



Human Palaeontology and Prehistory (Palaeoanthropology)

# *Ouranopithecus* et la date de séparation des hominoïdes modernes

Louis de Bonis <sup>a,\*</sup>, George D. Koufos <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de géobiologie, biochronologie et paléontologie humaine, UMR 6046 du CNRS, UFR Sciences, université de Poitiers, 40, av. du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers, France

<sup>b</sup> Laboratoire de géologie et paléontologie, université Aristote, 54124 Thessaloniki, Grèce

Reçu le 17 juillet 2003 ; accepté après révision le 19 avril 2004

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

## Résumé

Les études de biologie moléculaire permettent de calculer des distances entre les êtres vivants à partir des différences qu'ils présentent au niveau moléculaire, de les traduire par une série de dichotomies et d'en tirer des conclusions sur leurs relations phylétiques. En s'appuyant sur certaines données paléontologiques qui précisent l'âge géologique d'une des dichotomies, ces études visent à donner la date de toutes les autres (horloge moléculaire). Quelle que soit la méthode utilisée, les résultats sont concordants en ce qui concerne la phylogénie, mais très variables, pour ce qui est des datations. Le primate hominoïde *Ouranopithecus* possède un certain nombre de caractères dérivés qu'il partage avec les australopithèques, et donc avec l'homme, qui incitent à le placer dans le clade des Homininae avec ceux-ci. Dans ce cas, la séparation du clade humain et de celui des chimpanzés devrait être plus ancienne que ce fossile, c'est-à-dire plus ancienne que 9,6 Ma. **Pour citer cet article : L. de Bonis, G.D. Koufos, C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

## Abstract

***Ouranopithecus* and dating the splitting of the extant hominoids.** Studies of molecular biology allow us to calculate distances between the living beings from differences that they present at the molecular level. They are expressed by a set of dichotomies, which represent their phyletic relationships. While leaning on certain paleontological data that specify the geological age of one of dichotomies, these studies aim to give the date of all another one (molecular clock). Whatever is the used method, results are in agreement with regard to the phylogeny but very variable, for what is dating. The hominoid primate *Ouranopithecus* has some derived characters shared with australopithecines, and therefore with humans. So it must be placed into the clade of the Homininae with them. Insofar the separation of the human clade and the one of chimps should be older than this fossil, that is to say older than 9.6 Ma. **To cite this article: L. de Bonis, G.D. Koufos, C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Horloge moléculaire ; Primates ; Hominoidea ; Miocène supérieur ; *Ouranopithecus*

**Keywords:** Molecular clock; Primates; Hominoidea; Late Miocene; *Ouranopithecus*

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [louis.de.bonis@univ-poitiers.fr](mailto:louis.de.bonis@univ-poitiers.fr) (L. de Bonis).

## Abridged English version

### 1. Molecular clock

Several methods allow biologists to calculate the molecular distances between living beings and particularly hominoid primates. The most common are DNA hybridization, immunology, protein sequencing or DNA (mitochondrial or nuclear) sequencing. If the speed of the molecular evolution is the same in all lineages, larger is the distance, older is the common ancestor of two taxa. By this way it is possible to build a phylogeny among extant hominoid primates by a clade in which the species of every taxon share a more recent common ancestor than species that are not in the clade. A second step consists of the dating of the splitting between the different taxa or species. If a splitting between two different taxa whose molecular distance is known can be dated, the other splitting are dated in function of their different distances. But there is a large variation in the results. For instance the dating of the splitting between human and chimpanzees has been estimated commonly between 2.5 and 12 Ma depending on the used method and on the research crew.

### 2. *Ouranopithecus* phylogenetic relationships

Found in the Late Miocene layers of Northern Greece, *Ouranopithecus* Bonis and Melentis, 1977 is known from numerous specimens, teeth, mandibles, maxillae and a reasonably complete face. *Ouranopithecus* is a large-sized primate with a large sexual dimorphism. The male specimens reach the size of a female gorilla and have larger canines than that of females. *Ouranopithecus* shares several characters with the australopithecines, which could be synapomorphies.

#### 2.1. Canine reduction

Whatever the size of the canines they are always smaller than that of recent apes and that of the fossil genus *Proconsul*. The canine reduction is more significant in australopithecines and of course in human but the evolutionary trend is the same.

#### 2.2. Morphology of the upper premolars

On the upper premolars, there is a slight height difference between the two cusps and these cusps are

rounded and particularly the buccal one of the P3/ has not the sharp and flat shape that is common among the apes. The same P3/ is also more buccally symmetrical.

#### 2.3. Enamel thickness and microwear

The upper and lower cheek teeth have very thick enamel, which appears clearly on a well-marked wear gradient from M/1 to M/3. Some other Miocene primates, for instance *Sivapithecus*, are also thick enamelled but the enamel of *Ouranopithecus* is as thick as the teeth enamel of the australopithecines. The enamel thickness fits quite well with an adaptation to an open environment and an adaptation to hard object feeding. On one hand, the *Ouranopithecus* teeth microwear indicates it was feeding on hard food and, in the other hand, the mammalian fauna of the localities in which this primate is coming from appears clearly such as an open environment savanna-like fauna.

#### 2.4. Anterior lower premolar

The anterior lower premolar, p/3, is relatively small, short and not elongated as are the apes P/3. The protoristid is also less oblique and the overall occlusal profile is not so different from that of the p/3 of *Australopithecus afarensis*. But the most important character of the P/3 is certainly the lack of honing facet on the antero-buccal face of the tooth. This facet is present in all catarrhine primates except the Hominae. This feature can be considered as a good synapomorphy shared by the Greek Miocene primate and the recent genera *Australopithecus* and *Homo*. The significance of this structure is probably tied to the way of chewing and to the diet. So the shape of the wear facets is very similar in *Ouranopithecus* and *Australopithecus afarensis* p/3.

#### 2.5. Molars

The molars, especially the upper of lower third molars, have several accessory cusps and they present a striking similarity with the australopithecines molars.

#### 2.6. Relative proportions of the teeth

The relative proportions of the teeth are more hominid-like than ape-like.

#### 2.7. Mandible

The mandible is robust and the ramus is vertical. The mandibular condyle is narrow relative to its

breadth and it is another shared character with recent Homininae.

Several characters of *Ouranopithecus* could be synapomorphies with the australopithecines and morphological comparisons with *Australopithecus afarensis* allow to see that both are fairly similar. But for some authors its place out of Africa is not convenient to consider this genus such as a good ancestor or sister group for recent Homininae. “Besides thick enamel, *Ouranopithecus* and *Australopithecus* also shared round, swollen molar cusps, the absence of a honing facet and substantial sexual dimorphism... If *Ouranopithecus* occurred in Africa, it would even be a plausible ancestor for *Australopithecus*.” But we must not envisage the Late Miocene geographical relationships on the basis of the recent ones. Any important climatic barrier did not separate Eurasia and Africa. Although there were faunal differences between Eurasia and Africa, some Eurasian faunas were more similar to the African faunas than to some other Eurasian faunas.

During the Late Miocene, most of the known hominoid primate genera lived in Eurasia. Beyond the cited above genera, there were other genera (*Dryopithecus*; *Lufengpithecus*, *Indopithecus*...) whose phylogenetic relationships are yet unclear but showing that this continent was a significant place for the evolution of higher primates. But at the same time Africa yielded very few evidences on primate phylogeny. Until recently australopithecines were considered as appearing around 4 Ma ago (Early Pliocene), there was a 5 Ma gap in our knowledge of human history. Recent discoveries show that there were hominids in the African Late Miocene between 5 and 7 Ma! It seems that actually there is an African dogma dominating the ideas relative to human origins. But if we take into account the Miocene biogeography, it appears clearly that a place or another one in the old continents would be convenient. May be, in the future, some discoveries will demonstrate the presence in Africa of *Ouranopithecus* itself or of a very similar genus but, until this, the Greek genus is the most appropriate to be the sister group of the Mio-Pliocene hominins so, the splitting between African apes and humans would be older than 9.6 Ma.

## 1. Introduction

Les hominoïdes modernes, homme, chimpanzés, gorille, orangs-outans, gibbons et siamangs sont ras-

semblés en deux ou trois familles en fonction des auteurs. Si gibbons et siamangs sont toujours réunis dans les Hylobatidae, l’orang-outan peut être l’unique représentant de la famille des Pongidae ou être incorporé dans celle des Hominidae, en compagnie de l’homme et des grands singes africains [29]. Nous nous intéresserons ici à la triade homme, gorille, chimpanzés représentants indiscutés, ou presque, de cette dernière famille. Les relations phylétiques entre les trois sont encore l’objet de discussions portant, d’une part sur le fait de savoir si les chimpanzés sont plus proches du gorille que de l’homme, et d’autre part sur la date de la dernière dichotomie qui sépara la lignée humaine, c’est-à-dire les hominiens, de celle de ses cousins africains. Il existe deux groupes de méthodes pour évaluer l’ancienneté du dernier ancêtre commun et l’époque de la séparation de deux lignées. L’un fait appel aux données de l’étude des caryotypes et surtout à celles fournies par la biologie moléculaire, l’autre se base sur la datation des fossiles c’est-à-dire sur la paléontologie. Les méthodes modernes de biologie moléculaire permettent l’examen détaillé de la structure des protéines ou de celle des acides nucléiques eux-mêmes responsables de la construction de ces protéines. Elles ont fourni des résultats significatifs en ce qui concerne les différences ou les rapports entre les êtres vivants et particulièrement entre les primates hominoïdes. Ce sont elles qui, par exemple, ont montré que l’orang-outan s’écarterait nettement des grands singes africains et de l’homme et qu’il devait être inclus dans une unité taxonomique séparée, ici celle des Pongidae. Un autre problème est celui de la datation des séparations entre les groupes dont on a estimé les différences ou celle de leurs plus anciens ancêtres communs. Cette évaluation repose sur le postulat que l’évolution moléculaire s’effectue à vitesse constante si l’on prend en compte une période assez longue, les accélérations éventuelles étant compensées par des ralentissements à d’autres époques. Il suffirait donc de dater une seule dichotomie pour connaître l’âge de toutes les autres, à condition bien sûr d’avoir étalonné les différences moléculaires. Cependant, pour estimer le moment où s’est produite une divergence, il faut obligatoirement avoir un repère paléontologique, les fossiles restant la clé de toute datation. Cette méthode a pris le nom d’horloge moléculaire.

## 2. L'horloge moléculaire

Différentes techniques ont été utilisées pour évaluer les « distances » moléculaires entre les différents primates hominoïdes avant de traduire ces distances en millions d'années (Ma). Il n'est pas question d'en faire un inventaire exhaustif, mais de donner simplement quelques exemples en montrant la variété des dates ainsi obtenues.

D'après la comparaison de séquences de protéines, la date de 0,5 Ma correspondrait à la séparation entre la lignée humaine et celle conduisant aux chimpanzés [14]. Ce résultat, un peu étrange, est d'ailleurs considéré comme aberrant par l'auteur lui-même.

L'hybridation de l'ADN consiste à rassembler des fragments d'ADN appartenant à des espèces différentes avant de les séparer à nouveau en chauffant la préparation ; plus les animaux sont proches et plus la température nécessaire pour rompre les assemblages est élevée. Par ce biais, la séparation entre l'orang et les Hominidae a été estimée à 18 Ma et celle entre les trois genres d'Hominidae à 12 Ma [3], ceci en tablant sur une dichotomie entre Cercopithecoidea et Hominoidea datée de 30 Ma. Un peu plus tard, la même méthode aboutit à 13–18 Ma pour la séparation de l'orang, 8–10 pour celle du gorille et 6,3 à 7,7 pour l'homme et le chimpanzé [26].

La comparaison de séquences d'ADN mitochondrial va donner, pour les mêmes dichotomies, tout d'abord [17] 16 ( $\pm 3$ ), 5 ( $\pm 1$ ) et 3,4 ( $\pm 0,6$ ) Ma, puis [16] 11 ( $\pm 1$ ), 3,7 ( $\pm 0,6$ ) et 2,7 ( $\pm 0,6$ ) Ma. Dans ce dernier cas, pour expliquer une datation aussi récente, les auteurs invoquent un éventuel transfert interspécifique de l'ADN mitochondrial qui aurait été postérieur à la séparation des deux lignées de l'homme et du chimpanzé. La même utilisation de l'ADN mitochondrial va conduire une autre équipe à des résultats différents [1]. La dichotomie entre l'homme et le chimpanzé se serait produite vers 12 Ma.

Une comparaison de l'ADN nucléaire lui-même [29] conduirait à rapprocher l'homme et le chimpanzé dans le genre *Homo* qui apparaîtrait vers 6 Ma, alors que les deux sous-genres *Pan* et *Homo* prendraient naissance respectivement vers 2,7 et 4,5 Ma.

Comme on peut le voir à travers ce rapide aperçu, l'horloge moléculaire apporte des résultats à peu près concordants en ce qui concerne l'ordre des différentes dichotomies, mais fortement divergents si l'on prend

en compte les datations obtenues. On notera également que certaines des dates proposées pour la divergence entre l'homme et les chimpanzés sont plus récentes que des fossiles actuellement attribués aux hominiens [12,15,22,25,28,30]. En fait, seule la paléontologie peut trancher cette question. Nous avons vu que l'horloge moléculaire doit toujours être mise à l'heure en fonction d'un étalon paléontologique et, si l'on peut montrer qu'un fossile appartenant à une des lignées impliquées est présent dans un niveau géologique donné, il s'ensuit que la séparation d'avec la lignée voisine est plus ancienne que ce niveau. C'est le but que nous nous fixons dans ce travail.

## 3. Relations phylétiques d'*Ouranopithecus*

Découvert dans le Miocène supérieur de Grèce du Nord dans trois gisements différents [4,6,7,9,11,19,20], ce genre est aujourd'hui représenté par un matériel important permettant l'analyse des caractères crâniens et dentaires de ce fossile dont les localités ont été datées entre 9 et 9,6 Ma [24]. Parmi les traits morphologiques relevés sur le crâne ou les dents, nous nous focaliserons sur ceux qui peuvent être interprétés comme des caractères dérivés partagés (synapomorphies) avec les hominiens plus récents que sont les australopithèques.

### 3.1. Réduction des canines

*Ouranopithecus* présente un dimorphisme sexuel marqué qui porte sur la taille générale et les proportions des canines. Les individus du sexe masculin présentent des dimensions supérieures à celles des femelles et leurs canines sont relativement plus grandes. Cependant, si on compare ces canines à celles des autres hominoïdes [5] on s'aperçoit qu'elles sont plus petites, en grandeur relative, que celles des grands singes modernes ou celles des plus anciens hominoïdes connus. La réduction de ces dents est maximale chez l'homme et l'amorce de réduction constatée chez *Ouranopithecus* doit être considérée comme un caractère dérivé partagé.

### 3.2. Morphologie des prémolaires supérieures

Chez les grands singes et chez les hominoïdes anciens, ces dents, en particulier la P3, possèdent une

muraille externe dissymétrique et des tubercules de taille inégale au bénéfice du tubercule buccal. Chez *Ouranopithecus* et les hominiens plus récents, la muraille est symétrique et les deux tubercules sont presque de même hauteur [5]. Ce caractère constitue également une synapomorphie.

### 3.3. Épaisseur de l'émail des dents jugales et micro-usure

L'épaisseur de la couche d'émail qui recouvre les dents jugales est liée, au moins en grande partie, au monde d'alimentation. Les hominoïdes dont la couche d'émail est mince doivent se cantonner à une nourriture relativement tendre et peu abrasive (fruits, bourgeons, jeunes pousses ou feuilles tendres) sous peine d'usure prématurée de la denture. Ceux dont la couche d'émail est plus épaisse sont adaptés à un régime alimentaire pouvant comprendre des objets relativement coriaces (tubercules, graines, racines). Ces deux types de nourriture correspondent à des milieux différents, forêts denses humides fournissant toute l'année ce type de nourriture dans le premier cas, ou des milieux plus ouverts, avec au moins une saison sèche pendant laquelle il faut se rabattre sur d'autres ressources. Les australopithèques du Plio-Pléistocène sont des primates du deuxième type, comme c'est le cas pour *Ouranopithecus*. D'un autre côté, la micro-usure dentaire peut révéler le type de nourriture ingérée lors des derniers repas d'un animal. L'étude des dents d'*Ouranopithecus* indique clairement qu'il se nourrissait à partir d'éléments coriaces qui avaient laissé sur la couronne des traces caractéristiques [27]. L'épaisseur de l'émail pourrait donc aussi être une synapomorphie reliant le primate grec aux australopithèques et donc à l'homme, mais le problème est moins simple qu'il n'y paraît. D'un côté, à partir du Miocène moyen, on peut noter l'apparition, en Afrique et en Eurasie, de primates hominoïdes dont l'émail des dents jugales commence à épaissir, réaction probable à un phénomène climatique à l'échelle mondiale et dont les traces se retrouvent dans d'autres groupes de mammifères [10]. Au Miocène supérieur, ce caractère s'accroît chez des formes comme *Sivapithecus* ou *Ankarapithecus* qui se rattachent sans ambages aux Pongidae, surtout le premier genre [21,23]. D'ailleurs, parmi les hominoïdes modernes, l'orang-outan est celui qui, homme excepté, possède l'émail le plus épais. L'épaisseur de

l'émail peut donc être un caractère homoplasique. On pourrait dire que, pour relier un primate fossile aux australopithèques, l'épaisseur de l'émail est une condition nécessaire mais pas suffisante. En outre, d'un autre côté, un autre hominoïde de la limite plio-miocène, le genre *Ardipithecus*, a été rattaché aux hominiens bien que ses dents soient recouvertes d'une couche d'émail relativement mince [28], alors que le genre *Orrorin*, un peu plus ancien, possède lui un émail épais [25]. La question de la polarité de ce trait particulier reste donc encore posée, mais il est semble-t-il plus économique en matière d'hypothèse de considérer que l'épaisseur de l'émail, comme les autres caractères que nous évoquons ici, est partagée entre le primate grec et les australopithèques.

### 3.4. Facette aiguisoir et complexe masticateur

Chez tous les primates catarhiniens, cercopithécoïdes ou hominoïdes à l'exception notable de l'homme et des australopithèques, il existe une grande facette d'usure sub-verticale située sur la portion antérieure de la face buccale de la première prémolaire inférieure (p3). Cette facette correspond au contact et au frottement de la canine supérieure lors de l'occlusion ; cette canine étant ainsi aiguisée en permanence. L'absence de cette facette chez *Ouranopithecus* doit constituer un lien très fort, une synapomorphie, entre ce dernier et les hominiens plus récents. On remarque aussi un mode d'usure particulier de cette prémolaire p3. L'abrasion commence au sommet du tubercule de la dent sur laquelle la dentine apparaît en premier ; avant de s'étendre le long des crêtes mésiale et distale. Une telle figure d'abrasion se retrouve exactement sur la prémolaire correspondante d'*Australopithecus afarensis* (Fig. 1). Cette ressemblance traduit un mode de mastication analogue chez les deux espèces et constitue un autre trait dérivé partagé, peut-être lié au précédent.

### 3.5. Morphologie des molaires

Lorsque l'on compare la morphologie des couronnes des molaires d'*Ouranopithecus* à celles des australopithèques, on ne peut manquer d'être frappé par les nombreux points de ressemblance qui existent dans le détail de la forme des cuspidés, principales ou accessoires, ainsi que dans leur disposition. Il est

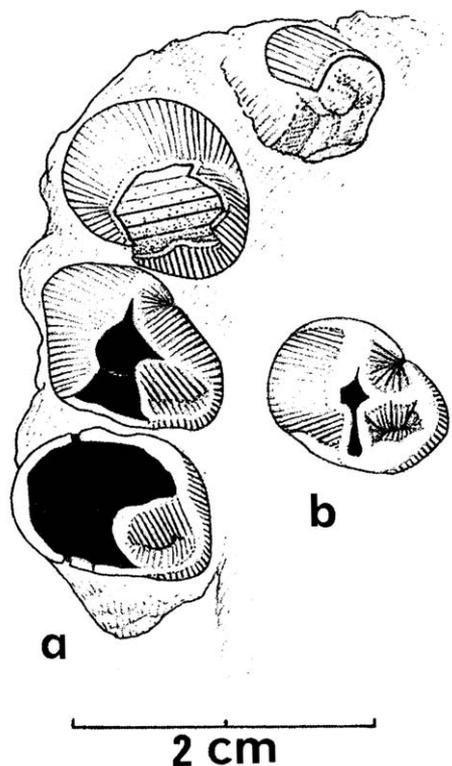


Fig. 1. (a) *Ouranopithecus macedoniensis*, anterior part of a left mandible in occlusal view with broken 13, c-p4. (b) *Australopithecus afarensis*, left p3 in occlusal view (from a cast). Note the similarity between both p3 wear pattern.

Fig. 1. (a) *Ouranopithecus macedoniensis*, portion antérieure de mandibule gauche en vue occlusale avec 13 cassée, c-p4. (b) *Australopithecus afarensis*, p3 gauche en vue occlusale (d'après un moulage). Notez la similitude des figures d'usure sur les deux p3.

difficile de penser que cette similitude anatomique soit seulement due au hasard. Il nous paraît plus vraisemblable de l'attribuer à la présence d'un lien étroit de parenté [5].

### 3.6. Proportions des dents

Des études biométriques ont montré que, si l'on considère les proportions dentaires, *Ouranopithecus* était beaucoup plus proches des hominiens, *Australopithecus* ou même *Homo* que des grands singes actuels ou fossiles [8,13]. Ces proportions particulières impliquent, comme l'émail épais et la morphologie du com-

plexe canine supérieure/prémolaire inférieure, un mode de mastication particulier.

### 3.7. Condyle mandibulaire

La branche montante (ramus) de la mandibule est robuste et s'élève verticalement. À la partie postérieure, elle présente un condyle d'articulation relativement étroit dans le sens antéro-postérieur. Cette particularité se retrouve chez les australopithèques et chez l'homme mais pas chez le gorille ou les chimpanzés, chez lesquels cette dimension du condyle est plus importante. Cette disposition pourrait être liée à une amplitude plus grande des mouvements ectaux de la mandibule chez les grands singes.

## 4. Conclusion

L'ensemble des traits morphologiques que nous venons d'évoquer brièvement constitue un faisceau d'arguments pour avancer l'idée d'une relation privilégiée entre, d'une part, les australopithèques et les autres hominiens plio-pléistocènes et, d'autre part, les australopithèques et *Ouranopithecus*, ce dernier pouvant être considéré comme le groupe frère des premiers, la possibilité d'une multiplication des homoplasies pour expliquer les points communs paraissant beaucoup moins vraisemblable. Dans ce cas, les deux lignées conduisant respectivement à l'homme et aux chimpanzés seraient déjà individualisées à ce niveau. Or, il faut rappeler que l'âge des sites ayant livré le primate de Grèce a été estimé de 9 à 9,6 Ma. La séparation des lignées serait donc plus ancienne et elle pourrait correspondre à la date de 12 Ma, calculée par certains biologistes moléculaires [1]. Ceci n'est pas particulièrement étonnant dans la mesure où l'on prend en compte les découvertes d'hominiens dans le Miocène supérieur terminal vers 5 à 6 Ma en Afrique de l'Est [15,22,25] et 6 à 7 Ma en Afrique centrale [12]. Un travail récent sur la phylogénie des hominoïdes [2] a proposé une phylogénie des hominoïdes dans laquelle *Ouranopithecus*, à l'intérieur des Hominidae, est présenté comme le groupe frère de l'ensemble formé par le genre Miocène *Dryopithecus*, les grands singes africains et les australopithèques. Nous sommes d'accord avec les grandes lignes de cette phylogénie qui rend

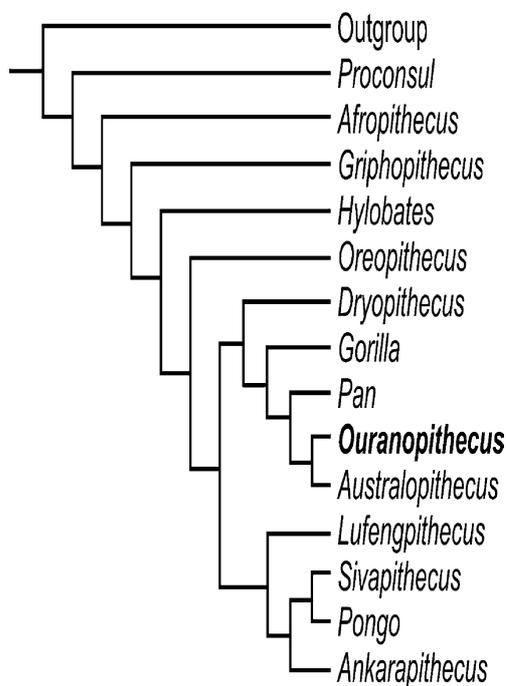


Fig. 2. Extant and fossil hominoid phylogeny (modified from Begun [2]).

Fig. 2. Phylogénie des hominoïdes actuels ou fossiles (modifié d'après Begun [2]).

compte des données paléo-biogéographiques du Miocène supérieur en soulignant l'importance des hominoïdes eurasiatiques, mais nous pensons que le rameau concernant *Ouranopithecus* doit être déplacé pour se situer entre les grands singes d'Afrique et les hominiens indiscutables (Fig. 2). On a pu écrire que “*Besides thick enamel, Ouranopithecus and Australopithecus also shared round, swollen molar cusps, the absence of a honing facet and substantial sexual dimorphism... If Ouranopithecus occurred in Africa, it would even be a plausible ancestor for Australopithecus*” [18], mais l'argument paléogéographique n'est pas très solide, dans la mesure où la géographie du Miocène supérieur diffère beaucoup de l'actuelle, que les échanges fauniques sont nombreux entre l'Afrique et l'Eurasie et surtout qu'à cette époque, l'immense majorité des genres de primates hominoïdes se rencontre justement en Eurasie.

Ces recherches ont bénéficié de l'appui du CNRS (UMR 6046) et du projet international RHOI-NSF.

## Références

- [1] U. Arnason, A. Gullberg, A. Janke, X. Xu, Pattern and timing of evolutionary divergences among hominoids based on analysis of complete mtDNAs, *J. Mol. Evol.* 43 (1996) 650–661.
- [2] D.R. Begun, European hominoids, in: W.C. Hatwig (Ed.), *The Primate Fossil Record*, 20, Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 339–368.
- [3] R.E. Benveniste, G.J. Todaro, Evolution of the C viral gene: evidence for an asian origin of man, *Nature* 261 (1976) 101–108.
- [4] L. de Bonis, J. Melentis, Un nouveau genre de Primate hominoïde dans le Vallésien (Miocène supérieur) de Macédoine, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D* 284 (15) (1977) 1393–1396.
- [5] L. de Bonis, J. Melentis, Les Primates hominoïdes du Miocène supérieur de Macédoine – Étude de la mâchoire supérieure, *Ann. Paléontol.* 64 (1978) 185–202.
- [6] L. de Bonis, G.D. Koufos, The face and the mandible of *Ouranopithecus macedoniensis*: description of new specimens and comparisons, *J. Hum. Evol.* 24 (6) (1993) 469–491.
- [7] L. de Bonis, G. Bouvrain, D. Geraads, J. Melentis, Première découverte d'un Primate Hominoïde dans le Miocène supérieur de Macédoine (Grèce), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D* 278 (1974) 3063–3066.
- [8] L. de Bonis, D.C. Johanson, J. Melentis, T. White, Variations métriques de la denture chez les Hominidés primitifs : comparaison entre *Australopithecus afarensis* et *Ouranopithecus macedoniensis*, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 292 (1981) 373–376.
- [9] L. de Bonis, G. Bouvrain, D. Geraads, G.D. Koufos, New Hominid skull material from the Late Miocene of Macedonia (Northern Greece), *Nature* 345 (6277) (1990) 712–714.
- [10] L. de Bonis, G. Bouvrain, D. Geraads, G.D. Koufos, Multivariate study of Late Cenozoic mammalian faunal compositions and paleoecology, *Paleontologia i Evolució* 24–25 (1992) 93–101.
- [11] L. de Bonis, G.D. Koufos, F. Guy, S. Peigné, I. Sylvestrou, Nouveaux restes du primate hominoïde *Ouranopithecus* dans les dépôts du Miocène supérieur de Macédoine (Grèce), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 327 (2) (1998) 141–146.
- [12] M. Brunet, F. Guy, D. Pilbeam, H.T. Mackaye, A. Likous, D. Ahounta, A. Beauvilain, C. Blondel, H. Bocherens, J.-R. Boisserie, L.D. Bonis, Y. Coppens, J. Dejax, C. Denys, P. Douring, V. Eisenmann, G. Fanone, P. Fronty, D. Geraads, T. Lehmann, F. Lihoreau, A. Louchart, A. Mahamat, G. Merceron, G. Mouchelin, O. Otero, P.P. Campomanes, M.P. De Leon, J.C. Rage, M. Sapanet, M. Schuster, J. Sudre, P. Tassy, X. Valentin, P. Vignaud, L. Viriot, A. Zazzo, C. Zollikofer, A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa, *Nature* 418 (6894) (2002) 145–151.
- [13] B.R. Gelvin, Morphometric affinities of *Gigantopithecus*, *Am. J. Phys. Anthropol.* 53 (1980) 541–568.
- [14] M. Goodman, Decoding the pattern of protein evolution, *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 38 (1981) 104–164.

- [15] Y. Haile-Selassie, Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia, *Nature* 412 (6843) (2001) 178–181.
- [16] M. Hasegawa, H. Kishino, T. Yano, Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA, *J. Mol. Evol.* 22 (1985) 160–174.
- [17] M. Hasegawa, T. Yano, H. Kishino, A new molecular clock of mitochondrial DNA and the evolution of hominoids, *Proc. Jpn Acad. Sci.* 60 (B) (1984) 95–98.
- [18] R.G. Klein, *The human career, Human biological and cultural origins*, The University of Chicago Press, Chicago, London, 1989 524 p.
- [19] G.D. Koufos, Mandible of *Ouranopithecus macedoniensis* (Hominidae, Primates) from a new Miocene locality of Macedonia (Greece), *Am. J. Phys. Anthropol.* 91 (1992) 225–234.
- [20] G.D. Koufos, The first female maxilla of the hominoid *Ouranopithecus macedoniensis* from the Late Miocene of Macedonia, Greece, *J. Hum. Evol.* 29 (4) (1995) 385–399.
- [21] L.B. Martin, Significance of enamel thickness in hominoid evolution, *Nature* 314 (6008) (1985) 260–263.
- [22] M. Pickford, B. Senut, D. Gommery, J. Treil, Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by the femora, *C. R. Palevol* 1 (4) (2002) 191–203.
- [23] D. Pilbeam, New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan, *Nature* 295 (5846) (1982) 232–234.
- [24] S. Sen, G.D. Koufos, D. Kondopoulou, L. de Bonis, Magnetostratigraphy of Late Miocene continental deposits of the Lower Axios valley, Macedonia, Greece, *Geol. Soc. Greece, Spec. Publ.* 9 (2000) 197–206.
- [25] B. Senut, M. Pickford, D. Gommery, P. Mein, K. Cheboi, Y. Coppens, First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II.a* 332 (2001) 137–144.
- [26] C. Sibley, J. Alquist, The phylogeny of the hominoid primates as indicated by DNA-DNA hybridisation, *J. Mol. Evol.* 20 (1984) 2–15.
- [27] P.S. Ungar, Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use, *J. Hum. Evol.* 31 (4) (1996) 335–366.
- [28] T.D. White, G. Suwa, B. Asfaw, *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature* 371 (6495) (1994) 306–312.
- [29] D.E. Wildman, M. Uddin, G. Liu, L.J. Grossman, M. Goodman, The role of natural selection in shaping 99.4% identity between humans and chimpanzees at nonsynonymous DNA sites: implications for enlarging the genus *Homo*, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* (2003).
- [30] G. WoldeGabriel, Y. Haile-Selassie, P.R. Renne, W.K. Hart, S.H. Ambrose, B. Asfaw, G. Heiken, T. White, Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash Valley, Afar rift, Ethiopia, *Nature* 412 (6843) (2001) 175–178.