

# El jaciment paleontològic de Can Llobateres (Sabadell, Vallès Occidental)

SALVADOR MOYÀ I SOLÀ\* I MEIKE KÖHLER\*

## INTRODUCCIÓ

*Dryopithecus* és un antropoide fòssil que ja forma part dels tractats de paleontologia i paleoantropologia clàssics i fou descrit el segle passat per Lartet (Lartet, 1886, de la clàssica localitat de Saint Gaudans, prop de Toulouse (França). Durant molt de temps ha jugat un paper rellevant en el coneixement de la diversificació miocènica dels hominoides. Recentment és considerat un tàxon pivot per al coneixement de l'origen dels hominoides vivents, grup compost pel gibó, l'orangutan, el ximpanzé, el goril·la i l'home.

Gran part dels avanços recents en el coneixement de l'origen dels antropoides vivents s'han fet realitat gràcies als descobriments i estudis fets per un equip de l'Institut de Paleontologia M. Crusafont de Sabadell, al jaciment de Can Llobateres.

En aquest article pretenem mostrar el que s'ha fet fins avui en aquest jaciment i els resultats obtinguts. Evidentment ens centrarem en les aportacions que aquestes noves troballes fan a l'origen dels grans antropoides vivents i, evidentment també (no oblidem que, tant els que escriuen aquestes línies com els amables lectors que han decidit llegir-les, som antropoides que en algun moment de la nostra història evolutiva hem tingut un avantpassat comú, el *Dryopithecus*), a l'origen de la nostra mateixa espècie.

\* Institut de Paleontologia M. Crusafont. Sabadell (Barcelona).

## EL JACIMENT DE CAN LLOBATERES. POSICIÓ GEOGRÀFICA I GEOLÒGICA

El jaciment de Can Llobateres es troba situat al terme municipal de Sabadell, al marge esquerre de la carretera de Sabadell a Mollet, entre els quilòmetres dos i tres. Els terrenys són actualment, després de la cessió per part de la casa Sandoz, propietat de la Diputació de Barcelona.

Geològicament, el jaciment forma part del complex continental superior que reomple la fossa tectònica del Vallès-Penedès. Aquesta depressió és una de les més importants reconegudes en el marge oest de l'actual conca nordbaleàrica-provençal.

De les diverses unitats sedimentàries reconegudes al Vallès-Penedès, el complex continental superior aflora molt extensament en els sectors més centrals i septentrionals de la conca, on se situa la localitat de Can Llobateres. Aquest jaciment forma part de la seqüència de la vall del riu Ripoll, que va des de la localitat de Castell de Barberà, de la part alta del miocè mitjà, fins a la localitat del riu Ripoll, ja per sobre de Can Llobateres, del vallesà superior.

Un dels fets que fan de Can Llobateres un jaciment excepcional és que el jaciment es, de fet, una seqüència sedimentària, d'uns trenta metres de potència (vegeu fig. 1) amb diferents nivells fossilífers, i que a més a més ha permès una anàlisi paleomagnètica que ens ha proporcionat una datació absoluta de 9,5 milions d'anys.

Els nivells més baixos de la sèrie, anomenats CLI-1, són els que han donat la gran majoria de restes fòssils de vertebrats, i també de primats, trobats fins ara.

L'intensiu mostratge per obtenir microfauna del nivell D va permetre datar bioestratigràficament el nivell en qüestió. De manera inesperada, la troballa en abundància de múrids del gènere *Progonomys* ens indica que el nivell pertany ja a la base del vallesà superior (MN-10). Curiosament, els nivells més baixos de la sèrie són del vallesà inferior, la qual cosa vol dir que el límit entre els dos períodes se situa per la zona mitjana de la sèrie de Can Llobateres. L'estudi paleomagnètic ens permet datar aquest límit en 9,5 milions d'anys.

## ANTECEDENTS HISTÒRICS

El descobriment del Vallès-Penedès com a zona d'excepcional interès paleomastològic es remunta ja a principi de segle, amb les troballes del canonge Almera i l'apotecari terrassenc Benessat, el geòleg Palet i Barbé, el pare Solé de les Escolles Pies i, el que tal vegada mereix el nom de pioner per les seves notables i sòlides aportacions, mossèn Bataller, del Seminari Conciliar de Barcelona.

Can Llobateres era encara desconegut i en la seva descoberta va participar una persona que en aquella època era excursionista i afeccionat a la mineralogia, però, probablement a partir del descobriment d'aquest notable jaciment, la seva vocació s'encaminà cap als vertebrats fòssils i més tard seria el fundador, i director fins a la seva mort, de l'Institut de Paleontologia de Sabadell, el Dr. M. Crusafont.

L'any 1930, Crusafont publicà la primera referència escrita que es coneix de Can

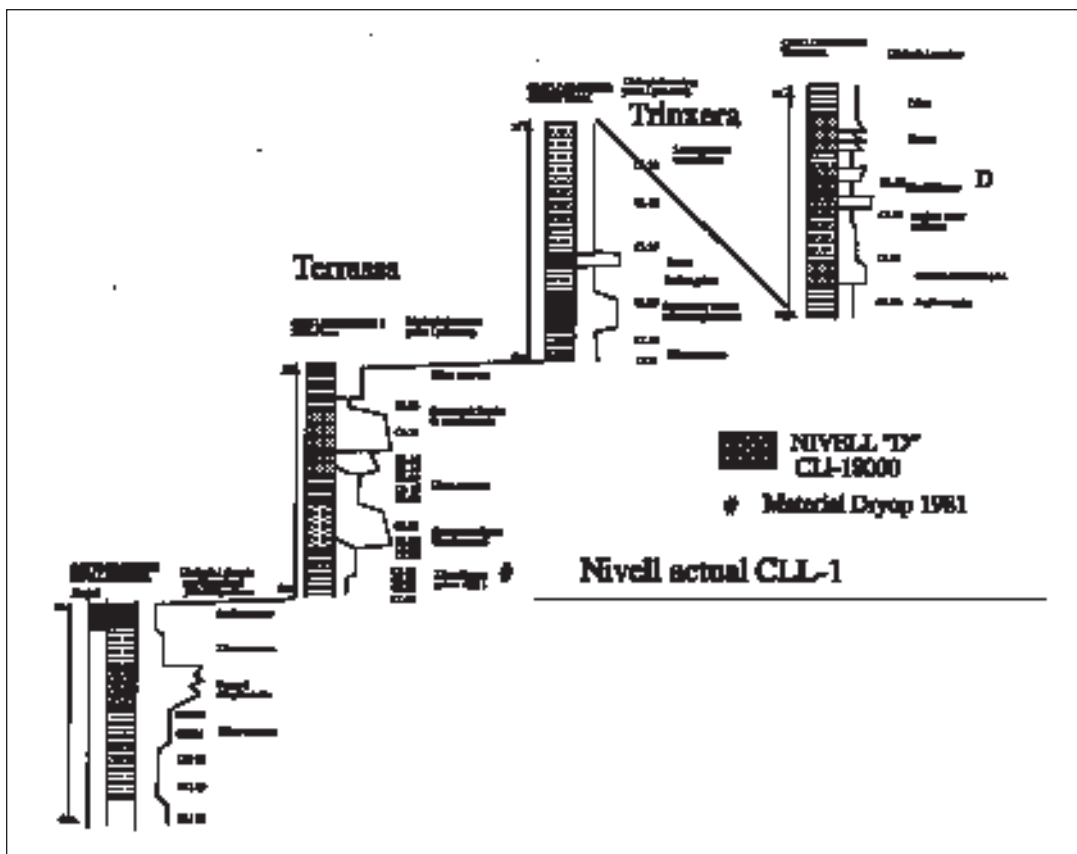


Figura 1. Secció estratigràfica del jaciment de Can Llobateres amb situació dels nivells fòssils més rellevants. El nivell D. marca el lloc on es va trobar l'esquelet de *Dryopithecus laietanus*.

Llobateres. És únicament un article periodístic a una revista excursionista (CRUSAFONT, M. «El nou jaciment fòssilífer de Can Llobateres», *But. Centr. Exc. Sabadell*, 1930, 2:13). No és, però, fins acabada la Guerra Civil, l'any 1943, quan, ja iniciada la col·laboració Crusafont-Villalta, els dos donen a conèixer la primera llista faunística (VILLALTA; CRUSAFONT, 1943), indicant, a més a més, la presència de dues localitats diferents que denominaren Can Llobateres-1 (CLI-1) i Can Llobateres-2 (CLI-2), distinció que nosaltres mantenim avui en dia.

La segona publicació va tenir lloc l'any 1948 (CRUSAFONT; VILLALTA, 1948), es va ampliar la llista faunística donada amb anterioritat. Va ésser deu anys més tard quan Crusafont (1958) va donar a conèixer la primera resta de primat del jaciment. En el decurs dels deu anys següents, Can Llobateres va convertir-se en el jaciment europeu més ric en restes de primats. L'any 1956 va començar a treballar



*Figura 2. Reconstrucció del crani de Dryopithecus a partir de les troballes de Can Llobateres (Sabadell), Sant Gaudans (França) i Rudabanya (Hongria). A) Vista frontal. B) Vista lateral.*

en aquell lloc una bòbila, i fou gràcies a això que l'accés a la capa fossilífera va ésser més fàcil. D'altra banda, entre 1956 i 1960, els mateixos obrers van anar recollint material; de fet, importants troballes es deuen a la col·laboració desinteressada de diversos treballadors.

A partir de 1958, es van iniciar les primeres excavacions amb subvenció oficial: la primera fou subvencionada per l'Ajuntament de Sabadell i la Caixa de Pensions per a la Vellesa i d'Estalvis.

A principi dels anys 50, es va iniciar una fecunda relació entre M. Crusafont i el paleontòleg suís J. Hürzeler que tindria importantíssimes repercussions en el futur de Can Llobateres. Van desenvolupar un pla d'estudi del jaciment i van iniciar les gestions per buscar els fons econòmics per a l'excavació. Com a resultat d'això, l'empresa suïssa Sandoz va adquirir els terrenys i els va cedir a l'Institut de Paleontologia fins que hagués acabat les tasques d'investigació. Tanmateix, es van aconseguir diverses subvencions per excavar-los: l'*Oreopithecus* Foundation de Basilea, la Wenner Gren Foundation for Anthropological Research dels Estats Units d'Amèrica, la Boise Foundation de Londres i el Fomento para la Investigación España.

Curiosament, però, així com els aspectes de protecció del jaciment i econòmics estaven resolts, l'estudi científic que havien de realitzar Crusafont i Hürzeler no va passar d'unes notes preliminars i catàlegs de material (CRUSAFONT; HÜRZELER, 1961). El motiu pel qual el projecte no es portà a terme fou el descobriment, per part d'Hürzeler d'*Oreopithecus* en els dipòsits lignitífers de la Toscana, a Itàlia. El treball sobre aquest interessant primat va fer que Hürzeler deixés el projecte de Can Llobateres.

No és fins l'any 1981 quan, gràcies a una important subvenció de la CAICYT, es tornà a excavar a Can Llobateres. Els resultats foren molt positius: es van trobar deu noves peces de primats, encara que només fossin dents aïllades, en deu dies d'excavació, però Can Llobateres, restà abandonat. El descobriment de Venta Micena, a Granada, va desviar novament el focus d'interès del Centre.

Finalment, l'any 1986 es va produir un fet molt important: la casa Sandoz, propietària dels terrenys, els cedeix a la diputació de Barcelona perquè l'Institut de Paleontologia hi pugui desenvolupar adequadament les seves tasques d'excavació.

Fou però l'any 1990 quan S. Moyà Solà, del mateix Institut, reinicià les excavacions que s'han anat desenvolupant amb un èxit extraordinari fins aquest any.

La història de l'excavació del jaciment de Can Llobateres ha passat per moments molt diversos. Des del seu descobriment, fet per en Crusafont vers l'any 1926, fins als anys seixanta, quan Crusafont deixà d'excavar-lo amb certa periodicitat, el jaciment va anar proporcionant diverses mostres d'exemplars de primats del gènere *Dryopithecus*, que consistien exclusivament en dents aïllades i alguns fragments de mandíbula. La totalitat dels fòssils trobats provenien de l'indret anomenat Can Llobateres-1, que de fet correspon als nivells més baixos de la sèrie estratigràfica.

El canvi d'ubicació de l'àrea d'excavació als nivells més alts de la sèrie, al lloc anomenat CL1-2, ha permès descobrir el primer esquelet d'homínid miocènic conegut al món.

## L'EXCAVACIÓ

Els diferents fragments cranials de *Dryopithecus* van ser trobats l'any 1991. Una vegada restaurats i realitzats els pertinents motlles, van ser muntats, la qual cosa va permetre obtenir, per primera vegada, una reconstrucció molt completa de la seva morfologia facial. L'estudi d'aquest notable fòssil ha estat publicat recentment (MOYÀ SOLÀ & KÖHLER, 1993 i 1995), per això no insistirem aquí en els detalls. Simplement direm que l'estudi de l'únic os de l'oïda interna (petrosa) que es coneix d'un homínid del miocè de tot el món, permet identificar *Dryopithecus* com un membre de la clau dels antropoides vivents. En la morfologia facial, hi entrarem més endavant.

L'any 1992, problemes pressupostaris van obligar a reduir la durada i la intensitat de l'excavació. Per tant, només es va obrir una petita àrea d'excavació de 6 x 3 metres, just al costat d'on es va trobar, l'any anterior, la part distal de la tibia de *Dryopithecus*.

Amb la fortuna indubtablement de cara, es van localitzar noves i interessantíssimes restes de *Dryopithecus*, entre les quals hi ha els dos fèmurs quasi complets del mateix individu.

Aleshores era la primera vegada que es trobaven restes d'un mateix individu homínid miocènic. D'altra banda, el fet de trobar al mateix nivell restes d'un mateix individu ens ha donat el convenciment que ens trobem davant d'un cas únic, i que les possibilitats de trobar més material d'aquest individu eren, si no grans, com a mínim reals.

Aquesta campanya d'excavació va finalitzar d'aquesta manera, amb la intenció de continuar l'any següent l'excavació del mateix nivell a la recerca de noves restes del mateix esquelet de *Dryopithecus*.

L'any 1993 es va fer un detallat estudi geològic per intentar entendre els processos microestratigràfics i tectònics. Aquest treball previ fou motivat pel descobriment, al final de la campanya anterior, d'evidències del fet que un conjunt de fractures de poc salt distorsionaven la posició de les diferents capes. En altres paraules, si seguíem el nivell D de la cala B en direcció al nord, abruptament desapareixeria aquest nivell i, malgrat que litològicament no ho notaríem, estaríem en un nivell totalment diferent, on no trobaríem restes del que busquem.

Per aquest motiu, es va fer un estudi estratigràfic i tectònic de detall del jaciment, que va posar en evidència l'existència d'una gran fractura (Fig. 1) de direcció NE-SO amb un salt d'uns 2 metres cabussant-se al NO. Aquest fenomen feia que el nivell D d'on provenia l'anterior material de *Dryopithecus*, al flanc NO de la falla, el trobéssim 2 metres més avall. Tenint en compte això i el cabussament general de les capes, es va preparar al NO de la cala B una superfície d'excavació d'uns 70 metres quadrats i amb l'ajut de màquines excavadores es van anar rebaixant els 7 metres de capa estèril existent a sobre del nivell D. El procés va ser controlat permanentment per si apareixia fortuïtament algun indici a les capes considerades estèrils.

Aquest procés de rebaixament de terres es va parar 30 centímetres per sobre del

sostre del nivell D. A partir d'aquí el treball d'excavació es va fer de manera manual.

De fet, aquest procés de retrobar el nivell D en una zona afectada per fractures va ser difícil i llarg. Però els resultats van ser totalment positius, ja que vam poder localitzar la capa i procedir al treball d'excavació.

El següent pas consistia a excavar la superfície a fi d'intentar localitzar noves restes del mateix individu o, en tot cas, d'altra fauna acompanyant.

Durant les dues primeres setmanes d'excavació no es va trobar absolutament res, ni tan sols una sola estella. El nivell semblava absolutament estèril. Però quan ens varem acostar a la zona central de l'àrea d'excavació van aparèixer uns primers ossos fàcilment identificables com a falanges. Una vegada netejada l'extremitat proximal d'una d'elles, va ser evident que havíem trobat noves restes de *Dryopithecus*.

Es va excavar tot l'entorn i finalment es van recuperar 27 ossos diferents, estelles a part, d'un únic braç dret de *Dryopithecus*, a solament 7 metres d'on vam trobar els fèmurs en l'anterior excavació. Aquest fet i l'absència de peces duplicades ens permet acceptar clarament que es tracta de les restes del mateix individu.

L'estudi preliminar dels ossos ha posat de manifest la presència de marques de dents que indiquen que el cadàver d'aquest primate va esdevenir carronya per a algun carnívor. En el cas del sector d'excavació C, les estelles produïdes per l'acció dels carnívors sobre l'húmer, les hem trobades al voltant, i algunes han encaixat perfectament en els fragments majors.

## ESTUDI PALEONTOLÒGIC

### *Material cranial*

Gorilles i ximpanzés a Àfrica i orangutans a Àsia són els únics representants de la família *Hominidae* que també inclou l'home. Són molts els caràcters morfològics i immunològics que demostren la monofília d'aquesta família vivent. Aquest fet és, probablement, l'únic en el qual els antropòlegs estan d'acord, perquè quan s'intenta buscar les arrels fòssils d'aquest grup o, el que és el mateix, si cap de les formes fòssils conegudes pot ser considerada membre d'aquest grup actual, es desencadenen forts debats i discussions (moltes vegades trascendent l'estricta marc científic!).

Actualment, *Dryopithecus* està en el centre d'aquestes discussions. Descobert per Eduard Lartet i descrit per primera vegada el 1856, les primeres restes provenen de la localitat de Sant Gaudans, al sud de França. Des d'aquesta llunyana època, *Dryopithecus* ha ocupat els més diversos llocs dintre de l'arbre evolutiu dels homínides fòssils. La hipòtesi més clàssica el situava, juntament amb el gènere del miocè inferior africà *Proconsul*, dintre d'un grup que incloïa totes aquestes formes més o menys primitives dels homínides. A mesura que el material conegut anava augmentant i les idees sobre l'evolució de les formes actuals anava canviant, la posició de *Dryopithecus* a l'arbre genealògic dels grans antropoides vivents anava pu-



*Figura 3. Esquelet de Dryopithecus laietanus de Can Llobateres (Sabadell, Barcelona).*





*Figura 4. Detall de la mà del mateix esquelet de la figura 3.*

jant. Les hipòtesis immediatament posteriors, durant els anys setanta, van separar ja clarament *Dryopithecus* de *Proconsul*, i reconeixien un fet important: *Dryopithecus* mostra, poc o molt, característiques que només trobem en els grans antropoides vivents. Així, va ocupar una còmoda posició entre *Proconsul* i els grans antropoides vivents, però que era encara molt poc precisa.

Ha estat molt recentment, i a partir de les restes de Can Llobateres, que *Dryopithecus* ha estat elevat fins als cims més alts de l'arbre filogenètic dels homínides. Com molts altres homínides fòssils miocènics, ha estat també considerat una forma ancestral de les formes africanes actuals ximpanzé i goril·la, és a dir, formes properes a l'home.

Sense cap dubte, els desitjos de molts antropòlegs de trobar l'anella perduda, és a dir, la forma fòssil més propera a l'home o, en tot cas, més propera als antropoides africans, considerats el grup filogenèticament parlant més afí, han jugat molt males passades. Recordem el paradigma dels anys seixanta i setanta, quan *Ramapithecus*, una forma del miocè mitja i superior del Pakistan, era considerada un ancestre dels homínids bípedes africans. La hipòtesi va arribar a anar tan lluny que es va arribar a publicar que era bípede i construïa estris de pedra (vegeu un preciós llibre sobre aquesta qüestió de LEVIN, 1987). Avui dia *Ramapithecus* és considerat únicament la femella de *Sivapithecus*, una forma estretament emparentada amb l'orangutan asiàtic, i no amb l'home. Els desitjos personals no són ciència, però amb freqüència acaben publicats a les més prestigioses revistes científiques del món, amb un alt «citation index». Trobar l'ancestre de l'home ha estat una obsessió que, certament, en moltes ocasions ha impedit veure, com a mínim, solucions més probables a fòssils molt interessants per ells mateixos.

El nou exemplar cranial de Can Llobateres proporciona, gràcies al seu bon estat de conservació, un conjunt d'informació inèdita que obliga a plantejar-se de nou la qüestió de la posició filogenètica d'aquest gènere miocènic.

CLI-18000 (sigla de l'exemplar) conserva, com hem comentat abans, part de l'os temporal amb la petrosa (os de l'oïda) en bon estat de conservació. A la cara endocranial es pot observar perfectament l'obertura acústica interna (*meatus acusticus*) i, el que és més important des del punt de vista filogenètic, falta totalment la fossa subarcuada. La pèrdua d'aquesta fossa es relaciona amb la desaparició del paraflocul (*parafloculus*), una prolongació del cerebel dintre de la petrosa. Aquest caràcter té una especial transcendència filogenètica, ja que la seva absència és un caràcter derivat (modern) dels grans antropoides vivents que no presenta cap altre primat.

La presència d'aquest caràcter a *Dryopithecus* confirma, en la nostra opinió, les anteriors hipòtesis que relacionaven aquest gènere amb el grup actual compost per l'orangutan, el ximpanzé, el goril·la i l'home.

Arribats a aquest punt, tres són les possibles alternatives filogenètiques per a *Dryopithecus*:

1. O bé és l'ancestre comú a tots els grans antropoides vivents, per la qual cosa haurà de ser morfològicament plesiomòrfic (primitiu) a tots ells. En altres paraules,

no hauria de compartir cap caràcter derivat amb cap dels membres d'aquest grup.

O bé, si presenta caràcters derivats comuns amb algun representant dels dos grans grups d'antropoides:

2. O és ancestre del grup africà.
3. O és ancestre de l'orangutan actual.

L'anàlisi de la nova zona facial de *Dryopithecus* (Fig. 2) ha permès conèixer un important nombre de caràcters prèviament desconeguts i precisar la variabilitat d'altres. Com a resultat de l'anàlisi, val a dir que *Dryopithecus* és, en termes generals, una forma molt plesiomòrfica (primitiva) en relació a tots els membres de la família *Hominidae*. No presenta cap caràcter derivat amb els grans antropoides africans i tampoc no presenta la gran majoria de caràcters facials més evidents que presenta l'orangutan asiàtic i el seu germà miocènic *Sivapithecus*. Per tant, *Dryopithecus* és una forma essencialment primitiva en relació a tots els grans antropoides vivents.

Una anàlisi més detallada de l'anatomia cranial posa, però, de manifest diversos caràcters molt peculiars, en particular a la zona zigomàtica i frontal.

Dos aspectes del zigomàtic són particularment interessants. La seva robustesa en relació a la mida global del crani és molt notable; és, a més a més, un os molt pla i orientat anteriorment, caràcters que, dintre dels primats, trobem només en l'orangutan. En segon lloc, el zigomàtic de *Dryopithecus* té 3 *foramens* zigomàtics situats per sobre del nivell inferior de l'òrbita. Novament, només l'orangutan actual té aquests caràcters. Els altres antropoides coneguts tenen un zigomàtic ben diferent. És més petit i gracil, es troba orientat més lateralment i és notablement més convex, el nombre de *foramens* zigomàtics és menor i, a més a més, es troben situats a nivell o per sota del límit inferior de l'òrbita.

La zona frontal és particularment interessant ja que és una zona molt diagnòstica en els homínides a causa de les variades morfologies que s'hi troben. Tots els homínids primitius coneguts, com per exemple *Proconsul* i *Afropithecus*, així com altres més moderns, com *Otavipithecus*, o la majoria d'homínides vivents com *Pan* o *Gorilla*, presenten un sinus frontal que ocupa tota l'àrea frontal internasal i supra-orbital fins, més o menys, la meitat lateral de l'òrbita. El volum d'aquest sinus té un important component al·lomètric, és a dir, que depèn —segurament entre altres factors— del pes corporal. Novament, l'orangutan actual, *Sivapithecus*, *Lufengpithecus* i *Dryopithecus* mostren una morfologia diferent. Tant en la forma actual com en *Sivapithecus*, el sinus frontal és totalment absent, i a *Dryopithecus* és fortament reduït, ocupa únicament la zona interorbital, sense penetrar en l'escama frontal, per sobre i per darrere del nivell superior de l'òrbita.

La presència d'alguns caràcters derivats en comú entre l'orangutan, *Sivapithecus* i *Dryopithecus* permet proposar que *Dryopithecus* és un membre del mateix grup natural, els *Ponginae*. És evident que, encara que pocs, són precisament aquests caràcters derivats en comú els que ens donen informació filogenètica, ja que ens diuen que aquests tàxons comparteixen un avantpassat comú més proper que amb qualsevol altre homínide, i no els caràcters primitius. El fet que el nombre de caràcters derivats present a *Dryopithecus* sigui menor que a les altres formes

del grup, com *Sivapithecus*, és únicament evidència del primitivisme d'aquesta forma europea. De fet, podem considerar-la com la forma més primitiva del grup. L'anàlisi dels diferents caràcters cranials de tots els membres de la família *Pongidae* ens permet construir un cladograma en el qual *Dryopithecus* és la forma més primitiva, *Ouranopithecus* de Grècia i *Lufengpithecus* de Xina són intermedis i *Sivapithecus* és la forma fòssil més propera a l'actual orangutan.

La morfologia de la zona zigomàtica en l'orangutan actual està directament relacionada amb la presència en els mascles d'una «màscara» de teixit conjuntiu i adipós. Aquestes enormes galtes dels mascles, tenen una funció de *display* entre ells, per competir per les femelles. El suport ossi d'aquestes galtes són precisament els zigomàtics, per la qual cosa han esdevingut robustos, i orientats anteriorment. La multiplicació dels *foramens* zigomàtics obeeix al fet que hi passen els vasos sanguinis i les innervacions que nodreixen aquestes superestructures. La presència de morfologies semblants a *Dryopithecus* ens suggereix que devia tenir una morfologia externa semblant o propera a la de l'orangutan actual. Com a mínim no hi trobem cap altra explicació.

Amb posterioritat al descobriment del crani de *Dryopithecus* i de la seva publicació, les tasques d'excavació a Can Llobateres van proporcionar encara sorpreses més importants. Entre 1992 i 1994 es van trobar les restes postcranials de part de l'esquelet del mateix individu del qual havíem trobat el crani.

## L' ESQUELET DE DRYOPITHECUS

Aquest és l'esquelet millor conservat fins ara d'un homínid del miocè. És compost per unes 60 peces que ens donen informació sobre moltes de les parts que componien el seu cos: tòrax, columna vertebral, braços i cames. Aquest esquelet de *Dryopithecus* és l'únic en bon estat de conservació del miocè mitjà i superior, i omple el forat que hi havia entre els esquelets de *Proconsul*, d'uns 18 milions d'anys, i de «Lucy» (primer primat bípede conegut), d' uns 3,1 milions d'anys, tots dos a l'Àfrica.

Els homínides vivents, grup que inclou el goril·la i el ximpanzé a Àfrica, i els gibons i l'orangutan a Àsia, es caracteritzen per posicions erectes (amb el tronc vertical durant la locomoció), aquesta posició és habitual dins dels homínides moderns, mentre que, contràriament, és només esporàdica en els micos, que normalment tenen un tipus de locomoció quadrúpeda. La possibilitat de caminar d'una manera plenament bípeda és característica dels humans.

Aquestes diferències posicionals queden perfectament reflectides en l'esquelet locomotor. Així, en els primats hi ha dos patrons estructurals de l'esquelet ben diferenciats: un de tipus primitiu, en el qual el tòrax és estret, la columna vertebral llarga i flexible i els braços més curts que les cames. És característic dels primats que es mouen de forma quadrúpeda (posicions pronogrades), tant en els arbres com a terra (com, per exemple, en el cas dels macacos actuals). *Proconsul*, un homínide

del miocè inferior d'Àfrica, entra dins d'aquest model. L'altre patró, de tipus modern, és característic dels hominoides vivents. En aquests, el tòrax és ample, la columna vertebral més curta i rígida i els braços més llargs que les cames. És una estructura esquelètica construïda per grimpar verticalment als arbres i penjar-se de les branques. Aquest tipus de locomoció implica posicions verticals de la columna vertebral (posicions ortogrades) i en certa mesura pot ser considerada una preadaptació a la locomoció bípeda que caracteritza l'home. D'aquest tipus d'esquelet no es coneixien fins ara evidències fòssils anteriors a 3,4 milions d'anys.

El nou esquelet de *Dryopithecus* de Can Llobateres, molt complet, amb una edat d'uns 9,5 milions d'anys, és l'evidència més antiga d'un hominoide que ja ha desenvolupat alguns dels més importants canvis en el seu esquelet per tal d'adoptar les posicions erectes dels hominoides vivents. Diversos caràcters de les vèrtebres, tòrax, proporcions intermembrals, braços i mans suggereixen clarament que aquest primat fòssil posseïa les característiques bàsiques dels hominoides actuals.

En particular, diferents característiques del tronc de *Dryopithecus* suggereixen adaptacions a posicions ortogrades. Les vèrtebres lumbar són proporcionalment més curtes que les dels cercopitecoids i els proconsulids del miocè inferior d'Àfrica. Els processos transversals de les vèrtebres lumbar, s'originen dorsolateralment, directament des del pedicle, i no més avall des del cos vertebral. La posició més dorsal de l'articulació de les costelles a les vèrtebres dorsals suggereix una columna vertebral situada més ventralment, fet que va relacionat amb un tòrax més ample. La mida molt gran de la clavícula suggereix també que molt possiblement l'escàpula estaria situada més dorsalment, sobre el tòrax, la qual cosa també estaria d'acord amb la presència d'un tòrax ample. D'altra banda, les proporcions intermembrals són clarament d'un antropoide ortograd. L'índex intermembral (longitud húmer + radi: longitud fèmur + tíbia x 100) de *Dryopithecus* és de 114, la qual cosa ens demostra clarament que els braços són notablement més llargs que les cames, a la inversa del que succeeix en els cercopitecs. Comparant-lo amb l'índex d'altres formes, observem que és clarament superior al de *Pan troglodites* (103), *Pan paniscus* (104), però, en canvi, inferior al de l'orangutan actual (*Pongo pygmaeus*, 140). D'altra banda, té un índex intermembral molt proper al d'*Oreopithecus*, hominoide miocè, una forma endèmica insular de la Toscana italiana.

Tenint present que estem comparant formes de pesos corporals ben diferents i que, com diversos autors han suggerit, el pes té una influència directa en l'índex intermembral, es fa necessari tenir aquest fenomen ben present a l'hora d'interpretar correctament el significat funcional d'aquestes diferències. A la taula x es poden veure els diversos paràmetres que ens donen una idea de les proporcions dels membres d'aquests antropoides.

Diversos autors han mostrat com el goril·la i el ximpanzé tenen les proporcions postcranials que els corresponen pel seu pes corporal dintre d'un context funcional per tal de mantenir la capacitat de grimpar als arbres a mesura que el pes corporal augmenta. Si aquesta afirmació és correcta com sembla, les proporcions coporals de *Dryopithecus*, així com les d'*Oreopithecus*, tenen tendència a aproximar-se a les de

l'orangutan actual. L'única possible explicació a aquest fenomen és que els braços, més llargs que en els goril·les i ximpanzés, reflecteixen una més freqüent utilització del grimpat (*climbing*) i la suspensió que les formes africanes. Que sapiguem, únicament el *Pongo* mostra avui en dia aquesta tendència.

Així, doncs, l'esquelet de *Dryopithecus* mostra clares especialitzacions per a la suspensió que considerem homòlogues a les dels grans antropoides asiàtics. Altres característiques, en particular la gran mida de la mà, la gran llongitud de les primeres falanges, la situació tan distal de la inserció dels flexors dels dits, la forta compressió de les extremitats distals del fèmur, entre altres, ens suggereixen novament una alta capacitat de grimpar i de suspensió. Així i tot, les diferències amb l'orangutan actual són molt importants, però fan referència sobretot al fet que *Dryopithecus* no tenia una manera de grimpar i de fer suspensió tan acrobàtica, amb tantes possibilitats de moviments en diferents plans com ho fa l'orangutan actual. Possiblement *Dryopithecus* mantenia encara un determinat grau de quadrupèdisme als arbres que podríem considerar heretat dels avantpassats més primitius.

De fet, és molt interessant que, de manera independent al que havíem deduït de l'anatomia facial, el postcranial ens mostra també moltes similituds amb l'orangutan actual. Des del nostre punt de vista, aquesta informació ens reafirma en la nostra hipòtesi anterior de considerar *Dryopithecus* com un representant primitiu de *Pongo pygmaeus*.

La contribució d'aquesta troballa al coneixement de l'origen dels antropoides actuals i de l'home són doncs transcendents, però no acaben en la qüestió de les relacions filogenètiques de *Dryopithecus*. El que és tal vegada més important és que aquest esquelet proporciona un model a partir del qual podem reconstruir la morfologia de l'ancestre comú a tots els grans antropoides vivents, asiàtics o africans, dintre dels quals s'inclou, evidentment, l'home. Fins ara es coneix l'aspecte dels primers sers bípedes (*Australopithecus*) però poc se sap dels seus avantpassats directes no bípedes. No hi ha cap fòssil que ens digui alguna cosa concreta sobre la seva anatomia. Aquest fet ha permès l'especulació i s'han proposat diferents models. Avui dia, el més àmpliament admès, encara que no de manera unànime, és el model ximpanzé. Aquesta hipòtesi admet, doncs, que entre la vida als arbres i la bipèdia els avantpassats dels humans van passar per un estadi de quadrupèdia terrestre, moment en què es troba el ximpanzé actual.

La troballa de l'esquelet de *Dryopithecus* permetrà en el futur, després d'una anàlisi aprofundida, reconstruir com devia ser l'ancestre dels primers homínids bípedes *Australopithecus afarensis* (Lucy). En aquest context, la comparació de *Dryopithecus* amb el recentment descrit *Ardipithecus ramidus* d'Etiòpia, una forma encara més primitiva que Lucy, pot resultar decisiva per dilucidar aquesta qüestió de l'origen de la locomoció bípeda. Les anàlisis preliminars suggereixen que el ximpanzé pot no constituir un bon model del que seria aquest ancestre, sinó que aquest s'hauria de trobar en una forma més primitiva, no especialitzada per a la locomoció terrestre com el ximpanzé, sinó exclusivament per a la vida als arbres. En altres paraules, els homínids no haurien passat per un estadi de locomoció quadrúpeda

terrestre sinó, més aviat, hauria passat directament de la locomoció arbòria a la locomoció bípeda. Aquesta és una de les línies de recerca que desenvoluparem en el futur i que pot proporcionar dades fonamentals per comprendre l'origen dels primers éssers humans.

## BIBLIOGRAFIA

- AIELLO, L.; DEAN, C. (1990) *An introduction to Human Evolutionary Anatomy*. London: Academic Press.
- ALPAGUT, B.; ANDREWS P.; MARTIN, L. (1990) «New hominoid specimens from the Middle Miocene site at Pasalar», Turkey. *J. Hum. Evol.*, 19, 397-422.
- ANDREWS, P. (1971) *Ramapithecus wickeri* mandible from Fort Ternana, Kenya. *Nature*, 231 (5299), 192-194.
- ANDREWS, P. (1985) «Family group systematics and evolution among catarrhine primates». A: Delson, E. (ed.) *Ancestors: The Hard Evidence*. New York: Alan R. Liss.
- ANDREWS, P. (1987) «Aspects of hominoid phylogeny». A: *Molecules and Morphology in Evolution*, 2, 21-53.
- ANDREWS, P. (1992a) «Evolution and environment in the Hominoidea». A: *Nature*, 360, 641-646.
- ANDREWS, P. (1992b) «Reconstructing past environments». A: *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution* (5,5), 191-195.
- ANDREWS, P.; CRONIN, J. (1982) «The relationships of *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and the evolution of the orangutan». A: *Nature*, 297, 541-546.
- ANDREWS, P.; MARTIN, L. (1987) «Cladistic relationships of extant and fossil hominoids». A: *J. Hum. Evol.*, 16, 101-118.
- ANDREWS, P.; TEKKAYA, I. (1980) «A revision of the Turkish Miocene hominoid *Sivapithecus metai*». A: *Paleont.*, 23 (1), 85-95.
- ANDREWS, P.; TOBIEN, H. (1977) «New Miocene locality in Turkey with evidence on the origin of *Ramapithecus* and *Sivapithecus*». A: *Nature*, 268 (5622), 699-701.
- BEGUN, D.; MOYÀ SOLÀ, S.; KÖHLER, M. (1990) «New Miocene hominoid specimens from Can Llobateres (Vallès-Penedès, Spain) and their geological and paleoecological context». A: *J. Hum. Evol.*, 19, 255-268.
- BEGUN, D. R. (1991) «European Miocene catarrhine diversity». A: *J. Hum. Evol.*, 20, 521-526.
- BEGUN, D. R. (1992a) «Miocene fossil hominids and the chimp-human clade». A: *Science*, 257, 1929-1933.
- BEGUN, D. R. (1992b) «Phyletic diversity and locomotion in primitive European hominids». *Am. J. phys. Anthropol.*, 87 (3), 311-340.
- BEGUN, D. R.; KORDOS, L. (1993) «Revision of *Dryopithecus brancoi* SCHLOSSER, 1901, based on the fossil hominoid material from Rudabanya». A: *J. Hum. Evol.*, 25, 271-285.
- BENEFIT, B. R.; McCROSSIN, M. L. (1993) «Facial anatomy of *Victoriapithecus* and its relevance to the ancestral cranial morphology of old world monkeys and apes». A: *Am. J. phys. Anthropol.* 92, 329-370.
- BERNOR, R. L. (1992) «Earlier Miocene Eurasian Continental Climates and Eucatarrhine Biogeography». A: *Apes or Ancestors*, (33 p.) «American Museum of Natural History.
- CRUSAFONT, M. (1930) «Catàleg descriptiu dels minerals, roques i fòssils continguts en el Museu del Centre Excursionista de Sabadell». A: *Bull. Centr. Exc. Sabadell*, 46.
- CRUSAFONT, M. (1950) «La cuestión del llamado Meótico español». A: *Arrahona*, 1, 3-9.
- CRUSAFONT, M. (1958) «Nuevo hallazgo del pongido vallesiense *Hispanopithecus*». A: *Bol.*

- Inf. AEPV*, 9, 13-14.
- CRUSAFONT, M. (1965) «El desarrollo de los caninos en algunos dryopitécidos del vallesiense de Cataluña». A: *Not. y Com. Inst. Geol. y Min. España*, 80, 179-191.
- CRUSAFONT, M.; HÜRZELER, J. (1961) «Les pongidés fossiles d'Espagne (note préliminaire)». A: *C. R. Seances Acad. Sc. Paris*, 252, 1-3.
- CRUSAFONT, M.; HÜRZELER, J. (1969) «Catálogo comentado de los póngidos fósiles de España». A: *Act. Geol. Hisp.*, 4 (2).
- DAMBRICOURT-MELASSÉ, A. (1993) «Continuity and discontinuity during hominization». A: *Quater. Inter.*, 19, 85-100.
- de BONIS, L. (1992) «*Ouranopithecus macedoniensis* and Hominid Phylogeny». A: *Apes or Ancestors*, (15 p.) American Museum of Natural History.
- de BONIS, L.; KOUFOS, G. D. «Phyletic relationships and taxonomic assessment of *Ouranopithecus macedoniensis* (Primates, Mammalia)». A: *14th Congress, Strassbourg*. [En premsa.]
- de BONIS, L.; MELENTIS, J. (1985) «La place du genre *Ouranopithecus* dans l'évolution des hominidés». A: *Paléontologie Humaine*, 9 (serie II), 429-432.
- de BONIS, L.; BOUVRAIN, G.; GERAADS, D.; KOUFOS, G. (1990) «New hominid skull material from the late Miocene of Macedonia in Northern Greece». A: *Nature*, 345, 712-714.
- de BONIS, L.; KOUFOS, G. (1993) «The face and the mandible of *Ouranopithecus macedoniensis*: description of new specimens and comparisons». A: *J. Hum. Evol.*, 24, 469-491.
- DEAN, D.; DELSON, E. (1992) «Second gorilla or third chimp?». A: *Nature*, 359, 676.
- DESHAYES, M. J. (1991) «Reconsideration de la croissance craneo-facial au cours du développement et de l'évolution. Conséquences en orthopédie dento-maxilo-facial». A: *Rev. Orthop. Dento Facial*, 25, 353-365.
- GANNON, P. J.; EDEN, A. R.; LAITMAN, J. T. (1988) «The subarcuate fossa and cerebellum of extant primates: comparative study of a skull-brain interface». A: *Am. J. phys. Anthrop.*, 77, 143-164.
- GINGERICH, P. D. (1973) «Anatomy of the temporal bone in the Oligocene anthropoid *Apidium* and the origin of Anthropoidea». A: *Folia Primat.*, 19, 329-337.
- GROVES, C. P. (1986) «Systematics of the Great Apes». A: Swindler, D. R.; Erwin, J. (ed.) *Comparative Primate Biology*. Nova York: Alan R. Liss, p. 187-217.
- GROVES, C. P.; PATTERSON, J. D. (1991) «Testing hominoid phylogeny with the PHYLIP programs». A: *J. Hum. Evol.*, 20, 167-183.
- HARRISON, T. (1985) «African oreopithecids and the origin of the family». A: *Am. J. phys. Anthropol.*, 66 (2), 180.
- HARRISON, T. (1986a) «New fossil anthropoids from the middle Miocene of East Africa and their bearing on the origin of the Oreopithecidae». A: *Am. J. phys. Anthropol.*, 71, 265-284.
- HARRISON, T. (1986b) «The phylogenetic relationships of the Oreopithecidae». A: *Am. J. phys. Anthropol.*, 62 (2), 212.
- HARRISON, T. (1986c) «A reassessment of the phylogenetic relationships of *Oreopithecus bambolii* Gervais». A: *J. Hum. Evol.*, 15, 541-583.
- HARRISON, T. (1987) «The phylogenetic relationships the early catarrhine primates: a review of the current evidence». A: *J. Hum. Evol.*, 16, 41-80.
- HARRISON, T. (1991a) «The Implications of *Oreopithecus bambolii* for the Origins of Bipedalism». A: *Origines de la Bipedie chez les Hominidés*, Paris: Editions du CNRS, p. 235-244.
- HARRISON, T. (1991b) «Some observations on the Miocene hominoids from Spain». A: *J. Hum. Evol.*, 20, 515-520.
- HÜRZELER, J. (1958) «*Oreopithecus bambolii* Gervais». A: *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 69(1), 1-48.
- KAY, R. F.; SIMONS, E. L. (1983) «A reassessment of the relationship between later Miocene and subsequent Hominoidea». A: Corruccini, R. S. (ed.); Ciochon, R. L. *New Inter-*



- pretations of Ape and Human Ancestry*. Nova York: Plenum Press, p. 577-624.
- KORDOS, L. (1987) «Description and reconstruction of the skull of *Rudapithecus hungaricus* Kretzoi (Mammalia)». A: «*Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung.*, 79, 77-88.
- KORDOS, L. (1988a) «Comparison of early primate skulls from Rudabanya and China». A: *Anthrop. Hung.*, 20, 9-22.
- KORDOS, L. (1988b) «*Rudapithecus* Kopponyalelet a Rudabányai Alsó-Pannóniaiból». A: *M. All. Földtani Intézet Evi Jelentése*, 137-154.
- KORDOS, L. (1991) «Le *Rudapithecus hungaricus* de Rudabanya (Hongrie)». A: *Anthropologie, Paris*, 95 (2/3), 343-362.
- KORDOS, L.; BEGUN, D. (1994) «Cranial remains of *Dryopithecus brancoi* from Rudabanya, Hungary». A: *AAPA Abstracts, Suppl.* 18, 124-125.
- KRETZOI, M. (1975) «New ramapithecines and *Pliopithecus* from the Lower Pliocene of Rudabanya in North-eastern Hungary». A: *Nature*, 257, 579-581.
- Le GROS CLARK, W. E.; LEAKEY, R. (1951) *The Miocene Hominoidea of East Africa*. Londres: British Museum (Nat.Hist.), p. 1-117.
- LEAKEY, M. (1992) «Current status of *Afropithecus*». A: *Apes or Ancestors* (p. 5-6) «American Museum of Natural History.
- LEAKEY, M. G.; LEAKEY, R. E.; RICHTSMEIER, J. T.; SIMONS, E. L.; WALKER, A. C. (1991) «Similarities in *Aegytopithecus* and *Afropithecus* facial morphology». A: *Folia Primatol.*, 56, 65-85.
- LEAKEY, R. E.; LEAKEY, M. G. (1986) «A new Miocene hominoid from Kenya». A: *Nature*, 324, 143-148.
- LEAKEY, R. E.; LEAKEY, M. G. (1986b) «A second new Miocene hominoid from Kenya». A: *Nature*, 324, 146-148.
- LEAKEY, R. E.; LEAKEY, M. G.; WALKER, A. C. (1988a) «Morphology of *Afropithecus turkanensis* from Kenya». *Am. J. phys. Anthrop.*, 76, 289-307.
- LEAKEY, R. E.; LEAKEY, M. G.; WALKER, A. C. (1988b) «Morphology of *Turkanapithecus kalakolensis* from Kenya». A: *Am. J. phys. Anthrop.*, 76, 277-288.
- LEWIN, R. (1987) *Bones of contention. Controversies in the search for human origins*. Nueva York: Simons and Schuster.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. (1992) *Mac Clade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Version 3.0*. Sunderland Massachusetts: Sinauer Associates.
- MARTIN, L. (1992) «Anatolian Mid-Miocene Hominoids». A: *Apes or Ancestors* (21 p.) «American Museum of Natural History.
- MARTIN, L.; ANDREWS, P. (1993) «Renaissance of Europe's ape». A: *Nature*, 365 (6446), 494.
- MCCOLLUM, M. A.; Grine, F. E.; Ward, S. C.; Kimbel, W. H. (1993) «Subnasal morphological variation in extant hominoids and fossil hominids». A: *J. Hum. Evol.*, 24, 87-111.
- MEIN, P. (1986) «Chronological Successions of Hominoids in The European Neogene». A: ELSE, J. G.; LEE, Ph. C. (ed.) *Primate Evolution* «Cambridge University Press, p. 59-70.
- MOYÀ SOLÀ, S.; KÖHLER, M. (1993) «Recent discoveries of *Dryopithecus* shed new light on evolution of great apes». A: *Nature*, 365 (6446), 543-545.
- MOYÀ SOLÀ, S.; KÖHLER, M. (1996) «A new skeleton of *Dryopithecus* and the origin of Great Ape locomotion». A: *Nature*, 379:379-159.
- MOYÀ SOLÀ, S.; PONS MOYÀ J. P.; KÖHLER, M. (1990) «Primates catarrinos del Neógeno de la península Ibérica». A: *Paleont. i Evol.*, 23, 41-45.
- NAPIER, J. R.; DAVIS, P. R. (1959) *The fore-limb skeleton and associated remains of Proconsul africanus*. Londres: British Museum Natural History. 16:1-69.
- PICKFORD, M. (1986) «Hominoids from the Miocene of East Africa and the phyletic position of *Kenyapithecus*». A: *Z. Morph. Anthrop.*, 76 (2), 117-130.

- PILBEAM, D. (1967) «Tertiary pongidae of East Africa: Evolutionary relationships and taxonomy». A: *Peabody Museum bulletin*, 31, 1-185.
- PILBEAM, D. (1982) «New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan». A: *Nature*, 295(5846), 232-234.
- PILBEAM, D. (1992) «Current Status of *Sivapithecus*». A: *Apes or Ancestors* (25 p.) American Museum of Natural History.
- PILBEAM, D. (1994) «Comments on the last decades of research on Miocene hominoids and hominid origins». A: *Toronto symposium*. [En premsa.]
- PILBEAM, D.; ROSE, M. D.; BARRY, J. C.; IBRAHIM SHAH, S. M. (1990) «New *Sivapithecus* humeri from Pakistan and the relationship of *Sivapithecus* and *Pongo*». A: *Nature*, 348, 237-238.
- ROSE, M. (1993) «The forelimb of Miocene Hominoids». A: *AAPA Abstracts, Suppl.* 16.
- ROSE, M. D. (1983) «Miocene Hominoid Postcranial Morphology: Monkey-like, Ape-like, Neither, or Both?». A: *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, 15, 405-417.
- ROSE, M. D. (1988) «Another look at the anthropoid elbow». A: *J. Hum. Evol.*, 17, 193-224.
- ROSE, M. D. (1992a) «Miocene Hominoid Hindlimb Functional Morphology». A: *Apes or Ancestors* (29 p.) «American Museum of Natural History.
- ROSE, M. D. (1992b) «Quadrupedalism in Miocene hominoids». A: *Am. J. phys. Anthrop., Suppl.* 14, 141.
- RUKANG, W.; QINGHUA, X.; QINGWU, L. (1985) «Morphological features of *Ramapithecus* and *Sivapithecus* and their phylogenetic relationships. Morphology and comparison of the teeth». A: *Acta Anthropologica Sinica*, 4 (3), 197-204.
- RUKANG, W.; QINGHUA, X.; QINGWU, L. (1986) «Relationship between *Lufengpithecus*, *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and their phylogenetic position». *Acta Anthr. Sin.*, 5 (1), 1-30.
- SABAN, R. (1963) «Contribution a l'étude de l'os temporal des primates». A: *Mem. Mus. Nat. d'Hist. Nat., Nuv. Ser., Sér. A, Zoologie*, 29, 1-378.
- SCHULTZ, A. H. (1973) «The Skeleton of the Hylobatidae and Other Observations on Their Morphology». A: *Gibbon and Siamang* Basel: Karger, p. 1-54.
- SCHWARTZ, J. H. (1990) «*Lufengpithecus* and its potential relationship to an orangutan clade». A: *Jour. Human Evol.*, 19, 591-605.
- SHEA, B. T. (1985) «On aspects of skull form in African apes and orang-utans, with implications for hominoid evolution». *Am. J. phys. Anthrop.*, 68, 329-342.
- SHEA, B. T. (1988) «Phylogeny and Skull Form in the Hominoid Primates». A: Schwartz, J. H. (ed.) *Orang-Utan biology*. «Oxford: Oxford University Press, p. 233-245.
- STRAUS, W. L. (1960) «The subarcuate fossa in primates». A: *Anat. Rec.*, 138, 93-103.
- SZALAY, F. S.; DELSON, E. (1979) «*Evolutionary history of the primates*. Londres: Academic Press.
- THOMAS, H. (1985) «The Early and Middle Miocene Land Connection of the Afro-Arabian Plate and Asia: A Major Event for Hominoid Dispersal?». A: Delson, E. (ed.) *Ancestors: The Hard Evidence* Nova York: Alan R. Liss Inc., p. 42-50.
- VILLALTA, J. F.; CRUSAFONT, M. (1944) «Dos nuevos antropomorfos del Mioceno español y su situación dentro de la moderna sistemática de los símios. (Vertebrados del Vallès-Penedès. V. Simiidae). A: «*Not. y Com. Inst. Geol y Min. Esp.*», 13, 3-51.
- WALKER, A.; FALK, D.; SMITH, R.; PICKFORD, M. (1983) «The skull of *Proconsul africanus*: reconstruction and cranial capacity». *Nature*, 305 (5934), 525-527.
- WALKER, A.; TEAFORD, M. (1989) «*Hunt for Proconsul*». A: *Scient. Am.*, 260.
- WARD, C. V. (1993a) «Function and phylogeny in hominoid trunk and hindlimb evolution». A: *AAPAA, supp.* 16, 204.
- WARD, S. C. (1993b) «Cranial and postcranial anatomy of *Sivapithecus*: affinities with *Pongo* reconsidered». A: *AAPAA, supp.* 16, 204.

- WARD, S. C.; KIMBEL, W. H. (1983) «Subnasal alveolar morphology and the systematic position of *Sivapithecus*». A: *Am. J. phys. Anthrop.*, 61, 157-171.
- WARD, S. C.; PILBEAM, D. R. (1983) «Maxillofacial Morphology of Miocene Hominoids from Africa and Indo-Pakistan». A: R. L. C. a. Currecini, R. S. (ed.), *New interpretation of ape and human ancestry*. Nova York: Plenum, p. 211-238.
- WOODWARD, S. (1914) «On the lower jaw of an anthropoid ape (*Dryopithecus*) from the upper Miocene of Lerida (Spain)». A: *Quart. J. Geol. Soc.*, 70, 316-320.
- ZAPFE, H. (1952) «Die Pliopithecus-Funde aus der Spaltenfüllung von Neudorf an der Marsch (CSSR)». A: *Sonderabdruck Verh. Geol.*, 1-5.