

# EL REGISTRE FÒSSIL DE LA INTEL·LIGÈNCIA DELS PRIMATS

Dels primers primats als orígens humans

David R. Begun

Els animals recullen i processen la informació necessària per a sobreviure i reproduir-se. El mitjà que utilitzen per a assimilar-la és la intel·ligència, que alhora va en funció del cervell, la seua morfologia, mida, organització i citoarquitectura. Mentre que l'organització interna i la interconnectivitat cel·lular dels cervells dels animals fossilitzats són invisibles per a la paleontologia, la mida i la morfologia superficial del seu cervell de vegades sí que es conserva, normalment només parcialment, com a motlle endocranial (el motlle natural o artificial de l'interior de la cavitat cranial). L'estudi de l'evolució de la intel·ligència als primats, tal com s'interpreta a partir del registre fòssil de motlles endocranials, se centra principalment en els llinatges que ens poden donar una informació més directa sobre els esdeveniments evolutius que van conduir a l'origen de la intel·ligència humana.

Paraules clau: **evolució dels primats, paleoneurologia, paleoantropologia, hominoïdeus, cognició.**

Des del seu establiment, l'ordre Primates s'ha considerat especialment intel·ligent en comparació amb altres animals. Avui reconeixem capacitats cognitives similars a les dels primats en altres animals, però és innegable que els primats prioritzen la cognició i la flexibilitat conductual davant de comportaments determinats genèticament.

## ■ ORÍGENS DELS EUPRIMATS

Els Plesiadapiformes (de fa 65 a 37 milions d'anys) són el taxó fòssil més antic atribuït a l'ordre Primates, tot i que els seus membres no tenen la majoria dels atributs que defineixen els Euprimates, primats d'aspecte modern (Bloch et al., 2007). Alguns han suggerit que els Plesiadapiformes estan més estretament relacionats amb els Dermoptera (lèmurs voladors) (Beard, 1990; Kay et al., 1990), però el consens actual

és que es tracta de primats primitius. Aquest grup increïblement divers va persistir més de 25 milions d'anys i es va estendre des d'Amèrica del Nord fins a Àsia i Europa. Els Plesiadapiformes van evolucionar a partir de mamífers arboris i les seues extremitats del darrere són prènsils com les dels primats, però les seues dents s'assemblen a les dels primers mamífers i dels insectívors actuals, amb puntes i vores esmolades per a perforar i partir els exoesquelets dels insectes (Silcox et al., 2015). Tot i que tenien dents similars, aquestes eren una mica més amples i amb puntes més arrodonides, cosa que pot indicar que, a més d'insectes, la seua

dieta incloïa fruita i altres productes vegetals (la saba, per exemple). És una diferència subtil, però és possible que canalitzara els primats cap a una dieta i una forma de vida més diverses i adaptables.

**«És innegable que els primats prioritzen la cognició i la flexibilitat conductual davant de comportaments determinats genèticament»**

### COM CITAR AQUEST ARTICLE:

Begun, D. R. (2023). El registre fòssil de la intel·ligència dels primats: Dels primers primats als orígens humans. *Metode Science Studies Journal*. <https://doi.org/10.7203/metode.14.25418>

## Primats

Plesiadapiformes	
Euprimates	Strepsirrhini (lèmurs, loris, gàlags)
	Haplorrhini (antropoides i tarsers)
	Catarrhini (micos del vell món, simis i humans)
	Platyrrhini (micos del nou món)

Taxonomia dels primats. Resum simplificat de la sistemàtica dels primats.

FONT: Elaboració pròpia

El primer fòssil descrit d'un euprimat (d'ara endavant, primats), *Adapis parisiensis*, no es va reconèixer al principi com a primat, sinó com a artiodàctil (ungulats de dits parells com les vaques, les ovelles o els antílops). Els adàpids, la família a la qual pertanyia *Adapis*, tenien extremitats flexibles i destres, i mans i peus prènsils amb ungles i coixinets grans, en lloc d'urpes. Aquests primats d'aspecte modern van aparèixer a l'Eocè (fa 56–33,9 milions d'anys) (Godinot, 2015). Al principi, quan es van reconèixer els fòssils de primats com a tals, es va observar que, igual que els primats moderns, solien tenir cervells relativament grans, musells petits i ulls grans i convergents. Aquests trets suggereixen una menor dependència de l'olfacte i més dependència de la visió en comparació amb altres mamífers, així com una major capacitat cognitiva.

Per a intentar explicar l'èmfasi tàctil i visual dels sistemes sensorials dels primats, les teories s'han centrat en la dieta i l'ecologia (Cartmill, 1992; Sussman, 1991). Igual que els primats moderns, els primitius passaven la major part del temps als arbres. Un hàbitat arbori planteja molts reptes: la tridimensionalitat, la importància d'evitar caigudes en saltar i moure's amb velocitat entre les branques i la capacitat de caçar o recol·lectar aliments a les branques més inestables. La caça, en particular la capacitat d'atrapar insectes utilitzant la visió tridimensional, és possible gràcies a la superposició dels camps visuals. Els primers primats van evolucionar en un context d'abundància d'angiospermes (plantes amb flors), que no només produeixen fruits a les branques, sinó que també atrauen els insectes. Els primers primats també eren nocturns –ho sabem per la gran mida de les òrbites oculars–, cosa que planteja fins i tot més reptes per a caçar i moure's entre les branques (Wu et al., 2022).

Aquests primats ja donaven mostres potencials d'una intel·ligència augmentada en la mida i morfologia del cervell. En comparació amb els mamífers contemporanis, els cervells dels primers primats eren més grans en termes absoluts i tenien lòbuls olfactius més petits, en

relació amb la mida total del cervell (Radinsky, 1979). En general, la mida del cervell es considera un indicador indirecte d'intel·ligència, encara que un d'imperfecte (Gibson et al., 2001; Street et al., 2017). La consecució de graus més moderns de primats –d'estrepsirrhins a haplorrhins, d'antropoides basals a hominoïdeus, d'hominoïdeus basals a simis moderns, de simis a humans– sol estar acompanyada d'una reorganització de regions cerebrals, que també es produeix quan es desenvolupen nivells més grans d'intel·ligència (Gibson et al., 2001; Radinsky, 1979; Street et al., 2017).

Entre els primats primitius amb encèfals ben conservats hi ha els adàpids i els omomíids, que s'assemblen als lèmurs i loris actuals, i els tarsiformes primitius, avantpassats dels tarsers actuals. Els cranis més antics tenien cervells més petits que els dels prosimis actuals (en relació amb la mida corporal), però, cap al final del

seu rang geològic, els primers primats havien assolit una mida cerebral similar a la dels més petits d'entre els prosimis actuals (Godinot, 2015). L'augment de la mida del cervell al llarg del temps és comú en els llinatges dels mamífers i es pot explicar pel que es coneix com a *carrera armamentista*, en què la selecció millora la intel·ligència dels depredadors per a acaçar les preses i la de les preses per a detectar millor la presència dels depredadors (Ward et al., 2004). La mida del cervell comença a augmentar de manera més clara amb l'evolució dels primats antropoides (micos, simis i humans). Això va acompanyat d'un canvi cap a l'activitat diürna i l'aparició de grups socials (Godinot, 2015). L'activitat diürna es dedueix de la mida de les òrbites (més petites que a les espècies nocturnes), mentre que la sociabilitat es dedueix del dimorfisme corporal i de la mida dels canins. No obstant això, per molt important que la intel·ligència social pugui ser per als antropoides actuals, especialment per als catarrhins (micos del vell món, simis i humans), la complexitat social no sembla ser un predictor tan fiable de la mida del cervell com la dieta i la socioecologia (López-Aguirre et al., 2022).

**«La mida del cervell comença a augmentar de manera més clara amb l'evolució dels primats antropoides (micos, simis i humans)»**

Època	Ma	Tàxons originats
Paleocè	65–56	Plesiadapiformes
Eocè	56–34	Strepsirrhini, Adapidae, Omomyidae, Tarsiidae, Anthroipoidea
Oligocè	34–23	Parapithecidae, Proploipithecidae ( <i>Aegyptopithecus</i> ), hominoides basals ( <i>Afropithecus</i> , <i>Ekembo</i> ), Cercopithecoidea
Miocè	23–5,5	Hominidae, Homininae, Hominini, Ponginae, Cercopithecinae, Colobinae
Pliocè	5,5–2,5	<i>Ardipithecus</i> , <i>Australopithecus</i>
Plistocè	2,5–0,01	<i>Homo</i> , <i>Paranthropus</i>

Cronologia de l'evolució dels primats. Èpoques del Cenozoic amb les seues edats i els tàxons de primats originats a cadascuna. Ma és l'abreviatura de *Mega-annum*, o milions d'anys.

FONT: Elaboració pròpia



El crani d'*Ekembo* (en la imatge) presenta una mida cerebral mitjana dins del rang dels micos i gibons actuals. En general, s'assembla a un mico en la seua adaptació global, amb atributs simiescs subtils però inequívocs. Probablement, era almenys tan intel·ligent com els micos del vell món actuals i tenia una flexibilitat similar en la recerca d'aliment, el desplaçament i els comportaments socials.

**«El nostre coneixement de l'evolució dels simis comença realment amb *Ekembo*, un hominoïdeu primitiu trobat a diverses localitats de Kenya»**

## ■ ANTROPOIDES

Els antropoides, un subordre de primats, comprenen els micos del vell i el nou món, els simis, els humans i els seus parents fòssils. La majoria dels estrepsirrhins fòssils ja s'havien extingit quan els antropoides començaven a ser comuns en el registre fòssil (els primers antropoides són molt poc comuns abans de fa uns 40 milions d'anys). Les millors mostres d'antropoides primitius provenen dels jaciments del Faium, a Egipte. Es coneixen diversos gèneres d'antropoides primitius amb cranis relativament ben conservats (Godinot, 2015).

Els antropoides del Faium inclouen una sèrie d'haplòrrins i catarrins primitius (Godinot, 2015). Eren arboris, alguns principalment frugívors i altres més insectívors. Sembla que la majoria eren diürns i presentaven dimorfisme sexual en la grandària corporal i als canins, cosa que suggereix una complexitat social similar a la dels antropoides actuals. En general, són més grans que la majoria dels prosimis de l'Eocè. Disposen de motlles endocranials dels antropoides primitius *Proteopithecus* i *Parapithecus* i dels catarrins primitius *Catopithecus* i *Aegyptopithecus* (Godinot, 2015). Els tàxons més primitius tenen cervells petits i lòbuls olfactors grans, mentre que *Aegyptopithecus*, més jove i amb una morfologia cranial més moderna, té lòbuls olfactors reduïts i un cervell comparable als més petits que podem trobar en els prosimis moderns. En resum, els primers antropoides conserven el patró primat (antic i actual) d'arborisme i dieta frugívora, i mostren un canvi cap a un comportament més diürn i social, amb canvis subtils en la mida i la morfologia cerebral que poden suggerir alguns increments en intel·ligència.

## ■ HOMINOÏDEUS

La superfamília Hominoidea, part dels Anthroipoidea, inclou simis, humans i els seus parents fòssils. Encara que no és l'hominoïdeu més antic, el nostre coneixement de l'evolució dels simis comença realment amb *Ekembo*, un hominoïdeu primitiu trobat a diverses loca-

Subèpoques	Tàxons	Distribució	Característiques
Miocè primerenc (23–16 Ma)	<i>Ekembo</i> <i>Afropithecus</i> <i>Proconsul</i>	Kenya Kenya Kenya, Uganda	Esquelet similar al dels micos (extremitats de la mateixa mida, columna vertebral horitzontal, part inferior de l'esquena llarga, tòrax estret), còccix (sense cua externa), dentadura general de frugívor, cervell de la mida del d'un babuí.
Miocè mitjà (16–11,6 Ma)	<i>Griphopithecus</i> <i>Nacholapithecus</i> <i>Kenyapithecus</i> <i>Equatorius</i> <i>Pierolapithecus</i> <i>Dryopithecus</i>	Europa central, Turquia Kenya Kenya, Turquia Kenya Espanya Espanya, França, Àustria	Evoluciona des de fases més semblants a <i>Ekembo</i> a fases primerenques de bipedestació / suspensió; esmalt dental gruixut i mandíbules robustes (s'alimenten d'objectes durs) als tàxons més antics; esmalt i mandíbules més fines (frugívoria de fruits tous) en els dos darrers; no hi ha proves directes de la mida del cervell, però sí d'una història vital perllongada.
Miocè tardà europeu (11,6–5,3 Ma)	<i>Danuvius</i> <i>Hispanopithecus</i> <i>Rudapithecus</i> <i>Ouranopithecus</i> <i>Graecopithecus</i>	Alemanya Espanya Hongria Grècia Grècia, Bulgària	Simis amb comportament de suspensió, bípedes amb estructura corporal de simi modern, terrestres en tàxons balcànics, mandíbules i dents més fines (frugívoria tova) a Europa, mandíbules i dents robustes (objectes durs) i reducció canina en tàxons balcànics; història vital prolongada i cervells de la mida de <i>Pan</i> ( <i>Rudapithecus</i> ).
Miocè tardà africà (11,6–5,3 Ma)	<i>Sahelanthropus</i> <i>Orrorin</i> <i>Ardipithecus</i>	Txad Kenya Etiòpia	Bípedes, terrestres, reducció canina, varietat en la robustesa de les mandíbules, cervells de la mida de <i>Pan</i> .

Cronologia de la radiació dels simis al Miocè i atributs associats a la seua diversitat i evolució. Els tàxons s'enumeren per ordre cronològic dins de cada subèpoca. La taula omet molts tàxons no tractats en el text, en particular els grans simis asiàtics, els cranis dels quals no es coneixen bé. Els atributs exclusius dels grans simis i els humans, incloent-hi els relacionats amb la locomoció i el cervell, van evolucionar al Miocè.

FONT: Elaboració pròpia

litats de Kenya, l'edat del qual oscil·la entre 19 i 17 milions d'anys (McNulty et al., 2015). *Ekembo* és el primer catarrí completament modern. Es coneixen la majoria dels ossos del seu esquelet, que revelen una estructura corporal molt semblant a la dels micos actuals, amb una excepció important: un còccix en lloc de cua. L'absència de cua és un caràcter derivat que es considera un segell distintiu dels Hominoidea, i possiblement els va obligar a desenvolupar una major destresa manual per a compensar l'absència de la cua com a mecanisme d'equilibri als arbres. El crani d'*Ekembo* presenta una mida cerebral mitjana dins del rang dels micos i gibons actuals (Begun i Kordos, 2004). En general, *Ekembo* s'assembla a un mico en la seua adaptació global, amb atributs simiescs subtils però inequívocs. Probablement, era almenys tan intel·ligent com els micos del vell món

**«La varietat de la dieta va ser probablement la clau de l'èxit dels primers homínids que es van dispersar per Euràsia»**



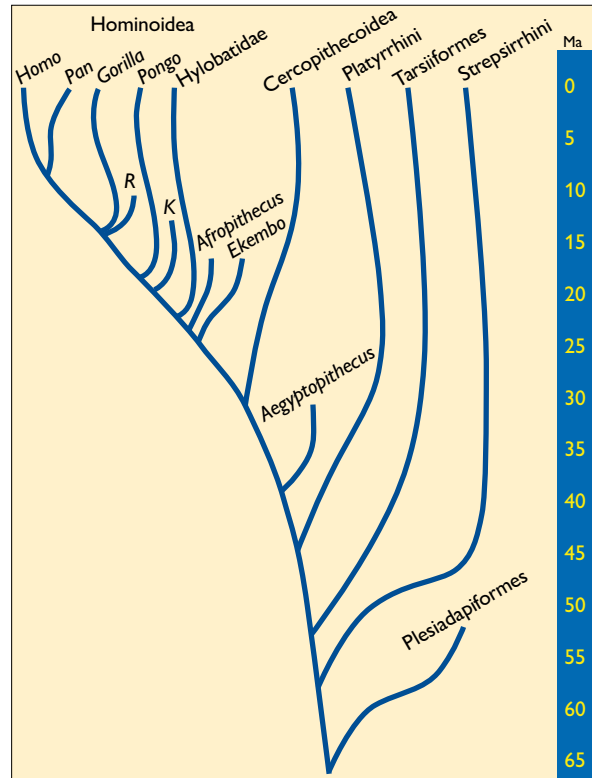
David R. Begun

Des del punt de vista craniodental, *Afropithecus* (en la imatge) es distingeix per tenir un gran rostre, associat a grans músculs mastegadors que evidencien mandíbules i dents poderoses desenvolupades per a triturar i moldre.

actuals i tenia una flexibilitat similar en la recerca d'aliment, el desplaçament i els comportaments socials.

*Afropithecus* se solapa temporalment amb la darrera etapa d'*Ekembo* (Leakey i Walker, 1997). Postcranialment, ambdues espècies són indistingibles. Des del punt de vista craniodental, *Afropithecus* es distingeix per tenir un gran rostre, associat a grans músculs mastegadors que evidencien mandíbules i dents poderoses desenvolupades per a triturar i moldre. *Afropithecus* també té especialitzacions en les dents frontals que probablement li permetien esquinçar qualsevol coberta protectora. És probable que *Afropithecus* poguera explotar una major varietat de recursos que *Ekembo*, cosa que podria haver permès als seus descendents dispersar-se cap al nord, a Aràbia Saudita i després a Europa (Begun, 2015a; 2015b). Va ser a Euràsia on van evolucionar els homínids moderns (grans simis i humans).

Els hominoïdeus europeus més antics són homínids (orangutans, ximpanzés, bonobos, gorilles, humans i els seus parents fòssils), amb dents gruixudes i esmaltades d'aspecte modern, àmplies i planes. Igual que *Afropithecus*, els simis europeus com *Griphopithecus* tenien dietes àmplies i podien explotar recursos que anaven des de fruits tous fins a aliments més compli-



Filogenia simplificada dels primats, amb una atenció especial als Hominoidea.

R = *Rudapithecus*, K = *Kenyapithecus*

FONT: Elaboració pròpia

cats amb cobertes exteriors, com closques o pell dura, així com aliments subterranis com ara arrels. La varietat de la dieta va ser probablement la clau de l'èxit dels primers homínids que es van dispersar per Euràsia. Aquesta dieta era possible gràcies a les adaptacions masticatòries, i potser va anar acompanyada de canvis en la cognició relacionats amb la flexibilitat ecològica i dietètica. Un cop a Euràsia, els homínids del Miocè mitjà es van dispersar àmpliament, ocupant la regió compresa entre l'Europa central i l'equador. Sorgeixen múltiples tàxons amb diverses adaptacions, però a tots els uneixen/tots comparteixen atributs millorats per al processament d'aliments. Els simis del Miocè mitjà que coneixem mostren adaptacions indicatives d'un canvi cap a un comportament postural amb més importància de les extremitats anteriors, però sense assolir encara la suspensió ni la bipedestació (vegeu més endavant) (Nakatsukasa i Kunimatsu, 2009). És possible que feren més activitats d'escalada vertical i elevació, però no se suspendien de les branques com els hominoïdeus no humans actuals. No es coneixen cranis de simis del Miocè mitjà, però a finals del Miocè sí que hi ha proves d'una mida del cervell i una biologia del desenvolupament semblants a les dels grans simis moderns.

Fa uns 12,5 milions d'anys van aparèixer a Europa simis més moderns. El més conegut és *Pierolapithecus*, trobat en un jaciment d'11,9 milions d'anys d'antiguitat a prop de Barcelona (Alba, 2012). *Pierolapithecus* era bípede i tenia una columna vertebral més vertical, com els simis actuals –a diferència de les columnes més horitzontals dels micos i de la majoria dels simis del Miocè primerenc i mitjà– (Moyà-Solà et al., 2004). Les seues mans eren grans, amb dits llargs i corbats, cosa que suggereix cert grau de suspensió. *Pierolapithecus* i altres simis del Miocè mitjà tardà europeu tenien dents molt semblants a les dels ximpanzés actuals i probablement seguien una dieta similar, rica en fruits blans/tous, però amb la varietat suficient per a trampejar els períodes d'escassetat explotant altres recursos. Al final del Miocè mitjà apareixen altres simis d'aspecte modern, el més famós dels quals és *Danuvius*, del començament del Miocè tardà (Böhme et al., 2019). *Danuvius* s'assembla als simis del final del Miocè mitjà, com *Pierolapithecus*, en la morfologia dental. Igual que aquest, era bípede, i tenim proves de les seues poderoses mans prènsils. Les extremitats posteriors de *Danuvius* indiquen que era bípede als arbres i tenia forts peus prènsils. La bipedestació de *Danuvius* podria ser precursora de la humana (Böhme et al., 2019).

Sabem poc sobre el cervell d'aquests simis. Coneixem els simis del Miocè tardà europeu, com ara *Rudapithecus* a Hongria i *Hispanopithecus* a Espanya, a partir d'esquelets parcials que revelen una estructura corporal moderna, bípeda i totalment suspensora. També es coneixen tres cranis parcials de *Rudapithecus*, i dos inclouen el neurocrani. Gràcies a ells sabem que el cervell de *Rudapithecus* estava dins del rang dels ximpanzés actuals, si tenim en compte les diferències de mida corporal entre tots dos (Begun i Kordos, 2004; Gunz et al., 2020). Atès que el teixit cerebral és un dels més cars en termes metabòlics, és molt probable que l'augment de la mida del cervell estiga associat a la selecció de múltiples comportaments i habilitats que milloren la supervivència i l'èxit reproductiu. Que *Rudapithecus* haguera assolit aquest nivell d'encefalització, difícil d'explicar en absència d'un benefici per a la supervivència i la reproducció, suggereix un patró de comportament que s'aproxima al nivell de complexitat dels grans simis moderns. Algunes proves indirectes de l'evolució d'una capacitat cognitiva més gran en els simis procedeixen de la mida corporal i, especialment, del desenvolupament dental (Kelley, 2004; Ward et al., 2004). A *Sivapithecus* (un gran simi del sud d'Àsia emparentat amb els orangutans) i *Rudapithecus*, les proves dentals indiquen que els dos tàxons es desenvolupen a un ritme comparable al dels grans simis actuals, que triguen més a assolir la maduresa que els micos del vell



David R. Begun

Es coneixen tres cranis parcials de *Rudapithecus*, i dos inclouen el neurocrani. Gràcies a ells sabem que el seu cervell estava dins del rang dels ximpanzés actuals, si tenim en compte les diferències de mida corporal entre tots dos. Que *Rudapithecus* haguera assolit aquest nivell d'encefalització suggereix un patró de comportament que s'aproxima al nivell de complexitat dels grans simis moderns. En la imatge, un crani de *Rudapithecus* femella.

**«El registre fòssil d'atributs relacionats amb la intel·ligència té el seu punt àlgid en els simis del Miocè tardà»**

món actuals (Kelley, 2004; Smith et al., 2019). El simi fòssil *Afropithecus* també sembla caracteritzar-se per un creixement més lent, encara que no en el grau observat als tàxons del Miocè tardà (Smith et al., 2003).

## ■ CONCLUSIONS

La història evolutiva dels primats es caracteritza per una diversitat d'adaptacions a un estil de vida arbori, una dependència creixent dels senyals visuals davant dels olfactius i una necessitat cada vegada més gran de millorar les capacitats cognitives relacionades amb l'adquisició i el processament de recursos, les interaccions socials i la diversitat ecològica. Tots els primats actuals, però especialment els antropoides, són excepcionals en els nivells d'intel·ligència en comparació amb la majoria dels mamífers. Diversos èxits cognitius impressionants caracteritzen diverses branques d'antropoides. En són exemples l'ús d'eines en els micos *Cebus* i els extraordinaris èxits de molts micos del vell món (rentat d'aliments, banys en rierols, flexibilitat de comportament increïble i capacitat per a adaptar-se a la presència d'humans). Els diferents primats han desenvolupat versions pròpies d'excepcionalitat cognitiva. Tanmateix, el registre fòssil d'atributs relacionats amb la intel·ligència mostra el seu punt àlgid en els simis del Miocè tardà, que van assolir l'estructura corporal, la biologia reproductiva i, probablement, la cognició dels grans simis moderns. Aquests simis, avantpassats en sentit ampli dels homínins, van asseure les bases per a l'evolució cognitiva dels humans. El registre fòssil dels homínins mostra constants augments de la mida del cervell al llarg del temps, correlacionats amb el desenvolupament d'estratègies de supervivència extrasomàtiques progressivament més complexes i elaborades; això és, la cultura humana. ☺

## REFERÈNCIES

- Alba, D. M. (2012). Fossil apes from the Vallès-Penedès basin. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 21(6), 254–269. <https://doi.org/10.1002/evan.21312>
- Begun, D. R. (2015a). *The real planet of the apes*. Princeton University Press.
- Begun, D. R. (2015b). Fossil record of Miocene hominoids. En W. Henke & I. Tattersall (Eds.), *Handbook of palaeoanthropology* (p. 1262–1332). Springer.
- Begun, D. R., & Kordos, L. (2004). Cranial evidence of the evolution of intelligence in fossil apes. En A. E. Russon & D. R. Begun (Eds.), *The evolution of thought: Evolutionary origins of great ape intelligence* (p. 260–279). Cambridge University Press.
- Beard, K. C. (1990). Gliding behaviour and palaeoecology of the alleged primate family Paromomyidae (Mammalia, Dermoptera). *Nature*, 345, 340–341. <https://doi.org/10.1038/345340a0>
- Bloch, J. I., Silcox, M. T., Boyer, D. M., & Sargis, E. J. (2007). New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(4), 1159–1164. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610579104>
- Böhme, M., Spassov, N., Fuss, J., Tröscher, A., Deane, A. S., Prieto, J., Kirscher, U., Lechner, T., & Begun, D. R. (2019). A new Miocene ape and locomotion in the ancestor of great apes and humans. *Nature*, 575(7783), 489–493. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1731-0>
- Cartmill, M. (1992). New views on primate origins. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 1(3), 105–111. <https://doi.org/10.1002/evan.1360010308>
- Gibson, K. R., Rumbaugh, D., & Beran, M. (2001). Bigger is better: Primate brain size in relationship to cognition. En D. Falk & K. R. Gibson (Eds.), *Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex* (p. 79–97). Cambridge University Press.
- Godinot, M. (2015). Fossil record of the primates from the Paleocene to the Oligocene. En W. Henke & I. Tattersall (Eds.), *Handbook of palaeoanthropology* (p. 1137–1259). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-27800-6\\_68-1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-27800-6_68-1)
- Gunz, P., Kozakowski, S., Neubauer, S., Le Cabec, A., Kullmer, O., Benazzi, S., Hublin, J., & Begun, D. R. (2020). Skull reconstruction of the late Miocene ape *Rudapithecus hungaricus* from Rudabánya, Hungary. *Journal of Human Evolution*, 138, 102687. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102687>
- Kay, R. F., Thorington, R. W., & Houde, P. (1990). Eocene plesiadapiform shows affinities with flying lemurs not primates. *Nature*, 345, 342–344. <https://doi.org/10.1038/345342a0>
- Kelley, J. (2004). Life history and cognitive evolution in the apes. En A. E. Russon & D. R. Begun (Eds.), *The evolution of thought: Evolutionary origins of great ape intelligence* (p. 280–297). Cambridge University Press.
- Leakey, M., & Walker, A. (1997). *Afropithecus*: Function and phylogeny. En D. R. Begun, C. V. Ward, & M. D. Rose (Eds.), *Function, phylogeny and fossils: Miocene hominoid evolution and adaptations* (p. 225–239). Plenum Press.
- López-Aguirre, C., Lang, M. M., & Silcox, M. T. (2022). Diet drove brain and dental morphological coevolution in strepsirrhine primates. *PLOS ONE*, 17(6), e0269041. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0269041>
- McNulty, K. P., Begun, D. R., Kelley, J., Manthi, F. K., & Mbua, E. N. (2015). A systematic revision of Proconsul with the description of a new genus of early Miocene hominoid. *Journal of Human Evolution*, 84, 42–61. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.03.009>
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D. M., Casanovas-Vilar, I., & Galindo, J. (2004). *Pierolapithecus catalaunicus*, a new middle Miocene great ape from Spain. *Science*, 306(5700), 1339–1344. <https://doi.org/10.1126/science.1103094>
- Nakatsukasa, M., & Kunimatsu, Y. (2009). *Nacholapithecus* and its importance for understanding hominoid evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 18(3), 103–119. <https://doi.org/10.1002/evan.20208>
- Radinsky, L. (1979). *The fossil record of primate brain evolution*. 49th James Arthur Lecture. American Museum of Natural History.
- Silcox, M. T., Sargis, E. J., Bloch, J. I., & Boyer, D. M. (2015). Primate origins and supraordinal relationships: Morphological evidence. En W. Henke & I. Tattersall (Eds.), *Handbook of palaeoanthropology* (p. 1053–1081). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-39979-4\\_29](https://doi.org/10.1007/978-3-642-39979-4_29)
- Smith, T. M., Martin, L. B., & Leaky, M. G. (2003). Enamel thickness, microstructure and development in *Afropithecus turkanensis*. *Journal of Human Evolution*, 44(3), 283–306. [https://doi.org/10.1016/s0047-2484\(03\)00006-x](https://doi.org/10.1016/s0047-2484(03)00006-x)
- Smith, T. M., Tafforeau, P., Pouech, J., & Begun, D. R. (2019). Enamel thickness and dental development in *Rudapithecus hungaricus*. *Journal of Human Evolution*, 136, 102649. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102649>
- Street, S. E., Navarrete, A. F., Reader, S. M., & Laland, K. N. (2017). Coevolution of cultural intelligence, extended life history, sociality, and brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30), 7908–7914. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620734114>
- Sussman, R. W. (1991). Primate origins and the evolution of angiosperms. *American Journal of Primatology*, 23, 209–223. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350230402>
- Ward, C. V., Flynn, M., & Begun, D. R. (2004). Body size and intelligence in hominoid evolution. En A. E. Russon & D. R. Begun (Eds.), *The evolution of thought: Evolutionary origins of great ape intelligence* (p. 335–349). Cambridge University Press.
- Wu, Y., L. Fan, L., Bai, L., Li, Q., Gu, H., Sun, C., Jiang, T., & Feng, J. (2022). Ambush predation and the origin of euprimates. *Science Advances*, 8(37), eabn6248. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abn6248>

**DAVID R. BEGUN.** Professor d'Antropologia a la Universitat de Toronto (Canadà). La seua investigació se centra en l'evolució de llinatges dels humans i dels grans simis. És l'autor de *The real planet of the apes: A new history of human origins* (2015, Princeton University Press).

✉ [begun@chass.utoronto.ca](mailto:begun@chass.utoronto.ca)