven arbres de la família de les *Moraceae*, així com *Lauraceae* (*Cinnamomum sp.*) i *Papilionaceae* (*Cassia sp.*) (Sanz de Siria, 1998). En aquestes zones humides amb temperatures tropicals o sub-tropicals, també s'han trobat espècies vegetals tolerants a períodes menys humits, com roures, pins i altres *Lauraceae*.

L'altre *Hominoidea* del Miocè analitzat ha estat *Oreopithecus bambolli*, d'origen italià i d'uns 9,5 a 6,5 milions d'anys (Moyà-Solà & Kölher, 1997), que va ocupar una illa a la Mar Tirrena, aïllada durant milions d'anys del continent. Els fòssils han estat trobats en unes antigues mines ubicades a Monte Bamboli, Casteani, Ribolla i Baccinello, a l'actual Toscana Italiana, i també als dipòsits fluvials, més recents, de Fiume Santo, a Sardenya. Aquesta espècie ha estat considerada com el grup germà del *Dryopithecus* (Moyà-Solà & Kölher, 1996) i s'ha descrit com adaptat a la locomoció bípeda en un entorn d'ecosistema insular (Kölher & Moyà-Solà, 1997; Moyà-Solà et al., 1999; Rook et al., 1999). *Oreopithecus bambolli* ocuparia un hàbitat diferent al de *Dryopithecus*. La

Flora de Baccinello és comparable a les formacions actuals de les regions mediterrànies del nord-oest (Harrison & Harrison, 1989), amb comunitats mixtes d'espècies d'angiospermes caducifòlies de fulla ampla i gimnospermes d'origen euroasiàtic. També abunden llavors de plantes aquàtiques i nombroses algues, i també *Nymphaeaceae*, *Cyperaceae*, i altres espècies d'hàbitats de muntanya, com ara *Arbutus sp.* (Harrison & Harrison, 1989; Benvenuti et al., 1994).

La darrera espècie fòssil analitzada ha estat l'homínid africà *Australopithecus afarensis*. Aquesta espècie es troba a nombroses localitats de l'Est africà. El present estudi analitza nou espècimens de la regió d'Afar, a Etiòpia, i un de Laetoli, a Tanzània (Taula 4.9.2).

La formació d'Hadari, ubicada a la vall del riu Awash dins la depressió d'Afar (Etiòpia), consisteix en uns paquets sedimentaris d'origen fluvial acumulats pels meandres periòdicament, amb una datació de més de 3 milions d'anys (Johanson et al., 1982; Bonnefille et al., 1987; Kimbel et al., 1996). En aquesta regió s'han descobert fòssils d'homínids des de 1973 (Johanson & Taieb, 1976), procedents de la part inferior del Kada Hadari Member i altres nivells inferiors, que han aportat més de 320 fòssils d'*Australopithecus afarensis*, pertanyents a un total de 40 a 100 individus que daten d'entre 2,9 a 3,4 milions d'anys (Kimbel et al., 1994). S'han analitzat nou molars pertanyents a individus diferents originaris de les localitats d'Afar.

Laetoli és un jaciment ubicat a 45 quilòmetres al sud d'Olduvai, va ser el primer jaciment de l'Est africà on va aparèixer un fòssil d'homínid el 1935, quan es va trobar una dent canina inferior, i el 1939 un petit fragment de maxil·la amb premolars i una tercera molar. Des d'aleshores s'han trobat nombrosos fòssils de més d'una trentena d'individus. La reconstrucció paleoambiental indica que Laetoli es trobava en un entorn estacional de sabana arbrada (Wolpoff, 1999). En tot cas, no està clar si els homínids que van habitar aquesta zona es trobaven perfectament adaptats a aquestes constriccions ecològiques o per contra es desplaçaven pel territori. LH-4 ha estat l'espècimen analitzat provinent d'aquest jaciment i va ser el primer fòssil descrit a Laetoli (White, 1977). Presenta una gran dentició post-canina i un esmalt dental gruixut.

3.3 Les col·leccions osteològiques

Les anàlisis realitzades en aquest treball s'han basat majoritàriament en una mostra de rèpliques dentals obtingudes d'espècimens albergats en nombrosos museus i col·leccions osteològiques. Algunes de les rèpliques dentals ja havien estat obtingudes prèviament a l'inici del treball, com ara alguns dels motlles obtinguts en triafol pel Dr. Pérez-Pérez a l'American Museum of Natural History (AMNH) a Nova York, i també aquells obtinguts al National Museum of Natural History-Smithsonian Institution (SINMNH) a Washington. La majoria, però, han estat obtingudes *in situ* per part de l'autor de la present memòria, concretament a les col·leccions del National Museums of Kenya (NMK) a Nairobi, Museo Nacional de Ciencias Naturales-Consejo Superior de Investigaciones Científicas (MNCN-CSIC) a Madrid, Museu de Ciències Naturals de Barcelona – Museu de Zoologia (MZB) a Barcelona, Natural History Museum (NHML) a London, Anthropologisches Institut und Museum Universitaet Zuerich Irchel (IMAZ) a Zuerich, The Museum of Comparative Zoology – Harvard University (MCZ) a Cambridge, MA (EUA), i al Peabody Museums of Archaeology and Ethnology – Harvard University (PMAE) també a Cambridge, MA (EUA). També s'han obtingut motlles de primats fòssils a l'Institut de Paleontologia M. Crusafont (IPMC) de Sabadell, i alguns motlles dels espècimens del Departament d'Educació del Parc Zoològic de Barcelona.

Finalment, s'han obtingut rèpliques a partir de motlles realitzats en polivinilsiloxà en originals de nombroses col·leccions. Aquests motlles van ser presos pel Dr. Peter Ungar del Departament d'Antropologia de la University of Arkansas, a Fayetteville, AR (EUA) a les col·leccions del Royal Museum for Central Africa (MRAC) a Tervuren (Bèlgica), Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie (SAPM) a München (Alemanya), National Museum of Natural History – Smithsonian Institution (SINMNH) a Washington (EUA) i American Museum of Natural History (AMNH) a Nova York. Les rèpliques es van obtenir mitjançant els mateixos procediments aplicats a tots els altres materials.

3.3.1. American Museum of Natural History (AMNH)



Department of Mammalogy

Central Park West at 79th St.

Manhattan, NY. USA.

<http://research.amnh.org/mammalogy/>

Conservador (Primats): Ross D.E. MacPhee

La col·lecció zoològica d'aquest museu, fundada el 1869, és una de les més antigues de l'American Museum of Natural History. Avui dia, el Departament de Mamífers té la tercera col·lecció més gran de mamífers del Món, amb més de 273.000 espècimens que pertanyen a 26 ordres de mamífers i més de 4.600 espècies, que suposen aproximadament el 60% de les espècies de mamífers actuals del planeta. Els espècimens provenen de tot el Món, fins i tot d'Àsia i Àfrica Central, Sud Amèrica, Austràlia i Nova Guinea.

La col·lecció de primats ha estat reconeguda com una de les millors del Món, així com les de marsupials, insectívors, quiròpters, rosegadors, carnívors, cetacis i ungulats.

Cada any visiten el Departament de Mamífers més de 130 investigadors de tot el Món, així mateix, es cedeixen més de 500 exemplars anualment a investigadors, possibilitant nombrosos projectes d'investigació en diversitat i evolució animal.

Els arxius i la biblioteca departamentals presenten una notable col·lecció de llibres, manuscrits de l'AMNH i publicacions periòdiques; eines indispensables per als investigadors. També existeix un arxiu fotogràfic, des de 1906, que inclou fotografies de més de 35 expedicions del Museu, així com imatges d'investigacions científiques i publicacions recents.

**3.3.2. Smithsonian Institution –
National Museum of Natural History
(SINMNH)**



Department of Vertebrate Zoology

NHB-390. Smithsonian Institution

Washington DC 20506. USA.

<http://www.nmnh.si.edu/vert/>

Conservador (Primats): R.W. Thorington, Jr.

El Departament de vertebrats del National Museum of Natural History conté la major col·lecció d'espècimens del Món, i inclou importants col·leccions històriques del segle XIX i principis del XX.

La col·lecció de mamífers és la major del Món, amb més de 580.000 espècimens. Inclou espècies de tots els continents, sobretot de Nord Amèrica, Amèrica Central, Sud Amèrica, Àfrica i el sud-est Asiàtic.

Cada any visiten les col·leccions de la Divisió de mamífers més de 400 científics des d'universitats i centres d'investigació diversos, per realitzar estudis taxonòmics, de sistemàtica, evolució, biogeografia, ecologia i anatomia dels mamífers. Freqüentment la col·lecció de primats és visitada per antropòlegs per realitzar estudis relacionats amb l'evolució humana. Cada any es cedeixen més de 1.500 espècimens a investigadors de tot el Món.

3.3.3. National Museums of Kenya (NMK)

Department of Osteology

P.O. Box 40658 Nairobi. Kenya.

<http://www.museums.or.ke/>

Conservador: Ogeto Mwebi



La col·lecció osteològica del NMK ofereix un gran nombre d'esquelets i espècimens preservats de mamífers, rèptils, amfibis, aus i peixos, que permeten documentar la biodiversitat dels vertebrats africans.

Els materials d'aquesta col·lecció són molt emprats pels investigadors que volen realitzar estudis de morfologia comparada de restes paleontològiques, i que ajuden a reconstruir l'origen de l'ésser humà i la seva evolució. Molts investigadors obtenen dades dels ossos i de la morfologia dental, creixement, desgast dental en relació a la dieta, patologia i altres àmbits d'estudi.

**3.3.4. Museo Nacional de Ciencias Naturales –
Consejo Superior de Investigaciones Científicas
(MNCN-CSIC)**



Vertebrados

C/José Gutiérrez Abascal, 2.

28006 Madrid. Spain.

<http://www.mncn.csic.es/colecciones.htm>

Conservadora (Aus i mamífers): Josefina Barreiro

El Museo Nacional de Ciencias Naturales és pioner a Espanya en tasques de divulgació del patrimoni natural. Els seus objectius principals consisteixen en descriure la diversitat biològica, estudiar els processos involucrats, així com promoure la conservació mitjançant projectes d'investigació nacional i internacional. El laboratori on es preparen els vertebrats va ser creat a principis del segle XIX per incrementar la col·lecció zoològica del museu mitjançant la taxidermització d'espècimens.

Actualment, la tasca principal de la secció consisteix en preparar, conservar i restaurar espècimens de rèptils, amfibis, peixos, aus i mamífers, i al mateix temps incrementar les col·leccions. Aproximadament la meitat dels exemplars d'aquestes col·leccions procedeixen del territori espanyol. També estan ben representades aquelles àrees de gran influència espanyola en el passat, com ara Amèrica del Sud i Central, Nord d'Àfrica, Filipines i Guinea Equatorial. La col·lecció de mamífers està formada per uns 27.000 exemplars, principalment pells, esquelets i espècimens conservats en etanol. Més del 70% de la col·lecció està inventariada i totalment informatitzada. Es troben representats 20 ordres de mamífers, 110 famílies, 401 gèneres i 886 espècies.

La col·lecció de primats, tot i que és reduïda, inclou espècimens de tots els grups, majoritàriament d'Àfrica, encara que també conté exemplars procedents de parcs zoològics i altres d'orígens dubtosos.

3.3.5. Museu de Ciències Naturals de Barcelona - Museu de Zoologia (MZB)



Vertebrats

Parc de la Ciutadella. Ap Correos 593. 08003
Barcelona. Spain.

<http://www.museuzoologia.bcn.es>

Conservadora: Eulàlia Garcia

Trobem l'origen del Museu de Zoologia de Barcelona el 1882, quan Francesc Martorell va donar la seva col·lecció particular a la ciutat de Barcelona, a més del finançament necessari per a la construcció de l'edifici on es va albergar la col·lecció, que és l'actual Museu de Geologia.

Alguns anys més tard, el 1924, amb l'increment dels exemplars a les diverses col·leccions, es va crear l'actual Museu al que era el "Castell dels tres Dragons", un edifici modernista concebut per Lluís Domènech i Muntaner com a cafè i restaurant de l'Exposició Universal de Barcelona el 1888.

La col·lecció de vertebrats comprèn més de 18.000 exemplars, essent la més reduïda numèricament de tot el Museu, encara que és la que ocupa més espai. Es compon d'exemplars naturalitzats, pells, espècimens conservats en alcohol i esquelets. La meitat dels exemplars provenen de la Península Ibèrica, encara que també n'hi ha un gran nombre procedents d'Àfrica, Amèrica i Àsia. Cal destacar que molts exemplars procedeixen del Parc Zoològic de Barcelona.

La col·lecció de mamífers és utilitzada amb finalitats científiques, bàsicament per realitzar estudis biològics i arqueològics, per científics nacionals i internacionals. La col·lecció de primats, tot i que és reduïda, presenta exemplars interessants, encara que la majoria són exemplars en captivitat que provenen del Zoo de Barcelona.

3.3.6. Institut de Paleontologia Miquel Crusafont (IPMC)



C/ Escola Industrial, 23. 08201.

Sabadell (Barcelona). Spain.

<http://www.diba.es/museus/inspal.asp>

Conservador: Salvador Moyà

L'Institut de Paleontologia Miquel Crusafont de Sabadell és una institució dedicada a la investigació, difusió i conservació del patrimoni paleontològic espanyol. Va ser inaugurat el 1969 gràcies a les investigacions realitzades per Miquel Crusafont a la Conca del Vallès-Penedès.

Avui en dia representa la col·lecció de mamífers fòssils Ibèrics més important d'Europa i la col·lecció de vertebrats fòssils més important d'Espanya, i una de las més completes del Món dels períodes compresos entre els 15 i els 2 milions d'anys, amb més de 100.000 fòssils obtinguts de conques ibèriques.

L'Institut és un centre d'investigació actiu i amb línies bàsiques diverses, en una de les quals s'inclou l'estudi de primats *Anthropoidea* fòssils del Miocè trobats al Vallès. Posseeix una de las col·leccions més completes de primats fòssils d'Europa, incloent prosimis del paleogen i Hominoidea del Miocè com *Dryopithecus laietanus* del Vallès i *Oreopithecus bambolli* de Baccinello, de la Toscana italiana.

3.3.7. Natural History Museum (NHML)

Tetrapod and Fish Division

Cromwell Road. London, SW7 5BD. UK



<http://www.nhm.ac.uk/research-curation/departments/zoology/>

Conservadors (Mamífers): Paula Jenkins, Richard Harbord, Daphne Hills i Richard Sabin

Les col·leccions del Natural History Museum representen tots els grups actuals d'animals, excepte insectes i aràcnids, amb un total de més de 27 milions d'espècimens de tot el Món, particularment d'aquelles zones que en el passat van ser colònies angleses. La majoria dels exemplars van ser incorporats a la col·lecció a finals del segle XIX i principis del XX, encara que hi ha exemplars des del segle XVI, i també espècimens moderns. Alguns d'ells van ser donats per grans zoòlegs com Linneaus, Darwin, Wallace, Rothschild, Hookerm, Sloane, Lyell i Sowerby.

Els exemplars es troben conservats de múltiples formes: congelats, en sec, en humit, esquelets, etc. S'estima que el Museu alberga 359.000 mamífers de més de 8.000 espècies diferents, i 2.500.000 aus. Cada any es realitzen entre 500 i 600 cessions de material, que suposen uns 6.000 espècimens.

**3.3.8. Anthropologisches Institut und
Museum Universitaet Zuerich Irchel
(IMAZ)**

Winterthurerstrasse 190 CH-8057

Zuerich. Switzerland.

<http://www.unizh.ch/anthro/>

Conservadora (Primats): Karin Isler



El Departament d'Antropologia de la Universitat de Zurich posseeix la gran col·lecció primatològica de A. H. Schultz, amb uns 7.000 exemplars. Més de 4.500 són cranis, i també hi ha molts esquelets complets. També s'hi poden trobar exemplars conservats en etanol i congelats. La plana web del Anthropologisches Institut und Museum Universitaet Zuerich posseeix una base de dades completa de tots els exemplars de la col·lecció, que pertanyen a tots els grups de primats. Cal destacar la gran col·lecció de gibons del sud-Est Asiàtic.

3.3.9. The Museum of Comparative Zoology – Harvard University (HMCZ)



Mammalogy Department

26 Oxford Street

Cambridge, MA 02138. USA

<http://www.mcz.harvard.edu/Departments/Mammals/>

Conservadora: Judith M. Chupasko

La col·lecció de mamífers d'aquest museu és una de les més grans i històriques. Conté més de 85.000 espècimens de tot el Món i moltíssims taxa diferents, i inclou 342 holotips. Entre ells, una sèrie d'esquirols vermells del 1847 recol·lectats per Louis Agassiz, fundador del Museu. La col·lecció del HMCZ inclou una gran representació d'esquelets post-cranials, amb més de 10.000 individus, que van ser adquirits els anys trenta pel Departament d'Osteologia de la Harvard University. Només un 45% dels espècimens es troben a la base de dades, que es pot consultar a la web. Durant els últims vint anys, el HMCZ ha continuat recol·lectant i afegint espècimens a la col·lecció, incloent mamífers de parcs zoològics i fauna local marina i terrestre. Tots ells són documentats i s'inclou informació sobre el seu origen, hàbitat, data de recol·lecció, sexe, mesures corporals, contingut estomacal i les condicions sanitàries; i se'n conserven els teixits, l'esquelet complet, la pell, així com els embrions i paràsits. Les adquisicions més recents han estat 110 rosegadors i quiròpters de Nicaragua (1996), 100 rosegadors i insectívors d'Uganda (1998), i més de 105 quiròpters de 18 espècies de Costa Rica (2002). Els primats constitueixen una part important de la col·lecció, que inclou espècimens de Madagascar, d'Àfrica i de Sud Amèrica. La majoria van ser recol·lectats per Washburn i Schultz durant la "Asiatic Primate Expedition" el 1937. Els registres inclouen les mesures i pesos de molts espècimens, tots ells disponibles a la gran base de dades consultable per internet.

3.3.10. Peabody Museums of Archaeology and Ethnology – Harvard University (PMAE)



Osteological Collections

11 Divinity Avenue

Cambridge, MA. USA

<http://www.peabody.harvard.edu/osteology.html>

Conservadora: Michele Morgan

Aquest Museu presenta nombroses col·leccions arqueològiques i osteològiques, i és un dels més importants en materials d'Amèrica i Euràsia. La col·lecció nord-americana inclou materials paleoindis arcaics que representen les primeres cultures de l'est d'Amèrica. Els materials arqueològics de Centre Amèrica i Sud Amèrica són de gran qualitat. També estan ben representats els materials del Neolític i de l'edat de Ferro Europea, i els materials paleolítics del Pròxim Orient i Àfrica.

La col·lecció osteològica del Peabody Museum prové de més de 80 països de tots els continents i inclou més de 18.500 individus originals i motlles. Algunes de les sèries millor representades són les de Bolívia, Honduras, Mèxic, Perú, Egipte, Groenlàndia, Islàndia, Israel, República Txeca i l'Ex-Iugoslàvia, però sobretot la d'amerindis dels Estats Units d'Amèrica, que representen el 40% de la col·lecció. A més, s'hi troben els fòssils dels sis individus de la cova de Skhul, ubicada a Israel, representants de la nostra espècie d'uns 100.000 anys d'antiguitat.

En aquest museu també hi ha una col·lecció considerable de cranis d'una única població de ximpanzés (*Pan troglodytes verus*) obtinguts a la Ganta Mission, Monrovia (Libèria).

3.3.11. Royal Museum for Central Africa (MRAC)



African Zoology – Vertebrates

Leuvensesteenweg 13

3080 Tervuren - Belgium

<http://www.africamuseum.be/research/zoology>

Conservador (Osteologia): Emmanuel Gilissen

La col·lecció de vertebrats del Royal Museum for Central Africa presenta quatre grans seccions: ornitologia, ictiologia, herpetologia, i osteologia i mamífers.

La Secció d'Ornitologia conté uns 150.000 espècimens en forma d'esquelet, plomatges o en humit, que representen unes 250 espècies africanes; conté la major col·lecció de peixos africans d'aigua dolça, amb un milió d'espècimens, sobretot dels llacs Kivu, Tanganyica i Malawai. La col·lecció herpetològica conté uns 41.000 rèptils i 200.000 amfibis, la majoria en alcohol i procedents majoritàriament de la República Democràtica del Congo, Rwanda, Burundi, Camerun, Costa d'Ivori i Togo.

La Secció d'Osteologia i Mamífers conté esquelets de tots els vertebrats, incloent 630 espècies de mamífers, que s'utilitzen principalment per estudis de morfologia comparada i identificació de fauna de jaciments arqueològics. En total hi ha més de 100.000 espècimens, representats per pells, cranis i esquelets post-cranials, així com espècimens en alcohol. Els primats s'hi troben molt ben representats, sobretot espècies de la República Democràtica del Congo, l'antic Congo Belga. Cal destacar la gran col·lecció d'*Hominoidea* que difícilment es troben en altres col·leccions, com ara els bonobos (*Pan paniscus*), ximpanzés de l'Àfrica oriental (*Pan troglodytes schweinfurthii*) i també goril·les de l'Àfrica oriental (*Gorilla gorilla graueri*).

3.3.12. Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie (SAPM)

Primatology

Karolinenplatz 2a

D-80333 Muenchen (Munich, Germany)

<http://www.lrz-muenchen.de/~NatSamm/deutsch/Anthropologie/Anthro.html>

Conservadora: Gisela Grupe



Aquest Departament d'Antropologia va ser fundat el 1889. Avui en dia està estretament relacionat amb l'Institut Antropològic. Presenta més de 25.000 espècimens esquelètics des del Paleolític Superior fins a l'Edat Mitja, majoritàriament de la regió de Bavaria.

També té una secció de primats amb una col·lecció de gran valor científic, que consisteix en esquelets i pells d'espècimens capturats abans del 1914. La secció inclou diverses col·leccions on s'hi troben espècimens de la mateixa població, per exemple les de Haberer (*Macaca fuscata*), Bruegel (*Hylobates concolor*) o Selenca (*Pongo pygmaeus*).

Actualment tota la col·lecció està informatitzada i es pot consultar des de la plana web del departament. Hi ha informació de tots els espècimens, tal com l'origen, el recol·lector, el sexe o l'edat, entre d'altres.

