



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 649–662



Human paleontology and prehistory

New Catarrhine fossils from Moroto II, Early Middle Miocene (ca 17.5 Ma) Uganda_s

Martin Pickford ^a, Brigitte Senut ^b, Dominique Gommery ^c, Ezra Musiime ^d

^a *Chaire de paléoanthropologie et de préhistoire du Collège de France, GDR 983 et UMR 5143 du CNRS,
8, rue Buffon, 75005 Paris, France*

^b *Département « Histoire de la Terre » du Muséum national d'histoire naturelle, GDR 983 et UMR 5143 du CNRS,
8, rue Buffon, 75005 Paris, France*

^c *UPR 2147, 44, rue de l'Amiral-Mouchez, 75014 Paris, France & GDR 983 CNRS*

^d *Palaeontology Division, Uganda Museum, P.O. Box 5718, Kampala, Uganda*

Received 26 May 2003; accepted after revision 13 October 2003

Presented by Yves Coppens

Abstract

During the 1998–2003 field seasons of the Uganda Palaeontology Expedition, dental remains of three catarrhine species were recovered from Moroto II, Uganda. Micromammals from the locality indicate a late Early Miocene to basal Middle Miocene (ca 17.5–17 Ma) age, younger than Rusinga (17.8 Ma), but similar in age to Buluk (17.2 Ma) and Kalodirr (17.2 Ma). This paper describes and interprets new catarrhines from the site, one of which is a victoriapithecoid monkey, the second a new genus and species of small-bodied ape, and the third a large hominoid. A fourth species collected in the 1960's is attributed to *Afropithecus turkanensis*. **To cite this article:** *M. Pickford et al., C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Résumé

Nouveaux catarrhiniens fossiles de Moroto II, base du Miocène moyen (ca 17,5 Ma), Ouganda. Lors des missions de terrain 1998–2003 de l'Uganda Palaeontology Expedition, des restes dentaires de trois catarrhiniens ont été découverts à Moroto II (Ouganda). Les micromammifères indiquent un âge de la fin du Miocène inférieur ou peut-être de la base du Miocène moyen (17,5 à 17 Ma environ). Ils seraient donc plus jeunes que ceux de Rusinga (17,8 Ma) et de même âge ou légèrement plus jeunes que ceux de Buluk (17,2 Ma) et de Kalodirr (17,2 Ma). Parmi les primates, on reconnaît un Victoriapithecidae, un nouveau genre et espèce de grand singe de petite taille et un hominoïde de grande taille. **Pour citer cet article :** *M. Pickford et al., C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Keywords: Hominoidea; Catarrhines; Miocene; Uganda; new genus; new species

Mots clés : Hominoidea ; Catarrhini ; Miocène ; Ouganda ; nouveau genre ; nouvelle espèce

E-mail addresses: pickford@mnhn.fr (M. Pickford), bsenut@mnhn.fr (B. Senut), gommery@ivry.cnrs.fr (D. Gommery).

© 2003 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.
doi:10.1016/j.crpv.2003.10.001

Version française abrégée

Introduction

La localité miocène de Moroto II [2] (Fig. 1) se présente comme deux chenaux fluviaux recouverts par des basaltes, situés au sud et à l'est du sommet de la colline de Kogole, à 12 km au nord du Mont Moroto en Ouganda oriental. La plus grande partie des fossiles proviennent des affleurements situés au sud (02°40'20.2"N : 34°42'52.4"E - WGS 84 datum) (Bishop in [14]). Les niveaux ont livré des restes mammaliens, des crabes, des gastropodes, des poissons, des reptiles et des végétaux. La liste faunique établie en 1986 [16,17] est passée aujourd'hui à 27 espèces (Tableau 1).

Biochronologie

La faune de Moroto II ressemble à celle des sites est-africains de la fin du Miocène inférieur et de la base du Miocène moyen [11], avec quelques taxons qui suggèrent des affinités avec le Miocène moyen (*Morotochoerus*, *Prohylobates macinnesi*, *Afropithecus turkanensis* et un *Ugandapithecus* à l'anatomie dentaire dérivée). Un âge situé entre 17,5 et 17 Ma serait compatible avec ces données, alors qu'un âge plus ancien de près de 21 Ma [5] nécessiterait la première apparition de pratiquement toutes les lignées (ce qui paraît fort improbable). Le matériel est conservé à l'Uganda Museum, Kampala.

Descriptions systématiques

Ordre Primates Linnaeus, 1758

Sous-ordre Anthropoidea Mivart, 1864

Infra-ordre Catarrhini E. Geoffroy, 1812

Famille Victoriapithecidae Von Koenigswald, 1969

Genre *Prohylobates* Fourtau 1918(20)

Espèce *Prohylobates macinnesi* (Von Koenigswald, 1969)

Matériel de Moroto II

Mor II 17'01, canine inférieure droite ; Mor II 18'01, P₃ droite ; Mor II, 25'01, P₄ (représentant toutes un seul individu) (Fig. 3, A-I ; Tableau 2).

Description

Mor II, 17'01 est une canine inférieure peu usée (Fig. 3, A–D, I), composée d'une cuspide principale haute, séparée d'un tubercule distal bas par une vallée ouverte. La première porte une crête distale large qui descend de l'apex vers le collet ; latéralement à elle, on observe une facette d'usure importante. Comme chez *Prohylobates* de Kipsaraman (Kenya), l'épaulement mésial de la canine est haut, dû à la terminaison haute de la crête antérieure ; cette dernière fusionne avec le cingulum lingual qui s'étend vers le bas et distalement. En vue mésiale, le collet prend une forme de U inversé.

La P₃, Mor II 18'01, est peu usée, avec une facette aiguisoir marquée (Fig. 3, E–G, I). La couronne est composée d'une cuspide principale proéminente et d'un bourrelet distal. La fovéa antérieure est allongée ; elle est isolée du bourrelet par la crête médiane issue de l'apex. La crête distale est orientée obliquement et disto-buccalement ; à son bord distal, elle fusionne avec un long tubercule distal. Ce dernier présente un petit tubercule bas et horizontal dans sa moitié distale. L'émail s'étend très nettement le long de la racine antérieure sur la vue buccale de la dent, comme c'est généralement le cas sur les prémolaires de type aiguisoir des mâles de Cercopithécidés. La position de la facette de contact avec la P₄ montre que la dent était orientée obliquement dans la rangée dentaire, le long axe de la dent étant incliné d'environ 30° par rapport à l'axe de cette dernière.

La P₄, Mor II 25'01, appartient au même individu que la P₃ précédente (Fig. 3, H–I). La couronne de la dent présente deux cuspides principales reliées entre elles par une crête transverse. La fovéa antérieure bien développée est bordée par des crêtes qui partent des apex des deux cuspides principales. Un bourrelet distal proéminent est limité par des crêtes basses qui sont issues des cuspides principales et descendent de manière abrupte distalement. La partie buccale de la couronne montre un gonflement distinct, tandis que le bord lingual est plus vertical. La facette d'usure importante pour la première molaire est très bien marquée.

Discussion. Les trois dents de Cercopithécoides de Moroto appartiennent à un seul individu, probablement un mâle de Victoriapithecidae. Elles sont semblables par la taille à celles de *Prohylobates macinnesi* de l'île de Maboko [1] et d'une nouvelle espèce de Kipsaraman au Kenya ; mais elles sont plus petites que

celles de *Prohylobates* sp. de Buluk [7], Wadi Moghara [4] et de Gebel Zelten [3].

Superfamille Incertae sedis

Genre *Kogolepithecus* nov.

Espèce type : *Kogolepithecus morotoensis* nov. sp.

Diagnose

Petit anthropoïde aux dents plutôt de type grand singe que de type cercopithécoïde, aux molaires inférieures qui tendent à posséder des métaconides et des entoconides bifides ; avec un cingulum large en forme de bourrelet qui englobe le protoconide et l'hypoconide ; la crête transverse du métaconide est absente ; le bassin occlusal volumineux est bordé de cuspides tranchantes ; le lophide antérieur des molaires antérieures inférieures est plus étroit que le talonide ; P₄ avec un cingulum buccal bien développé ; émail fin aux dents jugales et pénétration haute de la dentine.

Espèce *Kogolepithecus morotoensis* nov.

Diagnose

Comme pour le genre.

Holotype

Mor II 28'03, M₂ gauche (Fig. 3, P-Q ; Tableau 3).

Paratypes

Mor II 27'03, P₄ gauche ; Mor II 29'01 M₂ droite ; Mor II 10'03, M₃ gauche (probablement le même individu que l'holotype) (Fig. 3, L-U ; Tableau 3).

Description

La P₄ gauche n'est pas usée et ne possède pas de racines, mais la facette de contact avec la M₁ est présente (Fig. 3, L–N). C'est une dent à couronne basse qui ne présente qu'une faible extension de l'émail sur la face buccale de la racine antérieure. Ses deux cuspides principales sont obliques, la linguale étant placée plus distalement et marginalement que la buccale. La crête transverse entre les deux est basse au

centre, mais s'élève vers leur apex. Les crêtes antérieures de la cuspid principale délimitent une fovéa mésiale large au plancher lisse. Au talonide, le bassin distal est bordé de petites cuspides buccales placées dans l'axe de la crête distale de la cuspid principale buccale. De cette dernière, part distalement une crête basse, qui encercle le bassin distal et rejoint la crête distale de la cuspid principale linguale. Un cingulum buccal proéminent s'étend du bord mésial de la dent pour fusionner avec la petite cuspid disto-buccale. Le renflement buccal est faible, mais légèrement plus marqué que le linguale. La facette de contact avec la M₁ suggère que la dent était placée très obliquement dans la rangée dentaire, à environ 30° du long axe de la dent. L'émail n'est pas ridulé.

La M₂ gauche, Mor II 28'03, (Fig. 3, P–Q) est constituée de cinq cuspides principales, d'une grande fovéa mésiale, du bassin du talonide et de la fovéa distale. La fovéa mésiale est confluent avec le bassin du talonide. La crête transverse descendant du métaconide est absente, tandis que celle issue du protoconide est bien développée et s'étend jusqu'au milieu de la couronne. Le mur antérieur de la fovéa mésiale est haut et aux bords acérés. La fovéa distale est séparée du bassin du talonide par un mur bas formé par les crêtes issues de l'entoconide et de l'hypoconulide. Le bassin du talonide est large, au plancher lisse, son encoche linguale étroite et linéaire. L'encoche buccale est basse ; à sa base, le cingulum buccal est proéminent, large portant une cuspid ; il est continu de la crête antérieure du protoconide jusqu'à l'hypoconulide, incluant à la fois le protoconide et l'hypoconide. Du côté interne de la crête distale du métaconide, une petite gouttière subdivise la cuspid en deux. Un sillon existe aussi entre l'entoconide et sa crête antérieure, donnant à la crête un aspect bifide. Le métaconide et l'entoconide sont séparés par une encoche linguale basse. L'hypoconulide est placé près de la ligne médiane de la dent et non pas dans l'alignement des protoconide et hypoconide. Un sixième tubercule est situé sur le bord distal de la fovéa distale. Le talonide est plus large que le trigonide. L'émail est lisse et les scanners dentaires montrent que l'émail est fin et le degré de pénétration de la dentine élevé (Fig. 2). La facette de contact avec la M₁ est bien marquée.

La M₂ droite (Mor II 29'01) est morphologiquement et métriquement proche de celle décrite au-dessus et

est probablement sa correspondante droite (Fig. 3, O). L'intérêt de cette dent est que le sillon situé entre l'entoconide et sa crête antérieure est mieux défini, donnant un aspect presque bifide à la cuspide du côté interne.

La M_3 gauche (Mor II 10'03) (Tableau 3) est plus petite que la M_2 et en diffère par la présence d'un métaconide et d'un entoconide presque complètement bifides (Fig. 3, R–U). C'est aussi le cas de l'hypoconulide. Le cingulum buccal est large et en forme de bourrelet ; il s'étend du bord mésial du protoconide jusqu'à la partie distale de l'hypoconulide. Comme pour les molaires décrites précédemment, la crête transverse du métaconide est absente, tandis que celle issue du protoconide est bien développée. Ainsi, la fovéa mésiale est incomplètement séparée du bassin du talonide. Le mur antérieur de la fovéa mésiale est haut et sa surface distale descend rapidement dans la fovéa. Le bassin du talonide est vaste et on observe une crête basse, à la différence de l'encoche linéaire décrite sur les molaires antérieures. Buccalement, le bassin du talonide est limité par les crêtes issues du métaconide et de l'hypoconide, mais elles se rejoignent assez bas, au niveau du plancher de la dent. La fovéa distale est limitée sur son bord antérieur par les crêtes transverses issues de la région arrière de l'hypoconulide bifide et de l'entoconide et distalement par le cingulum distal.

Comparaisons

Comparaisons avec les *Dendropithecoidea*

Les dents de Moroto II se comparent le mieux en taille, mais pas en morphologie avec celles de *Dendropithecus macinnesi* de l'île de Rusinga au Kenya. En particulier, la tendance à la bifidie du métaconide et de l'entoconide est inconnue chez *Dendropithecus* ; par ailleurs, le cingulum buccal est beaucoup mieux développé sur les pièces ougandaises que les kenyanes [6]. Mais la grande différence d'avec *Dendropithecus* réside dans l'absence de crête transverse sur le métaconide. De plus, chez les spécimens de Moroto, la M_3 est plus petite que la M_1 , tandis que chez *Dendropithecus*, la M_3 est généralement la plus grande des dents. Sur les P_4 de *Dendropithecus*, les apex des cuspides principales sont proches l'un de l'autre, la fovéa mésiale est réduite et il n'y a pas de cingulum buccal ; enfin, l'émail s'étend plus antéro-buccalement vers les racines que ce n'est le cas chez *Kogolepithecus*.

Kogolepithecus diffère de *Simiolus* [6] qui est plus petit, avec des molaires plus allongées, dont l'hypoconulide est placé plus buccalement, avec un mur distal de la fovéa mésiale complet.

Kogolepithecus diffère de *Micropithecus* qui est plus petit, avec une crête transverse au métaconide, des cuspides moins tranchantes, un métaconide et un entoconide non bifides, et un cingulum buccal absent aux P_4 . La morphologie de la M_3 est très différente : le talonide est très simple chez *Micropithecus* et beaucoup plus compliqué chez *Kogolepithecus*. Par ailleurs, la P_4 de ce dernier est formée de couronnes plus hautes, les apex des cuspides sont plus proches l'un de l'autre et il n'y a pas de cingulum buccal.

Comparaisons avec les *Nyanzapithecinae* [6]

Chez *Rangwapithecus*, l'émail est rugueux sur les dents jugales ; les molaires ont une fovéa mésiale nettement séparée du bassin du talonide, où il n'y a pas de cingulum buccal ; le métaconide et l'entoconide ne sont pas bifides. Les crêtes qui descendent vers l'encoche buccale du bassin du talonide sont obliques lingualemment réduisant le bassin occlusal, tandis que chez *Kogolepithecus*, elles sont dans l'alignement du long axe de la dent. La différence majeure réside dans les rapports longueur/largeur des molaires : celles de *Rangwapithecus* sont allongées et étroites, alors que celles de *Kogolepithecus* sont courtes et larges (Tableau 3).

Les molaires de *Kogolepithecus* diffèrent de celles de *Turkanapithecus* par la position de l'hypoconulide qui est aligné avec le protoconide et l'hypoconide chez le second genre, alors que chez le premier, il est placé plus lingualemment, presque dans l'axe médian de la couronne.

Kogolepithecus se distingue de *Mabokopithecus*, de taille équivalente, par l'absence d'élargissement et de position linguale d'une cuspide entre le métaconide et l'hypoconide. Les molaires inférieures de *Mabokopithecus* sont aussi plus allongées et plus étroites que celles de *Kogolepithecus*.

Comparaisons avec les genres classées dans la superfamille des *incertae sedis* [6]

Chez certaines molaires de *Limnopithecus*, on observe une légère tendance à avoir un sillon peu profond séparant le métaconide de sa crête distale ; mais même lorsqu'il existe, il est faible et disparaît très vite par

usure. Les gouttières des molaires de *Kogolepithecus* sont beaucoup plus marquées. En outre, chez *Limnopithecus*, on note un mur distal bien développé et continu, qui sépare la fovéa mésiale du bassin du talonide. Et chez *L. legetet*, la P₄ est plus haute et son bassin distal plus court.

Chez *Kalepithecus*, beaucoup plus petit que *Kogolepithecus*, la P₄ présente un mur buccal plus fortement renflé ; il n'y a pas de cingulum buccal. Les molaires inférieures sont plus larges antérieurement que distalement et le mur distal de la fovéa mésiale est complet. Ni le métaconide, ni l'entoconide ne sont bifides.

Comparaisons avec les autres *Anthropoidea* miocènes

Proconsul, *Afropithecus*, *Kamoyapithecus*, *Kenyanapithecus* et *Ugandapithecus*, plus grands, possèdent un émail plus épais sur des molaires et le bassin du talonide est plus réduit, séparé de la fovéa mésiale par une crête continue du protoconide au métaconide ; ni le métaconide, ni l'entoconide n'est bifide.

Discussion

Kogolepithecus ne rentre facilement dans aucune des sub-divisions des "grands singes de petite taille" du Miocène d'Afrique [6]. De taille proche de celle de *Dendropithecus*, il s'isole morphologiquement de ce dernier. Il est également différent anatomiquement de *Micropithecus* et *Simiolus*. Il n'appartient donc probablement pas aux *Dendropithecoidea* au sens de Harrison [6]. Il diffère aussi fortement de tous les *Proconsuloidea*, y compris des petits (*Turkanapithecus*, *Nyanzapithecus* et *Rangwapithecus*) classés dans les *Nyanzapithecinae* par Harrison [6]. Il s'isole très nettement également métriquement et morphologiquement des *Proconsulinae* et des *Afropithecinae*. Dans sa classification des anthropoïdes miocènes d'Afrique, Harrison [6] a laissé de côté un genre de grande taille (*Kamoyapithecus*) et deux de petite taille (*Limnopithecus* et *Kalepithecus*) rapportés à une superfamille d'*incertae sedis*. *Kogolepithecus* se distingue des derniers par sa plus grande taille et quelques traits anatomiques, mais de tous les grands singes de petite taille du Miocène d'Afrique, c'est de ceux-là dont il est le plus proche morphologiquement. En raison du statut incertain de ces taxa, nous proposons de placer *Kogolepithecus* dans une superfamille d'*incertae sedis*. La

découverte de *Kogolepithecus* augmente ainsi le nombre des catarrhiniens miocènes de taille petite d'Afrique, qui passent à 9 genres connus.

Superfamille Hominoidea Gray, 1825

Genre *Ugandapithecus* Senut, Pickford, Gomery & Kanimatsu, 2000

Espèce *Ugandapithecus* sp.

Matériel de Moroto II

UMP 62-12, C¹ gauche mâle ; Mor IIb 2'98, M² gauche ; Mor II 14'01, P³ droite ; Mor II, C¹ gauche femelle.

Description

Des canines supérieures et inférieures, des molaires supérieures appartenant à ce genre ont été décrites précédemment [15,18]. Le nouveau spécimen le plus important est une P³ droite (Fig. 3, J-K) qui diffère très fortement des prémolaires d'*Afropithecus* (dont *Morotopithecus* est un synonyme [13]). La dent est plus petite que celles d'*Afropithecus* et le renflement marqué des cuspides linguale et buccale qui s'étend vers les racines est absent, morphologie qui caractérise le dernier genre. De plus, l'élongation distincte antérieure de la couronne vers la racine antéro-buccale est absente. Ce caractère pourrait être lié au dimorphisme sexuel, car il est observé plus fréquemment chez les mâles que chez les femelles [12], mais pour d'autres raisons, il semble improbable que la P³ de Moroto appartiennent à *Afropithecus*. Les apex des cuspides principales sont placées plus loin l'une de l'autre que ce n'est le cas chez *Afropithecus*, bien que la dent soit plus petite, et les renflements buccal et lingual de la couronne sont très petits. La dent mesure (en mm) 7,2 md x 10,9 bl, et le sommet des cuspides sont isolés de 5,7 mm l'un de l'autre.

Discussion. Mor II 14'01 est plus proche des P³ d'*Ugandapithecus major* [9,10] et presque identique à celle située sur le maxillaire de l'hominoïde de grande taille de Buluk [8]. La M² (Mor IIb 2'98) est semblable à celles d'*Ugandapithecus major* [9,10,15] et diffère fortement de celles d'*Afropithecus turkanensis* [8]. Elle est proche de la M² du maxillaire de Buluk. Toutes ces données montrent qu'une révision importante des grands singes de grande taille de Moroto II, Kalodirr et Buluk est nécessaire.

Conclusions

La faune de catarrhiniens de Moroto II est plus proche de celles de Buluk et de Kalodirr dans le bassin du Turkana (Kenya), avec lesquelles elle partage au moins trois taxons (*Prohylobates*, *Afropithecus turkanensis* et *Ugandapithecus* sp.) et diffère de celles du Miocène inférieur du Kenya occidental, comme Rusinga, Songhor et Koru, même si elles partagent un taxon (*Ugandapithecus*). Elle ressemble plus fortement à celle de sites du Miocène moyen du Kenya occidental et central, comme Maboko qui contient *Prohylobates macinnesi* et Kipsaraman qui renferme *Ugandapithecus* et *Prohylobates*. Les deux derniers sites datés, de 15,5 Ma environ, ont en commun avec Moroto II d'autres taxons, notamment *Morotochoerus ugandensis*, inconnu dans les sites plus anciens que 17,5 Ma. La présence d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce de catarrhinien, *Kogolepithecus morotoensis* à Moroto II est établie sur une dentition inférieure fragmentaire qui présente plusieurs caractères uniques dans la morphologie de la couronne. L'aspect général des dents connues indique des différences majeures avec *Dendropithecus macinnesi* et les autres grands singes de taille moyenne à petite du Miocène d'Afrique orientale. Ce qui suggère la présence d'une autre lignée de catarrhiniens encore inconnue que nous classons provisoirement dans les *incertae sedis* au niveau de la super-famille, avec *Limnopithecus* et *Kalepithecus*.

1. Introduction

The Early Miocene locality at Moroto II [2] (Fig. 1) consists of two valley-fill deposits capped by basalt lava, respectively south and east of the summit of Kogole Hill, 12 km north of Moroto Mountain, eastern Uganda. By far the greatest proportion of fossils from the locality are from the southern sediment exposures. The eastern valley (Bishop in [14]) yields rolled fragments of bones and dental remains which are usually broken and poorly preserved and with different preservation characteristics (colour, abrasion) from those found in the southern valley. The catarrhines described here came from a small exposure in the southern valley at 02°40'20.2"N: 34°42'52.4"E (WGS 84 datum).

The same exposures yielded a moderately diverse mammalian fauna, plus a few crabs, gastropods, fish,

reptiles, and plant remains. The UPE has greatly enhanced the faunal list from the locality. Whereas only 7 mammal species were previously recorded from the site [16,17], there are now at least 25 species known from it (Table 1), thanks largely to a wet screening programme during which ca 10 000 kg of sediment were treated. Micromammals were determined by Dr P. Mein (University of Lyon). All fossils described herein are housed at the Uganda Museum, Kampala.

2. Biochronology

The fauna from Moroto II is most similar to late Early Miocene and early Middle Miocene sites of East Africa [11], with a few taxa suggesting Middle Miocene affinities (*Morotochoerus*, *Prohylobates macinnesi*, *Afropithecus turkanensis*, dentally derived *Ugandapithecus*). An age somewhere between 17.5 and 17 Ma would fit the available data, whereas an age of nearly 21 Ma [5] would require a large number of first records at the site (indeed, with such an age almost all the taxa would be first records which seems improbable).

3. Systematic descriptions

Order Primates Linnaeus, 1758

Suborder Anthroidea Mivart, 1864

Infraorder Catarrhini E. Geoffroy, 1812

Family Victoriapithecidae Von Koenigswald, 1969

Genus *Prohylobates* Fourtau 1918(20)

Species *Prohylobates macinnesi* (Von Koenigswald, 1969)

Material from Moroto II

Mor II, 17'01, right lower canine; Mor II, 18'01, right lower p/3; Mor II, 25'01, right lower p/4 (all representing a single individual) (Fig. 3, A–I; Table 2).

Description

Mor II, 17'01 is a slightly worn right lower canine lacking the root and a small part of the crown distally near cervix (Fig. 3, A–D, I). There is a prominent, high

GEOLOGY OF KOGOLE HILL AND SURROUNDINGS MOROTO II, KARAMOJA DISTRICT, UGANDA

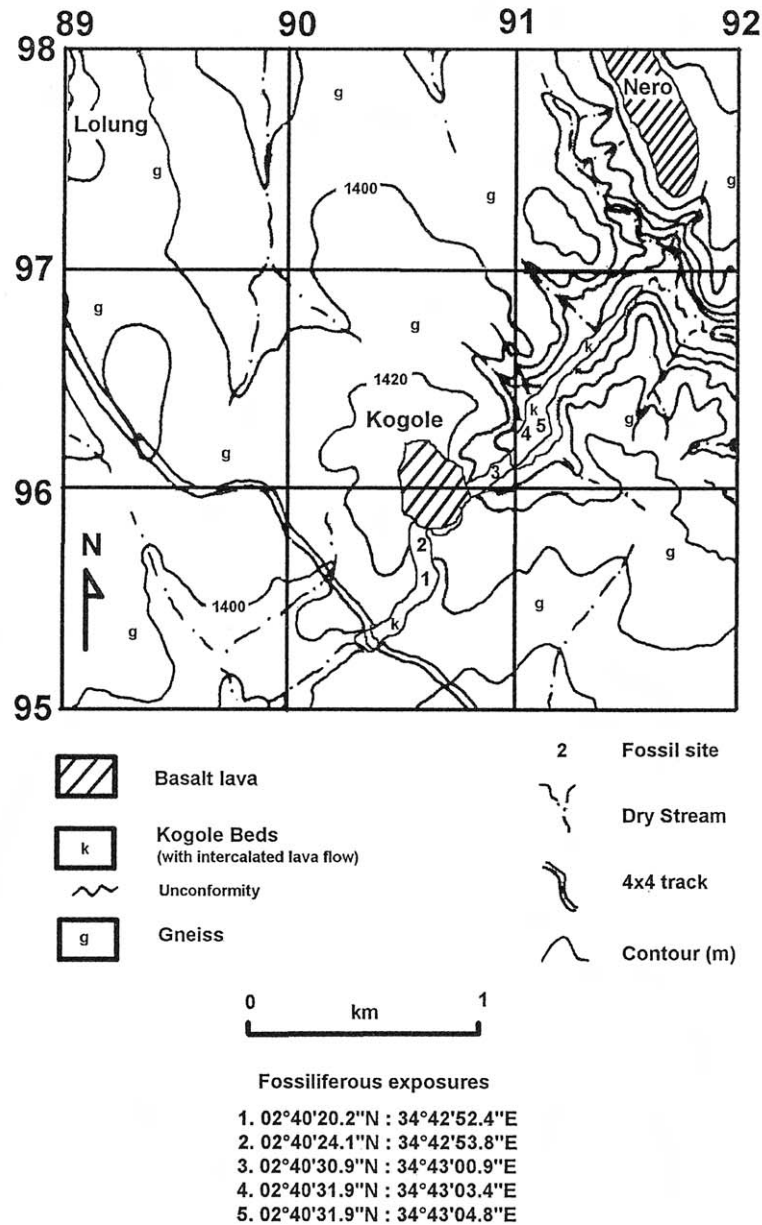


Fig. 1. Geology of the Kogole area, Karamoja District, Uganda.

Fig. 1. Géologie de la région de Kogole, district du Karamoja, Ouganda

Table 1

Fauna from Moroto II (sites 1–5 (Fig. 1)): most taxa are known from site 1, the others being low in diversity

Faune de Moroto II (sites 1–5 (Fig. 1)): la plupart des taxons sont connus d'après le site 1, les autres ayant une plus faible diversité

Chiroptera	<i>Taphozous incognita</i>
Rodentia	<i>Paraphiomys pigotti</i>
	<i>Apodecter orangeus</i>
	<i>Andrewsimys cf parvus</i>
	<i>Simonimys genovefae</i>
	<i>Diamantomys</i> sp. nov.
	<i>Zenkerella wintoni</i>
	<i>Notocricetodon</i> sp. nov.
	<i>Protarsomys cf lavocati</i>
	? <i>Pseudocricetodon</i> sp.
Macroscelididae	<i>Miorhynchocyon</i> sp.
Galagidae	<i>Komba</i> sp.
Catarrhini	<i>Prohylobates macinnesi</i>
	<i>Ugandapithecus</i> sp.
	<i>Kogolepithecus morotoensis</i> gen. nov. sp. nov.
	<i>Afropithecus turkanensis</i>
Carnivora	? <i>Cynelos</i> sp.
Proboscidea	<i>Deinotherium hobleiyi</i>
	<i>Progomphotherium maraisi</i>
	<i>Eozygodon morotoensis</i>
Hyracoidea	? <i>Meroehyrax</i> sp.
Rhinocerotidae	Indeterminate
Suiformes	<i>Brachyodus aequatorialis</i>
	<i>Morotochoerus ugandensis</i>
Ruminantia	<i>Walangania africanus</i>

main cusp separated from a lower distal tubercle by an open valley. The main cusp has a broad distal crest running from apex towards cervix and to the lateral side of this crest there is a prominent wear facet. There is also wear at the apex of the main cusp. The anterior crest runs mesially from apex and ends high above cervix, making the mesial shoulder of the canine high, as in specimens of *Prohylobates* from Kipsaraman, Kenya. This crest coalesces with the lingual cingulum which sweeps downwards and distally. In mesial aspect the cervix is an inverted U-shape.

The right p/3, Mor II, 18'01, is only slightly worn, with a honing facet running from its apex obliquely anteriorly and buccally towards cervix (Fig. 3, E–G, I). The roots are missing. The crown consists of a prominent main cusp and a distal shelf. The main cusp has three crests, one running from apex mesio-lingually which joins a lingual cingulum that sweeps distally and rises to join the median crest, forming an elongate

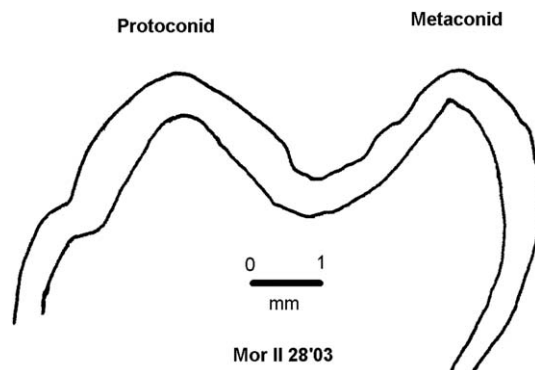


Fig. 2. Enamel thickness and dentine penetrance in m/2 of *Kogolepithecus morotoensis* nov. gen. nov. sp.

Fig. 2. Épaisseur de l'émail et pénétration de dentine dans la M₂ de *Kogolepithecus morotoensis* nov. gen. nov. sp.

anterior fovea. The median crest runs from apex distolingually and separates the anterior fovea from the distal shelf. The distal crest is oriented obliquely distobuccally and at its distal end fuses with a low distal tubercle. The distal shelf is interrupted on its lingual half by a low horizontal swelling, almost forming a crest or cusplet. The enamel extends appreciably down the anterior root on the buccal aspect of the tooth, as is typical of honing premolars of male cercopithecids, and we consider that this individual may have been male. The position of the distal contact facet for the p/4 indicates that the tooth was obliquely oriented in the tooth row, the long axis of the crown lying at about 30° to the axis of the tooth row.

The p/4, Mor II, 25'01, evidently represents the same individual as the above teeth, the interstitial facet caused by abrasion against the p/3 matching the distal facet of that tooth (Fig. 3, H–I). The crown of the p/4 has two main cusps joined to each other by a transverse crest. There is a well developed anterior fovea bordered anteriorly by crests that run from the apices of the two main cusps. There is a prominent distal shelf bordered by low crests that emanate from the main cusps and descend steeply distally. The buccal part of the crown has distinct flare, whereas the lingual side is more vertical. Distally there is a prominent wear facet for the first lower molar. The roots are missing.

Measurements (in mm) of the teeth are provided in Table 2.

Discussion

The three cercopithecoid teeth from Moroto represent a single individual, probably a male, of a victoriapithecoid. The teeth are similar in size to those of *Prohylobates macinnesi* from Maboko Island [1] and a new species from Kipsaraman, Kenya and are smaller than those of *Prohylobates* sp. from Buluk [7], Wadi Moghara [4] and Gebel Zelten [3].

Superfamily Incertae sedis

Genus *Kogolepithecus* nov.

Type species. *Kogolepithecus morotoensis* nov. sp.

Diagnosis

Small anthropoid with ape-like rather than monkey-like teeth, in which the lower molars tend to possess bifid metaconids and entoconids; with broad shelf-like cingulum enclosing protoconid and hypoconid; transverse crest from metaconid suppressed; voluminous occlusal basin bordered by trenchant cusps; anterior lophid of anterior lower molars narrower than the talonid; lower fourth premolar with well developed buccal cingulum; cheek tooth enamel thin; dentine penetration high.

Species *Kogolepithecus morotoensis* nov.

Diagnosis

As for the genus.

Holotype

Mor II, 28'03 left m/2 (Fig. 3, P–Q; Table 3).

Paratypes

Mor II, 27'03, left p/4; Mor II, 29'01 right m/2; Mor II, 10'03, left m/3 (probably representing the same individual as the holotype) (Fig. 3, L–U; Table 3).

Description

The left p/4 is unworn and rootless, but does have a distal contact facet for m/1 (Fig. 3, L–N). It is low crowned with only minor rootward extension of the enamel onto the buccal aspect of the anterior root.

There are two main cusps which are distinctly obliquely oriented, the lingual one being more distally positioned and marginally lower than the buccal one. The transverse crest between the main cusps is low in the middle and rises towards the apices of the main cusps. The anterior crests of the main cusps enclose a large mesial fovea with a smooth, unwrinkled floor. The rear half of the crown comprises a distal basin bordered by a low cusplet buccally which is in line with the distal crest of the buccal main cusp from which a low ridge departs distally, encircling the distal basin and joining the distal crest of the lingual main cusp. There is a prominent buccal cingulum which runs from the mesial end of the tooth to fuse into the disto-buccal cusplet. Buccal flare is weak, but is slightly more than the lingual flare. The position of the distal contact facet for m/1 reveals that the tooth was markedly obliquely oriented in the tooth row, some 30° to the long axis of the crown. The enamel is unwrinkled.

The left lower molar (Mor II 28'03) has a well developed contact facet for the tooth in front of it (Fig. 3, P–Q). There are five main cusps and large mesial fovea, talonid basin and distal fovea. The mesial fovea is confluent with the talonid basin, the transverse crest from the apex of the metaconid being absent, while the crest from the protoconid is well developed and extends half way across the crown. The anterior wall of the mesial fovea is high and sharp-edged, and its distal surface descends rapidly into the fovea. The distal fovea is separated from the talonid basin by a low wall formed of crests arising from the entoconid and hypoconulid. The talonid basin is spacious and has a smooth enamelled floor and its lingual spout, or notch, is narrow and slit-like. The buccal notch between the metaconid and hypoconid is low, the crests from these two cusps descending towards each other. There is a prominent, wide, buccal cingulum with a cusplet at the base of the buccal notch. It is continuous from the anterior crest of the protoconid back to the hypoconulid, enclosing both the protoconid and the hypoconid. The basal side of the distal crest of the metaconid sports a groove that effectively subdivides the cusp on this side into two parts. A groove is also present between the entoconid and its anterior crest, making this cusp incipiently bifid. The metaconid and entoconid are separated from each other by a low lingual notch. The hypoconulid is positioned near the midline of the tooth, and not in line with the protoconid

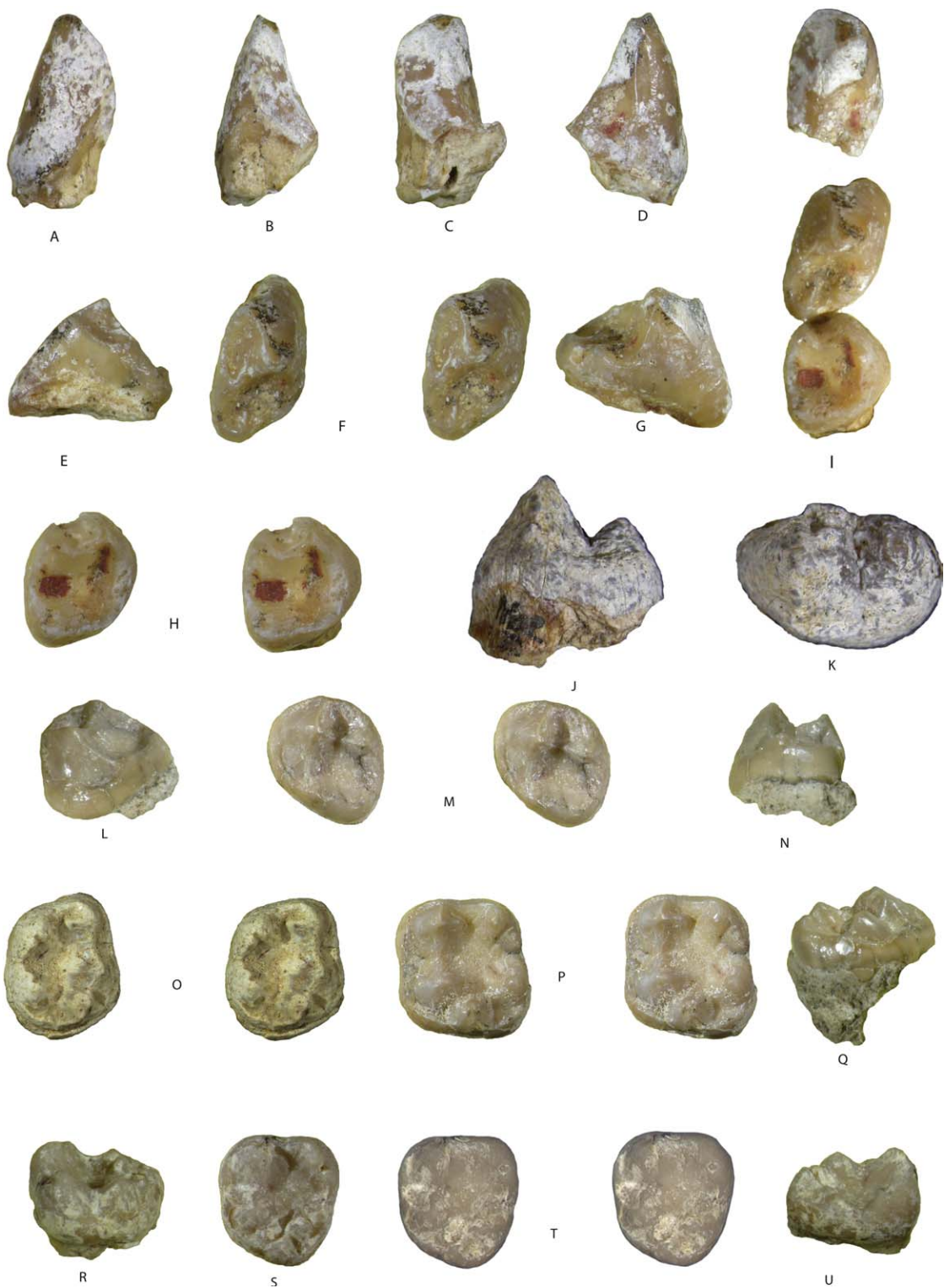


Table 2

Measurements (in mm) of the teeth of *Prohylobates macinnesi* from Moroto II.

Mesures (en millimètres) des dents de *Prohylobates macinnesi* de Moroto II

Specimen	Length	Breadth
Mor II, 17'01, right lower canine	5.4+	3.7
Mor II, 18'01, right p/3	4.8	3.8
Mor II, 25'01, right p/4	4.6	4.3

and hypoconid. There is a small cusplet at the distal margin of the distal fovea forming a sixth tubercle. The enamel is smooth. The talonid is wider than the anterior cusp pair. Scans of the tooth reveal that the enamel is thin and dentine penetrance is high (Fig. 2).

The right lower molar (Mor II 29'01) is morphologically and metrically close to the one described above, and is likely its antimere (Fig. 3, O). The main point of interest in this specimen is that the groove between the entoconid and its anterior crest is better defined, making the cusp almost bifid on its basinal aspect.

Mor II 10'03, a left lower third molar judging from the shape of the cervix which narrows distally (Table 3), is smaller than the second molar, and differs from it by possessing almost completely bifid metaconid and entoconid (Fig. 3, R–U). Indeed, in the metaconid, there is a fossettid separating the apex of the cusp from its distal crest, and the entoconid is clearly subdivided into two subequal cusplets. So is the hypoconulid. The buccal cingulum is wide and shelf-like and extends from the mesial aspect of the protoconid round to the distal part of the bifid hypoconulid. As with the molars described above, the transverse crest of the metaconid

is suppressed, whereas the one from the protoconid is well developed. Thus the mesial fovea is incompletely separated from the talonid basin. The anterior wall of the mesial fovea is high and its distal surface descends rapidly into the fovea. The talonid basin is capacious and there is a low crest across the lingual spout, unlike the slit-like notch in the anterior molars. Buccally the talonid basin is walled off by crests descending from the metaconid and hypoconid, but they meet low down, not much above the floor of the basin. The distal fovea is walled off on its anterior side by transverse crests from the rear part of the bifid hypoconulid and the entoconid, and distally by the distal cingulum.

Dimensions (in mm) of the teeth are given in Table 3.

Comparisons

Comparisons with the *Dendropithecoidea*

Among the known small to medium sized catarrhines from the Early Miocene of East Africa, these teeth from Moroto II are most similar in size to those of *Dendropithecus macinnesi* from Rusinga Island, Kenya, but they are by no means close morphological copies of them. In particular the tendency for the metaconid and entoconid in the lower molars to be bifid is unknown in *Dendropithecus* and the buccal cingulum in the Moroto specimens is considerably better developed and more shelf-like than that of the Rusinga material [6]. But perhaps the greatest difference from *Dendropithecus* resides in the lack of a transverse crest on the metaconid, meaning that the anterior fovea is

Fig. 3. **A–I**, *Prohylobates macinnesi*, right c/1–p/4. **A–D**, (Mor II 17'01), lower canine (5.4+ × 3.7 mm), anterior, lingual, distal and buccal views; **E–G**, (Mor II 18'01) right p/3. (4.8 × 3.8 mm) lingual, stereo occlusal, and oblique buccal view showing honing facet; **H**, (Mor II 25'01) right p/4, (4.6 × 4.3 mm) stereo occlusal view; **I**, occlusal view of reconstructed tooth row (c/1–p/4).

J–K, *Ugandapithecus* sp. right P3/ (Mor II 14'01) (7.2 × 10.9 mm), distal and occlusal views.

L–U, *Kogolepithecus morotoensis* gen. et sp. nov. **L–N**, (Mor II 27'03) left p/4, (5.5 × 5.4 mm) oblique buccal view to show buccal cingulum, stereo occlusal and distal views; **O**, (Mor II 29'03) right m/2, (8.1 × 7.1 mm) stereo occlusal view; **P–Q**, (Mor II 28'03) left m/2, (7.7 × 7.1 mm) stereo occlusal and anterior views; **R–U**, (Mor II 10'03) left m/3, (7.5 × 6.9 mm) buccal view, occlusal view with shadows, stereo occlusal view and lingual view.

Fig. 3. **I**: *Prohylobates macinnesi*, C₁–P₄ droites. **A–D**: Mor II 17'01, canine inférieure droite (5,4 × 3,7 mm), vues antérieure, linguale, distale et buccale; **E–G**: Mor II 18'01, P₃ droite (4,8 × 3,8 mm), vues linguale, occlusale stéréoscopique, et buccale oblique montrant la facette aiguisoir; **H**: Mor II 25'01, P₄ droite (4,6 × 4,3 mm), vue occlusale stéréoscopique; **I**: vue occlusale de la rangée dentaire reconstituée (C₁–P₄).

J–K: *Ugandapithecus* sp., Mor II 14'01, P₃ droite (7,2 × 10,9 mm), vues occlusale et distale.

L–U: *Kogolepithecus morotoensis* gen. nov. sp. nov. **L–N**: Mor II 27'03, P₄ gauche (5,5 × 5,4 mm), vue buccale oblique pour montrer le cingulum buccal, vues occlusale stéréoscopique et distale; **O**: Mor II 29'03, M₂ droite (8,1 × 7,1 mm), vue occlusale stéréoscopique; **P–Q**: Mor II 28'03, M₂ gauche (7,7 × 7,1 mm), vues occlusale stéréoscopique et antérieure; **R–U**: Mor II 10'03, M₃ gauche (7,5 × 6,9 mm), vues buccale et occlusale avec ombres; vues occlusale stéréoscopique et linguale.

confluent with the talonid basin. In *Dendropithecus* the anterior fovea is separated from the talonid basin by a continuous transverse crest running from metaconid to protoconid. Furthermore, in the Moroto specimen, the m/3 is smaller than the m/1 whereas in *Dendropithecus* the m/3 is usually the largest of the molars. Apart from that, the p/4s of the two genera are divergent, those of *Dendropithecus* having the apices of the two main cusps close to each other, the mesial fovea reduced and there is no buccal cingulum. In addition, in the p/4 of *Dendropithecus* the enamel extends further towards the roots antero-buccally than it does in *Kogolepithicus*.

Kogolepithicus differs from *Simiolus* [6] which is smaller, has more elongated molars, its hypoconulid is located buccally, and it has a complete distal wall of the mesial fovea.

Kogolepithicus differs from *Micropithecus* which is smaller, possesses a transverse crest on the metaconid, has less trenchant cuspids, shows no sign of having a bifid metaconid and entoconid in the lower molars, and by the absence of a buccal cingulum in the lower p/4. The morphology of the m/3s is very divergent, the talonid complex being extremely simple in *Micropithecus* and much more complex in *Kogolepithicus*. In addition, the p/4 of *Micropithecus* is higher crowned, the apices of the main cusps are closer together and there is no buccal cingulum.

Comparisons with the Nyanzapithecinae [6]

Kogolepithicus differs from *Rangwapithecus* which has rugose cheek tooth enamel, and molars in which the mesial fovea is clearly separated from the talonid basin, with no buccal cingulum and non-bifid metaconid and entoconid. The crests that descend towards the buccal notch of the talonid basin are directed obliquely and lingually in *Rangwapithecus* and thus reduce the size of the occlusal basin, whereas, in *Kogolepithicus* they are in line with the long axis of the

tooth, and thereby vacate the basin. The greatest difference resides, however, in the length-breadth relationship of the molars, those of *Rangwapithecus* being elongated and narrow, whereas those of *Kogolepithicus* are short and broad (Table 3).

Molars of *Kogolepithicus* differ from those of *Turkanapithecus* in the position of the hypoconulid which is in line with the protoconid and hypoconid in the latter genus, whereas in *Kogolepithicus* it is positioned more lingually, being almost in the midline of the crown.

Kogolepithicus diverges from *Mabokopithecus*, which is about the same size and it has no sign of an enlarged and lingually offset cuspid between the metaconid and hypoconid. The lower molars of *Mabokopithecus* are also more elongated and narrower than those of *Kogolepithicus*.

Comparisons with genera classed as Superfamily *incertae sedis* [6]

There is a slight tendency in some molars of *Limnopithecus* for the metaconid to have a shallow groove separating the metaconid from its distal crest, but any groove, if present, is weak and soon disappears with wear. The grooves in *Kogolepithicus* molars are much more marked. A further difference is the well developed and continuous distal wall separating the mesial fovea from the talonid basin that typifies *Limnopithecus*. In addition the p/4 of *L. legetet* is higher crowned than that of *Kogolepithicus* and its distal basin is shorter.

The p/4 of *Kogolepithicus* differs from that of *Kalepithicus*, which is a much smaller anthropoid, and has a more strongly flared buccal wall. Furthermore, there is no buccal cingulum in the p/4 of *Kalepithicus*. The lower molars of the latter genus are wider anteriorly than distally, the opposite of *Kogolepithicus*, and the distal wall of the mesial fovea is entire. In *Kalepithicus* there is no sign of the metaconid and hypoconid being bifid.

Table 3

Dimensions (in mm) of the teeth of *Kogolepithicus morotoensis* nov. gen. nov. sp.

Dimensions (en millimètres) des dents de *Kogolepithicus morotoensis* nov. gen. nov. sp.

Specimen	Length	Anterior Breadth	Posterior Breadth	Length/Breadth
Mor II, 27'03, left p/4	5.5	-	5.4	1.01
Mor II, 28'03 left lower m/2	7.7	6.8	7.1	1.08
Mor II, 29'03 right lower m/2	8.1	6.4	7.1	1.14
Mor II, 10'03, left lower m/3	7.5	6.9	6.6	1.09

Comparison with other Miocene Anthropoidea

Kogolepithecus differs from *Proconsul*, *Afropithecus*, *Kamoyapithecus*, *Kenyapithecus*, and *Ugandapithecus*, which are larger, possess thicker enamel in the molars, and have more restricted talonid basins separated from the mesial fovea by a continuous protoconid–metaconid crest, and have non-bifid metaconids and hypoconids.

Discussion

Kogolepithecus does not fit easily into any of the major subdivisions of the so-called ‘small-bodied apes’ of the Miocene of Africa [6]. In terms of size it is similar to *Dendropithecus* but it is not close to it morphologically. It is also morphologically quite different from *Micropithecus* and *Simiolus*, so it is unlikely to represent a dendropithecoid in the sense of Harrison [6].

It is appreciably different from all proconsuloids, including the small ones (*Turkanapithecus*, *Nyanzapithecus* and *Rangwapithecus*) classified as Nyanzapithecines by Harrison [6]. It is highly divergent in terms of size and morphology from Proconsulines and Afropithecines.

In his classification of African Miocene anthropoids, Harrison [6] left one large genus (*Kamoyapithecus*) and two small genera (*Limnopithecus* and *Kalepithecus*) as superfamily *incertae sedis*. *Kogolepithecus* differs from both the latter genera by its superior size and some morphological features, but out of all the known small apes of the Miocene of Africa, it is closest morphologically to these two genera. In view of the uncertain status of these taxa, it is concluded that *Kogolepithecus* should also be classified as superfamily *incertae sedis* until it and these other genera are better known.

The discovery of *Kogolepithecus* increases the known diversity of small to medium-sized African Miocene catarrhines from 8 to 9 genera.

Superfamily Hominoidea Gray, 1825

Genus *Ugandapithecus* Senut, Pickford, Gommery & Kunitatsu, 2000

Species *Ugandapithecus* sp.

Material from Moroto II

UMP 62-12, left C1/ male; Mor IIb 2'98, left M2/; Mor II 14'01, right P3/; Mor II, left C1/ female.

Description

Some material of this genus (upper male and female canines, upper molar) has been described in other papers [15,18]. The most important new specimen is an upper right P3/ (Fig. 3, J–K) that differs markedly from the premolars of *Afropithecus* (of which *Morotopithecus* is a synonym [13]). The tooth is smaller than those of *Afropithecus* and it lacks the marked flare of the buccal and lingual cusps that carries onto the roots, morphology that typifies the latter genus. In addition it lacks the distinctive anterior elongation of the crown onto the anterobuccal root. The latter feature could be a sexually dimorphic character, as it seems to occur more in males than in females [12], but on other grounds it is unlikely that the Moroto P3/ represents *Afropithecus*. The apices of the main cusps are further apart than they are in *Afropithecus* despite the tooth being smaller overall, and the buccal and lingual flare of the crown is minimal. The tooth measures (in mm) 7.2 md x 10.9 bl, and the cusps tips are 5.7 mm apart.

Discussion. Mor II, 14'01 is most similar to P3/s of *Ugandapithecus major* [9,10] and is almost identical to the P3/ in the Buluk large hominoid maxilla [8]. The left M2/ (Mor IIb, 2'98) is most similar to teeth of *Ugandapithecus major* [9,10,15], and differs markedly from those of *Afropithecus turkanensis* [8]. The upper second molar in the Buluk maxilla is similar in its preserved parts to the Moroto tooth, and differs from those of *Afropithecus*. These facts indicate that a revision of the large apes from Moroto II, Kalodirr and Buluk is required, but this is outside the scope of the present paper.

4. Conclusions

The Moroto II catarrhine fauna is most similar to those of Buluk and Kalodirr in the Turkana Basin, Kenya, with which it shares at least three taxa (*Prohylobates*, *Afropithecus turkanensis* and *Ugandapithecus* sp.). It has less strong affinities with the Early Miocene catarrhine faunas from Western Kenya, such as Rusinga, Songhor and Koru, even though it shares one taxon with these sites (*Ugandapithecus*). It has closer resemblances to some of the Middle Miocene sites in Western and Central Kenya, such as Maboko which has *Prohylobates macinnesi* and Kipsaraman

which possesses both *Ugandapithecus* and *Prohylobates*. The latter two sites are aged ca 15.5 Ma, and they both share other faunal elements with Moroto II, including *Morotochoerus ugandensis* which is unknown from sites older than 17.5 Ma.

The presence of a new genus and species of catarrhine (*Kogolepithecus morotoensis*) at Moroto II is based on a partial lower dentition which shows several unique features in crown morphology. The overall aspect of the available teeth indicates major differences from *Dendropithecus macinnesi* and other small to medium-sized apes from the Miocene of East Africa and reveals that they represent a hitherto unknown catarrhine lineage, for the moment classified as *incertae sedis* at the superfamily level, along with *Limnopithecus*, and *Kalepithecus*.

Acknowledgements

We thank members of the Uganda Palaeontology Expedition for their help in the field. Research permission was accorded by the Uganda National Council for Science and Technology. Authorisation to excavate at Moroto II was provided by the Ministry of Youth, Culture and Sport through the Uganda Museum (Dr E. Kamuhangire). We are anxious to thank the villagers of Rupa, Moroto District, for their help in the field, and the District Administrator and Municipal Council of Moroto for access to facilities and the sites. Pierre Mein (University of Lyon) identified the rodents and other microfauna from Moroto II.

Funds were provided by the Collège de France (Prof. Y. Coppens), the Département Histoire de la Terre (Prof. P. Taquet), the French Ministry of Foreign Affairs (Commission de Fouilles) and the CNRS (UMR 8569, UPR 2147). Thanks also to Dr Y. Kunitatsu (Primate Research Institute, Inuyama) for discussion and for the CT scan of the *Kogolepithecus* tooth and for providing access to specimens in his care. Finally, thanks to Prof. H. Ishida (Kyoto University) for technical assistance.

References

- [1] B. Benefit, The permanent dentition and phylogenetic position of *Victoriapithecus*, *J. Hum. Evol.* 25 (1993) 83–172.
- [2] W.W. Bishop, More fossil Primates and other Miocene mammals from north-east Uganda, *Nature* 203 (1964) 1327–1331.
- [3] E. Delson, *Prohylobates* (Primates) from the Early Miocene of Libya: a new species and its implications for cercopithecoid origins, *Geobios* 12 (1979) 725–733.
- [4] R. Fourtau, Contributions à l'étude des vertébrés miocènes de l'Égypte, Cairo, *Geol. Surv. Egypt* (1918) 1–121 i–vii +, (1920).
- [5] D.L. Gebo, L. MacLatchy, R. Kityo, A. Deino, J. Kingston, D. Pilbeam, A hominoid genus from the Early Miocene of Uganda, *Science* 276 (1997) 401–404.
- [6] T. Harrison, Late Oligocene to Middle Miocene catarrhines from Afro-Arabia, in: W.C. Hartwig (Ed.), *The Primate Fossil Record*, Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 311–338.
- [7] M.G. Leakey, Early Miocene cercopithecids from Buluk, Northern Kenya, *Folia Primatol.* 44 (1985) 1–14.
- [8] M.G. Leakey, A.C. Walker, *Afropithecus* Function and Phylogeny, in: D. Begun, C. Ward, M. Rose (Eds.), *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*, Plenum Press, New York, 1997, pp. 225–239.
- [9] W.E. Le Gros Clark, L.S.B. Leakey, The Miocene Hominoidea of East Africa, *Foss. Mamm. Afr.* 1 (1951) 1–117.
- [10] L. Martin, New specimens of *Proconsul* from Koru, Kenya, *J. Human Evol.* 10 (1981) 139–150.
- [11] M. Pickford, Preliminary Miocene Mammalian biostratigraphy for Western Kenya, *J. Human Evol.* 10 (1981) 73–97.
- [12] M. Pickford, Sexual dimorphism in *Proconsul*, *Hum. Evol.* 1 (1986) 111–148.
- [13] M. Pickford, New reconstruction of the Moroto hominoid palate and a reassessment of its affinities to *Afropithecus turkanensis*, *Hum. Evol.* 17 (2002) 1–19.
- [14] M. Pickford, P. Tassy, A new species of *Zygodolopodon* (Mammalia, Proboscidea) from the Miocene hominoid localities of Meswa Bridge and Moroto (East Africa), *N. Jahrb. Geol. Paläont. Abh.* 4 (1980) 235–251.
- [15] M. Pickford, B. Senut, D. Gommery, Sexual dimorphism in *Morotopithecus bishopi*, an early Middle Miocene hominoid from Uganda and a reassessment of its geological and biological contexts, in: P. Andrews, P. Banham (Eds.), *Late Cenozoic Environments and Hominid Evolution: a Tribute to Bill Bishop*, *Geol. Soc., Lond.*, 1999, pp. 27–38.
- [16] M. Pickford, B. Senut, D. Hadoto, J. Musisi, C. Kariira, Découvertes récentes dans les sites miocènes de Moroto (Ouganda Oriental) : aspects biostratigraphiques et paléo-écologiques, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 302 (1986) 681–686.
- [17] D. Pilbeam, Tertiary Pongidae of East Africa: Evolutionary relationships and taxonomy, *Bull. Peabody Museum Natural History* 31 (1969) 1–185.
- [18] B. Senut, M. Pickford, D. Gommery, Y. Kunitatsu, A new genus of Early Miocene hominoid from East Africa: *Ugandapithecus major* (Le Gros Clark & Leakey, 1950), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 331 (2000) 227–233.