

**UNIVERSITE MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Paléontologie

Formation Doctorale : Paléontologie, Paléobiologie et Phylogénie

Ecole Doctorale : Biologie Intégrative

Paul TAFFOREAU

**ASPECTS PHYLOGENETIQUES ET FONCTIONNELS DE LA
MICROSTRUCTURE DE L'EMAIL DENTAIRE ET DE LA STRUCTURE
TRIDIMENSIONNELLE DES MOLAIRES CHEZ LES PRIMATES FOSSILES
ET ACTUELS : APPORTS DE LA MICROTOMOGRAPHIE A
RAYONNEMENT X SYNCHROTRON**

Présentée et soutenue publiquement

le 25 juin 2004 devant le jury composé de :

M. Michel BRUNET	Professeur, Université de Poitiers	Président, Rapporteur
M. Christoph P. E. ZOLLIKOFER	Professeur associé, Universität Zürich	Rapporteur
Mme. Yaowalak CHAIMANEE	Chercheur, DMR, Bangkok	Examineur
M. Lawrence B. MARTIN	Professeur, Stony Brook University	Examineur
M. Jean-Jacques JAEGER	Professeur, Université de Montpellier II	Directeur de thèse
M. José BARUCHEL	Chercheur, ESRF, Grenoble	Membre invité

**UNIVERSITE MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Paléontologie

Formation Doctorale : Paléontologie, Paléobiologie et Phylogénie

Ecole Doctorale : Biologie Intégrative

Paul TAFFOREAU

**ASPECTS PHYLOGENETIQUES ET FONCTIONNELS DE LA
MICROSTRUCTURE DE L'EMAIL DENTAIRE ET DE LA STRUCTURE
TRIDIMENSIONNELLE DES MOLAIRES CHEZ LES PRIMATES FOSSILES
ET ACTUELS : APPORTS DE LA MICROTOMOGRAPHIE A
RAYONNEMENT X SYNCHROTRON**

Présentée et soutenue publiquement

le 25 juin 2004 devant le jury composé de :

M. Michel BRUNET	Professeur, Université de Poitiers	Président, Rapporteur
M. Christoph P. E. ZOLLIKOFER	Professeur associé, Universität Zürich	Rapporteur
Mme. Yaowalak CHAIMANEE	Chercheur, DMR, Bangkok	Examineur
M. Lawrence B. MARTIN	Professeur, Stony Brook University	Examineur
M. Jean-Jacques JAEGER	Professeur, Université de Montpellier II	Directeur de thèse
M. José BARUCHEL	Chercheur, ESRF, Grenoble	Membre invité

Remerciements

Je remercie toutes les personnes qui m'ont aidé ou soutenu durant la réalisation de cette thèse, elles sont si nombreuses que j'ai peur d'en avoir oublié quelques-unes. Je leur demanderai de ne pas trop m'en tenir rigueur.

Tout d'abord, je tiens à remercier mon directeur de thèse, Jean-Jacques Jaeger pour m'avoir permis de travailler sur ce sujet très motivant et Jean-Albert Remy pour avoir accepté de parrainer cette thèse et pour ses conseils et corrections précieux. Je remercie également Dominique Jolly pour avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse.

Je suis très reconnaissant à toutes celles et ceux qui ont accepté d'examiner ce travail de thèse : Michel Brunet (que je remercie également pour m'avoir donné l'occasion de travailler sur les fossiles du Tchad), Christoph P. E. Zollikofer, Yaowalak Chaimanee, Lawrence B. Martin, et José Baruchel (que je remercie très chaleureusement car sans lui je n'aurais jamais pu travailler à l'ESRF).

J'exprime ma profonde gratitude à toutes les personnes qui ont accepté de me confier du matériel tout en sachant, dans certains cas, qu'elles ne le reverraient jamais : Yaowalak Chaimanee (pour les primates de Thaïlande), Herbert Thomas et Emmanuel Gheerbrant (pour les Anthropoïdes de Taqah), Laurent Marivaux et Jean-Loup Welcomme (pour les primates du Pakistan), Rodolphe Tabuce (pour les primates d'Afrique du Nord), Noëlle Bons (pour les microcèbes), Cyril Gagnaison (pour les dents diverses et variées), Laurent Seyres (pour les dents de sagesse) et Jean-Marie Leroux (qui m'a prêté des singes de sa collection personnelle et sans qui je n'aurais pas pu faire cette thèse par manque de financement).

Durant le début de ce travail, j'ai pu tester un certain nombre de techniques non destructives. Je remercie profondément toutes les personnes qui ont accepté de consacrer du temps à ces tests : Pascal Laugier, Amena Saïed, Britta Jaffré et Christophe Jolly (pour la micro-échographie et microscopie acoustique) ; Jean-Louis Beaudoin et Jean-François Henry (pour la thermographie infrarouge) ; Gilles Peix et Daniel Chappard (pour les tests préliminaires en microtomographie X) ; et tout particulièrement Nicole Lautredou (pour la

microscopie confocale, bien que cette technique ne soit plus en phase de test). Je tiens également à remercier le docteur Jean Fragga et Chantal Labry (clinique du Millénaire à Montpellier) pour m'avoir permis d'accéder à des scanners médicaux.

Les résultats de ces différents essais m'ont conduit à travailler à l'ESRF, je remercie donc toutes les personnes de l'ESRF qui m'ont aidé lors des différentes expériences que j'ai menées sur ID19 et ID17 : Elodie Boller, Xavier Thibault, Alberto Bravin, Christian Nemoz, Peter Cloetens, Simon Zabler, Marc Hausard et tous les autres, non cités ici, qui se reconnaîtront.

J'exprime également ma gratitude à toutes celles et ceux qui m'ont accompagné ou avec qui j'ai collaboré durant ces diverses expériences : Laurent Marivaux, Stéphane Ducrocq, Loïc Bocat, Arnaud Mazurier, Laurent Charles, Fabrice Lihoreau, Patrick Vignaud, Monique Feist, Michel Brunet, Agnies Garaudel, Laurent Viriot, Renaud Lebrun et Vincent Lazzari.

Dans le cadre de l'étude sur l'émail des rhinocéros, je remercie Ilhem Bentaleb, pour m'avoir intégré à ce projet et fait confiance malgré des résultats parfois décourageants et des interprétations changeantes. Dans ce cadre, je suis très reconnaissant à Céline Martin pour s'être usé les yeux et les neurones à compter des lignes sur des lames minces.

Je suis très reconnaissant à Bernard Marandat et Claude Requirand pour leurs conseils et pour m'avoir appris les rudiments du moulage.

Je remercie tout particulièrement Eric Wessberge pour avoir consacré des semaines à corriger les diverses versions de l'article sur l'émail des rhinocéros.

Je remercie bien évidemment tous les membres de ma famille et de ma belle-famille, pour leur soutien et pour leur contribution « en nature » (dents de lait des enfants, dents arrachées, cadavres divers...)

Enfin, ma femme mériterait cent fois d'apparaître en co-auteur de ce mémoire, car entre les multiples corrections et les mesures normalisées de dents (tout de même près de 300 instructions à appliquer à la lettre pour chaque dent), elle a passé quasiment autant de temps que moi à la préparation de ce mémoire.

Table des matières

Remerciements	1
Table des matières	3
Introduction générale	9
Partie I : Etude de la microstructure de l'émail dentaire des primates fossiles et actuels, recherche de nouvelles méthodes non destructives	15
Introduction.....	16
I) techniques d'observation de la microstructure de l'émail dentaire.....	19
1) Techniques d'observations destructives	19
a) Microscope optique polarisant	19
b) Microscope électronique à balayage	19
2) Techniques non-destructives.....	21
a) Observations à la loupe binoculaire	21
b) Microscope confocal	22
c) Techniques testées sans succès	23
d) Microtomographie à rayonnement X synchrotron.....	25
e) Microtomographie et microstructure de l'émail dentaire.....	30
II) Distribution taxonomique des bandes de Hunter- Schreger chez les primates	35
1) Informations de la littérature.....	35

2) Données additionnelles sur la microstructure de l'émail de divers primates fossiles	37
a) Omomyiformes	37
b) Adapiformes.....	40
c) Anthropoïdes	45
3) Synthèse sur la distribution taxonomique des bandes de Hunter-Schreger chez les primates.....	50
4) Statut phylogénétique des HSB chez les primates et interprétation fonctionnelle	53
 III) Observations non destructives de la microstructure de l'émail de deux <i>Amphipithecidae</i> d'Asie du Sud-Est	56
1) Microstructure de l'émail chez <i>Pondaungia sp.</i>	56
2) Microstructure de l'émail chez <i>Siamopithecus eocaenus</i>	58
3) Hypothèses phylogénétiques et fonctionnelles liées à la microstructure de l'émail des <i>Amphipithecidae</i> de grande taille	62
a) Hypothèses phylogénétiques	62
b) Hypothèse fonctionnelle : adaptation à la folivorie ?	63
 Partie II : Apports de l'étude de l'émail des rhinocéros à la compréhension du développement dentaire des mammifères	66
Abstract	68
1. Introduction.....	70
2. Material and methods	73
3. Results.....	77

3.1. <i>Histological study</i>	77
3.2. <i>Results about the Enamel-Dentin Junction Mineralization</i>	81
4. Discussion.....	83
4.1. <i>Status of Laminations</i>	83
4.2. <i>Mineralization of the Enamel-Dentin Junction and Possible Implications for Paleoenvironmental Isotopic Studies</i>	90
5. Conclusion	90
Acknowledgments	91
References.....	92

Partie III : Etude non-destructive de la structure tridimensionnelle des dents de primates fossiles et actuels99

Introduction.....	100
I) Comparaisons de mesures sur des dents virtuelles et réelles, validation des données microtomographiques.....	102
II) Approche tridimensionnelle quantitative des dents de primates actuels et fossiles	104
1) Traitement tridimensionnel global des dents	104
a) Séparation émail/dentine	104
b) Morphologie de la jonction émail-dentine	106
c) Mesure de l'épaisseur relative de l'émail.....	108
d) Distribution de l'épaisseur de l'émail sur la couronne	112

2) Approche par mesure de coupes standardisées : normalisation de l'orientation dentaire.....	116
a) Rejet de la normalisation de l'orientation par le plan cervical moyen.....	117
b) Normalisation retenue : plan moyen des pointes des cornes de dentine.....	120
3) Extraction des plans de coupes normalisés passant par les pointes des cornes de dentine	125
a) Molaires inférieures	125
b) Molaires supérieures	127
4) Mesures réalisées sur les coupes verticales normalisées	130
a) Indices de périphérisation des cuspidés	130
b) Indices d'épaisseurs relative et moyenne généralisées de l'email	133
c) Protocole de mesure de la distribution de l'email sur les coupes verticales normalisées	136
d) Représentation graphique simplifiée de la distribution de l'email	138
e) Indice de Distribution Latérale de l'Email.....	143
f) Indice d'Épaisseur Relative Fonctionnelle de l'Email	143
5) Résultats préliminaires sur les Hominoïdes.....	145

Partie IV : Approche microtomographique de différents spécimens de *Siamopithecus eocaenus*151

Introduction..... 152

I) Épaisseur de l'email des *Amphipithecidae* de grande taille : implications fonctionnelles..... 153

 1) Caractérisation de l'épaisseur de l'email chez *Siamopithecus eocaenus* 153

 2) Estimation de l'épaisseur de l'email chez *Pondaungia sp.* 156

3) Implications de l'épaisseur de l'émail des <i>Amphipithecidae</i> de grande taille : hypothèse de la folivorie	158
a) Comparaison de l'épaisseur de l'émail des <i>Amphipithecidae</i> de grande taille avec d'autres taxons	158
b) Implications mécaniques de l'épaisseur et de la microstructure de l'émail des <i>Amphipithecidae</i> de grande taille.	160
c) Folivorie et caractères morphologiques des <i>Amphipithecidae</i> des grande taille	160
d) Hypothèse d'une adaptation particulière à la folivorie des <i>Amphipithecidae</i> de grande taille	162

II) Exemples d'applications de la microtomographie X sur les différents spécimens de *Siamopithecus eocaenus* 167

1) Visualisations externes et rendu tridimensionnel	167
a) Données à basse résolution	167
b) Données à moyenne résolution	172
2) Extraction virtuelle du germe de P ₃ inclus dans la mandibule TF 1292	176
a) Visualisation du germe dentaire sur une coupe virtuelle	176
b) Extraction tridimensionnelle virtuelle du germe de P ₃	176
c) Considérations morphologiques et attribution du spécimen TF 1292	179
3) Reconstitution tridimensionnelle des mâchoires de <i>Siamopithecus eocaenus</i>	180
a) Correction de la mandibule TF 7624	181
b) Symétrisation de la mandibule corrigée TF 7624	183
c) Mise en occlusion et symétrisation du maxillaire droit inédit	184
d) Complémentation de la partie orbitaire par le maxillaire gauche inédit	186
e) Hypothèse sur les mouvements de mastication	188

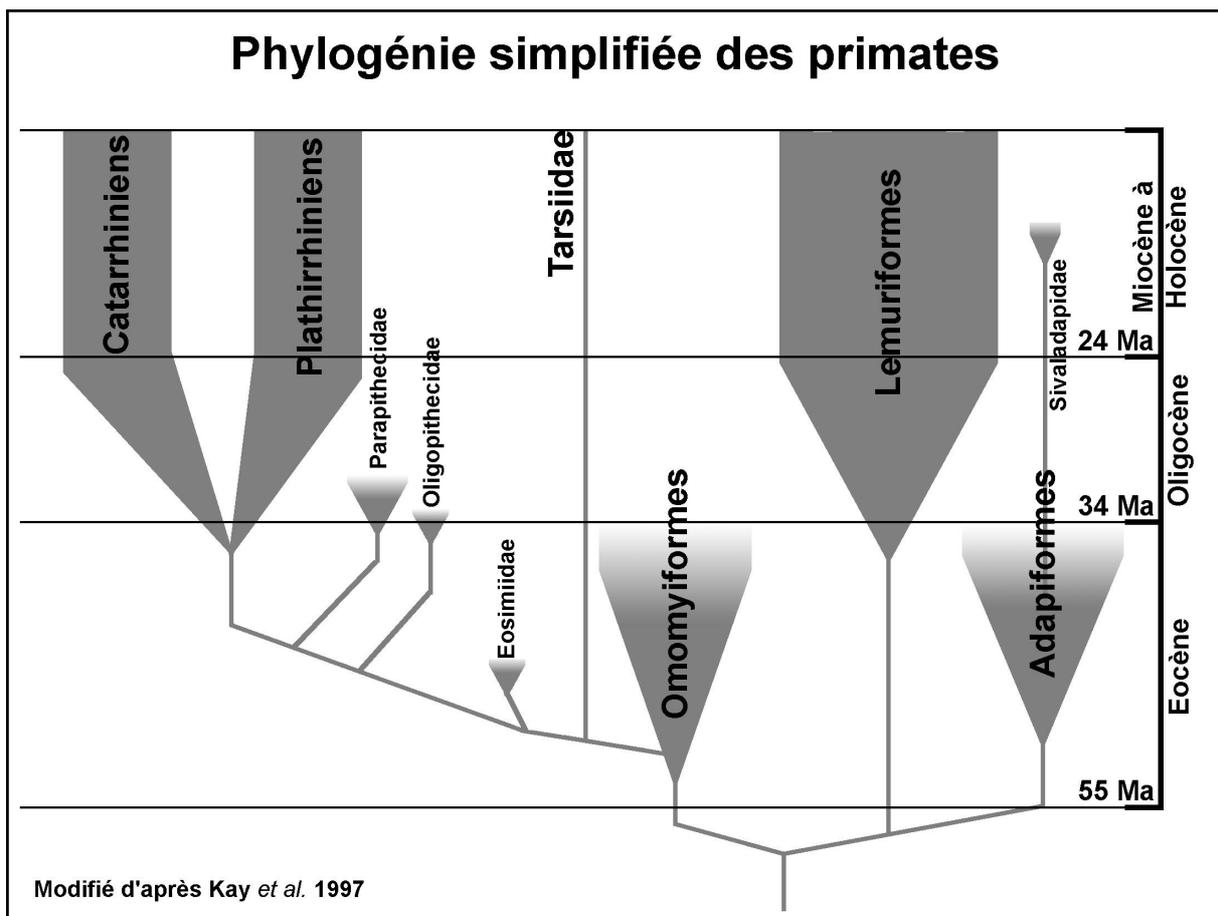
Conclusion générale.....192

Bibliographie	196
Annexes	212
Annexe 1	213
Annexe 2	227
Annexe 3	228
Annexe 4	241
Annexe 5	247
Annexe 6	257
Annexe 7	258
Annexe 8	276
Annexe 9	280

Introduction générale

Dans le domaine de la paléomammalogie, les primates occupent une place à part, probablement due au fait que nous appartenons à ce groupe. Toute nouvelle découverte sur leur histoire et leur phylogénie nous renvoie donc plus ou moins directement à nos origines, ce qui peut expliquer les débats parfois passionnés liés à la paléoprimatologie. L'un des grands axes de recherche dans cette discipline depuis quelques années est l'origine des primates Anthropoïdes, tant au niveau phylogénétique qu'au niveau paléobiogéographique.

Les primates fossiles et actuels peuvent être regroupés dans cinq grands ensembles. Deux de ces groupes ne sont connus qu'à l'état fossile : les Adapiformes et les Omomyiformes. Les trois autres groupes sont encore présents dans la nature actuelle. Ce sont les Lémuriformes, les Tarsiiformes et les Anthropoïdes (également appelés Simiiformes). Toutes les combinaisons phylogénétiques possibles, ou presque, ont été proposées pour tenter d'expliquer les relations entre ces différents ensembles. La figure ci-dessous présente une de ces topologies possibles, qui est probablement la plus couramment acceptée.



Bien que les relations entre certaines des grandes familles de primates soient soutenues par de nombreux caractères morphologiques et/ou moléculaires, il n'existe toujours pas de réel consensus en ce qui concerne l'organisation générale de l'arbre phylogénétique des primates. Ceci est particulièrement vrai en ce qui concerne les groupes n'ayant plus de représentants actuels. L'article de Kay *et al.* (2004) présente ce qui est à l'heure actuelle l'une des interprétations les plus probables de la phylogénie des primates. Selon ce schéma, l'origine des Anthropoïdes serait asiatique, les *Eosimiidae* de Chine (Beard *et al.*, 1994; Beard *et al.*, 1996; Beard et Wang, in press) et du Myanmar (Jaeger *et al.*, 1999) étant des représentants de cette radiation asiatique précoce. Ces primates, primitifs par de nombreux aspects, sont de ce fait considérés par la majorité des auteurs comme des Anthropoïdes basaux. Les plus anciens représentants des Simiiformes indiscutables connus à ce jour proviennent des gisements du Fayoum, en Egypte, et de Taqah, dans le Sultanat d'Oman (voir Fleagle, 1999 pour avoir une vue d'ensemble de ces taxons).

Les différents primates de l'Eocène du Maghreb n'étant connus à l'heure actuelle que par des dents isolées (Godinot, 1994; Tabuce, 2002), il est difficile de statuer indubitablement quant à l'appartenance de certains d'entre eux aux Anthropoïdes.

En plus des *Eosimiidae*, un autre groupe de primates fossiles appartenant potentiellement aux Anthropoïdes a été décrit dans des gisements de l'Eocène Supérieur d'Asie du Sud Est : les *Amphipithecidae*. Ces primates de grande taille présentent des caractères morphologiques, principalement dentaires, qui les rapprochent des Anthropoïdes (Chaimanee *et al.*, 2000a; Chaimanee *et al.*, 1997; Chaimanee *et al.*, 2000b; Colbert, 1937; Ducrocq, 1999; Jaeger *et al.*, 1998; Marivaux *et al.*, 2003; Takai *et al.*, 2001), toutefois, certains auteurs les considèrent plus comme des Adapiformes (Ciochon *et al.*, 2001; Ciochon et Holroyd, 1994; Gunnell et Miller, 2001), voire même éventuellement comme des Omomyiformes (Takai *et al.*, 2003). Si on considère que les *Amphipithecidae* sont des Anthropoïdes, leur présence en Asie à l'Eocène Supérieur reflèterait une radiation ancienne relativement importante des Anthropoïdes. Ceci renforcerait l'hypothèse d'une origine asiatique de ce groupe. Les *Amphipithecidae* jouent donc un rôle clé pour la compréhension générale de l'origine des Anthropoïdes.

Dans l'étude cladistique de Kay *et al.* (2004), on peut voir que la position des *Amphipithecidae* est très fluctuante en fonction des caractères utilisés. Les auteurs privilégient une inclusion de ce groupe au sein des Adapiformes, sur la base de l'absence présumée de cloison post-orbitaire chez *Amphipithecus* décrite à partir d'un os frontal (Shigehara *et al.*,

2002; Takai *et al.*, 2003). La cloison post-orbitaire étant considérée comme une synapomorphie exclusive du clade Anthropoïdes + Tarsiers, l'absence de ce caractère chez ce taxon tendrait à prouver que les *Amphipithecidae* ne sont pas des Anthropoïdes. Cependant, ce résultat ne reposant à l'heure actuelle que sur un seul fossile sans association directe avec des dents, il doit être considéré avec prudence.

L'étude de la paléobiologie de ces primates devrait aider à comprendre leur statut taxonomique. De ce fait, l'obtention d'informations concernant le mode de vie des *Amphipithecidae*, en particulier leur régime alimentaire, pourrait clarifier certains de leurs traits morphologiques. L'étude de ces fossiles d'un point de vue fonctionnel pourrait donc éventuellement permettre de déterminer quelle part de leur morphologie est liée à des adaptations fonctionnelles alimentaires et quelle part reflète leurs affinités phylogénétiques.

Les difficultés rencontrées quant à la détermination du statut taxonomique des *Amphipithecidae* sont liées à l'un des aspects majeurs de la paléontologie des vertébrés : la très grande majorité du registre fossile n'est composée que de restes dentaires. En effet, grâce à la présence d'une couche d'émail hautement minéralisée, les dents sont les parties les plus résistantes que l'on puisse trouver chez les vertébrés. Elles sont donc généralement bien conservées dans le registre fossile, alors que le reste du squelette est dégradé. De plus, l'émail est le tissu le moins susceptible d'être modifié durant le processus de fossilisation.

Bien que de nombreux taxons de primates fossiles aient été décrits, la très grande majorité ne l'a été qu'à partir de restes dentaires. La plupart des études sur les primates fossiles porte donc sur la morphologie externe des dents. Toutefois, depuis quelques décennies, de nouveaux axes de recherche se sont développés afin d'obtenir le plus d'informations possibles à partir de ces dents. Une grande proportion de ces approches s'intéresse à l'émail. Les recherches sur ce tissu sont multiples et peuvent concerner, entre autres, sa microstructure, son développement, son épaisseur et sa distribution, ou encore sa géochimie (dans un but paléobiologique ou paléoclimatologique).

Malheureusement, l'étude de ces différents paramètres oblige la plupart du temps à détruire partiellement ou totalement les dents. L'aspect destructif de ces investigations interdit l'accès à de très nombreux taxons fossiles, ce qui est encore plus vrai en ce qui concerne les primates. Le développement de techniques non destructives d'investigations est donc un aspect crucial pour pouvoir généraliser et développer ces études.

Partant de ces différentes considérations, ma thèse a abordé plusieurs aspects principaux :

Tout d'abord, à travers l'observation de la microstructure de l'émail chez différents primates fossiles et actuels, j'ai essayé de déterminer quel genre d'informations peut être apporté par ce type d'études. En effet, certains auteurs ont suggéré que la microstructure de l'émail ne semble pas à même d'apporter des informations phylogénétiques importantes chez les primates (Maas et Dumont, 1999). En revanche, elle pourrait éventuellement fournir des informations fonctionnelles liées aux adaptations alimentaires de certains taxons.

Ensuite, j'ai recherché de nouvelles techniques non destructives permettant d'étudier la microstructure de l'émail sur des fossiles sans leur infliger le moindre dommage. Outre les implications potentielles de ces techniques, cette recherche avait pour but d'observer la microstructure de l'émail sur les différents spécimens de l'*Amphipithecidae* de Thaïlande, *Siamopithecus eoceanus*, sans les dégrader.

L'étude du développement de l'émail pouvant potentiellement apporter des informations phylogénétiques, que ce soit chez les primates ou dans d'autres groupes, j'ai étudié les différents types de marques de croissance dans l'émail d'un groupe où elles sont très visibles : les rhinocéros. En effet, malgré de très grandes différences au sein des mammifères de la morphologie dentaire, il semblerait que les modalités du développement de l'émail soient relativement similaires dans tout ce groupe. L'étude des marques de croissance chez les rhinocéros peut donc aider à mieux comprendre certains aspects encore flous du développement de l'émail chez les primates.

En suivant la même orientation, certaines observations effectuées sur le développement de l'émail des primates et d'autres mammifères, et notamment sur la phase de maturation, permettent d'interpréter ce que l'on observe chez les rhinocéros. Cet aspect pourrait avoir, à terme, une grande importance pour les études de géochimie isotopique sur l'émail, visant à obtenir des données paléoclimatiques à haute résolution temporelle.

Le troisième aspect de cette thèse a porté sur une étude non destructive par microtomographie X de l'épaisseur et de la distribution de l'émail sur les molaires des primates. J'ai cherché à développer un protocole de découpage virtuel des dents afin d'obtenir des mesures de ces paramètres qui soient non subjectives, précises, reproductibles, et

permettant de comparer toutes les molaires de primates quelle que soit leur taille. Le but de cette approche est de pouvoir, dans l'avenir, obtenir de façon non destructive des données phylogénétiques et/ou fonctionnelles à partir de la structure tridimensionnelle des molaires de primates.

Enfin, à travers l'application aux différents fossiles de *Siamopithecus* de ce protocole de mesure, et d'autres techniques rendues possibles par la microtomographie (visualisation 3D, extraction virtuelle de germe dentaire, réparation de fossile, reconstruction de composites en 3D), j'ai cherché à obtenir des informations pouvant aider à reconstituer le régime alimentaire de ce taxon. Comme je l'ai présenté plus haut, une approche fonctionnelle de la morphologie des *Amphipithecidae* prenant en compte les adaptations fonctionnelles liées aux différents régimes alimentaires pourrait permettre, à terme, de mieux appréhender les caractères qui reflètent réellement les affinités phylogénétiques de ce groupe.

Partie I : Etude de la microstructure de
l'émail dentaire des primates fossiles et
actuels, recherche de nouvelles méthodes
non destructives

Introduction

L'émail dentaire est le tissu biologique le plus minéralisé que l'on rencontre dans la nature actuelle. Grâce à sa haute teneur en hydroxyapatite (environ 97% en poids (Sakae *et al.*, 1997)), il est généralement très bien conservé et très peu modifié lors du processus de fossilisation (Fearnhead, 1984; Koenigswald, 1997). On peut, en un sens, considérer que ce tissu est déjà virtuellement fossilisé avant même la mort de l'animal (Boyde, 1978). De plus, chez les mammifères, l'émail présente une microstructure complexe qui peut varier en fonction des groupes taxonomiques. En observant l'émail à différentes échelles, on peut distinguer cinq niveaux de complexité imbriqués les uns dans les autres (Clemens, 1997; Koenigswald et Clemens, 1992) :

- les cristallites (petits cristaux d'hydroxyapatite constituant la base de l'émail)
- les prismes (Lester et Koenigswald, 1989). En coupe transversale, ils peuvent présenter plusieurs types d'arrangements géométriques caractéristiques (Boyde, 1969a)
- les types d'émail (organisation tridimensionnelle des prismes)
- le schmelzmuster (organisation des différents types d'émail sur une dent)
- la denture (variations du schmelzmuster en fonction des dents)

L'étude des différents caractères de cette microstructure (Boyde, 1969a; Boyde, 1969b; Boyde, 1997 ; Clemens, 1997; Koenigswald et Clemens, 1992) a apporté des résultats phylogénétiques probants dans plusieurs groupes de mammifères (Koenigswald, 1997; Koenigswald et Clemens, 1992; Koenigswald *et al.*, 1993), comme les équidés (Pfretzschner, 1993), les périssodactyles en général (Remy, 1976), les proboscidiens (Bertrand, 1986), les cétacés (Sahni et Koenigswald, 1997), ou les rongeurs (Martin, 1997; Martin, 1999). La littérature descriptive est très abondante concernant l'émail des mammifères. La microstructure de l'émail a également été abordée d'un point de vue fonctionnel. Les différents types de microstructures confèrent à l'émail des propriétés variables de résistance aux contraintes liées à la mastication et à l'usure (Koenigswald, 1986; Maas et Dumont, 1999; Pfretzschner, 1986; Rensberger, 1997; Rensberger et Koenigswald, 1980; Sakae *et al.*, 1997).

De nombreux auteurs ont essayé de rechercher dans la microstructure de l'émail des primates des informations fonctionnelles et phylogénétiques. Le premier de ces deux aspects peut permettre d'aider à reconstituer le régime alimentaire de certains taxons (Teaford *et al.*,

1996). En effet, il a été montré que la microstructure de l'émail des primates, et notamment l'orientation des prismes et des cristallites, influe de façon significative sur la résistance due à l'abrasion (Maas, 1991; Maas, 1993).

Les possibilités offertes par la microstructure de l'émail pour des recherches phylogénétiques ont également été étudiées par différents auteurs. Certaines études ont montré des prédominances apparentes des différents types d'arrangements de prismes (Boyde, 1969a) en fonction des groupes (Boyde et Martin, 1982; Dostal, 1989; Martin et Boyde, 1988). Toutefois, on a depuis mis en évidence que ce type de caractères est très fortement homoplasique chez les primates et ne peut donc pas être utilisé dans un but phylogénétique avec une grande confiance (Maas et Dumont, 1999). Ce dernier point est en accord avec les observations réalisées lors de mon DEA sur la microstructure de l'émail dentaire des primates.

Lors de ce même DEA, j'ai soumis l'idée que l'étude des types d'émail et du schmelzmuster pourrait être plus à même d'apporter des informations phylogénétiques chez les primates, notamment par une étude de la distribution taxonomique des bandes de Hunter-Schreger. Ces structures, également appelées décussations en fonction de l'angle d'observation, sont des ondulations coordonnées alternées de paquets de prismes (voir page 36). C'est dans cette optique qu'il a été décidé d'étudier les primates *Amphipithecidae* d'Asie du Sud-Est, afin d'essayer d'apporter de nouvelles informations phylogénétiques et fonctionnelles concernant ce groupe capital pour la compréhension de l'origine des Anthropoïdes.

Les techniques utilisées pour les études de la microstructure de l'émail sont la plupart du temps destructives. Cet aspect rend évidemment difficile (voire même impossible) l'accès à de nombreux taxons fossiles connus par un nombre très restreint de dents. En plus de nouvelles observations sur quelques taxons fossiles dont la microstructure de l'émail n'avait jamais été décrite, l'un des aspects principaux de ce travail a donc été la recherche de méthodes non-destructives d'observation permettant d'obtenir des informations de bonne qualité sur la microstructure de l'émail des primates fossiles, notamment celle des *Amphipithecidae*.

Dans cette première partie, nous nous intéresserons donc tout d'abord aux techniques utilisées pour observer la microstructure de l'émail. Puis, à travers une revue succincte de la littérature et les observations réalisées durant mon DEA et ma thèse, j'aborderai la question de la distribution taxonomique des bandes de Hunter-Schreger. En m'appuyant sur cette distribution, je présenterai les liens éventuels entre ces structures et les contraintes liées aux

régimes alimentaires chez les primates, en particulier la folivorie. Ensuite, je présenterai les résultats pour deux espèces d'*Amphipithecidae* d'Asie du Sud-Est (*Pondaungia sp.* et *Siamopithecus eocaenus*) obtenus grâce à des méthodes non-destructives (notamment la microtomographie à rayonnement X synchrotron par contraste de phase à très haute résolution). Enfin, à la vue des résultats obtenus, les aspects phylogénétiques et fonctionnels de la microstructure de l'émail dans ce groupe seront abordés.

I) techniques d'observation de la microstructure de l'émail dentaire

1) Techniques d'observations destructives

a) Microscope optique polarisant

L'une des premières techniques employées de façon très répandue pour étudier la microstructure de l'émail dentaire est la microscopie optique en lumière polarisée analysée (Bertrand, 1986; Gustavson et Gustavson, 1967; Remy, 1976). L'émail étant constitué d'une multitude de petits cristaux orientés, il est optiquement actif sur la lumière polarisée. En observant des lames minces par cette technique, de nombreux aspects de la microstructure de l'émail sont accessibles. Il est notamment possible d'obtenir de très bonnes informations sur les types d'émail et sur le schmelzmuster. En effet, l'émail n'influence pas la polarisation de la lumière de la même manière s'il est radial, s'il présente des décussations ou d'autres types de modifications comme l'émail 3D des proboscidiens (Bertrand, 1986; Koenigswald *et al.*, 1993). Cette technique permet également de faire des observations de très bonne qualité des différents types de marques de croissance, que ce soit dans l'émail ou la dentine. Ce dernier point est particulièrement important car la microscopie optique reste la technique la plus souvent utilisée pour étudier le développement dentaire chez les primates fossiles (Dean et Schrenk, 2003; Reid *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2003b). Nous verrons dans la deuxième partie de ce mémoire qu'elle est également la plus adaptée pour étudier le développement de l'émail chez les grands mammifères fossiles et actuels comme les rhinocéros.

Cette technique est très complète et relativement simple à mettre en œuvre. Toutefois, elle présente un désavantage majeur : elle nécessite la réalisation de lames minces. Elle se révèle donc extrêmement destructive. Même s'il est possible de réaliser des lames minces en minimisant beaucoup les dégradations, les dégâts restent malgré tout assez importants, ce qui rend cette technique impossible à appliquer à de nombreux taxons fossiles.

b) Microscope électronique à balayage

A partir des années 60, une autre technique, le microscope électronique à balayage (MEB), a progressivement pris de l'importance dans les études de la microstructure de l'émail dentaire, notamment grâce aux travaux de Boyde (1969a; 1969b). Il est nécessaire de réaliser des coupes dans les dents, puis de les polir et de faire une attaque acide (Boyde, 1978) afin de

révéler les différentes structures. Cette méthode présente plusieurs avantages. Tout d'abord, elle permet d'obtenir des grossissements sans commune mesure avec la microscopie optique. Il est donc possible d'étudier en détail les arrangements géométriques des prismes, l'orientation des cristallites dans les prismes ainsi que la matrice inter-prismatique. Elle permet également, dans la mesure où le microscope électronique fournit une image du relief de la surface de l'échantillon observé, d'obtenir une approche tridimensionnelle partielle de l'organisation de l'émail. Cet effet peut être accentué en utilisant de l'EDTA (Ethylene Diamine Tetracetic Acid) pour réaliser l'attaque de l'échantillon (Boyde, 1978). En effet, ce produit déminéralise préférentiellement la gaine des prismes (zone de discontinuité majeure entourant les prismes (Boyde, 1978; Lester et Koenigswald, 1989)), ce qui permet de les dégager sur une grande longueur sans trop en détruire le corps.

Bien que l'on puisse observer les marques de croissance au MEB sur des échantillons attaqués à l'acide (Li et Risnes, 2004; Risnes, 1990; Risnes, 1998), le MEB se révèle généralement moins adapté que la microscopie optique pour ce type d'études. Boyde a montré qu'il est possible d'obtenir de meilleurs résultats pour les études des marques de croissance dans l'émail avec un MEB en utilisant un autre mode de visualisation : l'imagerie par électrons retro-diffusés (backscattered electrons) (Boyde et Jones, 1983). En l'utilisant sur des coupes polies dénuées de topographie, on obtient des images reflétant la densité électronique des atomes de surface de l'échantillon, qui est corrélée au numéro atomique et donc à la composition chimique et à la densité locale de la coupe étudiée. Comme les marques de croissance correspondent à des zones moins minéralisées que le reste de l'émail ou présentant des modifications chimiques, cette méthode les met en évidence. Toutefois, elle ne fournit généralement pas de résultats de meilleure qualité que les lames minces histologiques ; son emploi reste donc assez marginal.

Le MEB a fortement contribué à l'explosion des études sur la microstructure de l'émail car il permet d'obtenir des résultats de très bonne qualité à toutes les échelles de la complexité de l'émail, depuis l'orientation des cristallites jusqu'à la denture. Il reste néanmoins destructif et implique toujours de couper les dents. Dans certains cas, l'observation au microscope optique de moulages de très haute résolution en résine transparente de coupes préparées comme pour le MEB (polies puis attaquées à l'acide) permet d'obtenir de très bons résultats concernant le schmelzmuster et des types d'émail (voir plus loin la description de l'émail de *Moeripithecus markgrafi*). Si on ne s'intéresse pas aux niveaux plus fins de l'émail, cette technique peut être une alternative bon marché à des observations MEB.

Plusieurs approches ont été développées afin de minimiser autant que faire se peut les dégradations sur les échantillons pour les études au MEB (Boyde et Martin, 1982) : par exemple, l'étude de cassures naturelles attaquées à l'acide ou la réalisation de facettes d'observation moulées avec des produits permettant d'obtenir des répliques à très haute résolution. Il n'est ainsi plus réellement nécessaire de couper les dents et de les métalliser pour obtenir des informations sur la microstructure de l'émail. Toutefois, la qualité des données obtenues par ces méthodes est moins bonne que celle fournie par une coupe préparée spécialement pour les observations. De plus, malgré des dégradations qui peuvent être relativement faibles, ces techniques restent inenvisageables pour de nombreux taxons fossiles.

Il est donc nécessaire de développer des techniques totalement non-destructives pour étudier la microstructure de l'émail dentaire sur un large échantillonnage taxonomique. C'est à cette unique condition qu'il serait possible d'avoir accès à des espèces fossiles très rares, qui ne sont parfois connues que par une seule dent. Plusieurs approches ont déjà été testées par différents auteurs.

2) Techniques non-destructives

a) Observations à la loupe binoculaire

La plus simple des techniques non-destructives pour étudier la microstructure de l'émail consiste à observer les dents à la loupe binoculaire avec un éclairage mono-directionnel. Chez la plupart des mammifères, l'émail est prismatique. Or, les prismes ont tendance à se comporter comme des fibres optiques. Ils ne réagissent donc pas de la même manière en fonction de l'angle d'incidence de la lumière. Cette propriété peut être exploitée dans certains cas pour vérifier la présence de décussations. En effet, lorsque l'émail est bien conservé et que sa surface n'est pas modifiée, il est possible de voir les bandes de Hunter-Schreger (HSB) avec une lumière dirigée dans le sens de ces bandes, si elles sont proches de la surface (Stefen, 1997).

Cette technique est intéressante car elle permet d'obtenir rapidement et simplement une première approche du schmelzmuster d'une dent, qu'elle soit fossile ou actuelle, et ce, de façon totalement non-destructive. De plus, comme nous le verrons plus loin, elle permet parfois de mettre en évidence des décussations très faibles qui peuvent passer totalement inaperçues au MEB. Toutefois, outre le fait qu'elle ne fournit aucune information sur les petites structures de l'émail, les résultats obtenus dépendent très fortement des dents étudiées.

En effet, lorsque que l'on voit des HSB par cette méthode, on peut être sûr que la dent en a. Il n'est cependant pas possible de dire si ces HSB sont présentes sur la totalité de l'épaisseur de l'émail ou s'il y a une fine couche d'émail radial ou aprismatique au-dessus.

En revanche, lorsque l'on ne voit pas de HSB, on ne peut pas pour autant affirmer leur absence, car s'il y a une couche d'émail radial un peu trop épaisse au-dessus des HSB, celles-ci deviennent invisibles. Par exemple, il est impossible de voir les HSB sur des dents d'humains ou de chimpanzés, alors qu'elles sont présentes et très bien développées. De même, sur de nombreux fossiles, la surface externe de l'émail est modifiée chimiquement, ce qui la rend opaque. On ne peut alors savoir s'il y a des HSB ou non, même si elles ne sont pas recouvertes par de l'émail radial.

On voit donc que cette technique permet dans certains cas d'attester la présence des HSB et même d'étudier en détail leur morphologie, mais en aucun cas d'affirmer leur absence.

b) Microscope confocal

Une autre technique non-destructive a été appliquée aux études de la microstructure de l'émail dentaire : le microscope confocal (ou Tandem Scanning Reflected Light Microscope) (Boyde et Martin, 1988). Contrairement à la technique précédente, celle-ci permet d'observer les types d'arrangements géométriques des prismes avec une résolution relativement correcte. Elle utilise les propriétés d'auto-fluorescence de l'émail. Lorsque l'émail est excité par un laser avec certaines longueurs d'ondes (en pratique plusieurs longueurs d'ondes peuvent être utilisées dans les verts, les rouges ou les ultra violets), il devient fluorescent et émet de la lumière dans d'autres longueurs d'ondes. En récupérant cette fluorescence à travers un filtre puis avec un système optique qui permet de ne conserver que les photons provenant du plan focal, on obtient des coupes optiques dans l'échantillon qui fournissent une approche tridimensionnelle de la structure de l'émail.

La gaine des prismes étant moins fluorescente que les prismes eux-mêmes, on arrive à les voir (Boyde et Martin, 1988). Dans certains cas, une observation avec un microscope à fluorescence classique permet d'obtenir des résultats comparables à ceux d'un microscope confocal. Toutefois, dans ce cas, on perd l'aspect tridimensionnel. Ce dernier point n'est pas crucial quand on s'intéresse seulement aux types de prismes en sub-surface.

En théorie, cette technique est très séduisante. En pratique, les résultats ne permettent pas toujours d'obtenir des informations importantes. En effet, il est impossible de rentrer très profondément dans l'émail. On ne dépasse que très rarement une centaine de microns. Cette

technique ne permet donc d'avoir accès à la microstructure de l'émail que sur la couche la plus externe. On peut étudier les arrangements géométriques des prismes en sub-surface (Boyde et Martin, 1988; Conroy *et al.*, 1995; Dumont, 1995b), ou mesurer l'épaisseur de la couche d'émail aprismatique quand elle est présente, mais on ne peut pas voir les couches profondes. Il est de ce fait impossible d'étudier le schmelzmuster de façon non-destructive par cette technique. De plus, les résultats obtenus sont extrêmement dépendants de l'échantillon, la surface de l'émail devant être propre et transparente. Les fossiles présentant des modifications chimiques trop importantes de la surface de l'émail sont par conséquent inutilisables. Paradoxalement, les résultats sont la plupart du temps meilleurs sur des dents fossiles que sur des dents actuelles. En effet, celles-ci ne présentent généralement que de très faibles contrastes au niveau de la gaine des prismes, associés à une forte fluorescence. Il est difficile, dans ce cas, de distinguer les prismes.

Bien que cette technique ne permette pas d'observer l'émail sur toute son épaisseur, il est possible, en l'utilisant sur des fractures naturelles non altérées, d'avoir dans certains cas un bon aperçu du schmelzmuster. On peut donc obtenir le même type d'informations qu'avec le MEB sur des zones de cassures naturelles sans avoir à faire d'attaque acide et de moulage.

En combinant les observations à la loupe binoculaire avec celles du confocal, on arrive à obtenir un bon aperçu de la microstructure de l'émail sur des dents de petite taille. Néanmoins, dès que l'on s'intéresse à des dents un peu plus grosses ayant une couche d'émail qui dépasse 300µm d'épaisseur (ce qui est le cas des primates *Amphipithecidae* d'Asie du Sud Est), ces deux techniques ne sont plus suffisantes si on ne dispose pas de dents avec des cassures franches non altérées.

J'ai donc testé durant ma thèse plusieurs autres techniques pouvant potentiellement apporter des informations sur la structure de l'émail en profondeur de manière non-destructive.

c) Techniques testées sans succès

Les techniques que je vais aborder dans ce paragraphe n'ont pas donné de résultats qui soient utilisables. J'ai toutefois choisi de les présenter afin de fournir des informations sur les différentes pistes que j'ai pu explorer. Je tiens encore une fois à remercier chaleureusement les différentes personnes qui m'ont permis de les tester.

- Micro-échographie

Cette technique est un dérivé à haute résolution de l'échographie médicale. Elle consiste à envoyer des ultrasons dans la dent à l'aide d'une sonde à travers un liquide de couplage (dans le cas présent, de l'eau), puis à étudier les échos de ces pulsations générés sur les interfaces dans la dent. Considérant que les séparations entre les HSB ou les stries de Retzius peuvent être assimilées à des interfaces dans l'émail, j'ai voulu essayer de mettre en évidence ces structures par micro-échographie à une fréquence de 50MHz. Cette fréquence fournit théoriquement une résolution de l'ordre de 25µm. Il n'a malheureusement pas été possible de voir des caractères structuraux dans l'émail. En revanche, il est possible de visualiser la jonction émail-dentine et la cavité pulpaire. Cette technique pourrait donc être utilisée pour réaliser des mesures locales d'épaisseur de l'émail. Toutefois, les résultats expriment le temps que met un écho pour revenir vers le capteur et non pas en une distance réelle. Or, la vitesse de propagation du son dans un matériau dépend des propriétés physiques de celui-ci, et notamment de sa densité. Si cette méthode peut être appliquée avec une bonne précision sur des dents actuelles (Barber *et al.*, 1969; Huysmans et Thijssen, 2000), les résultats fournis pour des dents fossiles sont moins fiables car les propriétés physiques de l'émail et de la dentine peuvent être modifiées par la diagenèse. De plus, pour pouvoir obtenir une bonne transmission des ondes sonores, il est nécessaire de plonger l'échantillon dans l'eau (ou dans un autre liquide de couplage). Ceci est impossible avec certains fossiles car l'eau pourrait les faire éclater.

De la même manière, j'ai testé la microscopie acoustique qui est un dérivé à haute résolution de la technique précédente. Malheureusement, les fréquences sonores utilisées étant très élevées, elles pénètrent peu dans l'échantillon. De plus, étant donné la faible tolérance topographique de ce type d'appareillage, il est extrêmement difficile d'observer des dents sans avoir préparé des surfaces polies. L'intérêt de ce type de matériel pour des études non-destructives sur l'émail est donc très limité.

- Thermographie infrarouge

La thermographie infrarouge est une méthode industrielle de contrôle non-destructif fondée sur une approche des propriétés thermiques de l'échantillon. Elle consiste à échauffer l'échantillon de manière contrôlée (l'échauffement est faible et tout à fait compatible avec l'observation de fossiles même très fragiles), puis à étudier la réponse thermique de celui-ci. En fonction des types d'échauffements et d'analyses de la réponse, on peut obtenir des informations sur les propriétés physiques de l'échantillon à des profondeurs variables et sur

ses variations de phase thermique (qui peuvent avoir de multiples causes physiques). Etant donné que les HSB correspondent à des changements très marqués de l'orientation des prismes dans l'émail, nous avons pensé qu'elles pourraient éventuellement entraîner des modifications locales des propriétés de réponse thermique de l'échantillon. Nous avons réalisé les tests sur un fragment d'émail fossile de rhinocéros pour essayer de mettre en évidence les HSB qui sont très marquées dans ce groupe. Malgré plusieurs essais, aucun résultat probant n'a été obtenu. Pour expliquer cet échec, on peut invoquer soit le fait que l'émail radial qui recouvre les HSB chez les rhinocéros est trop épais et ne permet donc pas d'avoir accès aux structures plus profondes, soit que les modifications physiques liées aux HSB sont trop faibles pour être mises en évidence par cette technique.

d) Microtomographie à rayonnement X synchrotron

Après avoir testé ces différentes méthodes non-destructives, je me suis intéressé à la microtomographie X. Cette technique (dérivé à haute résolution de la tomographie médicale) permet d'observer la structure interne d'un échantillon de façon non-destructive (Davis et Wong, 1996) (voir partie III : « Etude non-destructive de la structure tridimensionnelle des dents de primates fossiles et actuels »). Le principe de fonctionnement de cette technique a déjà été décrit dans de nombreuses publications. L'article de Salvo *et al.* (2003) présente en détail les différentes variantes de la microtomographie.

Durant les diverses expériences que j'ai pu mener à l'installation européenne de rayonnement synchrotron (ESRF : European Synchrotron Radiation Facility), j'ai pu tester les différentes variantes de la microtomographie X. Avant de présenter dans le chapitre suivant les applications de la microtomographie pour les études de la microstructure de l'émail, il est intéressant de présenter succinctement les principaux aspects de cette technique afin de pouvoir cerner ses multiples applications en paléontologie.

L'ESRF est un synchrotron de troisième génération (figure I-1) pouvant produire des rayons X de haute énergie. Sans entrer dans les détails, le principe d'une telle installation repose sur un accélérateur linéaire (le Linac) qui accélère des électrons. Ces électrons sont ensuite envoyés dans le booster synchrotron qui permet de leur donner encore plus d'énergie. Quand ils ont atteint la vitesse requise, ils sont injectés dans l'anneau de stockage où ils continuent à tourner en étant guidés par des aimants de courbures. A de nombreux endroits de cet anneau de stockage, des appareillages sont insérés (Insertion Device : ID) afin de faire onduler les électrons. En ondulant, ils émettent le rayonnement synchrotron que l'on exploite

sur les différentes lignes de l'ESRF (comme par exemple ID17 et ID19 sur lesquelles j'ai travaillé). Une description plus complète du fonctionnement d'un synchrotron de troisième génération peut être obtenue sur le site WEB de l'ESRF (www.esrf.fr).

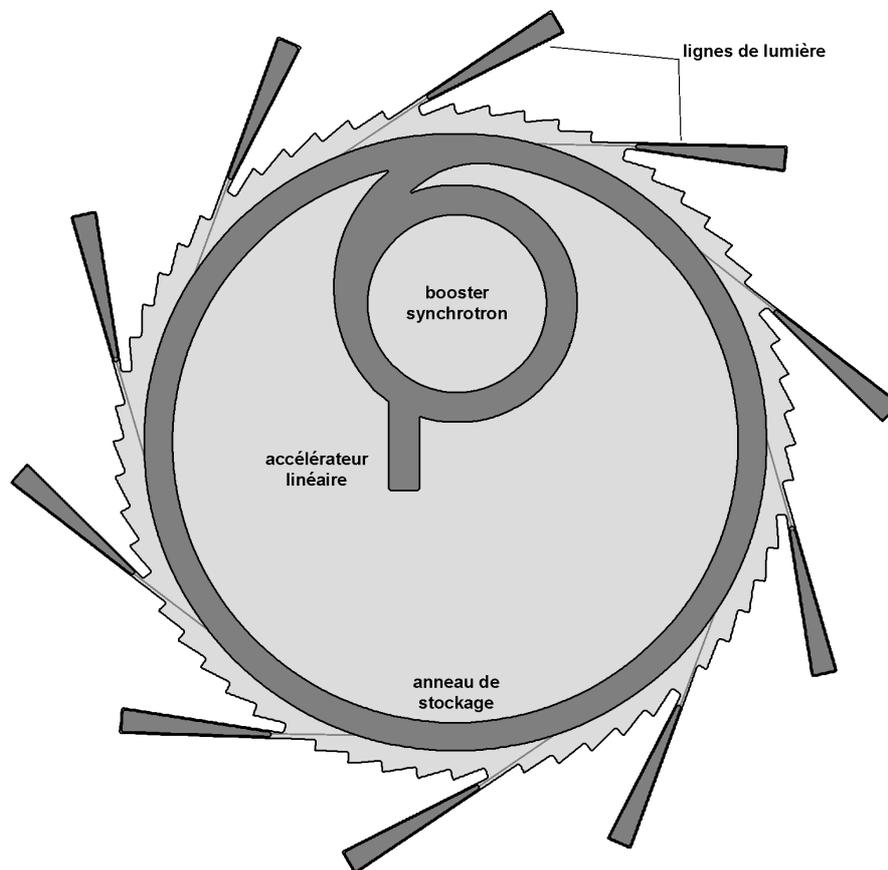


Figure I-1 : Schéma d'un synchrotron de troisième génération du type de l'ESRF.

Utiliser un synchrotron de troisième génération à la place de sources de rayons X conventionnelles présente plusieurs avantages.

Tout d'abord, la brillance du faisceau est plusieurs milliers de fois supérieure à celle obtenue avec un tube conventionnel, les temps de pose sont donc très courts et la quantité de photons utilisée pour réaliser les images est bien supérieure à celle obtenue avec un microtomographe industriel (Salvo *et al.*, 2003). Les images sont donc généralement de meilleure qualité.

Ensuite, le faisceau obtenu étant très intense, on peut utiliser une seule longueur d'onde bien précise au lieu d'utiliser un faisceau blanc grâce à un monochromateur. On évite ainsi les artefacts de durcissement de faisceaux dus aux différences d'absorption du spectre des rayons

X par l'échantillon (Salvo *et al.*, 2003). Ce type d'artéfacts correspond à des bords plus blancs sur l'échantillon (voir la figure 2c de l'article de Rossi *et al.* (2003)) ce qui peut rendre difficile les observations et traitements automatiques des images.

La forte intensité du faisceau disponible à l'ESRF sur les lignes de lumière d'imagerie permet d'obtenir des reconstructions microtomographiques avec des tailles de voxels allant de 350 μm à 0,3 μm . En effet, plus la résolution est bonne et plus il faut de photons pour une même surface afin d'obtenir des résultats de bonne qualité. En pratique, la résolution est choisie en fonction de la taille de l'échantillon ou de celle des structures que l'on veut mettre en évidence. La figure I-2 présente une simulation de l'effet de la taille des voxels sur la reconstruction 3D d'une M_2 d'un rongeur *Murinae* indéterminé.

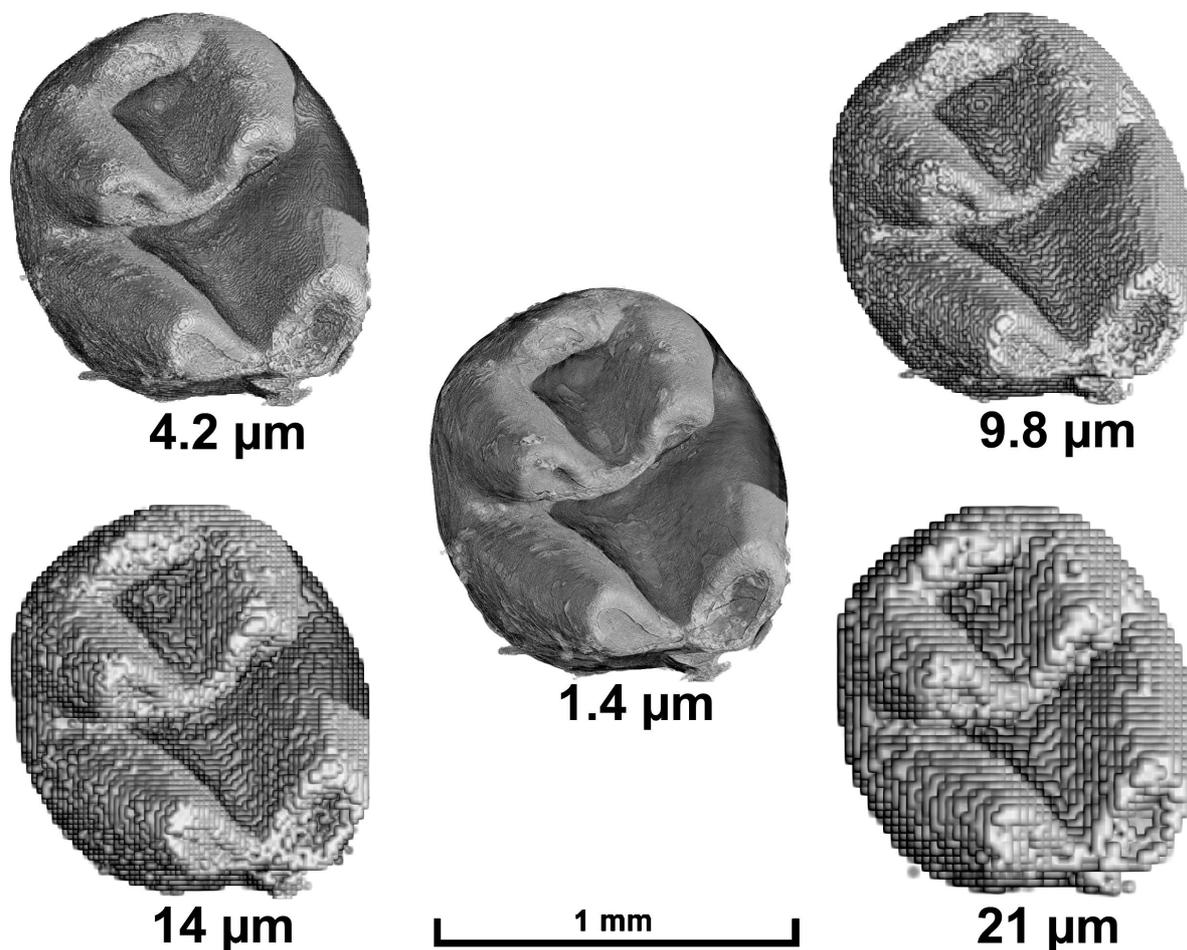


Figure I-2 : Simulation de l'effet de la résolution sur la qualité des données en 3D d'une M_2 de rongeur *Murinae* indéterminé.

Le faisceau produit sur les lignes utilisées pour la microtomographie à l'ESRF est quasiment parallèle, il n'y a donc pas d'artéfacts géométriques dus au faisceau conique utilisé dans les microtomographes classiques. De plus, étant donné la grande distance entre la source

et l'échantillon sur la ligne de lumière ID19 (environ 150m), le faisceau est partiellement cohérent du fait de la largeur importante du front d'onde. On peut donc obtenir, en plus de l'absorption des rayons X (dépendant de la densité), des informations sur les interférences générées au niveau des différentes interfaces dans l'échantillon (Salvo *et al.*, 2003). Ces interférences sont liées aux différents indices de réfraction de l'échantillon (Baruchel *et al.*, 2001). Ce mode d'imagerie permet de mettre clairement en évidence des différences de densités inférieures à 1%, quasiment impossibles à voir en absorption. En pratique, il suffit de reculer la caméra par rapport à l'échantillon pour que l'effet de ces interférences ne soit plus négligeable face à l'absorption des rayons X. On utilise alors le mode d'imagerie en contraste de phase (Baruchel *et al.*, 2001; Buffière *et al.*, 1999; Stevenson *et al.*, 2003; Weiss *et al.*, 2003) qui peut être appliqué pour des reconstructions microtomographiques. La figure I-3 présente une comparaison des résultats obtenus en modes absorption et contraste de phase sur trois dents d'un primate *Oligopithecidae* indéterminé du Pakistan avec des différences entre émail et dentine indécélables en imagerie par absorption. On peut voir que le contraste de phase permet de matérialiser la jonction émail-dentine car elle correspond à une interface physique dans l'échantillon.

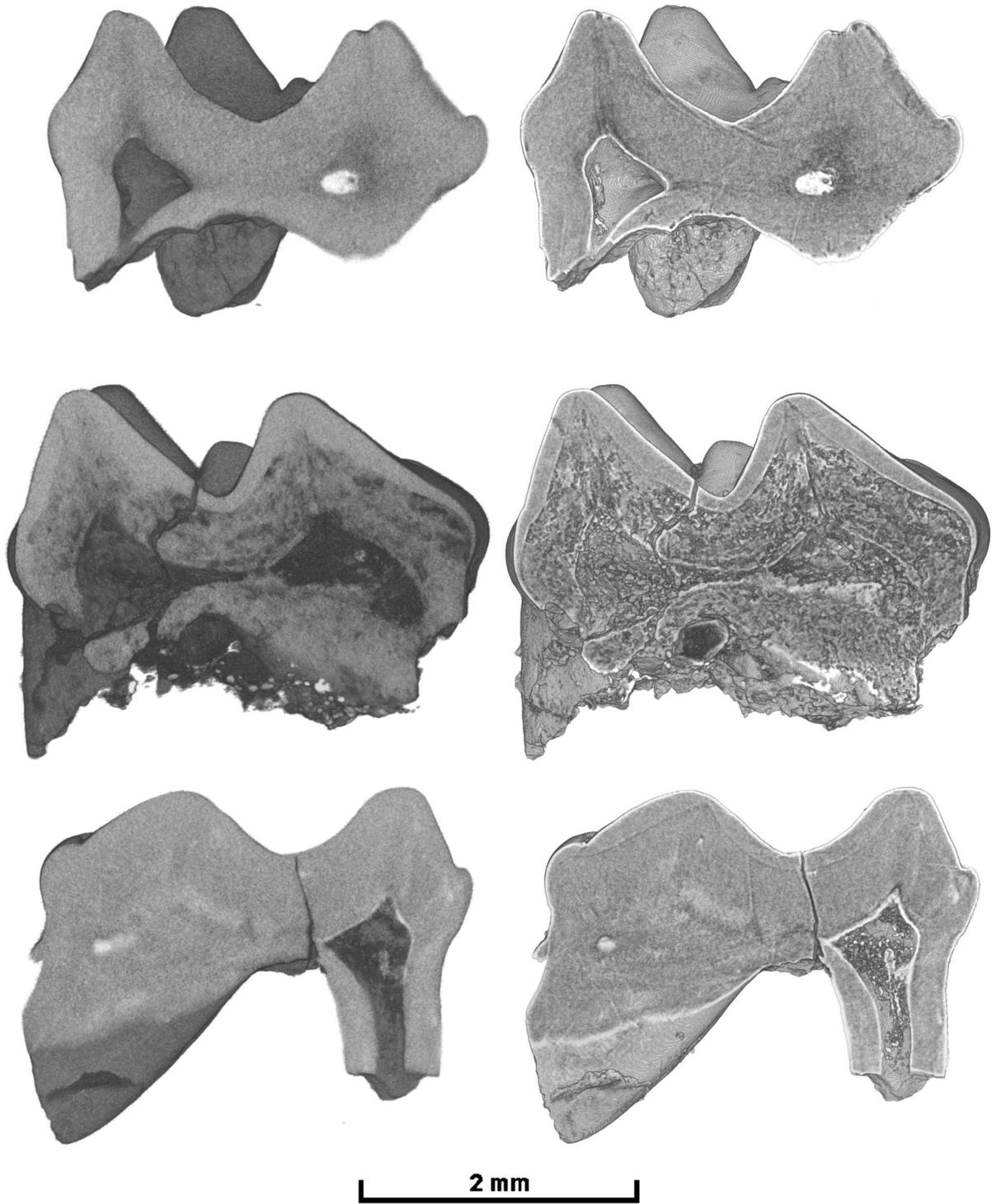


Figure I-3 : Comparaison des modes absorption (images de gauche) et contraste de phase (images de droite) sur des coupes dans des dents fossiles d'*Oligopithecidae* indéterminés du Pakistan. On peut voir que le contraste de phase permet de matérialiser la jonction émail-dentine sur ces échantillons ne présentant pas ou peu de différences de densité entre émail et dentine.

Enfin, sur la ligne ID19, il est possible de faire de la microtomographie locale. C'est-à-dire que l'on peut imager une partie précise dans un échantillon même s'il est beaucoup plus large que le faisceau. Les algorithmes de reconstructions utilisés pour ce mode d'imagerie ont été perfectionnés récemment, ce qui permet d'augmenter nettement la qualité des résultats obtenus.

e) Microtomographie et microstructure de l'émail dentaire

En combinant plusieurs des aspects de la microtomographie à rayonnement X synchrotron, à savoir la très haute résolution, la microtomographie locale et le contraste de phase, il devient possible dans certains cas d'observer de façon non-destructive la microstructure de l'émail dentaire. Certaines observations seront présentées dans les chapitres suivants.

Les prismes étant de petite taille (de 4 à 6 μm de diamètre en moyenne) il est nécessaire de travailler avec une très forte résolution pour pouvoir les mettre en évidence. J'ai utilisé pour ces expériences un montage optique fournissant une taille de pixel de 0,7 μm . Bien que la ligne ID19 dispose d'une optique pouvant atteindre 0,3 μm , je n'ai pas encore eu l'occasion de la tester.

Théoriquement, la gaine des prismes étant une zone moins minéralisée que les corps des prismes et la matrice inter-prismatique, il devrait être envisageable de la voir en imagerie par absorption. Toutefois, comme elle est beaucoup plus petite que la taille des pixels du détecteur, cette détection en absorption est impossible avec une résolution de 0,7 μm . En revanche, comme la gaine des prismes constitue une interface dans l'émail, elle peut créer des figures d'interférences avec un faisceau de rayons X partiellement cohérent. En mode d'imagerie par contraste de phase, on arrive dans certains cas à la matérialiser. En effet, cette technique faisant apparaître les différences de densités même extrêmement faibles, on peut mettre en évidence des structures dont la taille est inférieure à celle des pixels du détecteur. Toutefois, les résultats dépendent beaucoup de l'échantillon et particulièrement de sa minéralisation. Ils sont donc difficilement prévisibles pour des fossiles. Comme les gaines des prismes, les marques de croissance sont des interfaces dans l'émail. La microtomographie locale à rayonnement X synchrotron par contraste de phase à très haute résolution devrait donc également permettre, à terme, d'étudier le développement de l'émail sur des fossiles de façon non-destructive.

Les premiers tests ont été réalisés sur une deuxième molaire inférieure d'un rongeur *Murinae* indéterminé. Les résultats ont été extrêmement encourageants puisqu'il a été possible d'observer la microstructure de l'émail (et de la dentine) sur la totalité de la dent (figure I-4) sans bien entendu atteindre la résolution du MEB. La microtomographie présente toutefois deux avantages majeurs par rapport au MEB pour l'étude de l'émail des rongeurs : elle est non-destructive, et permet une approche en 3D sur la totalité de la dent de la microstructure de l'émail. Un projet d'étude auquel je suis associé a d'ailleurs été soumis à l'ESRF par Vincent Lazzari afin d'étudier la morphologie 3D des molaires des *Muridae* fossiles ainsi que les modifications de la microstructure de l'émail dans ce groupe de façon non-destructive (voir annexe 3).

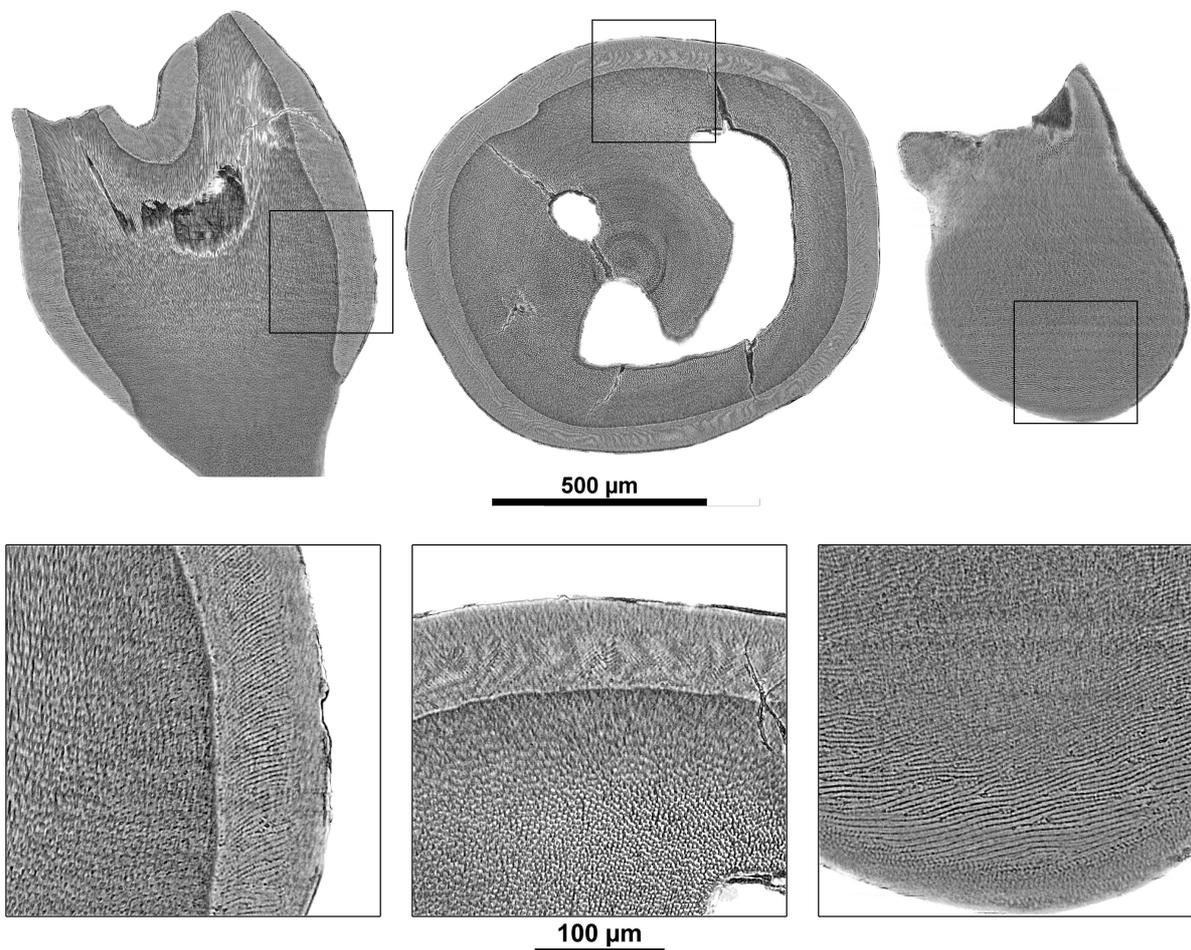


Figure I-4 : Microstructure de l'émail sur une M_2 de *Murinae* indéterminée observée par microtomographie à rayonnement X synchrotron en contraste de phase avec une résolution de $0,7\mu\text{m}$. Le schmelzmuster varie en fonction des différents endroits de la dent. Les HSB que l'on observe dans la moitié inférieure de la dent sont de type unisériel. Coupe de gauche : verticale ; coupe centrale : horizontale ; coupe de droite : tangentielle.

Le but premier de ces expériences étant d'observer de façon non-destructive la microstructure de l'émail sur des dents de primates fossiles, il est nécessaire dans la plupart des cas de travailler en microtomographie locale. En effet, le champ de vue est directement lié à la taille des pixels du détecteur. Pour une résolution de $0,7\mu\text{m}$, on dispose d'un champ de vue maximum de $1,4\text{mm}$. Quand on veut observer l'émail sur une dent de taille moyenne, une grande partie de l'échantillon est donc hors du faisceau. A l'heure actuelle, il est impossible de dépasser une énergie de 30keV avec les très hautes résolutions sur ID19, la pénétration dans les échantillons est de ce fait limitée. Or, quand on utilise le contraste de phase, il vaut mieux limiter au maximum l'information d'absorption en augmentant l'énergie du faisceau. En effet, plus l'énergie des rayons X est forte et moins ils interagissent avec la matière. Ils sont donc moins absorbés. En revanche, le contraste de phase reste présent et devient dominant. De ce fait, afin de limiter la quantité de matière à traverser, je n'ai imagé que des fragments d'émail ou les pointes des cuspides sur des dents complètes.

Un autre problème se pose quand on travaille à haute résolution. Pour augmenter l'intensité du faisceau, on utilise un dispositif appelé multicouche. Une multicouche consiste en un monocristal de silicium poli le plus précisément possible sur lequel sont déposées en alternance plusieurs centaines de couches d'environ 10 nm chacune. Ces couches peuvent être de compositions diverses en fonction des propriétés recherchées. Bien que les défauts de fabrication soient extrêmement faibles (généralement inférieurs à 1Å), le fait que le faisceau incident soit quasiment tangent à la multicouche les révèle très fortement, particulièrement dans les hautes énergies (plus l'énergie recherchée est élevée et plus le faisceau incident est tangent). Ces défauts créent des artéfacts sur les radiographies, qui, après reconstruction des coupes génèrent des artéfacts en anneaux (ring artefacts). Ils peuvent dégrader considérablement la qualité des images, les rendant parfois difficilement utilisables. Durant ma thèse, j'ai pu mettre au point une technique de traitement d'image automatisé avec le logiciel photoshop 5.5. Cette technique permet de corriger *ad hoc* la majorité de ces artéfacts sur les images reconstruites. Le principe de ce filtre consiste à changer le système de coordonnées de l'image de rectangulaire à polaire après avoir parfaitement centré les artéfacts en anneaux. Cette opérations permet de transformer les anneaux en lignes droites horizontales. Ensuite, après avoir modifié l'image pour en enlever la plus grande partie des informations d'absorption par un masque médian négatif, on utilise un masque de convolution permettant d'obtenir localement une moyenne horizontale sur un nombre défini de pixels. La répétition de cette opération permet de diminuer l'information due à l'échantillon sans modifier les artéfacts. Une fois les lignes horizontales isolées du reste de l'image, la

transformation inverse des coordonnées polaires vers rectangulaires permet d'obtenir un masque de correction applicable à l'image de départ. En modifiant certains paramètres de ce filtre, on peut arriver à corriger des artefacts présentant des intensités et des fréquences très diverses. La figure I-5 présente les résultats obtenus sur deux types d'échantillons différents : de l'émail fossile en microtomographie locale, et une charophyte fossile (expérience menée en collaboration avec Monique Feist). Une fois ces artefacts corrigés, l'exploitation des données est grandement facilitée.

Les différents essais que j'ai pu faire durant deux expériences sur ID19 m'ont permis de montrer que la microtomographie locale en contraste de phase à très haute résolution peut potentiellement fournir de bons résultats. Toutefois, elles ont eu lieu avant les modifications des algorithmes de reconstruction de tomographie locale. On peut penser qu'à présent, les résultats devraient être encore de meilleure qualité. De plus, si dans l'avenir il devient possible de travailler à plus haute énergie (par exemple jusqu'à 50 ou 60keV), on devrait pouvoir étudier de manière non-destructive la microstructure et le développement de l'émail sur des dents de grande taille comme par exemple des molaires d'Hominoïdes. Enfin, cette technique pourrait permettre, à terme, d'étudier la microstructure de l'émail en trois dimensions de façon directe et ainsi perfectionner les modèles mathématiques d'extrapolation 3D (Jiang *et al.*, 2003; Macho *et al.*, 2003).

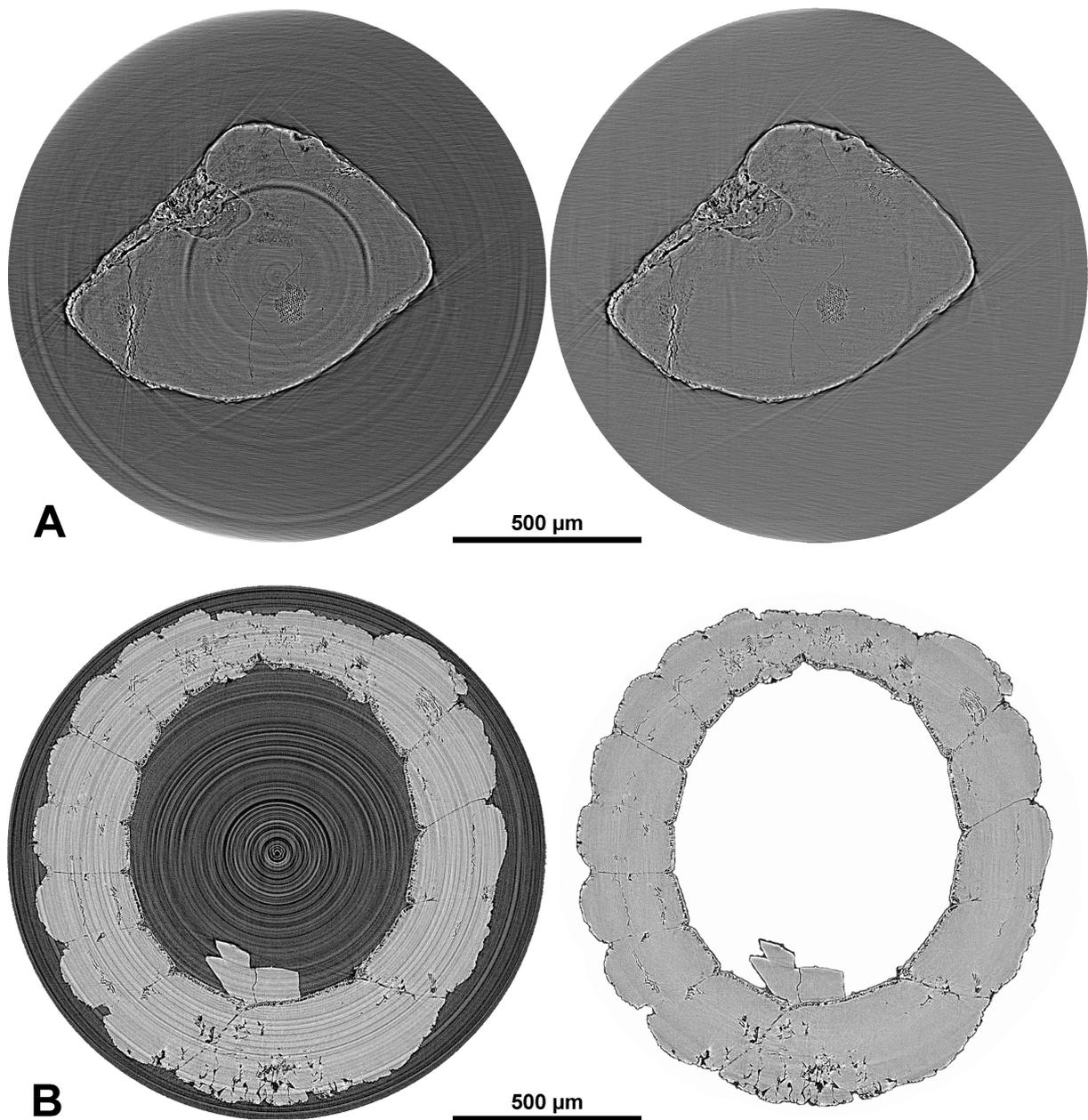


Figure I-5 : Exemples d'améliorations de coupes microtomographiques en contraste de phase à très haute résolution. A : coupe dans le sommet du métacone d'une M^2 de *Siamopithecus eocaenus* (maxillaire droit inédit) à $0,7\mu\text{m}$ de résolution. En plus de la correction des artefacts en anneaux, les niveaux de gris du fond ont été homogénéisés pour réduire l'effet de la microtomographie locale. B : coupe à $1,4\mu\text{m}$ de résolution dans une gyrogonite de charophyte fossile du Crétacé Supérieur : *Peckisphaera gigantea*. Après la correction des artefacts en anneaux, l'échantillon a été séparé du fond par segmentation 3D, ce qui permet de l'extraire sans le modifier, au contraire d'un simple seuillage des niveaux de gris.

II) Distribution taxonomique des bandes de Hunter-Schreger chez les primates

1) Informations de la littérature

Comme nous l'avons vu dans l'introduction de cette partie, un certain nombre d'études a déjà été mené sur la microstructure de l'émail des primates, principalement dans un but phylogénétique. La majorité d'entre elles s'est intéressée aux types d'arrangements géométriques des prismes en coupe transversale (Boyde et Martin, 1982; Boyde et Martin, 1988; Dostal, 1989; Dumont, 1995b; Maas, 1994; Maas et O'Leary, 1996; Martin et Boyde, 1988). Bien que certaines études aient semblé montrer que les différents groupes taxonomiques de primates ont tendance à présenter des types de prismes différents (Boyde et Martin, 1982; Boyde et Martin, 1988; Martin et Boyde, 1988), d'autres, ainsi que les observations que j'ai pu réaliser, ont montré que ce type de caractères est extrêmement variable pour un même groupe. En fait, sur une même dent il n'est pas rare d'observer les trois types principaux d'arrangements des prismes décrits par Boyde (1969a). Maas et Dumont présentent une revue très complète des différentes études des arrangements géométriques des prismes ayant été menées chez les primates (Maas et Dumont, 1999). Les principales conclusions que l'on peut en tirer sont qu'il y a eu de nombreuses observations contradictoires, probablement liées en partie aux modes de préparation et d'observation des échantillons, et que l'étude des types de prismes n'est que rarement informative du fait de sa très forte variabilité (sauf pour certains taxons ayant des spécialisations dentaires très marquées comme *Daubentonia madagascariensis*). Elle peut toutefois aider à préciser la position taxonomique de certains fossiles (Boyde et Martin, 1984).

En plus des travaux sur les prismes, de nombreuses études se sont intéressées aux types d'émail présents chez les primates. On peut en observer trois :

- l'émail radial, où tous les prismes sont parallèles entre eux
- l'émail aprismatique, composé de cristallites parallèles et que l'on trouve généralement au niveau de la surface externe de l'émail
- l'émail avec des bandes de Hunter-Schreger (HSB), où les prismes ondulent de façon coordonnée par couches. Ces ondulations sont également appelées décussations en fonction de l'angle d'observation (figure I-6).

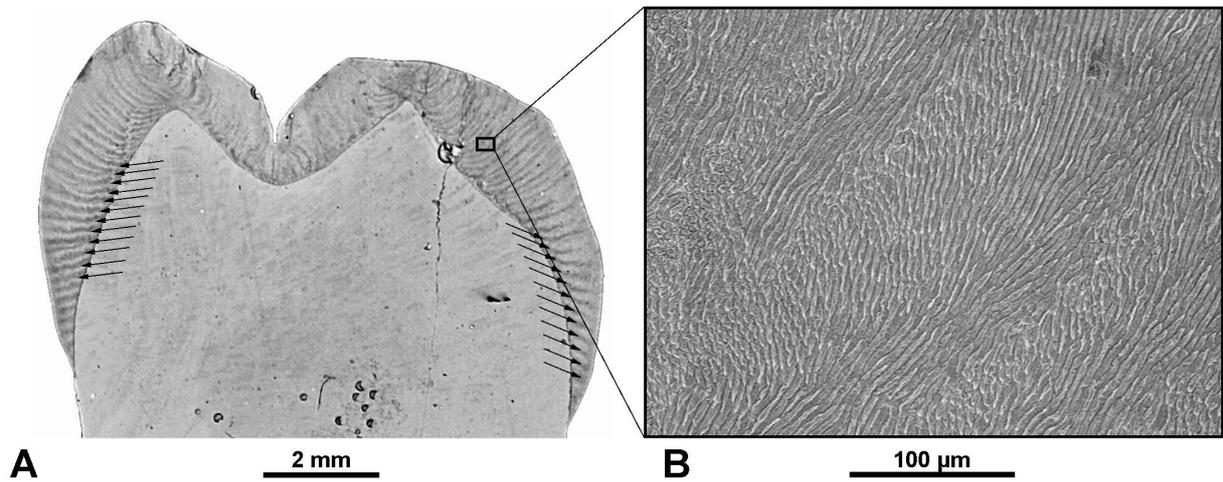


Figure I-6 : Bandes de Hunter Schreger sur une molaire humaine. A : observation avec un scanner optique haute résolution (2400dpi) en lumière transmise sur un moulage en résine époxy transparente d'une coupe verticale gravée à l'acide phosphorique. B : Observation au MEB d'une zone de la coupe originale montrant l'organisation des prismes au niveau des décussations.

Les HSB servent à renforcer mécaniquement l'émail afin d'empêcher la propagation de fractures (Pfretzschner, 1986; Rensberger, 1997; Rensberger et Koenigswald, 1980). En effet, dans l'émail radial, une fracture peut facilement se développer entre les prismes et progresser quasiment en ligne droite. En revanche, dans l'émail avec des HSB, les changements de direction des prismes permettent de ne pas avoir de plans de fracture préférentiels. Les contraintes masticatoires étant en grande partie liées à la taille, la distribution des HSB chez les mammifères l'est également. Chez la très grande majorité d'entre eux, on trouve des HSB quand la largeur des premières molaires dépasse environ 4mm (Koenigswald *et al.*, 1987). Les rongeurs et quelques autres mammifères de petite taille présentent néanmoins des HSB, mais elles sont liées à des contraintes masticatoires très fortes.

Ce seuil de taille se retrouve également chez les primates (Koenigswald *et al.*, 1987; Maas, 1994; Maas et Dumont, 1999; Maas et O'Leary, 1996; Martin *et al.*, 2003; Teaford *et al.*, 1996). A part quelques exceptions chez certains Platyrhiniens actuels (Koenigswald *et al.*, 1987; Maas et Dumont, 1999) qui, bien que de petite taille, présentent des HSB évidentes, on peut estimer que le seuil de poids chez les primates actuels à partir duquel ces structures sont exprimées est d'environ 2kg (Maas et Dumont, 1999), ce qui correspond grossièrement à des premières molaires de 4mm comme chez les autres mammifères. Dans cet article, Maas et Dumont dressent une revue des taxons de primates actuels et fossiles dont la microstructure est connue. D'après les données présentées, la limite de poids pour l'expression des HSB serait valable également pour les primates fossiles, à l'exception de *Leptadapis sp.* Nous

reviendrons sur ce taxon un peu plus loin. Les Plésiadapiformes sont également présentés, mais leurs affinités phylogénétiques incertaines ainsi que les spécialisations dentaires présentées par certains taxons rendent les données de ce groupe peu informatives pour une étude sur les primates.

Les études récentes se sont surtout focalisées sur le développement dentaire des Hominoïdes fossiles du Miocène (Dean et Schrenk, 2003 ; Kelley et Smith, 2003; Martin *et al.*, 2003; Schwartz *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2003a; Smith *et al.*, 2003b; Smith *et al.*, 2004; Zhao *et al.*, 2001). Toutefois, la microstructure associée a généralement été décrite ou est visible sur les figures présentées. De ces travaux et des précédentes études il ressort que toutes les espèces d'Hominoïdes fossiles et actuels étudiées à ce jour présentent des HSB plus ou moins marquées recouvertes par une couche d'émail radial externe. Leur poids respectif étant bien supérieur à la limite d'expression des HSB, un tel schmelzmuster n'est pas étonnant.

A la vue des données présentées dans la littérature, on peut douter que la microstructure de l'émail puisse apporter des informations pertinentes pour la compréhension de la phylogénie des primates, que ce soit au niveau des arrangements géométriques des prismes ou du schmelzmuster. Néanmoins, seul un nombre relativement restreint de primates actuels et fossiles ayant été observé, l'apport de nouvelles données pourrait éventuellement permettre d'obtenir des informations phylogénétiques.

2) Données additionnelles sur la microstructure de l'émail de divers primates fossiles

Les données présentées ci-dessous ont été acquises durant mon DEA et ma thèse. Les techniques utilisées (destructives ou non) ont été variées, elles seront donc précisées pour chaque échantillon. Les données concernant les *Amphipithecidae* d'Asie du Sud-Est seront présentées dans un chapitre à part. La majeure partie des observations s'est concentrée sur le schmelzmuster ; toutefois, pour certains échantillons, les arrangements géométriques des prismes ont également été documentés. Ils sont présentés ici pour information.

a) Omomyiformes

Dans ce groupe, j'ai pu échantillonner deux taxons : *Microchoerus sp.* (formes de petite taille) des phosphorites du Quercy (sans précision sur le gisement) et *Necrolemur cf. antiquus* du gisement Eocène Moyen de Robiac. Ces deux taxons ont été observés au MEB sur des

coupes polies, attaquées à l'acide (acide phosphorique à 5% pendant 30s) . Ils présentent tous les deux de l'émail radial recouvert par une couche d'émail aprismatique (figure I-7). Les observations de *Microchoerus sp.* au microscope confocal ont permis de montrer en subsurface des prismes de type 1 et d'autres présentant des similitudes générales avec le type 2, du fait de leur alignement vertical (figure I-8). *Necrolemur* n'a pas fait l'objet d'observations au microscope confocal ; toutefois, les observations au MEB ont permis de montrer que les prismes seraient majoritairement de type 1 (figure I-9), sans qu'il soit possible de dire si d'autres types d'arrangements seraient éventuellement présents.

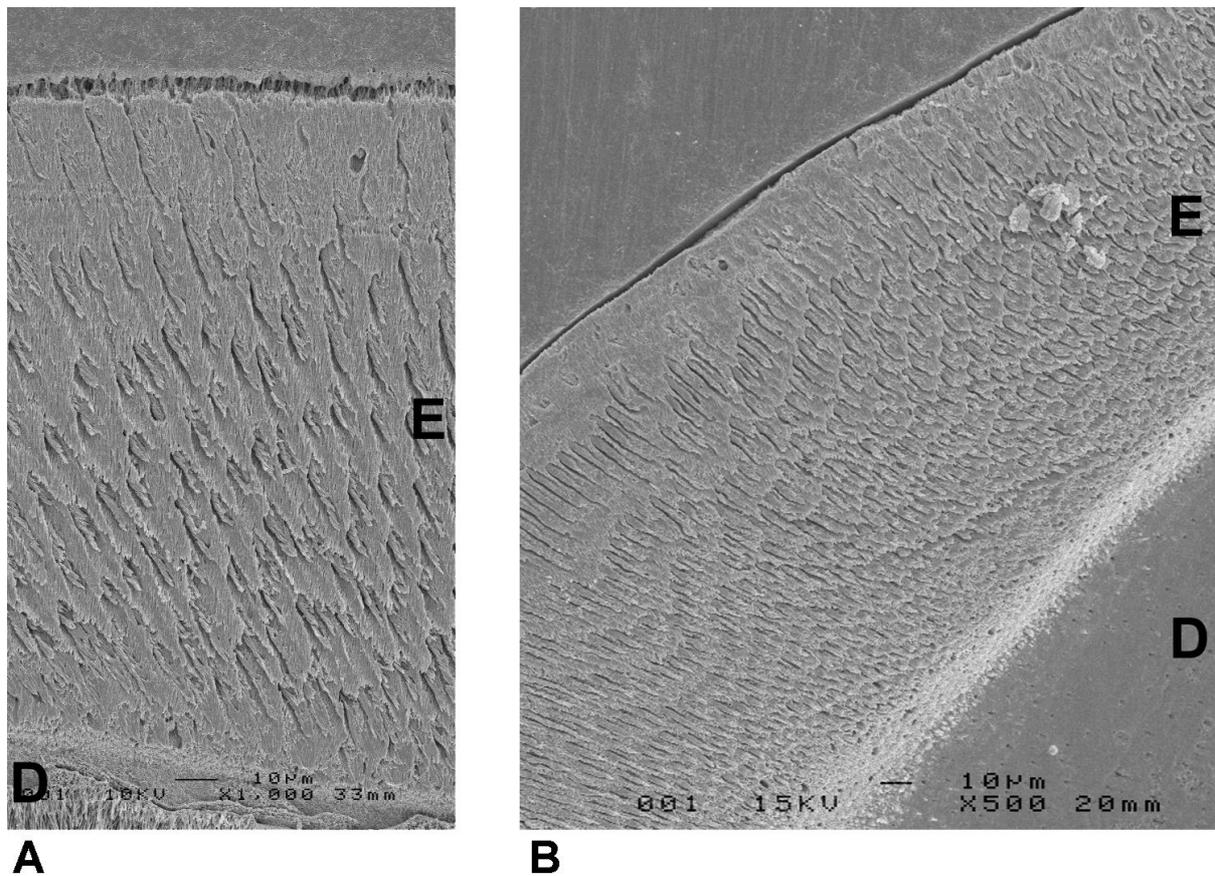


Figure I-7 : Microstructure de l'émail de deux *Omomyidae* vue au MEB. A : coupe verticale dans une M₃ de *Microchoerus sp.*. B : coupe verticale dans une M₁ de *Necrolemur cf. Antiquus*. Ces deux taxons présentent de l'émail radial avec une fine couche externe d'émail aprismatique.

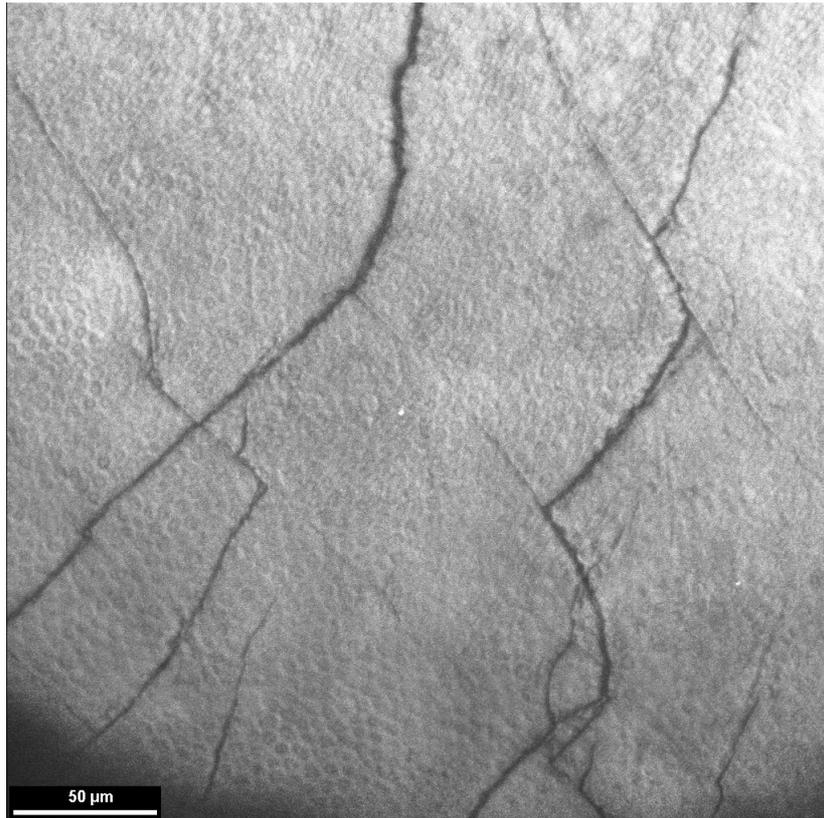


Figure I-8 : Observation au microscope confocal de l'arrangement géométrique des prismes en sub-surface chez *Microchoerus sp.*. Les prismes de type 1 sont prédominants. On peut remarquer des prismes ressemblant grossièrement à du type 2 dans la partie supérieure de l'image.

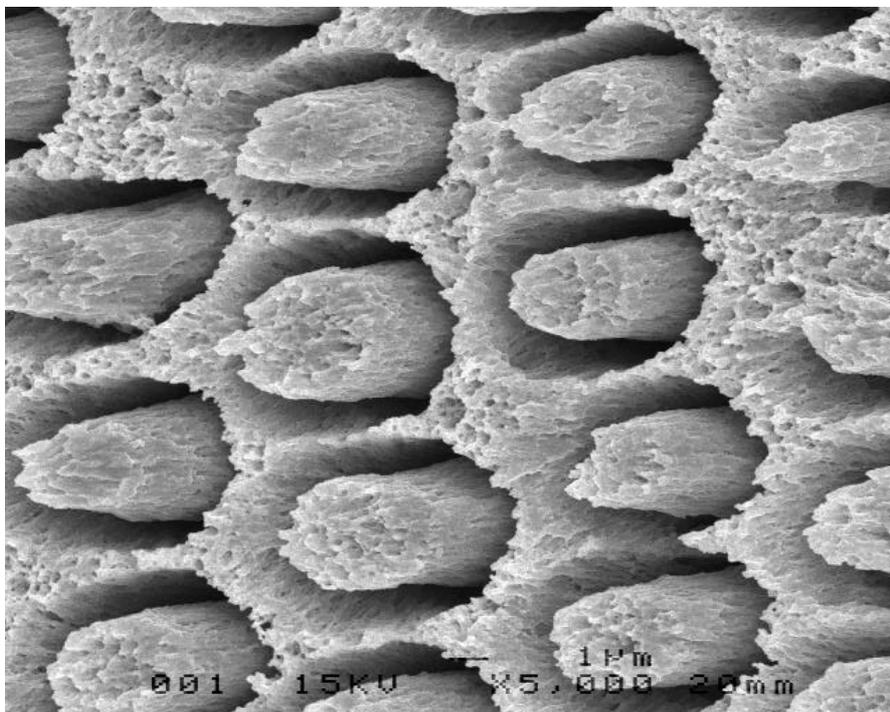


Figure I-9 : Observation au MEB de prismes de type 1 sur une coupe oblique dans une M_2 de *Necrolemur cf. antiquus*.

b) Adapiformes

La microstructure de l'émail de trois espèces d'*Adapidae* a été étudiée : *Adapis sudrei* du gisement Eocène moyen de Robiac, *Adapis parisiensis* et *Leptadapis magnus* des phosphorites du Quercy (sans précision sur le gisement).

Seules des dents d'*Adapis parisiensis* et de *Leptadapis magnus* ont été préparées pour le MEB. Ces deux taxons présentent de l'émail radial avec une couche plus ou moins fine d'émail aprismatique en surface (figure I-10a et b). Le schmelzmuster d'*Adapis sudrei* décrit par Maas et Dumont (1999) est semblable à celui observé ici chez *Adapis parisiensis* et *Leptadapis magnus*.

Toutefois, en plus des dents préparées pour le MEB, j'ai examiné à la loupe binoculaire en lumière incidente les dents d'un avant-crâne très bien conservé de *Leptadapis magnus* (ACQ 6405) des phosphorites du Quercy. Ces observations ont permis, dans un premier temps, de montrer que certaines fractures verticales sur la canine gauche présentent des trajectoires ondulées pouvant être dues à de faibles décussations des prismes (figure I-11a). En réglant très finement l'éclairage incident, il a été possible de mettre en évidence de faibles HSB sur cette canine ainsi que sur la I² (figure I-11b). En revanche, je n'ai pas pu en apercevoir sur les molaires et les prémolaires de ce spécimen. En examinant avec la même technique une dizaine de mandibules attribuées à ce taxon, il a été possible d'observer de faibles décussations sur les P₃ des deux plus grandes d'entre elles (aucune n'avait de dents antérieures conservées). L'observation au microscope confocal de l'un de ces échantillons n'a pas permis de montrer des changements d'orientation des prismes en sub-surface. En revanche, les fractures ondulées sont apparues très clairement (figure I-12). Ceci indique que les HSB n'atteignent pas la surface. Elles sont donc recouvertes par une fine couche l'émail radial. On peut donc dire que ce taxon présente potentiellement de faibles HSB, mais qu'elles ne se développent que dans la denture antérieure des plus grands individus.

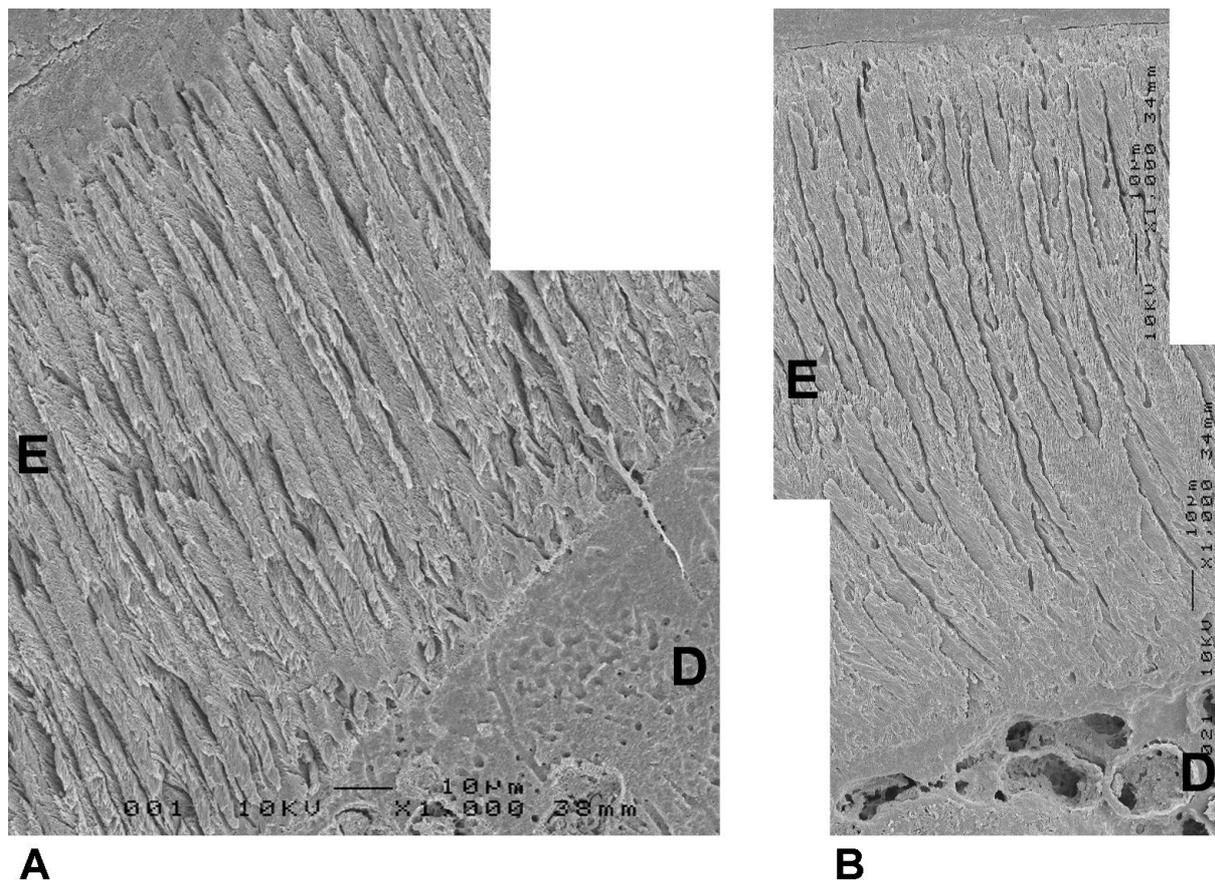


Figure I-10 : Microstructure de l'émail de deux *Adapidae* des phosphorites du Quercy. La dentine est située en bas à droite sur les deux images. A : coupe verticale dans une M_1 d'*Adapis parisiensis*. B : coupe verticale dans une M_1 de *Leptadapis magnus*. Au MEB, les dents jugales de ces deux taxons présentent de l'émail radial avec une très fine couche d'émail aprismatique en surface.

Les types de prismes ont également été étudiés au MEB sur des coupes obliques ainsi qu'au microscope confocal chez ces deux taxons. Chez *Adapis parisiensis*, au MEB, on remarque des prismes de type 1 sur toute l'épaisseur de l'émail (figure I-13a). Ceci est confirmé par la plupart des observations réalisées au microscope confocal (figure I-13b). Les images obtenues sur une molaire supérieure ont toutefois montré une prédominance de prismes de type II en sub-surface avec des îlots de type 1 (figure I-13c).

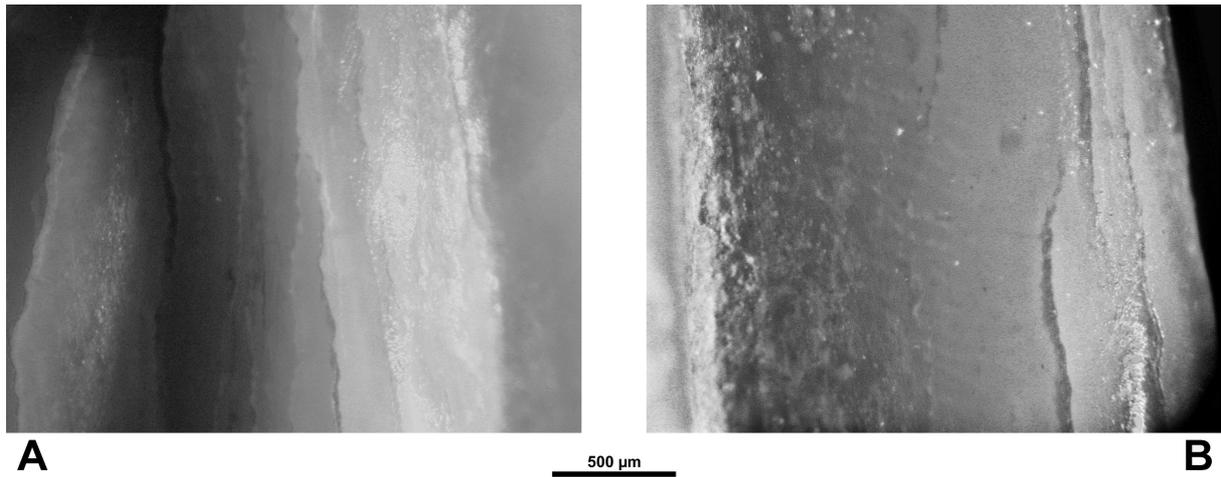


Figure I-11 : Décussations dans une canine supérieure de *Leptadapis magnus*. A : fractures ondulées vues à la loupe binoculaire sur la face labiale. B : faibles HSB vues à la loupe binoculaire en lumière incidente contrôlée sur la face linguale.

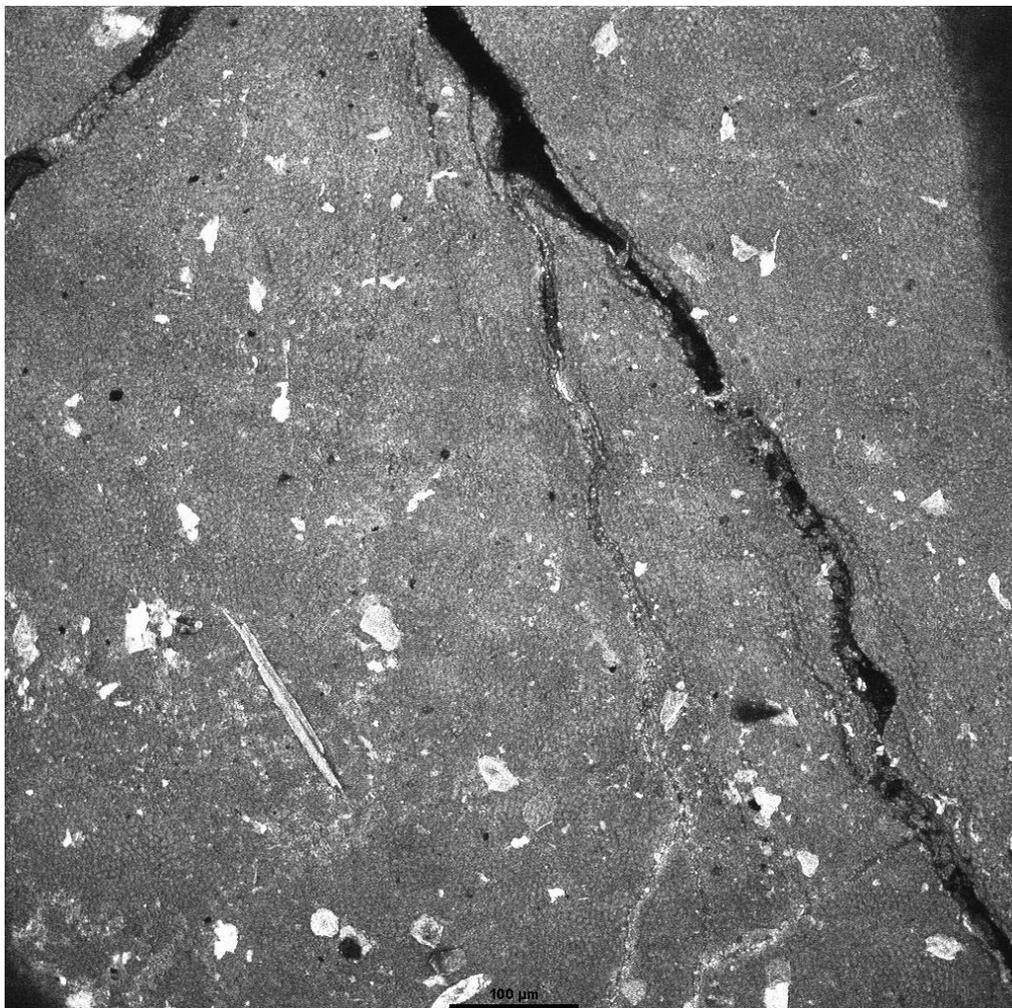
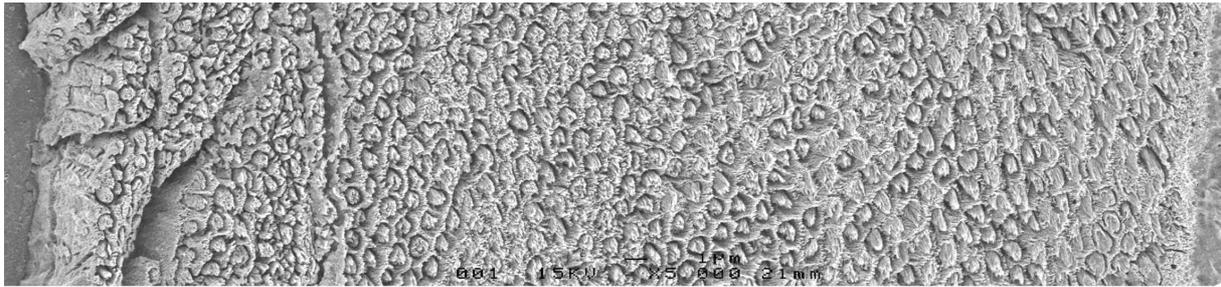
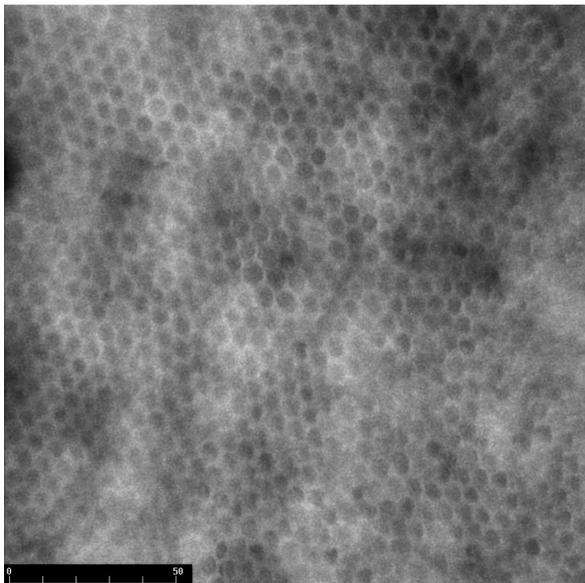


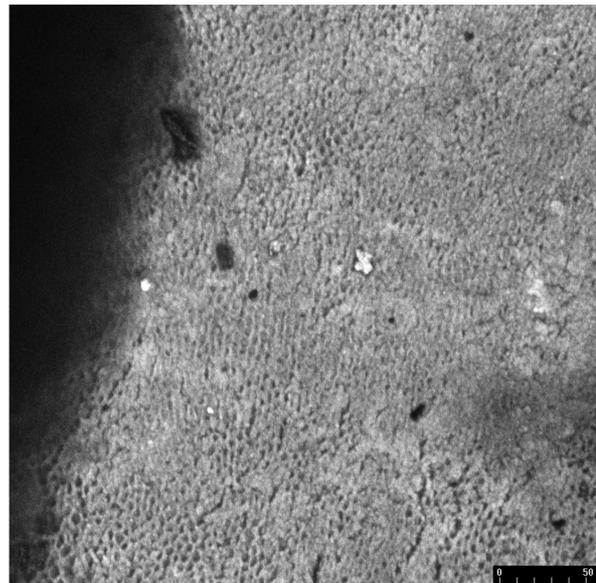
Figure I-12 : Fractures ondulées sur une P₃ de *Leptadapis magnus* vue au microscope confocal. Bien que les prismes soient visibles en sub-surface, ils ne montrent pas de changements d'orientation en rapport avec les fractures ondulées. Les HSB n'atteignent donc pas la surface de l'émail.



A



B



C

Figure I-13 : Types de prismes chez *Adapis parisiensis*. A : prismes de type 1 vus au MEB sur toute l'épaisseur de l'émail sur une coupe oblique dans une M₂. B : prismes de type 1 vus au microscope confocal sur une M₃. C : prédominance en sub-surface de prismes présentant une morphologie rappelant le type 2 avec des îlots de type I sur une M¹ vue au microscope confocal.

Contrairement à ce qui a été décrit par d'autres auteurs (Maas et Dumont, 1999), je n'ai pas pu mettre en évidence de prismes de type 3 chez *Adapis parisiensis*.

Chez *Leptadapis magnus*, les données acquises au MEB montrent une nette prédominance de prismes de type 3 (figure I-14a) avec quelques zones de prismes ressemblant à du type 2 pouvant présenter des formes inhabituelles (figure I-14b). On peut noter également la présence occasionnelle de tubules dans l'émail près de la jonction émail-dentine (figure I-14c). Contrairement aux résultats présentées dans mon DEA (suite à une inversion de nomenclature sur certaines données), le microscope confocal confirme ces observations de prismes de types 3 et 2 (figure I-14d et e).

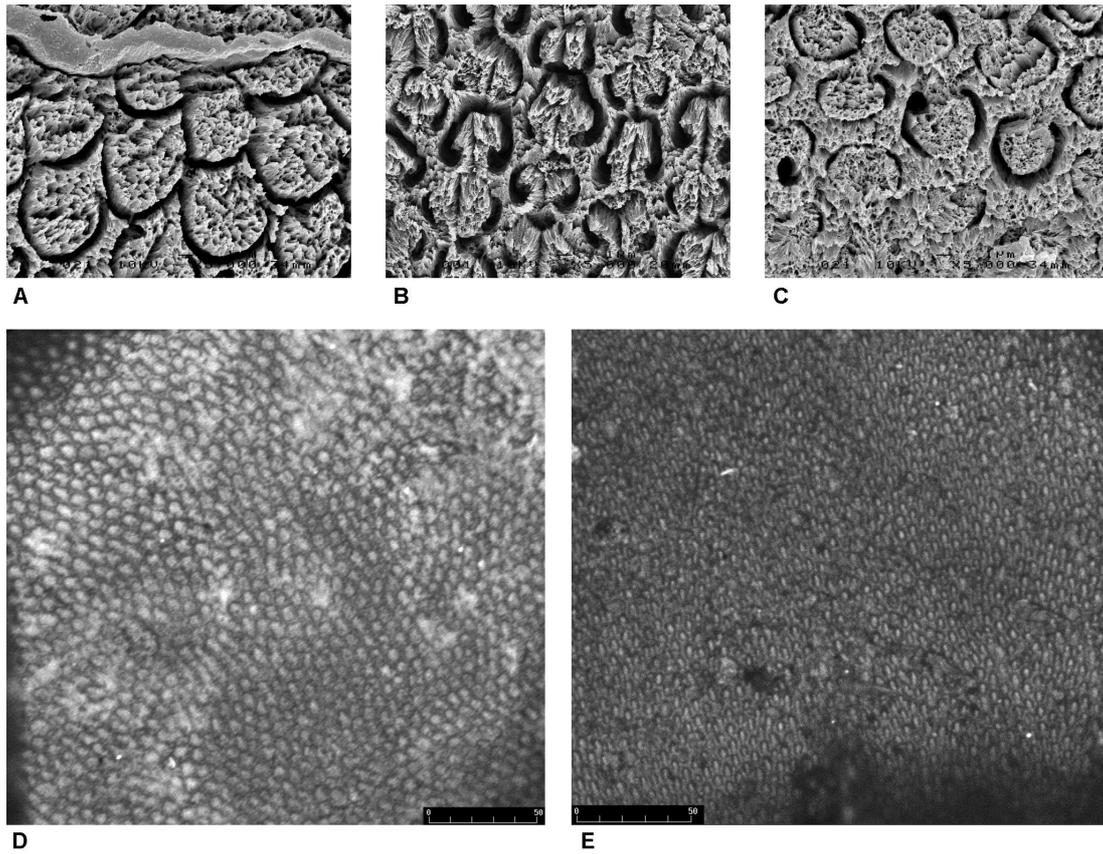


Figure I-14: Types d'arrangements géométriques des prismes chez *Leptadapis magnus*. A : prismes de type 3 vus au MEB sur une coupe oblique dans une M₂. B : prismes rappelant le type 2 de forme inhabituelle vus au MEB sur une coupe oblique dans une M₃. C : tubules dans l'émail près de la jonction émail-dentine sur une M₂. D : observation au microscope confocal de prismes de type 3 en sub-surface sur une P₃. E : observation au microscope confocal de prismes proches du type 2 en sub-surface sur une M₁.

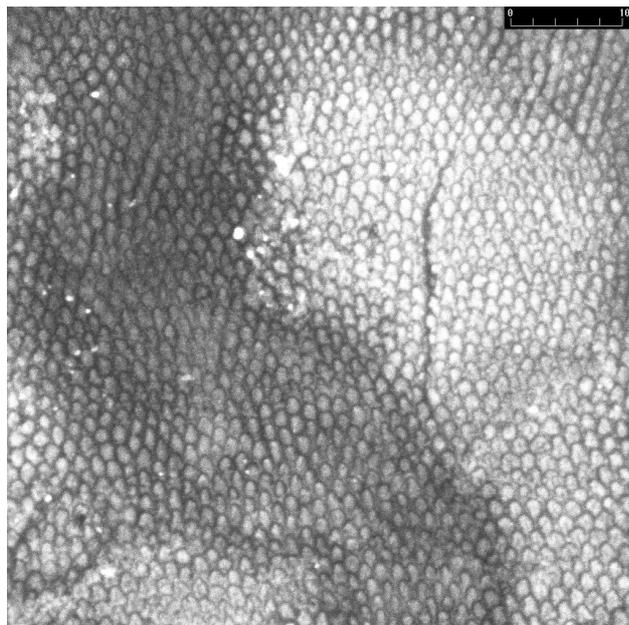


Figure I-15: Prismes de type 3 sur une M₂ d'*Adapis sudrei*, observés au microscope confocal.

Adapis sudrei n'a été examiné que par microscopie confocale. Seuls des prismes de type 3 ont été mis en évidence (figure I-15).

c) Anthroïdes

- Taxon de statut incertain

J'ai pu étudier au microscope confocal une M_2 de *Biretia piveteaui* provenant du gisement Lutécien à Priabonien de Bir El Ater (Tabuce, 2002). Cette dent présentant une fracture nette, il a été possible d'observer son schmelzmuster. Bien que l'image ne soit pas de très bonne qualité, on peut voir que cette dent présente de l'émail radial (figure I-16). Il est probable qu'il y ait également une couche d'émail aprismatique en surface, mais elle n'a pas pu être mise clairement en évidence sur ces données. L'arrangement géométrique des prismes n'a pas été observé.

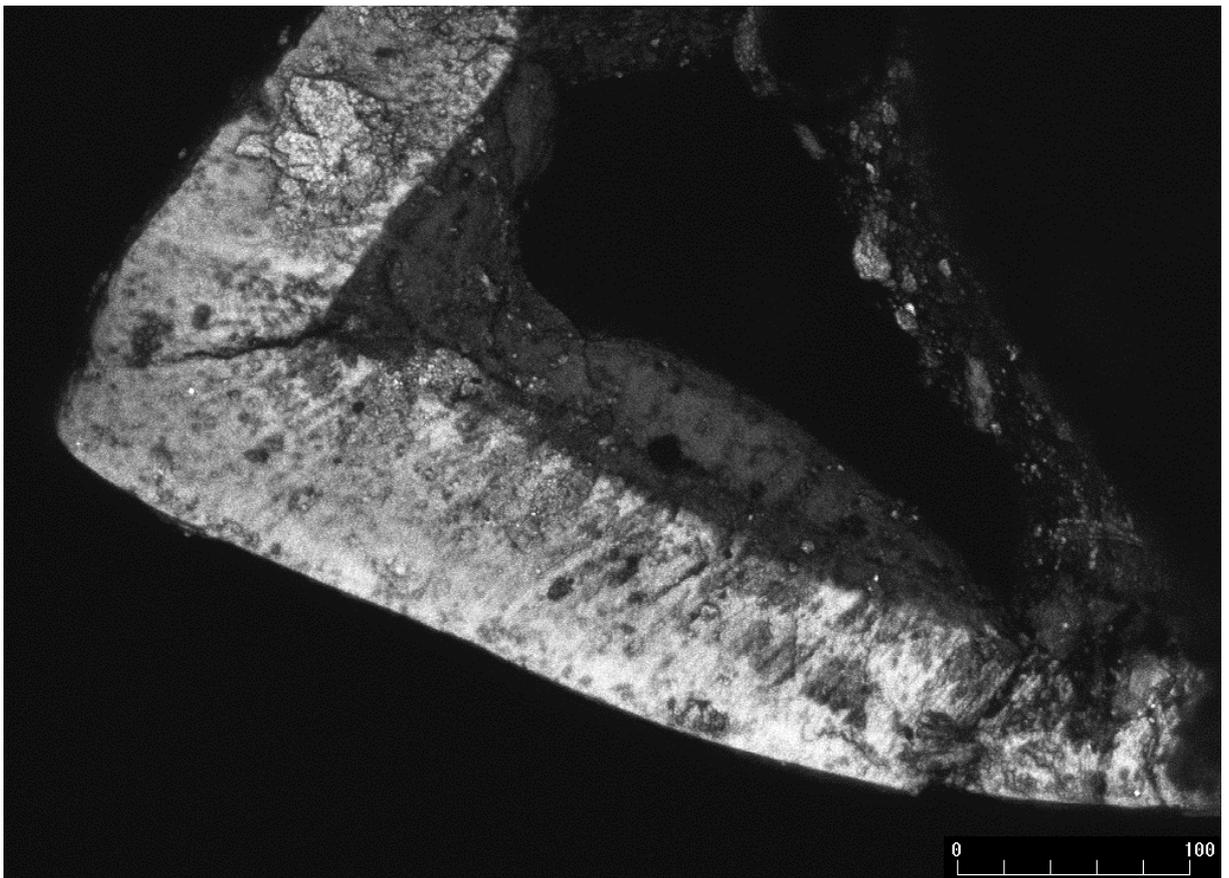


Figure I-16 : Email radial vu au microscope confocal sur une M_2 cassée de *Biretia piveteaui*.

- *Oligopithecidae*

La microstructure de plusieurs dents d'*Oligopithecus rogeri* provenant du gisement Oligocène inférieur de Taqah (Sultanat d'Oman) (Gheerbrant *et al.*, 1995) a été étudiée. L'examen préliminaire de coupes préparées pour le MEB a permis de montrer un schmelzmuster composé d'émail radial recouvert par une couche d'émail aprismatique qui peut par endroits être très épaisse (figure I-17a). Cependant, de nouvelles investigations au MEB, réalisées sur une molaire supérieure, ont montré de faibles décussations des prismes (figure I-17b). La présence de HSB chez ce primate a pu être confirmée sur une P₄ par des observations réalisées à la loupe binoculaire en éclairage incident contrôlé (figure I-17c). Ces HSB chez un *Oligopithecidae* permettent de compléter les investigations précédentes réalisées sur une autre espèce provenant du gisement Egyptien du Fayoum : *Catopithecus browni*. Ce taxon ne montre pas de HSB (Teaford *et al.*, 1996). Dans ce cas précis, on peut penser que l'absence de HSB est uniquement liée à la taille, inférieure à celle d'*Oligopithecus rogeri*.

Bien qu'il ait été possible de détecter des HSB chez *Oligopithecus rogeri*, certaines des dents observées présentent clairement de l'émail radial. Pour expliquer cette variation surprenante du schmelzmuster, on peut évoquer deux hypothèses :

- plusieurs taxons proches ont été regroupés sous une même dénomination (comme suggéré par Gheerbrant *et al.* (1995))
- la présence des HSB est liée à la taille des différents individus ou au dimorphisme sexuel observé chez cette espèce (Gheerbrant *et al.*, 1995). Ce taxon est en effet très proche de la taille minimale d'expression des HSB chez les primates (son poids moyen est estimé 1,5kg (Fleagle, 1999)).

Les types de prismes ont été observés en sub-surface au microscope confocal sur une P₄. Il en ressort une prédominance des prismes de type 3 (figure I-17d). Toutefois, certaines zones présentent des prismes ayant une morphologie proche du type 2 avec quelques îlots de type 1 (figure I-17e).

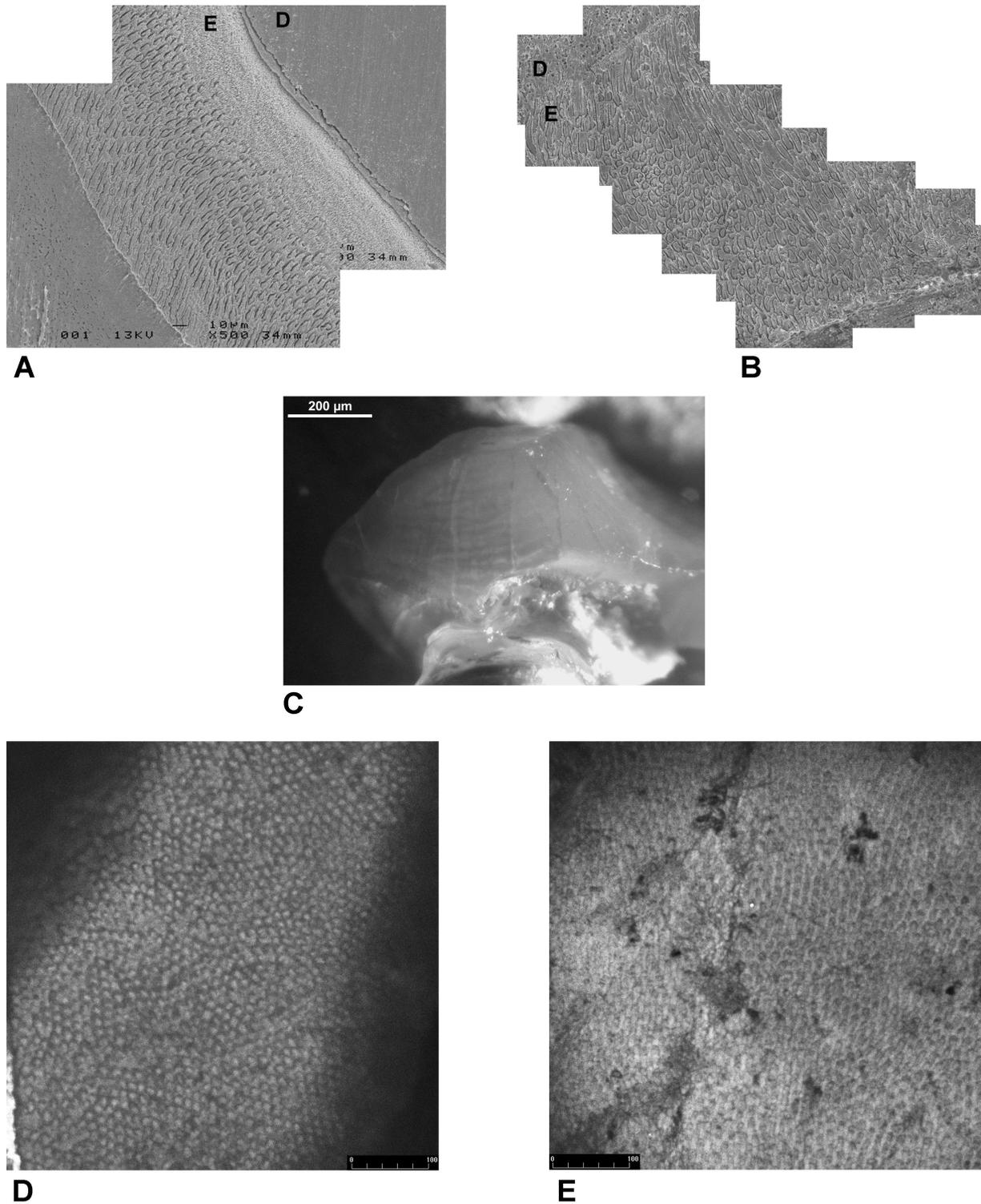


Figure I-17 : Microstructure de l'émail chez *Oligopithecus rogeri*. A : observation au MEB sur une coupe verticale dans une P₄. Le schmelzmuster est ici composé d'émail radial recouvert par une épaisse couche d'émail aprismatique. B : observation au MEB sur une coupe verticale dans une molaire supérieure montrant la présence de décussations faibles. C : HSB dans une P₄ vues à la loupe binoculaire avec un éclairage en lumière incidente orientée dans le sens des HSB. D : prismes de type 3 observés sur une P₄ au microscope confocal. E : prismes de type 2 avec des îlots de type 1 sur la même P₄ observée au microscope confocal.

- *Propliopithecidae*

La microstructure de l'émail a été examinée au MEB sur un fragment de molaire supérieure de *Moeripithecus markgrafi* du gisement de Taqah (Sultanat d'Oman) (Thomas *et al.*, 1991). Cette espèce montre des HSB sur la plus grande partie de l'émail, recouvertes par une couche relativement fine d'émail radial et une très fine couche d'émail aprismatique (figure I-18a). L'observation sur la même dent, en microscopie optique, d'un moulage en résine transparente d'une autre coupe polie et attaquée à l'acide, a fourni des résultats similaires (figure I-18b). La qualité informative de ces images est comparable à celles du MEB pour des grossissements de 500 à 1000 fois.

La microstructure de l'émail de *Moeripithecus markgrafi* est similaire à celle décrite chez un autre *Propliopithecidae* du Fayoum : *Aegyptopithecus zeuxis* (Teaford *et al.*, 1996). Les types de prismes n'ont pas été étudiés.

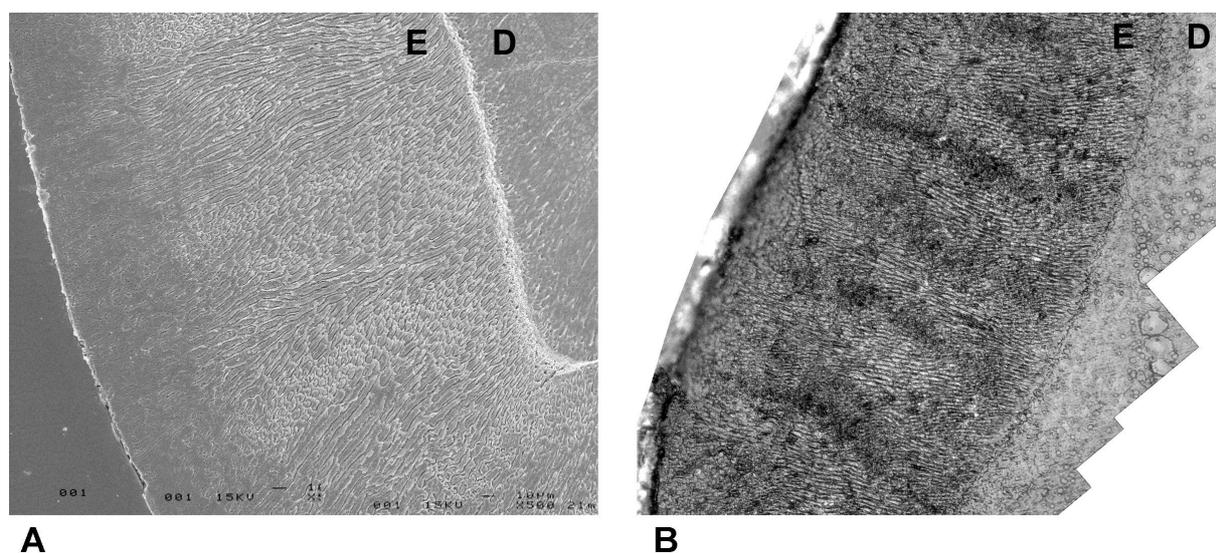


Figure I-18 : Microstructure de l'émail chez *Moeripithecus markgrafi*. Cette espèce présente des HSB moyennement développées recouvertes par de l'émail radial et une fine couche d'émail aprismatique. A : observation au MEB. B : observation au microscope optique sur un moulage à haute résolution en résine époxy transparente d'une autre coupe polie et attaquée à l'acide.

- *Pliopithecidae*

J'ai eu l'occasion d'examiner à la loupe binoculaire une molaire supérieure droite attribuée à *Pliopithecus piveteaui* (figure I-19a) découverte par un paléontologue amateur (Pierre-Alain Gillet) à Chanay-sur-Lathan (carrière Roumy MN5, faluns de Touraine). Cette dent présente une forte usure probablement due à un transport fluvial. Ce polissage naturel a permis de voir clairement des HSB bien développées, et ce, aussi bien sur l'émail en vue latérale (figure I-19b) que sur l'émail en coupe au niveau des fractures (figure I-19c et d).

Etant donné l'usure de cette dent et la technique employée pour observer les HSB, il a été impossible de savoir si elles sont ou non recouvertes par de l'émail radial. De plus, en prenant en compte l'usure subie par cette dent et l'obliquité des plans de fractures sur les faces mésiales et linguales, on peut dire que cette dent présente un émail relativement épais, voir même très épais.

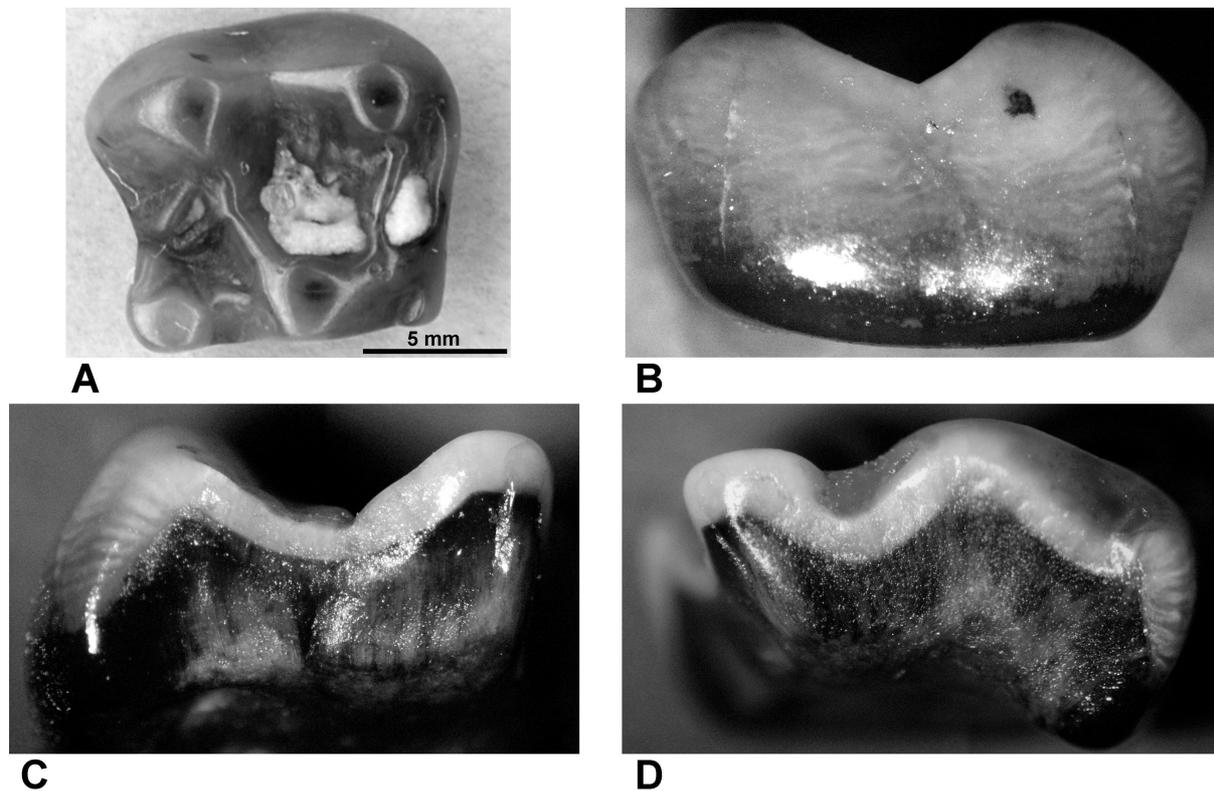


Figure I-19 : *Pliopithecus piveteaui*. A : vue occlusale d'une molaire supérieure droite. On peut remarquer la très forte usure qui confère un aspect poli à cette dent. B : HSB vues en éclairage incident sur l'émail de la face jugale. C : émail vu en coupe en éclairage incident sur une fracture oblique au niveau de la face mésiale. D : émail vu en coupe sur une fracture au niveau de la face linguale.

- Hominoidea

J'ai pu examiner au microscope confocal et à la loupe binoculaire quelques dents très bien conservées de *Khoratpithecus chiangmuanensis* (Chaimanee *et al.*, 2003) provenant du gisement Miocène Moyen de Ban Sa, dans le bassin de Chiang Muan (Thaïlande). Sur les dents usées, on peut voir que la microstructure de l'émail est conforme à celle attendue pour un Hominoïde, à savoir de l'émail avec des HSB recouvert par de l'émail radial. Au microscope confocal, on observe une très nette dominance des prismes de type 3 (figure I-20a). En utilisant un microscope à fluorescence classique, on arrive également à mettre ces prismes de type 3 en évidence (figure I-20b).

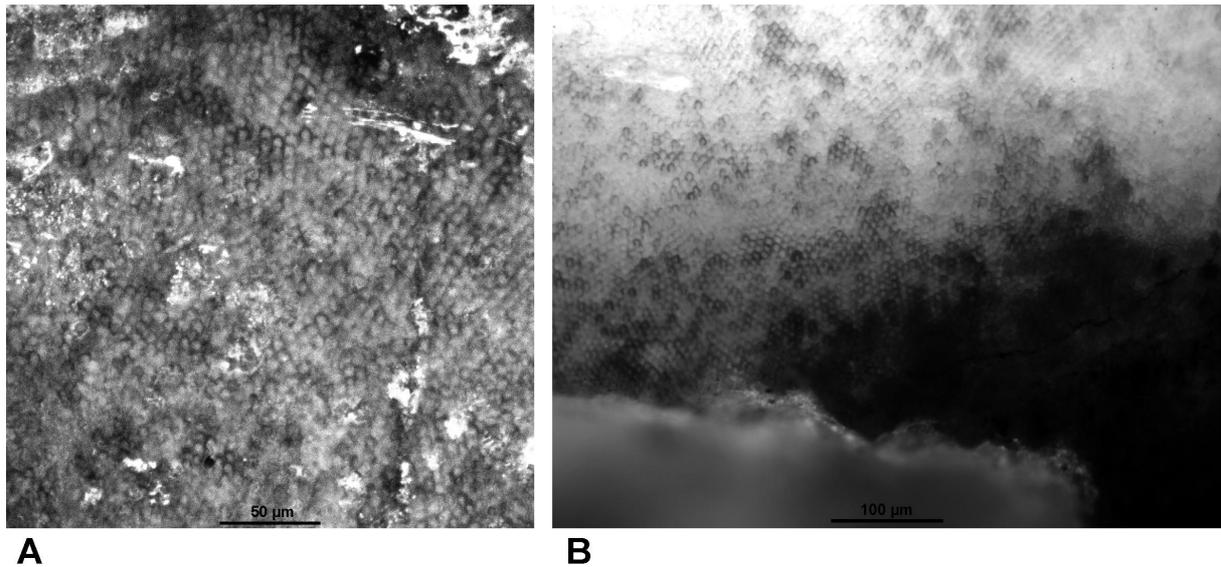


Figure I-20 : Prismes de type 3 sur une M_2 droite *Khoratpithecus chiangmuanensis* (femelle). A : observation au microscope confocal. B : observation au microscope à fluorescence en lumière GFP1 (bleu-violet).

3) Synthèse sur la distribution taxonomique des bandes de Hunter-Schreger chez les primates

En combinant les données de la littérature avec les différentes observations exposées ci-dessus, on peut essayer d'obtenir une vue générale de la distribution des HSB chez les primates fossiles et actuels. Pourtant, il ne faut pas perdre de vue l'un des aspects majeurs associé à ces structures, à savoir le fait que leur présence est intimement liée à la taille des animaux. En effet, on observe un phénomène de multiparallélisme dans l'apparition des HSB au cours du temps chez de nombreux groupes de mammifères, la plupart du temps en relation avec une augmentation de la taille ou des contraintes masticatoires (Koenigswald *et al.*, 1987). Chez les primates, ces structures semblent s'être développées plusieurs fois de façon parallèle dans différents groupes (Maas et Dumont, 1999; Maas et O'Leary, 1996). Cette hypothèse de plusieurs apparitions indépendantes des HSB est renforcée par le fait que l'aspect morphologique et l'extension des HSB sur l'épaisseur de l'émail ne sont pas obligatoirement les mêmes d'un groupe à l'autre (Maas, 1994; Maas et Dumont, 1999; Maas et O'Leary, 1996; Martin *et al.*, 2003).

Etant donné l'importance de la taille, l'absence de HSB chez des primates de petite taille n'est pas informative. Par exemple, à l'heure actuelle, l'émail des Omomyiformes n'est connu que pour des formes de petite taille. Le statut de ce groupe concernant les HSB reste donc

indéterminé. En revanche, l'absence de HSB chez des primates de grande taille est beaucoup plus informative.

Si on considère que l'émail radial est primitif chez les primates, alors on peut invoquer des apparitions indépendantes des HSB dans plusieurs groupes, que ce soit chez les Adapiformes, les Anthropoïdes ou éventuellement les Lémuriformes.

L'étude par Maas et O'Leary (1996) sur les *Notharctinae* nord-américains permet de situer la première occurrence connue des HSB dans ce groupe, à l'Eocène Inférieur. Ces auteurs ont conclu que les HSB se sont développées plusieurs fois de façon parallèle chez les *Notharctinae*, en relation avec des augmentations de taille et sans lien apparent avec la modification de leur régime alimentaire (de frugivore à folivore). La description de HSB chez *Cantius trigonodus* est la plus ancienne occurrence décrite de ces structures chez les primates (sauf si on considère les Plésiadapiformes comme des primates).

L'observation de décussations très faibles au niveau de la denture antérieure de certains individus de *Leptadapis magnus* constitue la première occurrence connue de ces structures chez les *Adapinae* européens. A l'heure actuelle, la microstructure d'aucun *Cercamoniinae* de taille suffisante n'a été étudiée.

Chez les Anthropoïdes, les premières occurrences de décussations des prismes publiées à ce jour concernent deux espèces provenant du gisement égyptien Oligocène Inférieur du Fayoum, *Parapithecus grangeri* et *Aegyptopithecus zeuxis* (Teaford *et al.*, 1996). Toutefois, le gisement Oligocène Inférieur de Taqah (Sultanat d'Oman) a livré des Anthropoïdes qui sont un peu plus anciens que les deux taxons du Fayoum présentés juste avant (voir (Fleagle, 1999) pour un aperçu de la stratigraphie des gisements du Fayoum). Dans ce cas, la présence de HSB chez *Moeripithecus markgrafi* et *Oligopithecus rogeri*, rapportée dans ce mémoire, constitue les premières occurrences connues de décussations des prismes chez les Anthropoïdes. Ces structures seraient donc apparues plusieurs fois en parallèle chez les différents groupes d'Anthropoïdes, au plus tard à la base de l'Oligocène Inférieur. La plupart des espèces les plus anciennes d'Anthropoïdes connues dans les gisements du Fayoum étant de petite taille, il est peu probable qu'elles présentent des HSB.

Si on regarde les différentes données concernant la distribution des HSB chez les primates actuels et fossiles en ne tenant compte que de l'influence de la taille, on remarque que la très grande majorité des taxons fossiles et actuels dépassant 1,5 à 2kg et dont le schmelzmuster a été étudié, présente ces structures (Maas et Dumont, 1999).

Il y a toutefois au moins deux taxons qui semblent ne pas correspondre à ce schéma général.

Le premier est un Platyrrhinien actuel. On ne trouve apparemment pas de HSB chez *Alouatta seniculus*, et ce, malgré une taille pouvant dépasser 6kg (Nogami et Yoneda, 1983). Cependant, une autre espèce non précisée de ce genre présente des décussations faibles (Maas et Dumont, 1999), et les autres taxons de ce groupe des *Atelidae* de taille suffisante examinés à ce jour présentent des HSB (Maas et Dumont, 1999; Martin *et al.*, 2003). On peut donc penser que *Alouatta seniculus* a bien des décussations, mais qu'elles sont trop faibles pour être détectées sur des coupes observées au MEB. J'ai pu observer à la loupe binoculaire en lumière incidente les dents de plusieurs individus du genre *Alouatta* conservés dans les collections du laboratoire de Paléontologie de l'Université de Montpellier II (la détermination au niveau spécifique étant inconnue). Sur trois d'entre eux, j'ai pu voir clairement des HSB. En revanche, sur le quatrième, il a été impossible de les voir, sauf à mi-hauteur sur la canine supérieure. On peut penser que cet échantillon observé au MEB ne présenterait que de l'émail radial au niveau des molaires.

Le second taxon est un *Adapinae* fossile d'Europe : *Leptadapis magnus*. Comme nous l'avons vu, il présente de l'émail radial sur toutes ses dents jugales, et ce, malgré une taille nettement supérieure à la limite théorique de présence des HSB (en fonction des auteurs, son poids est estimé de 4kg (Fleagle, 1999) à 9kg (Gingerich, 1981a)). Les autres Adapiformes européens dont la microstructure a été étudiée (comme par exemple *Adapis parisiensis*) présentent également de l'émail radial (Maas et Dumont, 1999), mais on peut penser que c'est avant tout dû à leur taille modeste. Nous avons vu toutefois que *Leptadapis magnus* peut parfois présenter de très faibles décussations sur ses dents antérieures. On peut donc penser, dans le cas de ce taxon, que l'on a affaire à une non-expression partielle ou totale des HSB, qui pourrait être liée au régime alimentaire plutôt qu'à une absence réelle de ces structures liée à des raisons phylogénétiques.

Ce qui est particulièrement intéressant chez les deux taxons présentés ci-dessus, c'est qu'ils sont tous les deux décrits comme étant folivores (Fleagle, 1999). On peut donc penser que l'absence ou la régression des HSB, chez les primates de moyenne et grande taille, peut être liée à ce régime alimentaire particulier. Nous reviendrons en détail sur ce point un peu plus loin.

4) Statut phylogénétique des HSB chez les primates et interprétation fonctionnelle

Comme nous venons de le voir, sur un plan phylogénétique, la présence des HSB semble être extrêmement homoplasique chez les primates. On constate de multiples apparitions en parallèle des HSB qui semblent indépendantes dans les différents groupes.

Il serait beaucoup plus parcimonieux d'imaginer que les premiers primates ont acquis une seule fois tôt dans leur histoire la potentialité génétique pour exprimer les HSB, et qu'ensuite la sélection naturelle agit sur l'expression quantitative de ce caractère et non pas sur sa réelle absence ou présence. Dans ce cas, l'expression effective des HSB chez certains taxons traduirait des adaptations liées aux contraintes mécaniques. Si cette hypothèse de potentialité génétique des HSB est juste, le multiparallélisme de l'apparition de ces structures ne serait pas réellement homoplasique chez les primates mais traduirait plutôt les tendances à l'augmentation de taille dans les différents groupes, ou les adaptations alimentaires particulières de certains taxons. L'étude des HSB chez les primates de taille relativement élevée pourrait apporter des informations sur les contraintes fonctionnelles, mais ne semble pas être intéressante d'un point de vue phylogénétique (du moins à grande échelle). En effet, on peut penser que la sélection sur l'expression quantitative de ces structures peut être très rapide (en comparaison d'une acquisition ou d'une réversion totale d'un caractère), ce qui rendrait les HSB trop versatiles pour apporter des informations phylogénétiques.

Si on considère que la sélection de l'expression de ces structures dépend des contraintes mécaniques liées à la taille et aux adaptations alimentaires, l'étude des HSB pourrait fournir un outil supplémentaire pour reconstituer les modes d'alimentation de certains primates fossiles.

Comme nous l'avons vu précédemment, les HSB servent à rendre l'émail plus résistant à certaines contraintes mécaniques dues à la mastication. Elles arrêtent notamment la propagation d'éventuelles fractures (Pfretzschner, 1986; Rensberger, 1997; Rensberger et Koenigswald, 1980). L'absence ou la quasi-absence de HSB chez des formes comme *Alouatta seniculus* et *Leptadapis magnus* pourrait s'expliquer par une adaptation à la folivorie. En effet, ce type de régime ne nécessite pas d'avoir un émail très résistant aux fractures car les contraintes sur les dents sont avant tout liées à des frictions plutôt qu'à de fortes pressions (Kay, 1981), ce qui se traduit d'ailleurs sur la micro-usure des dents (Teaford *et al.*, 1996). Avoir de l'émail radial plutôt que de l'émail avec des HSB pourrait donc être un avantage

pour un animal folivore, car l'émail radial résiste mieux à l'abrasion que l'émail avec des HSB, du fait de l'anisotropie des prismes face à l'usure (Koenigswald, 1997; Rensberger, 1997; Rensberger et Koenigswald, 1980). De plus, les espèces folivores présentent généralement de l'émail plus fin que les espèces ayant une nourriture plus dure. En effet, l'usure précoce des dents à émail fin permet d'exposer rapidement la dentine et ainsi d'obtenir des crêtes coupantes efficaces et résistantes à l'abrasion (Dumont, 1995a; Kay, 1981; Shimizu, 2002)..

Les gorilles sont les plus gros primates folivores actuels ; or, malgré leur taille, ils présentent des HSB très peu marquées (Martin et Boyde, 1988) associées à de l'émail fin (Kay, 1981; Martin, 1985). Les décussations dans ce taxon sont les moins développées que l'on puisse observer chez tous les Hominoïdes actuels et fossiles décrits à ce jour, au point même, qu'il a été publié, à tort, que ce taxon ne présente que de l'émail radial (Shellis et Poole, 1977). Cette observation tendrait à valider l'hypothèse selon laquelle la réduction, voire la perte, des HSB dans certains taxons de primates pourrait être liée aux faibles contraintes en pression (par rapport aux contraintes en friction) associées à un régime folivore.

Bien que la microstructure de l'émail du lémurien sub-fossile de grande taille (environ 45kg) *Paleopropithecus ingens* n'ait pas été décrite, une étude de son développement dentaire par Schwartz *et al.* (2002) présente une image permettant de voir, au moins en partie, le schmelzmuster chez ce primate. Sur la figure 3 de cet article, on peut remarquer des décussations des prismes, mais elles paraissent extrêmement faibles, surtout en regard du poids estimé pour ce taxon. Or, étant donné sa morphologie dentaire, *Paleopropithecus ingens* est considéré folivore (Fleagle, 1999). Le faible développement des HSB qui semble être montré sur la figure de l'article de Schwartz *et al.* pourrait donc être lié à la folivorie. Toutefois, comme chez *Gorilla gorilla*, les HSB ne disparaissent pas complètement du fait de la très grande taille de ces primates.

De ces différentes observations, il semble ressortir une relation entre, d'une part, l'absence de HSB chez les primates de taille moyenne (ou la présence de HSB faibles chez ceux de grande taille) associée à de l'émail fin, et d'autre part, une adaptation à la folivorie. Toutefois, cette relation entre la microstructure de l'émail et le régime alimentaire n'est pas exclusive. En effet, les primates Adapiformes *Notharctinae* d'Amérique du Nord ont développé des adaptations dentaires liées à la folivorie (Fleagle, 1999) (crêtes coupantes et

émail fin), mais présentent des HSB dont le développement semble en relation directe avec le poids des différents taxons (Maas et O'Leary, 1996). De plus, la régression des HSB ne paraît s'effectuer que chez les primates ayant un régime folivore relativement strict. Les taxons incluant en plus des feuilles d'autres types d'aliments dans leur régime, comme par exemple des fruits, présentent des HSB dès qu'ils pèsent plus de 2kg.

Cette interprétation fonctionnelle de la distribution des HSB chez les primates repose sur un nombre très restreint de taxons actuels et fossiles. Grâce au développement de méthodes non destructives d'investigation de la microstructure de l'émail, il sera peut-être possible dans un avenir proche d'augmenter significativement l'échantillonnage taxonomique afin de tester ces hypothèses. Ainsi, il serait particulièrement intéressant d'étendre les recherches à des Omomyiformes pouvant potentiellement présenter des HSB du fait de leur taille (notamment ceux de l'Eocène d'Amérique du Nord), ainsi qu'à de nombreux taxons d'Adapiformes. Cela pourrait permettre d'étayer l'hypothèse d'une potentialité génétique des HSB chez tous les primates, dont l'expression serait dépendante de la taille et des adaptations alimentaires, au lieu de multiples apparitions indépendantes des HSB dans les différents groupes. Toutefois, comme les primates fossiles les plus anciens connus actuellement sont tous de taille relativement faible, il sera difficile de savoir si la présence potentielle des HSB est réellement primitive dans ce groupe.

L'étude de taxons de primates actuels et fossiles de plus de 2kg dont le régime alimentaire est connu permettrait également de tester sur une plus grande échelle les relations apparentes entre la microstructure de l'émail et le régime alimentaire.

Nous verrons dans la quatrième partie (« Approche microtomographique de différents spécimens de *Siamopithecus eocaenus* ») que l'étude combinée de la microstructure de l'émail et de son épaisseur (caractère qui est fortement lié au régime alimentaire (Kay, 1981)) peut fournir des indices pour essayer de reconstituer le régime alimentaire de certains primates fossiles, comme cela a déjà été suggéré dans de précédentes études (Martin *et al.*, 2003; Teaford *et al.*, 1996).

III) Observations non destructives de la microstructure de l'émail de deux *Amphipithecidae* d'Asie du Sud-Est

Comme nous l'avons vu dans l'introduction générale de ce mémoire ainsi que dans la première partie, les *Amphipithecidae* d'Asie du Sud-Est constituent un groupe clé pour la compréhension de l'origine des Anthropoïdes. L'étude de la microstructure de leur émail dentaire pourrait éventuellement apporter de précieuses informations phylogénétiques ou fonctionnelles. Durant ma thèse, j'ai pu étudier en détail différents spécimens de *Siamopithecus eocaenus* du bassin de Krabi en Thaïlande (Eocène Supérieur). Toutefois, étant donné la rareté de ces fossiles, il était impossible d'envisager de préparer des coupes pour des observations au MEB. C'est donc avant tout dans le but de pouvoir effectuer des observations de la microstructure de l'émail sur ces fossiles que j'ai testé les différentes méthodes non-destructives présentées dans le premier chapitre de cette partie.

En plus de ces fossiles thaïlandais, j'ai pu examiner des moulages de bonne qualité de plusieurs spécimens de *Pondaungia sp.* et *Amphipithecus mogaungensis* provenant de différents gisements de la formation de Pondaung au Myanmar (fin de l'Eocène Moyen). Certains des spécimens attribués à *Pondaungia sp.* présentant des fractures nettes, visibles sur les moulages, j'ai pu réaliser des observations partielles de la microstructure de l'émail chez ce taxon. Néanmoins, comme je n'ai pas eu l'occasion de voir les pièces originales, la description de la microstructure de l'émail de cette espèce reste sujette à caution.

1) Microstructure de l'émail chez *Pondaungia sp.*

En observant à la loupe binoculaire les moulages de différents spécimens attribués au genre *Pondaungia* (le nombre d'espèces d'*Amphipithecidae* de la formation de Pondaung étant actuellement débattu, voir Jaeger et al. 2004, annexe 1), j'ai pu observer des cassures dentaires nettes sur certains d'entre eux. En étudiant de telles fractures, il est parfois possible d'obtenir des informations sur la microstructure de l'émail, et, comme nous le verrons dans la quatrième partie, sur son épaisseur. A la loupe binoculaire, les reliefs et les formes des cassures observées sur les moulages de *Pondaungia* semblent correspondre à de l'émail radial.

Afin de vérifier cette observation sommaire, j'ai découpé un petit morceau présentant la fracture la mieux conservée sur un moulage en résine époxy du spécimen de grande taille

NMMP 5 (son poids est estimé à environ 8,6 kg (Egi *et al.*, 2004)). Ce fragment provient de la face buccale de l'entoconide de la M₂. L'observation de moulages de bonne qualité en résine époxy au microscope confocal ou au MEB permet d'obtenir des informations sur la microstructure de l'émail. Les résultats des observations au microscope confocal de ce spécimen ainsi que de la M_{1d} fracturée NMMP 33 (Jaeger *et al.* 2004, annexe 1) ont montré que *Pondaungia* ne présente apparemment que de l'émail radial (figure I-21). Toutefois, étant donné la technique utilisée et la faible zone échantillonnée, on ne peut pas être sûr d'une absence totale de décussations chez ce taxon. Il pourrait être utile d'étudier attentivement les fossiles originaux à la loupe binoculaire en lumière incidente contrôlée afin de vérifier la présence éventuelle de HSB faiblement développées, notamment au niveau des canines. En l'absence d'observations plus complètes, on peut considérer que ce taxon ne présente pas de HSB, ou, que s'il en a, elles sont très peu développées.



Figure I-21 : Observation au microscope confocal d'un moulage en résine époxy, découpé, montrant une fracture dans l'émail chez *Pondaungia* sp. (spécimen NMMP 5 attribué à *P. savagei*). La zone d'observation a été sélectionnée au niveau de la face buccale de l'entoconide de la M₂. L'émail est radial.

2) Microstructure de l'émail chez *Siamopithecus eocaenus*

Pour cet autre *Amphipithecidae* provenant de Thaïlande, j'ai pu disposer des fossiles originaux. La figure I-22 présente les photos des différents spécimens.

- L'holotype de ce taxon, TF 3635 : maxillaire avec P³-M³ (Chaimanee *et al.*, 1997)
- TF 3634 : mandibule partielle présentant la partie distale de la M₁ et M₂₋₃ (Chaimanee *et al.*, 1997)
- TF 7624 : mandibule avec C et P₃-M₃ (Chaimanee *et al.*, 2000a)
- Deux maxillaires inédits provenant d'un seul individu avec sur chacun d'entre eux P³-M³. Le maxillaire gauche présente une très forte usure.
- TF 1292 : fragment inédit très abîmé de mandibule droite d'un individu juvénile, présentant un germe apparent de P₄ et la M₁. L'attribution de ce fossile à *Siamopithecus eocaenus* est toutefois sujette à caution, comme nous le verrons dans la quatrième partie.

J'ai essayé d'observer la présence de HSB à la loupe binoculaire en lumière incidente dirigée sur tous ces fossiles. Malheureusement, ils présentent tous des dégradations de la surface de l'émail ou des modifications chimiques qui rendent impossible ce type d'observations, ainsi que celles au microscope confocal. Cependant, les fissures visibles à la loupe binoculaire sur certaines dents ne sont pas ondulées.

J'ai, en revanche, eu l'occasion d'emmenner ces différents échantillons à l'ERSF (initialement pour observer l'épaisseur et la distribution de l'émail) pour plusieurs expériences. Durant l'une d'entre elles sur la ligne de lumière ID19 (expérience dédiée principalement à l'observation de charophytes fossiles à très haute résolution en collaboration avec Monique Feist, voir annexe 2), j'ai eu l'occasion d'appliquer la microtomographie en contraste de phase à très haute résolution (testée lors d'une précédente expérience sur une dent de rongeur) sur deux spécimens de *Siamopithecus eocaenus* (TF 7624 et le maxillaire droit inédit présenté précédemment). Etant donné qu'avec la configuration utilisée sur ID19 pour ce type d'expériences, il est actuellement impossible de dépasser une énergie de 30keV, je n'ai imagé que les parties supérieures de certaines cuspidés afin de limiter au maximum la quantité de matière passant dans l'axe du faisceau.

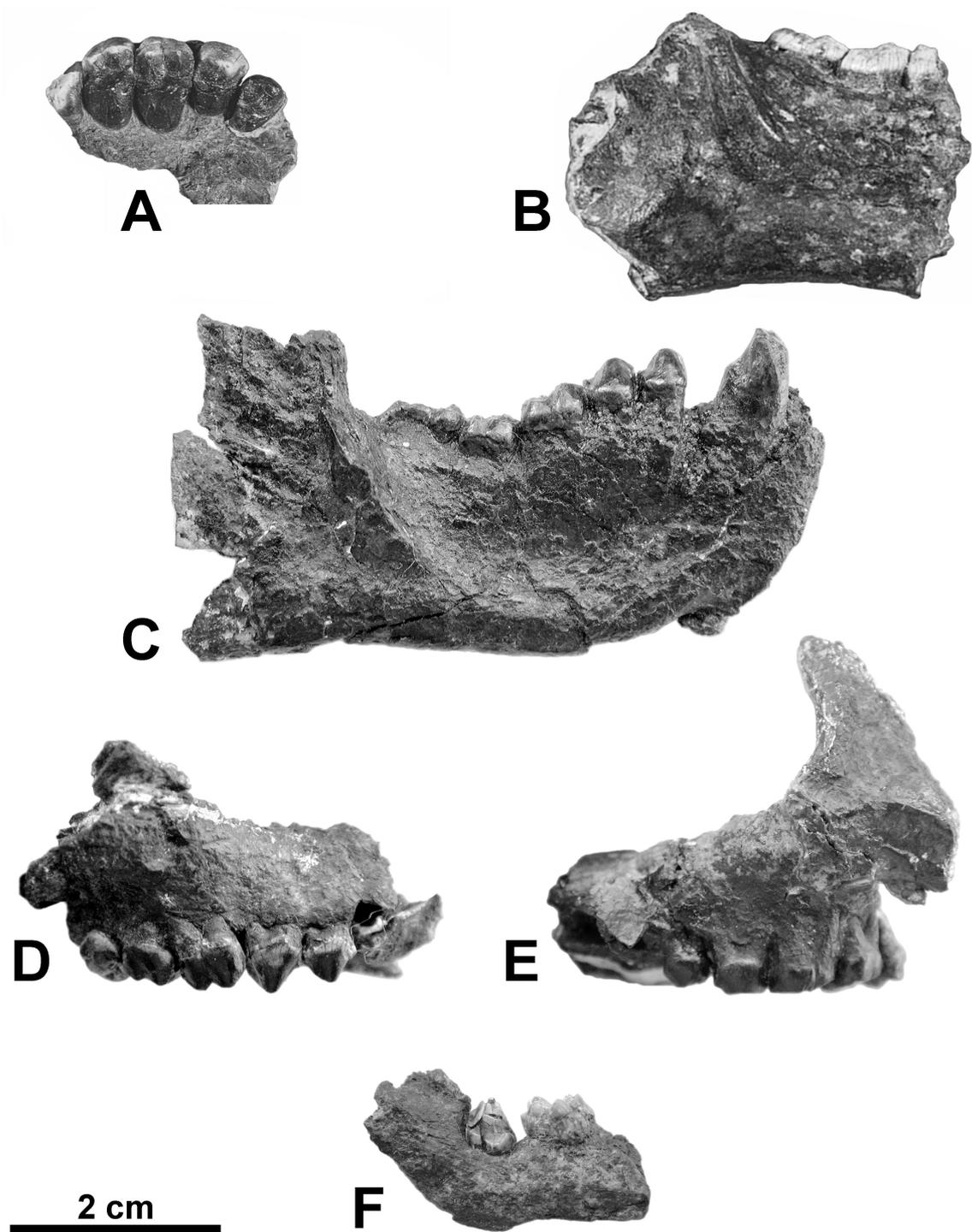


Figure I-22 : Photographies des différents spécimens de *Siamopithecus eocaenus* provenant du bassin Eocène Supérieur de Krabi (Thaïlande). A : TF 3635, holotype de ce taxon, maxillaire droit avec P³-M³. B : TF 3634, mandibule partielle avec la partie distale de la M₁ et M₂-M₃. C : TF 7624, mandibule gauche avec C et P₃-M₃. D et E : maxillaires droit et gauche inédits d'un seul individu présentant tous les deux P³-M³. F : TF 1292 fragment inédit de mandibule droite d'un individu juvénile montrant la M₁ et le germe de la P₄.

Le premier essai a été réalisé sur la P₃ de la mandibule TF 7624. Les résultats ont été relativement décevants. La microstructure de la dentine a pu être observée clairement, mais

celle de l'émail n'a pu être mise en évidence que sur quelques zones très restreintes. Etant donné la forme de ce spécimen, les autres dents auraient été très difficiles à observer. J'ai donc concentré le reste des expériences sur le maxillaire droit inédit.

Sur cet échantillon, j'ai imagé six zones différentes : le paracone de la P⁴, le métacone et le paracone de la M¹, le métacone et le paracone de la M², et le protocone de la M³. Il a été possible d'observer plus ou moins clairement la microstructure de l'émail et les stries de Retzius sur chacune d'elles. Toutes ces observations ont montré de l'émail radial. La cuspide qui a les meilleurs résultats est le métacone de la M², du fait de modifications chimiques relativement étendues dans l'émail qui ont augmenté la visibilité des différentes structures. La figure I-23 présente des images de la microstructure de l'émail au niveau de cette cuspide, sur des coupes virtuelles verticale et tangentielle à 1,4 et 0,7µm de résolution. On peut voir que l'émail est radial sur toute son épaisseur, sans traces de décussations, et que les prismes coupés transversalement sont de type 1 (en observant des coupes successives, on constate que les prismes sont de type 1 sur la totalité de l'épaisseur de l'émail). De plus, on voit très clairement les stries de Retzius.

Le fait qu'il soit possible d'observer les stries de Retzius de façon non destructive sur ces fossiles est particulièrement intéressant. En effet, il semblerait que la périodicité des stries de Retzius (c'est-à-dire le nombre de jours entre deux stries de Retzius consécutives) varie en fonction des grandes familles actuelles de primates (Schwartz *et al.*, 2002). Une étude de ce caractère du développement dentaire chez les primates fossiles et actuels pourrait être très informative sur un plan phylogénétique. La microtomographie à rayonnement X synchrotron en contraste de phase à très haute résolution pourrait permettre de mener ce type de recherches sans avoir à couper les dents.

Le fait que deux espèces d'*Amphipithecidae* de grande taille ne semblent pas présenter de HSB est particulièrement intéressant. En effet, le poids estimé pour ces deux taxons (5,9kg pour *Siamopithecus eocaenus* et 8,6kg pour le spécimen NMMP 5 attribué à *Pondaungia savagei* (Egi *et al.*, 2004)) est nettement supérieur à la limite d'expression de ces structures chez les primates. Nous allons à présent examiner différentes hypothèses phylogénétiques et fonctionnelles pouvant expliquer cette microstructure surprenante.

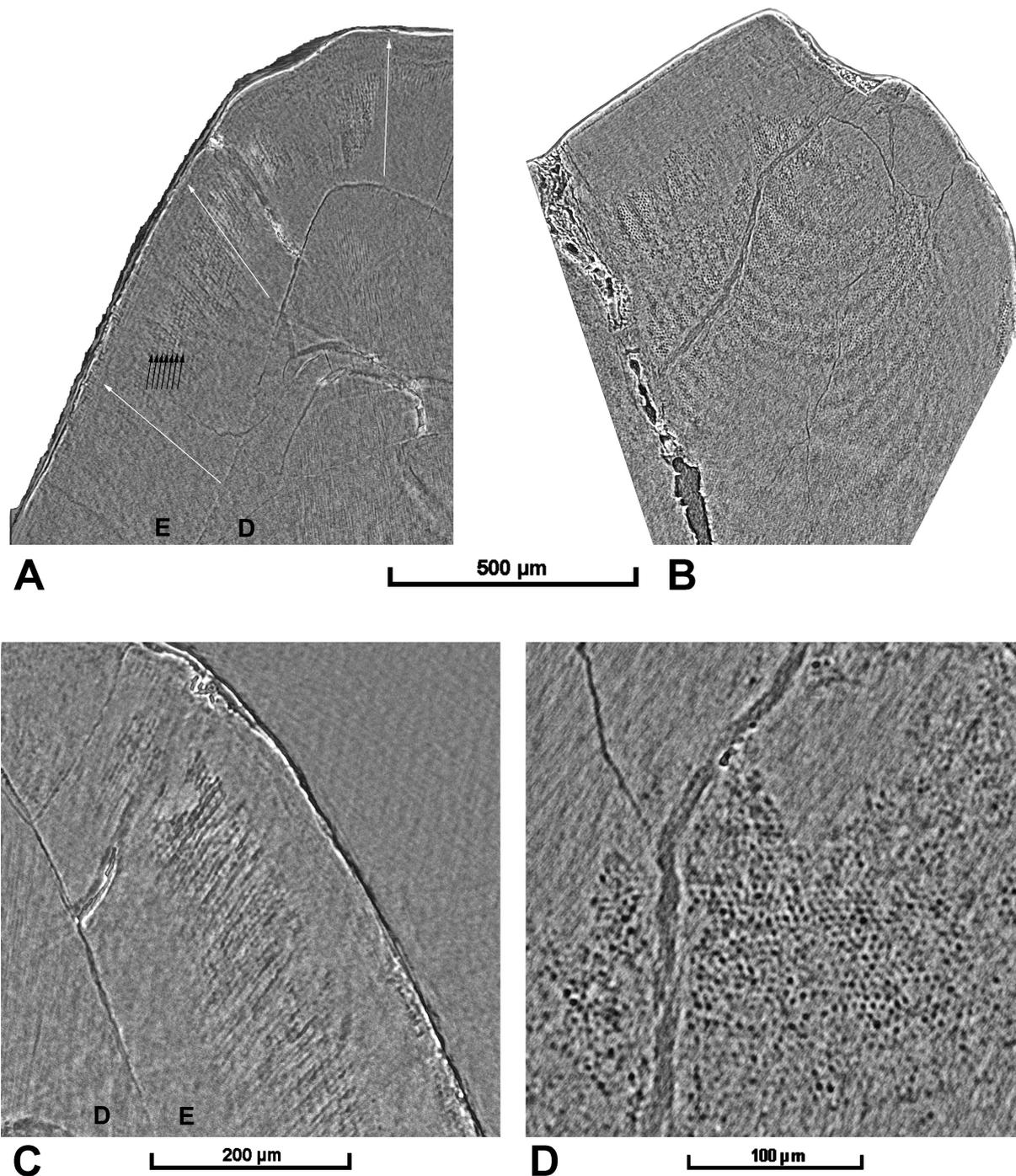


Figure I-23 : Microstructure de l'émail sur le métacone de la M² du maxillaire droit inédit de *Siamopithecus eocaenus* vue par microtomographie en contraste de phase. A : coupe verticale à 1,4μm de résolution montrant de l'émail radial sur toute l'épaisseur (les flèches blanches indiquent la direction des prismes) ainsi que les stries de Retzius (flèches noires). B : coupe tangentielle à 1,4μm de résolution. Les prismes paraissent être de type 1. Les zones plus sombres correspondent aux stries de Retzius coupées tangentiellement. C : coupe verticale à 0,7μm de résolution montrant plus en détail l'émail radial et les stries de Retzius. D : coupe transversale des prismes à mi-épaisseur de l'émail. Les prismes sont apparemment de type 1. En observant des coupes successives, on retrouve ce type 1 sur toute l'épaisseur de l'émail.

3) Hypothèses phylogénétiques et fonctionnelles liées à la microstructure de l'émail des *Amphipithecidae* de grande taille

Comme nous l'avons vu précédemment, les hypothèses pouvant expliquer la distribution de HSB chez les primates sont de deux ordres : phylogénétiques ou fonctionnelles, ces deux aspects n'étant pas obligatoirement exclusifs. Nous allons examiner ici plusieurs hypothèses pour tenter d'expliquer la microstructure de l'émail des *Amphipithecidae*.

a) Hypothèses phylogénétiques

Si on tient compte de la distribution taxonomique des HSB connue à l'heure actuelle chez les primates, et si on considère que ces structures se sont développées plusieurs fois en parallèle de façon indépendante, on peut formuler deux hypothèses principales pour expliquer l'absence de HSB chez les *Amphipithecidae*.

- Si on considère que ces primates sont bien des Anthropoïdes, sachant que la première occurrence connue des HSB dans ce groupe date du début de l'Oligocène Inférieur, on peut penser que les *Amphipithecidae* (connus à l'Eocène Moyen et Supérieur) sont un groupe trop primitif pour avoir déjà exprimé ces structures. Bien que l'apparition des HSB chez les Adapiformes (*Notharctinae* et, dans une moindre mesure, *Adapinae*) soit documentée à partir de l'Eocène Inférieur, on peut penser que ces structures ne se sont développées que relativement tardivement chez les Anthropoïdes. Cette hypothèse est malheureusement non testable à l'heure actuelle, car les *Eosimiidae*, considérés comme les Anthropoïdes les plus primitifs connus à ce jour, sont tous de petite taille et ont donc très peu de chance d'exprimer des HSB.

- Si on considère que les *Amphipithecidae* ne sont pas des Anthropoïdes mais seraient plutôt affiliés aux Adapiformes (comme suggéré par Kay *et al.* (in press)), la microstructure de leur émail pourrait être rapprochée de celle observée chez *Leptadapis magnus* (bien que ce taxon exprime des HSB très faibles). Toutefois, l'émail radial étant considéré comme primitif par rapport à l'émail présentant des HSB, il est impossible d'utiliser le caractère « absence des HSB » pour regrouper les *Amphipithecidae* avec les *Adapinae* ou avec n'importe quel autre groupe présentant de l'émail radial.

Etant donné l'aspect extrêmement homoplasique de la distribution des HSB, on peut voir que l'étude de la microstructure de l'émail des *Amphipithecidae* ne permet pas d'apporter des arguments pour ou contre le statut d'Anthropoïde de ce groupe. En règle générale, la microstructure de l'émail ne semble pas pouvoir apporter d'informations phylogénétiques pertinentes chez les primates.

En revanche, si on considère que dès l'origine, les primates ont eu la potentialité génétique d'exprimer des HSB, mais que le développement de ces structures est lié à la taille et aux contraintes mécaniques dépendant des adaptations alimentaires, alors l'étude de la microstructure de l'émail des *Amphipithecidae* peut apporter de précieuses informations quant à leur régime alimentaire.

b) Hypothèse fonctionnelle : adaptation à la folivorie ?

Sous cette hypothèse de potentialité des HSB, la distribution de ces structures chez les primates n'implique plus une homoplasie généralisée. L'effet de taille (couplé ponctuellement à quelques adaptations alimentaires particulières impliquant de fortes contraintes mécaniques comme chez *Daubentonia* ou chez certains Platyrrhiniens gommivores) suffit à expliquer la distribution des HSB chez la plupart des primates fossiles et actuels. Il n'est dans ce cas plus nécessaire d'invoquer des apparitions indépendantes des HSB dans les différents groupes.

En effet, si on examine toutes les apparitions présumées des HSB, que ce soit chez les Adapiformes ou les Anthropoïdes (le registre fossile des Lémuriformes de taille suffisante n'est pas assez complet pour ce type d'études), on peut voir qu'elles sont directement liées à la taille. On ne les observe pas dans les formes antérieures qui ont été documentées, car celles-ci sont trop petites pour exprimer ce caractère.

Dans ce contexte, l'émail radial et les HSB très réduites chez des taxons de moyenne et grande taille correspondraient à une non-expression partielle ou totale des HSB, liée à des spécialisations dues au régime alimentaire, et non pas à une réversion réelle de ce caractère. On peut imaginer que le caractère HSB est codé génétiquement et que le caractère réellement soumis à la pression de sélection chez les primates n'est pas la présence ou l'absence des HSB, mais seulement l'intensité de leur expression, par l'intermédiaire de gènes de régulation.

Comme nous l'avons vu précédemment, une adaptation à la folivorie stricte pourrait expliquer un faible développement voire même une absence des HSB au profit d'émail radial,

moins résistant aux fractures mais plus efficace face à l'usure. Les exemples que j'ai présentés précédemment (*Alouatta seniculus*, *Gorilla gorilla*, *Leptadapis magnus* et éventuellement *Paleopropithecus ingens*) viennent appuyer cette hypothèse. En effet, ces quatre taxons sont les seuls primates de moyenne et grande taille connus (excepté les *Amphipithecidae*) qui présentent une réduction des HSB. Celle-ci peut parfois être extrême, au point qu'elles deviennent indécélables, comme sur la plupart des spécimens de *Leptadapis magnus*. Or ces quatre taxons sont tous reconnus comme étant folivores (Fleagle, 1999).

On peut donc penser que la microstructure de l'émail observée chez les *Amphipithecidae* de grande taille *Pondaungia sp.* et *Siamopithecus eocaenus* pourrait être liée à un régime folivore. Cependant, cette réduction doit être nécessairement associée à une faible épaisseur de l'émail pour que la dentine puisse être rapidement exposée. Or, certains auteurs ont récemment décrit de l'émail très épais chez *Pondaungia* (Kay *et al.*, 2004).

Siamopithecus et *Pondaungia* ont été décrits comme des primates adaptés à une nourriture dure, probablement composée de graines et de noix (Kay *et al.*, 2004). Cette hypothèse repose sur divers critères morphologiques, comme la hauteur de la mandibule, sa robustesse, la forme des dents (avec un fort élargissement à la base), le faible développement des crêtes coupantes sur les molaires, et surtout, l'émail très épais décrit chez *Pondaungia* (Kay *et al.*, 2004). En regardant la figure présentée par Kay *et al.* pour montrer l'épaisseur de l'émail chez *Pondaungia*, il me paraît impossible d'affirmer que ce taxon présente de l'émail très épais. D'après cette image, au contraire, il semble avoir de l'émail fin, de l'ordre de ce qu'on peut trouver chez *Leptadapis*. Nous verrons ultérieurement que c'est également le cas de *Siamopithecus eocaenus*. Or, si on retire l'émail épais des arguments présentés pour démontrer le régime alimentaire des *Amphipithecidae* par Kay *et al.*, les autres caractères peuvent être expliqués par une adaptation un peu particulière à la folivorie.

Un approfondissement de cette hypothèse, s'appuyant sur des mesures précises de l'épaisseur de l'émail de plusieurs dents de *Siamopithecus eocaenus* (obtenues par microtomographie), ainsi que sur une interprétation alternative de certains traits morphologiques des *Amphipithecidae* de grande taille, sera présentée dans la partie IV : « Approche microtomographique de différents spécimens de *Siamopithecus eocaenus* ».

Comme nous l'avons vu succinctement, l'étude du développement de l'émail par le biais de l'observation des différentes marques de croissance pourrait apporter des informations phylogénétiques. La périodicité, notamment, semble être extrêmement intéressante dans cette optique (Schwartz *et al.*, 2002). Jusqu'à présent, de telles études nécessitaient obligatoirement la réalisation de lames minces. Cet aspect destructif rend problématique l'accès à de nombreux taxons. De plus, quand il est possible d'obtenir du matériel pour un taxon donné, le nombre de dents est généralement très limité (Schwartz *et al.*, 2003; Schwartz *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2003b; Smith *et al.*, 2004) (la plupart du temps une seule dent est préparée). Il est donc généralement impossible de vérifier une éventuelle variation intra-spécifique.

Avec quelques développements techniques relativement limités, il devrait être possible de réaliser des études développementales sur l'émail des primates fossiles (et actuels) sans dégradation des échantillons grâce à la microtomographie locale à rayonnement X synchrotron en contraste de phase à très haute résolution.

Toutefois, avant d'entreprendre une étude sur un large échantillonnage, il est nécessaire de mieux comprendre le statut des différents types de marques de croissance que l'on peut observer dans l'émail des mammifères.

Partie II : Apports de l'étude de l'émail des
rhinocéros à la compréhension du
développement dentaire des mammifères

L'article qui suit, en cours de correction, présente une étude des différentes marques de croissance dans l'émail dentaire des rhinocéros fossiles et actuels. Les observations quantitatives et qualitatives réalisées chez ce groupe (ainsi que quelques observations ponctuelles chez d'autres mammifères herbivores de grande taille) ont permis de proposer une nouvelle interprétation d'un type de marques de croissance encore mal compris, que l'on observe parfois chez les primates : les laminations (Smith *et al.*, 2003b; Smith *et al.*, 2004).

De plus, à travers une étude des modalités de la minéralisation de l'émail au cours de son développement, de nouvelles stratégies de prélèvement et de mesure des isotopes stables de l'oxygène et du carbone sont proposées. Ces stratégies pourraient permettre, à terme, de mener des études paléoclimatiques et paléoenvironnementales à très haute résolution temporelle, en utilisant l'émail fossilisé des mammifères de grande taille.

Status of enamel laminations and mineralization of the enamel-dentin junction among rhinoceros: implications for paleoenvironmental studies

Paul Tafforeau¹, Ilhem Bentaleb²,
Jean-Jacques Jaeger³, Ron Kaandorp⁴ and Céline Martin⁵

¹ European Synchrotron Radiation Facility, 6 rue Horowitz BP 220 38046 Grenoble Cedex, France.
Tel: +33 (0)438 88 19 74. Fax : +33 (0)476 88 22 52. paul.tafforeau@esrf.fr

² Université de Montpellier II, ISE-M, cc 064, pl. E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France.
Tel: +33 (0) 467 14 49 28. Fax: +33 (0)467 14 36 10. bentaleb@isem.univ-montp2.fr

³ Université de Montpellier II, ISE-M, cc 064, pl. E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France.
Tel: +33 (0) 467 14 36 25. Fax +33 (0)467 14 36 10. jaeger@isem.univ-montp2.fr

⁴ Faculty of Earth and Life Sciences, Vrije Universiteit Amsterdam, De Boelelaan 1085, 1081 HV Amsterdam, The Netherlands. Tel: +31 20 4447412. Fax: +31 20 6462457. ron.kaandorp@falw.vu.nl

⁵ Université de Montpellier II, ISE-M, cc 064, pl. E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France.
Tel: +33 (0) 467 14 47 16. Fax: +33 (0)467 14 36 10. mart.cel@isem.univ-montp2.fr

Corresponding author: Paul Tafforeau

Abstract

The aim of this paper, mainly about dental enamel of rhinoceros, was to check if it could be possible to obtain isotopic records for paleoenvironmental studies, calibrated versus incremental marks, with a real high temporal resolution.

In a first time, enamel incremental features of two fossil and one modern rhinoceros molars were quantitatively studied. Combined examination of the Retzius lines and of the laminations permitted to show that these ones are daily marks in the enamel of rhinoceros. Then, qualitative comparisons with incremental marks in enamel of man and of some middle sized and big herbivorous mammals led us to conclude that the laminations and the cross-striations, usually described in primates teeth, are in fact two aspects of a single thing. These

two kinds of marks are then daily marks of the enamel deposit. Laminations are alignments of cross-striations, just as Retzius lines. The differences in qualitative observations between rhinoceros and primates enamel can be explained by an optical effect linked to the enamel deposit rate. As laminations are regularly spaced and parallel to the Retzius lines, they represent regular isochrones of the enamel deposit. Thus, we consider that the true daily incremental marks in the enamel are the laminations, and that cross-striations are visual artefacts in the case of low enamel deposit rates, due to the prismatic structure of the enamel that leads to a staircase aspect of the laminations. Laminations can hence be used as cross-striations to determine quantitatively the crown formation time (CFT) of middle size and big herbivorous mammals.

In a second time, we studied the mineralization of the enamel-dentin junction with X-ray synchrotron microtomography in absorption and phase contrast mode on a fragment of an early dental germ of rhinoceros. These observations showed that despite the fact that on the major part of the enamel there could be a long time between the matrix deposit and its maturation, the innermost part of the enamel is almost fully mineralised just after the matrix deposition. The thickness of this peculiar zone is about twenty microns. Isotopic measurements limited to this innermost part of the enamel could lead to obtain results mostly in phase with matrix deposition, that is to say synchronic with the incremental features.

The combination of results about incremental features and enamel-dentin junction direct mineralization, leads us to propose a method to obtain high temporal isotopic records without the time averaging due to the enamel maturation, quantitatively calibrated versus incremental features.

Keywords: enamel incremental features, crown formation time, enamel-dentin junction, enamel maturation, X-ray synchrotron microtomography, paleoenvironment.

1. Introduction

The formation of mammal dental enamel is a complex process that is still not fully understood. It can be divided into two principal phases (Suga, 1983). The first one is the secretion by the ameloblasts of the enamel matrix (Reith and Butcher, 1967) (partially mineralized organic weft which serves to guide the final mineralization of the enamel). The second one is the maturation of this matrix (Allan, 1967; Reith and Butcher, 1967; Suga, 1983), which consists in the progressive removal of the organic matrix and in the increase of the enamel mineralization that leads to a final hydroxyapatite concentration of about 95% in weight (Sakae *et al.*, 1997; Passey and Cerling, 2002). This extremely high mineralization of the enamel explains the fact that teeth compose the major part of the mammal fossil record. Enamel is generally well preserved during fossilization and only submitted to few modifications (Fearnhead, 1984; Koenigswald, 1997).

In addition to numerous paleobiological studies on fossil teeth, another aspect of the dental enamel has been highlighted over the last few years. As this tissue grows incrementally (Moss-Salentijn *et al.*, 1997; Fitzgerald, 1998; Shellis, 1998) and undergoes no modification during the entire life of the animal, it can be used as a proxy for paleoenvironmental studies by the way of measurements of the stable isotopes of oxygen and carbon (Longinelli, 1984; Bryant *et al.*, 1996; Iacumin *et al.*, 1996). Some isotopic studies on enamel consisted in analyses of bulk samples that furnished general data about average paleoenvironmental parameters (see for example (Ayliffe *et al.*, 1992; Bryant *et al.*, 1994; Zazzo *et al.*, 2002). Recently, high temporal resolution studies were carried out in order to quantify seasonal paleoclimatic variations (Fox and Fisher, 2001; Balasse *et al.*, 2002; Zazzo *et al.*, 2002; Macho *et al.*, 2003; Hoppe *et al.*, 2004a). However, all these studies encountered more or less the same problems: how to establish a precise time scale independent of the isotopic measurements and how these measurements should be performed in order to minimize the time averaging in each sample? These problems are directly linked to the different aspects of the enamel formation in its two phases. Maturation of the enamel is not synchronized with matrix deposit, and the topology of the maturation front is not necessarily similar to the one of the matrix secretion front (Balasse, 2003), these two fronts not necessarily progressing at the same rate (Allan, 1967; Passey and Cerling, 2002; Hoppe *et al.*, 2004b). Sampling and calculating time by using incremental features in the enamel could lead to erroneous interpretations of the isotopic record. The method used to perform the sampling can also

greatly influence the results. Despite the fact that enamel development has been studied extensively among primates and some other mammals with brachydont teeth, very few data are available for large herbivorous mammals. Recently, some studies proposed estimations of mineralization time of the enamel for some large herbivorous mammals (Gadbury *et al.*, 2000; Hoppe *et al.*, 2004b), but they were based on radiographic observations on modern animals. This technique can bring pieces of information about enamel maturation for living mammals but cannot be applied to fossil ones because of remineralization due to the fossilisation process. It is extremely difficult to observe early dental germs on radiographs (because the mineralization of the enamel matrix is not important enough), and to determine precisely the exact time of final crown completion (Beynon *et al.*, 1998). Thus, they tend to underestimate the crown formation time (CFT) of a tooth.

Despite the fact that the different techniques based on incremental features do not bring data about enamel maturation, they constitute the only ways to determine CFT in fossil teeth. They also underestimate CFT because they do not reflect the enamel maturation, but they can bring extremely precise data about the enamel matrix deposit. Despite the shortcoming in the CFT estimation, these techniques have been widely applied to primates (Dean *et al.*, 1993; Reid *et al.*, 1998a; Reid *et al.*, 1998b; Dirks *et al.*, 2002; Dean and Schrenk, 2003; Schwartz *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2004), but very few data are available for middle sized and large herbivores mammals (Macho *et al.*, 2003).

One of the aims of this paper is to verify if the numerous available observations for primates could help to understand the enamel development of herbivorous mammals. We worked in particular on rhinoceros, in order to develop a method to measure CFT on modern and fossil teeth comparable to that usually used for primates teeth.

Ameloblasts present cyclic variations during their secreting activity. These variations lead to the formation of different incremental features in the matrix that still remain visible in mature enamel (Boyde *et al.*, 1988).

Among these features, the Retzius striae are accentuated lines that correspond to successive positions of ameloblasts front at regular periods (Gustavson and Gustavson, 1967; Risnes, 1990; Risnes, 1998). They reflect a circaseptan variation cycle in the ameloblasts activity. The time between the formations of two consecutive Retzius lines, i.e. of a Retzius band, is called periodicity. It can vary for different species and even for different individuals of the same species, but it is constant among all the teeth of a single individual (Fitzgerald, 1998; Schwartz *et al.*, 2001). The periodicity in primate teeth is 4-11 days with an average of

7 days (Dean, 1987; Ramirez-Rozzi, 1993; Fitzgerald, 1998; Risnes, 1998; Shellis, 1998; Schwartz et al., 2001; Dean and Schrenk, 2003; Kelley and Smith, 2003; Schwartz et al., 2003; Smith et al., 2003). This parameter is determined by counting the number of prism cross-striations per Retzius band.

The cross-striations are a second kind of incremental features. They reflect the circadian variations of the ameloblasts activity. This last point has been clearly demonstrated in different studies (Bromage, 1991; Fitzgerald, 1998). Among primates, they appear as short straight line perpendicular to the prisms (Ramirez-Rozzi, 1998). Once the periodicity of the Retzius lines is known, counting the total number of Retzius bands on an adequate vertical slice in an unworn tooth gives a good estimation of the duration of the CFT, or at least of the matrix deposit time.

A third kind of incremental mark has been described among primates: the laminations. As these features are regularly spaced and parallel to the Retzius lines, they should represent regular isochrones of the enamel deposit. Their status still remains unclear. Observations with scanning electron microscope on etched enamel (Risnes, 1998) tend to show that they are directly linked to cross-striation. Nevertheless, some authors do not think that they present such a relationship (Smith et al., 2003; Smith et al., 2004). By studying rhinoceros enamel, we would try to determine if laminations reflect circadian variations, as the cross-striations, or if they are artefacts. In the same way, we would to check if they could be used for quantitative developmental studies of middle sized and large herbivorous mammal teeth?

For a given location, the mineralization following the matrix secretion may be delayed by up to several month, as it will be demonstrated below. Then, it can take weeks to months from the beginning of the maturation process to the fully mineralized enamel (Hoppe et al., 2004b), what causes a major problem for high-resolution isotopic studies. Indeed, a single sample, even taken on a very precise point, does not represent an instantaneous measurement but an average over a more or less long time.

Previous studies on enamel maturation have shown that in several groups, as primates, artiodactyls, rodents or carnivores, the enamel-dentin junction (EDJ) presents a quasi-complete mineralization just after its formation (Allan, 1967; Suga, 1983). This zone is also subjected to the maturation process, but the increase in mineralization is far much less important than in the other parts of the enamel. As previously suggested by Balasse (Balasse, 2003), we think that isotopic measurements performed on this zone could lead to data in phase with the matrix deposit, i.e. with the incremental features. The third aim of the present

study was hence to verify by using X-ray synchrotron microtomography (Tafforeau, 2004) if this zone of direct mineralization exists among rhinoceros, and if so, to determine its thickness.

To summarize, the three major aims of this study were: firstly, to check if it is possible to apply the method used for primates to determine CFT of rhinoceros teeth; secondly, to clarify the status of laminations in order to determine if they are daily features; and thirdly, to examine the mineralization at the enamel-dentin junction among rhinoceros with a high precision.

These histological and microtomographic observations finally lead us to propose new strategies for isotopic studies, in order to obtain real high resolution records from fossil enamel without the time averaging due to the delayed maturation, and synchronic with incremental features.

2. Material and methods

We used a third upper molar (M^3) of a complete skeleton of *Rhinoceros sondaicus*, discovered in a pit in Kalasin Province NE Thailand ($16^\circ 30' N$, $104^\circ 15' E$, Fig. 1a). Attempts of radiocarbon analysis on both the enamel of M^3 and associated bone fragments were performed in Kiel (Germany) and Gif-sur-Yvette (France) respectively. Unfortunately, the samples did not suit for such a dating (low tooth carbon content, porous bone...) and no result could be obtained from these laboratories. Due to the low uranium content, the U-Th dating on bones of the same specimen (35-88 ka) were not accurate (C. Falguières pers. com.). The attempt gave an age = 57ka (+31/-22)($\pm 1\sigma$); the rhino appearing older than 13 ka with 2σ . Nevertheless, on the basis of its geological context, we attributed an Upper Pleistocene age to that *R. sondaicus* skeleton.

A third lower molar (M_3) attributed to a fossil rhinoceros referred to *cf. Gaiudatherium* (closely related to the extant *R. sondaicus*) was recovered in a Middle Miocene lignite sub-basin at Ban Na Sai in NW Thailand ($18^\circ 3' N$, $100^\circ 5' E$, Fig. 1a) in Li basin. The few distinct mammals (suids, anthracotheriids, rhinocerotids, and stegolophodon mastodons) from the Ban Na Sai locality are related with genera from well-dated localities in China, Pakistan and India (Siwaliks), leading to a late Middle Miocene age assignment (Ducrocq *et al.*, 1995).

This Middle Miocene age was recently confirmed by magnetostratigraphic data showing that the main period of sedimentation of these Northern Thai intramontane basins did occur between 14 and 12 Ma (Benammi *et al.*, 2002; Chaimanee *et al.*, 2003).

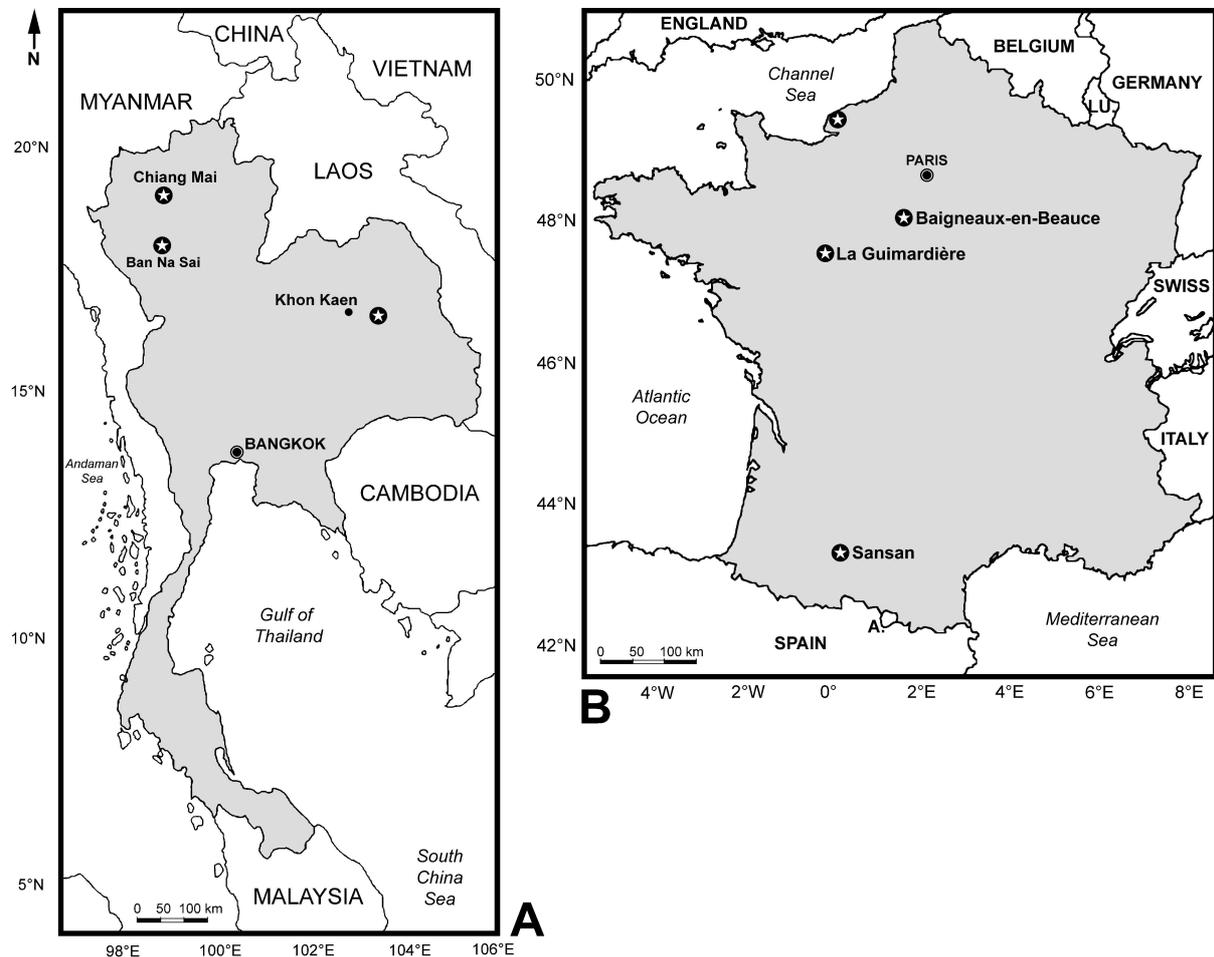


Fig 1 : Maps of Thailand (A) and France (B) showing the provenance of the different samples used in this study.

A first upper molar (M^1) was extracted from the skull of a modern juvenile individual of *Rhinoceros unicornis*. This skull comes from the zoological park of Chiang Mai in Thailand ($18^\circ 48' 22.4''$ N, $98^\circ 56' 48.9''$ E, Fig. 1a). This tooth was studied to obtain present reference of the enamel development among rhinoceros by comparison with fossil species (it is often easier to obtain fossil rhinoceros teeth than modern ones).

The distal part of the ectoloph of an upper molar of *Diaceratherium aurelianense* was recovered in the Lower Burdigalian (20.5-19.5 My) site of La Guimardière ($47^\circ 32' N$, $0^\circ 1' E$, Maine-et-Loire, France, Fig. 1b). Two teeth fragments of *Brachypotherium stehlini* (the

mesial part of the ectoloph of a right upper molar, and the protoconid of a right lower molar) from the Upper Burdigalian (17-17.5 My) site of Baigneaux-en-Beauce (48° 07' N, 01° 49' E, Eure-et-Loir, France, Fig. 1b) were also studied.

Three teeth were used for the quantitative histological study of the incremental marks: the M₃ of *cf. Gaiндatherium*, the M³ of *Rhinoceros sondaicus* and the M¹ of *Rhinoceros unicornis*. No counting was performed on the two teeth of *Brachypotherium stehlini*, and that of *Diaceratherium aurelianense*. The incremental marks were observed only for a qualitative purpose, in order to understand the general organisation of the different growth features among several species of rhinoceros.

To study of the EDJ mineralization pattern, we used some fragments of an early third upper molar germ of a modern *Rhinoceros sondaicus* from Laos.

In order to obtain a more general qualitative approach of the incremental features, we prepared some teeth of large herbivorous mammals: modern cows (*Bos Taurus*) and horses (*Equus caballus*) from Seine-Maritime (49° 44' N, 0° 38' E, France, Fig. 1b), and an enamel fragment of a fossil *Elephantidae* from the Middle Miocene site of Sansan (43°32' N, 0°35' E, Gers, France, Fig. 1b). Some human teeth were also prepared to compare the incremental features between a primate (*Homo sapiens sapiens*), and rhinoceros.

For growth features analyses, teeth were embedded in polyester resin. They were vertically sectioned through the highest cusp using a 0.35mm thick diamond saw, to prepare sections of 1mm thick. The cuts, glued on a microscope glass slide with Araldite epoxy resin CY 230, were ground to a thickness of 100µm using silicon carbide of decreasing size. At this stage, the thin sections were polished with aluminum oxide (0,05µm), and then covered with a glass lamella glued with the same epoxy resin. The samples were observed in natural and polarized lights using an optical microscope (Leitz Ortholux II) coupled with a numerical camera (Olympus DP12). Using Adobe® Photoshop® 5.5 software, we reconstituted the entire enamel area of each vertical slice at a 25x-magnification (mosaic images) and counted the total number of Retzius lines on these images. We used pictures with a higher magnification (100x) in about ten areas to observe finer incremental marks. For each of these areas, we made mosaic pictures of the entire thickness of the enamel. At 25x-magnification, the Retzius lines were well visible only in the outer part of the enamel (Fig. 2a). Drawing the Retzius

lines on these pictures all along their course made it possible to enhance them up to the EDJ (Fig. 2b). Their identification as Retzius lines on the imbricational part of the enamel was confirmed by the observation of the perikimata directly on the teeth or on their casts (Fig. 2c).

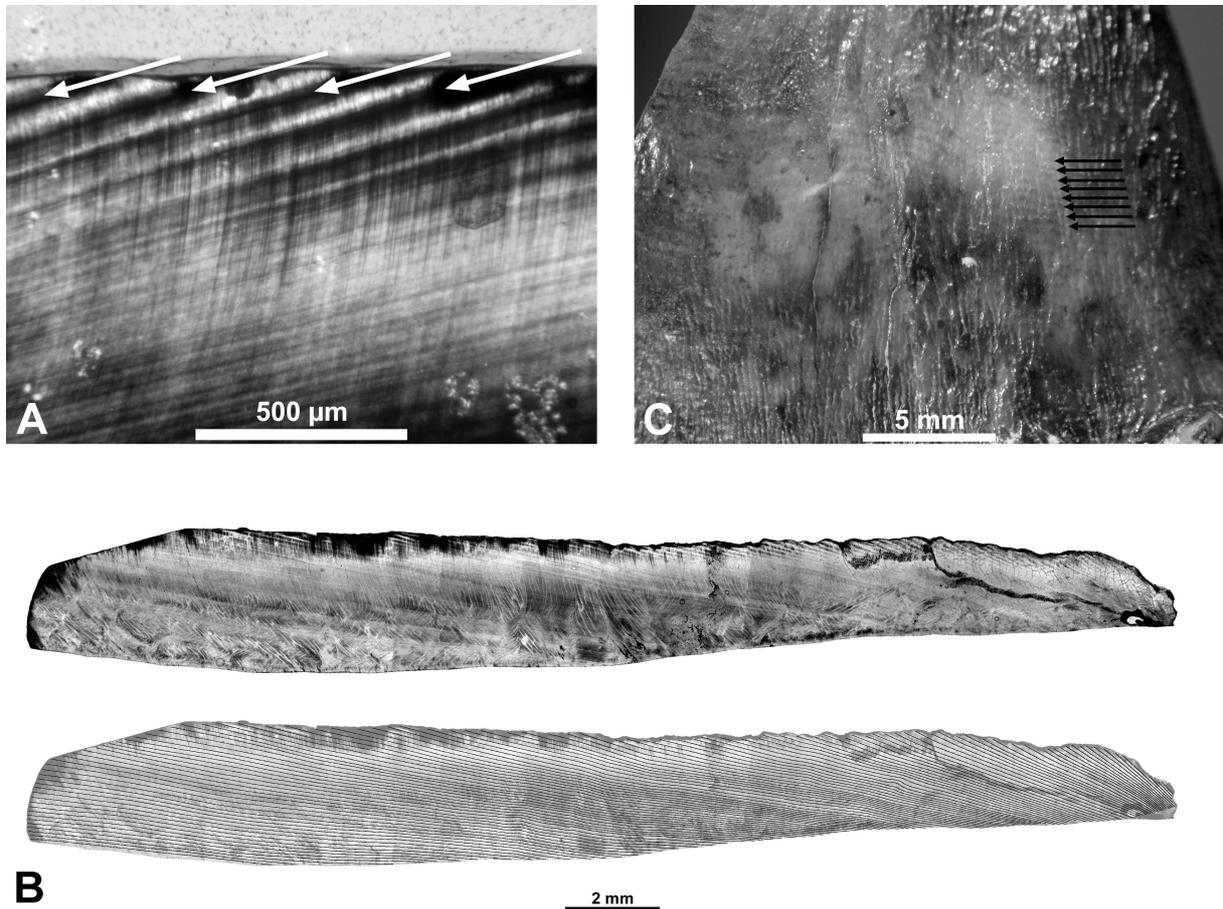


Fig 2 : A: Aspect of Retzius lines on the external part of the imbricational enamel of the *cf. Gaiudatherium* M₃. B: Drawing of Retzius lines from the external part of the enamel throughout the enamel-dentine junction on the M₃ of *cf. Gaiudatherium*. The enamel-dentine junction is on the bottom and the occlusal face of the tooth is on the left. C: Perikimata on an upper molar fragment of *Diaceratherium aurelianense* (external view).

For the cuspal part of the enamel, as the Retzius lines do not reach the enamel surface, it is impossible to observe perikimata. It leads to strong difficulty to identify the majority of the Retzius lines on this part. Nevertheless, by comparison with the imbricational enamel and by precise observation of the laminations and of some quite visible cuspal Retzius lines, it is possible to draw putative Retzius lines on the totality of the cuspal part of the enamel. Composite images, consisting of superimposition of the 25x and 100x magnification pictures, lead to study simultaneously the drawn Retzius lines and the laminations. This method introduces some uncertainty in the counting of the laminations per Retzius band, because of

the weak precision of the drawing of the Retzius lines. Performing numerous countings in different areas of the tooth permits to attenuate this disadvantage.

For the study of the EDJ mineralization, we performed two experiments on a fragment of the early *Rhinoceros sondaicus* M³ germ with X-ray synchrotron microtomography at the European Synchrotron Radiation Facility (ESRF, Grenoble, France) (Salvo *et al.*, 2003; Tafforeau, 2004). The first one was carried out on the medical beamline ID17 with a voxel of 45.5µm in width and 43.2 µm in height, by using a FReLoN (Fast Readout Low Noise) camera linked to an optical fibre taper. We used a monochromatic X-ray beam at energy of 60 keV. All three-dimensional reconstructions were performed using the VGStudio Max 1.1 software (Volume Graphics).

The second experiment was carried out on the same fragment of early tooth germ. We worked on the ID19 beamline in order to obtain a very high-resolution with voxel sizes of 1.4 and 0.7µm. We used a monochromatic beam at energy of 25 keV. The germ fragment was cut with a wire saw in order to obtain a volume that fitted in the field of view corresponding the configuration we chose (a cylinder of 1.4mm in diameter, no height limitation). It was imaged in two stages. The first stage used a resolution of 1.4µm in absorption mode. It gave high-resolution virtual cuts through the sample that showed grey levels linked to the densities of the different zones of the sample. This method is a powerful tool to investigate the mineralization pattern of the EDJ. The second stage used a resolution of 0.7µm in phase contrast mode. This technique consists in moving back the camera from the sample (25mm in the present case) in order to obtain interferences pattern of the X-ray beam generated at the different interfaces in the sample (Salvo *et al.*, 2003). It permitted to observe the enamel microstructure linked to the highly mineralised area of the EDJ.

3. Results

3.1. Histological study

The Retzius lines were more or less easily recognized on all the rhinoceros samples observed at low magnification (50 times). On the images we obtained, additional growth lines parallel to the Retzius lines were found (Fig. 3) under a higher magnification (200 times). These lines seem to be equivalent to the enamel laminations described in primates enamel

(Risnes, 1998; Smith et al., 2003), but incremental features comparable to those observed in rhinoceros enamel were recently described in horse cheek teeth as cross-striations (Hoppe et al., 2004b).

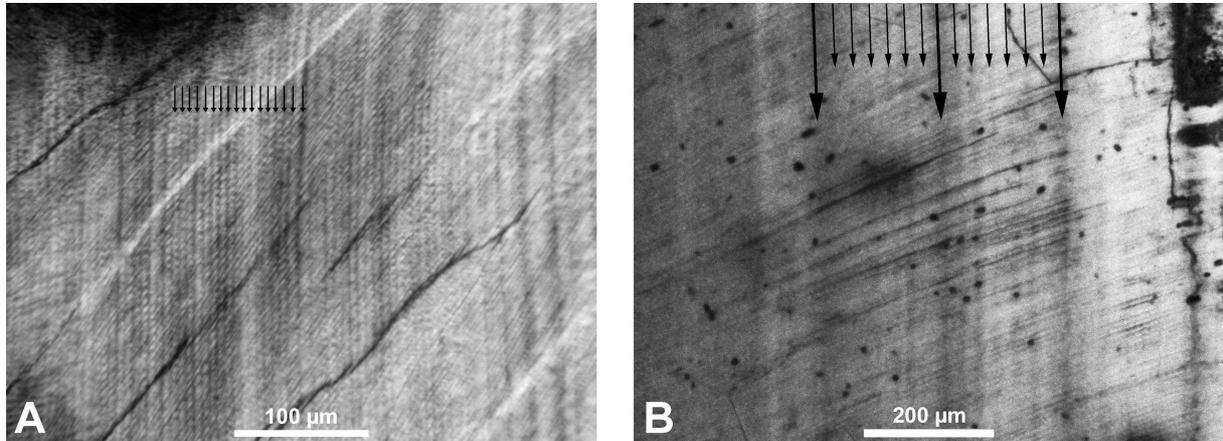


Fig 3 : A: Aspect of the laminations in an upper molar fragment of *Diaceratherium aurelianense*. B: Simultaneous observation of laminations and Retzius lines on the M₃ of *cf. Gaidatherium* performed with a confocal microscope Biorad 1024 CLSM system mounted on a Nikon Optiphot II upright microscope and an Argon-Krypton ion laser. Six laminations (small arrows) can be seen between two successive Retzius lines (big arrows). If the laminations are considered as daily markers, this tooth presents a seven days periodicity.

We examined the repartition of these laminations in three rhinoceros teeth, in order to quantitatively check their daily status and to verify if they could be suitable for developmental and paleoenvironmental studies. Results are summarized in table 1.

The counts on the different slices for the three teeth showed Gaussian distributions with a mode of seven laminations per Retzius bands. We think that random fluctuations of the counting can be imputed to the imprecision of the Retzius lines drawing on the low-resolution pictures. Gaussian distribution was less clear for the *Rhinoceros sondaicus* M³. Kendall t test on the periodicity related to the successive Retzius bands from the neck of the tooth towards its top showed no significant variation for two slices out of four. The two slices that showed significant variations exhibited less clear laminations than the two others. The difficulty of observations could explain the results of the tests for these two slices. Hence, it seems possible to consider that the periodicity calculated on the basis of laminations remains constant all along the enamel deposit duration.

table1: results of incremental marks counts and estimations of enamel deposit duration

	<i>cf. Gaiadatherium M₃</i> (slice 1)	<i>cf. Gaiadatherium M₃</i> (slice 2)	<i>Rhinoceros unicornis M¹</i>	<i>Rhinoceros sondaicus M³</i>
number of Retzius bands	98 ± 5	95 ± 5	92 ± 10	152 ± 10
number of Retzius bands showing laminations	43	70	67	51
number of counts of laminations	119	106	178	98
mode of laminations per Retzius band (periodicity)	7	7	7	7
average of laminations per Retzius bands	7.02	6.88	6.85	6.76
standard deviation	0.91	0.66	0.66	1.11
t	0.212	-0.046	-0.006	0.252
Zt	3.41	-0.70	-0.12	3.68
p	0.0006 *	0.4867	0.902	0.0002 *
recorded time (days)	686 ± 35	665 ± 35	644 ± 70	1064 ± 70
extrapolated missing Retzius bands	slice 1 : 17 ± 5 (fig. 4)		unworn tooth	28 ± 10 (fig. 5)
estimated CFT (days)	slice 1 : 805 ± 70		644 ± 70	1260 ± 140
estimated CFT (years)	slice 1 : 2.2 ± 0.2		1.8 ± 0.2	3.5 ± 0.4

* Kendall t test showing significant variations of the amount of laminations per Retzius Bands during the enamel matrix deposit

Two teeth were partially worn. In order to estimate the CFT of these teeth, we tried to reconstitute the missing parts and to extrapolate the number of missing Retzius Bands from the observable ones. Figure 4 shows results of these reconstructions for the *cf. Gaiadatherium M₃* and the *R. sondaicus M³*.

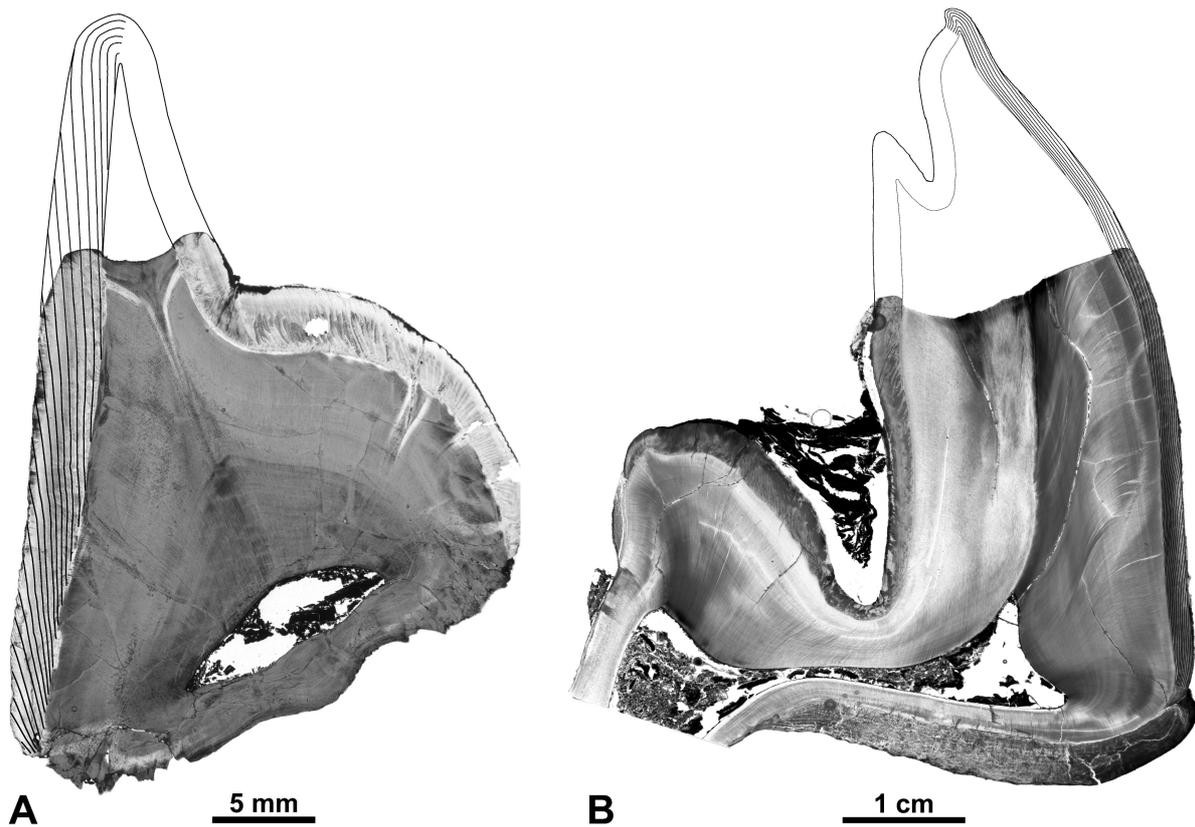


Fig 4 : A: Reconstruction of the worn part of the *cf. Gaiндatherium* M₃. The external form of the missing enamel was reconstructed from a cut in a cast of an unworn lower molar of *Rhinoceros unicornis*. The enamel-dentin junction was extrapolated from the observed enamel thickness on the unworn part of the slice. B: Reconstruction of the worn part of the *Rhinoceros sondaicus* M₃. The missing enamel was reconstructed on the basis of an equivalent virtual cut through an unworn molar of *Dicerorhinus sumatrensis* imaged with a medical scanner (scanner LightSpeed 16, 120 kV, 100 mA, pixel size 150 μ m, slice thickness 450 μ m). The orientation and size of missing Retzius lines were extrapolated from those observed on the unworn enamel. Only one stria out of five was drawn. According to these reconstructions, about 17 Retzius bands were missing due to wear on the *cf. Gaiндatherium* M₃, and about 28 on the *Rhinoceros sondaicus* M₃.

As no data is available for the timing of dental eruptions of *Rhinoceros unicornis*, we consider that the age of the first upper molar eruption for this species should be quite similar to that observed for *Ceratotherium simum* (between 1.5 to 3 years according to Hillman-Smith 1986 (Hillman-Smith et al., 1986)). Then, a CFT inferior to two years for this tooth corresponds to what may be expected. Moreover, we can consider that the accentuated Retzius line observed on figure 5 corresponds to the neonatal line commonly observed among primates (Gustavson and Gustavson, 1967; Risnes, 1998) caused by the strong stress due to birth. We observed 47 Retzius bands that were formed intra-utero on this M¹. Thus, as the periodicity of Retzius lines calculated on the basis of laminations is seven days, this tooth

began to develop about 11 months before the birth of this individual. The gestation time of this species is estimated to about 16 months (Owen-Smith, 1995). Consequently, our histological results are compatible with biological observations.

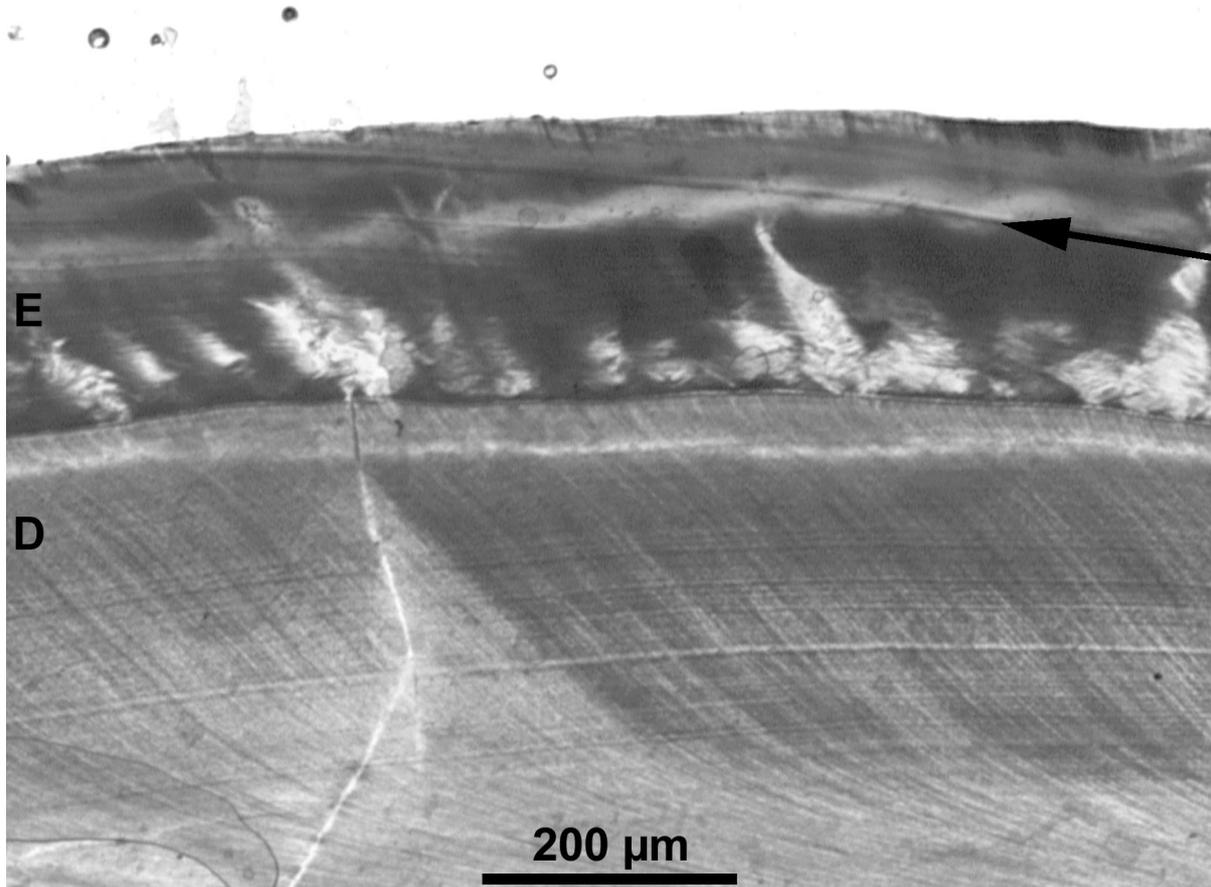


Fig 5 : Strongly accentuated Retzius line in the enamel of the M¹ of *Rhinoceros unicornis*. interpreted as the neonatal line.

3.2. Results about the Enamel-Dentin Junction Mineralization

The first microtomographic experiment we performed with a voxel size of 45μm on a fragment of the early germ of *Rhinoceros sondaicus* failed to clearly show a zone of direct mineralization at the EDJ. Regarding to the data we obtained (Fig. 6a), we concluded that such a resolution is too low to scan this zone. The second experiment we performed on a small part of this fragment with a voxel size of 1.4μm clearly showed that rhinoceros enamel presents a zone of direct mineralization along the EDJ (Fig. 6b) whose thickness is about 20μm. The imaging of the same sample in phase contrast microtomography with a voxel size

of $0.7\mu\text{m}$ allowed us to observe the microstructure of the enamel linked to the high-mineralized zone at the EDJ (Fig. 6c).

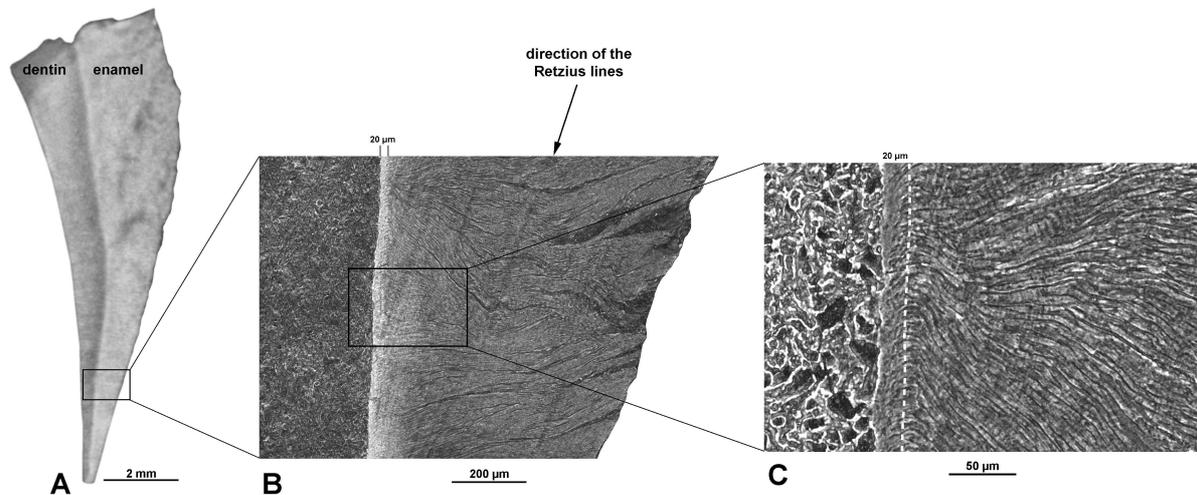


Fig 6 : X-ray synchrotron microtomographic imaging of a fragment of an early germ of a M^3 of *Rhinoceros sondaicus*. A: scan performed in absorption mode with a voxel size of $47\ \mu\text{m}$. On this virtual vertical cut, no sign of enamel maturation is visible. A stronger mineralization along the enamel-dentin junction (EDJ) seems to be visible, but is not evident. B: microtomographic imaging of a part of the same fragment performed in absorption mode with a resolution of $1.4\ \mu\text{m}$. The zone of direct mineralization linked to the EDJ is clear. Measurements show that its thickness is about $20\ \mu\text{m}$. Incremental marks (Retzius lines) are also visible on this picture. C : microtomographic imaging performed in phase contrast mode with a resolution of $0.7\ \mu\text{m}$. It reveals the enamel microstructure linked to the zone of direct mineralization along the EDJ. The dotted line represents the upper limit of the zone of direct mineralization seen on picture B.

This zone corresponds to the layer of aprismatic enamel adjacent to the EDJ plus the thin zone of prismatic radial enamel between the aprismatic layer and the enamel with the strong vertical Hunter-Schreger bands typical of rhinoceros (Rensberger and Koenigswald, 1980; Boyde and Fortelius, 1986; Koenigswald, 1997). As the virtual section presented on the figure 7 is vertical, Hunter-Schreger bands appears as waves instead of true bands that could be seen on horizontal slices. Figures 6b and 6c show that incremental features were visible on high-resolution microtomographic data. We observed 16 Retzius bands on this part of the three dimensional data of the early germ fragment we studied. By extrapolating the Retzius lines of this precise part, and by comparisons with the fossil and modern teeth we used for the histological study, we estimated that on the thickest part of the enamel of this fragment, about $50 (\pm 10)$ Retzius bands may have been present. As this fragment does not show any trace of enamel maturation, we can consider that for a precise point, the delay between the matrix formation and the beginning of its maturation could, in certain areas, exceed one year for a

third upper molar of *Rhinoceros sondaicus* (estimated with a periodicity of seven days for the Retzius lines). As the results presented here are based only on a small germ fragment of uncertain origin, more investigations are necessary to obtain significant results.

4. Discussion

4.1. Status of Laminations

Laminations are apparently daily, but are they equivalent to the cross-striations described for primates and some other groups?

Among primates, laminations are generally observed on the outer part of the enamel, where the distance between successive cross-striations is maximal, or in the outer non-prismatic layer of enamel where they appear as parallel lines. Despite the fact that up to now, no quantitative study was carried out on these features among primates, it seems that in this group, the number of laminations between two Retzius lines does not remain constant for a single tooth (Smith et al., 2003; Smith et al., 2004). Such an observation suggests that there is no direct relationship between laminations and cross-striations.

Observations on rhinoceros enamel in which laminations can easily be seen could clarify the exact nature of these incremental lines among primates and mammals in general. We showed that periodicity calculated on the basis of laminations per Retzius band for rhinoceros is constant during the total formation time of the enamel, as the periodicity calculated on the basis of cross-striations among primates. The periodicity obtained by using laminations for three different species of fossil and extant rhinoceros is seven. This value corresponds to the circaseptan rhythm of the Retzius lines often observed among primates on the basis of cross-striations. Such a similarity of periodicity in two groups as different as primates and rhinoceros may suggest that a comparable physiological process could lead to the formation of both the cross-striations and the laminations. It is a first argument for a daily formation rhythm of laminations among rhinoceros.

The fact that the estimated CFT of the different teeth we examined are congruent with biological data is a second argument reinforcing the daily status of laminations.

Consequently these features could be used to calculate time recorded in the enamel or CFT for rhinoceros. Rhinoceros laminations can be compared with primate cross-striations. Qualitative observations of three samples of *Brachypotherium stehlini* and *Diaceratherium*

aurelianense were particularly interesting, as they showed some particular diagenetic modifications. These modifications led to an increased visibility of the laminations which allowed us to use higher magnifications up to 250 times in order to understand more clearly the nature of these features. Figure 7 shows the aspect of laminations on these particular samples.

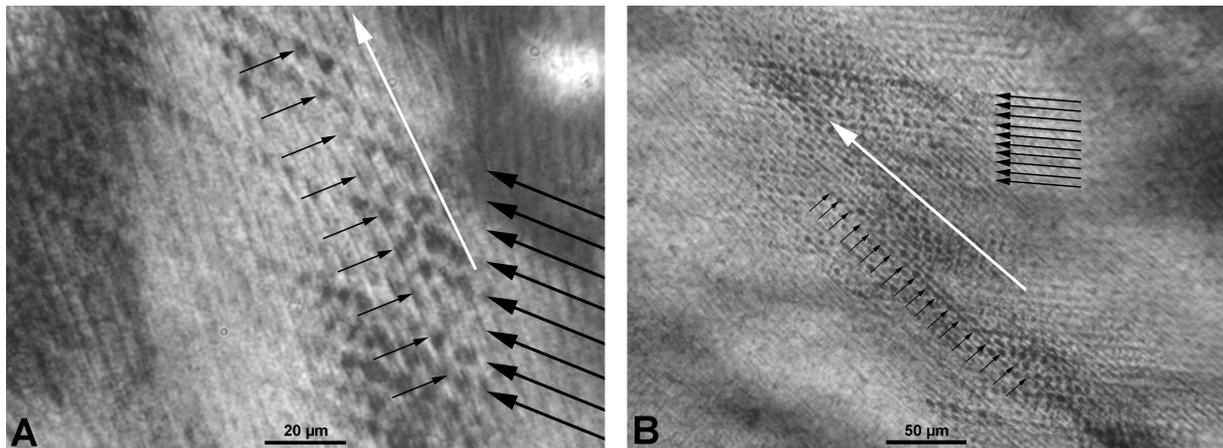


Fig 7: Staircase shaped laminations observed on *Brachypotherium stehlini* (A) and *Diaceratherium aurelianense* (B) with two different magnifications. Long white arrows show directions of prisms. Long black arrows show successive laminations and short black arrows show cross-striations along a single prism. One can see that laminations are alignments of cross-striations.

It is easy to observe that laminations are not straight lines but alignments of small incremental features comparable to primate cross-striations, except for their size. Along a single prism, these features can be distant of about $10\mu\text{m}$ ($9 \pm 0.2\mu\text{m}$, $N=117$ for *B. stehlini* and $10.8 \pm 0.2\mu\text{m}$, $N=93$ for *D. aurelianense*) instead of an average of about $4\mu\text{m}$ in enamel of several hominoid primates (Dean, 1998). The measurement of distances was taken along single prisms on series of five successive laminations. If we consider the respective sizes of a human molar and of a rhinoceros one, knowing that both kinds of teeth should take about the same time to form (about three years, (Reid et al., 1998b)), it is not surprising to observe an enamel apposition rate about 2.5 times higher for rhinoceros than for humans. Moreover, laminations appear to be staircase shaped like Retzius lines that are constituted of aligned marked cross-striations among primates (Gustavson and Gustavson, 1967; Risnes, 1990). Incremental features that compose laminations among rhinoceros are probably equivalent to cross-striations. As laminations are alignments of these features, laminations and cross-striations can be considered as two different aspects of the same thing. This confirms the daily status of

laminations. The recognition of these features as cross-striations among horses by Hoppe et al. (Hoppe et al., 2004b) is justified given our quantitative and qualitative results. It shows that using laminations to calculate the time recorded in rhinoceros enamel is equivalent to using cross-striations among primates and leads to correct results.

This result brings a new question: are laminations and cross-striations two different aspects of the same thing among primates, as for rhinoceros? Despite the fact that previous studies seem to show that it is not the case (Smith et al., 2003; Smith et al., 2004), Observations on human teeth allowed us to see laminations and cross-striations on close areas (Fig. 8), clearly showing that both incremental features are directly related and are in fact two aspects of the same thing, as for rhinoceros. Furthermore Smith et al. do not consider that laminations are equivalent to cross-striations, but they recognise that they present a pattern similar to that of both cross-striations and Retzius lines in the enamel of *Graecopithecus freybergi* (Smith et al., 2004).

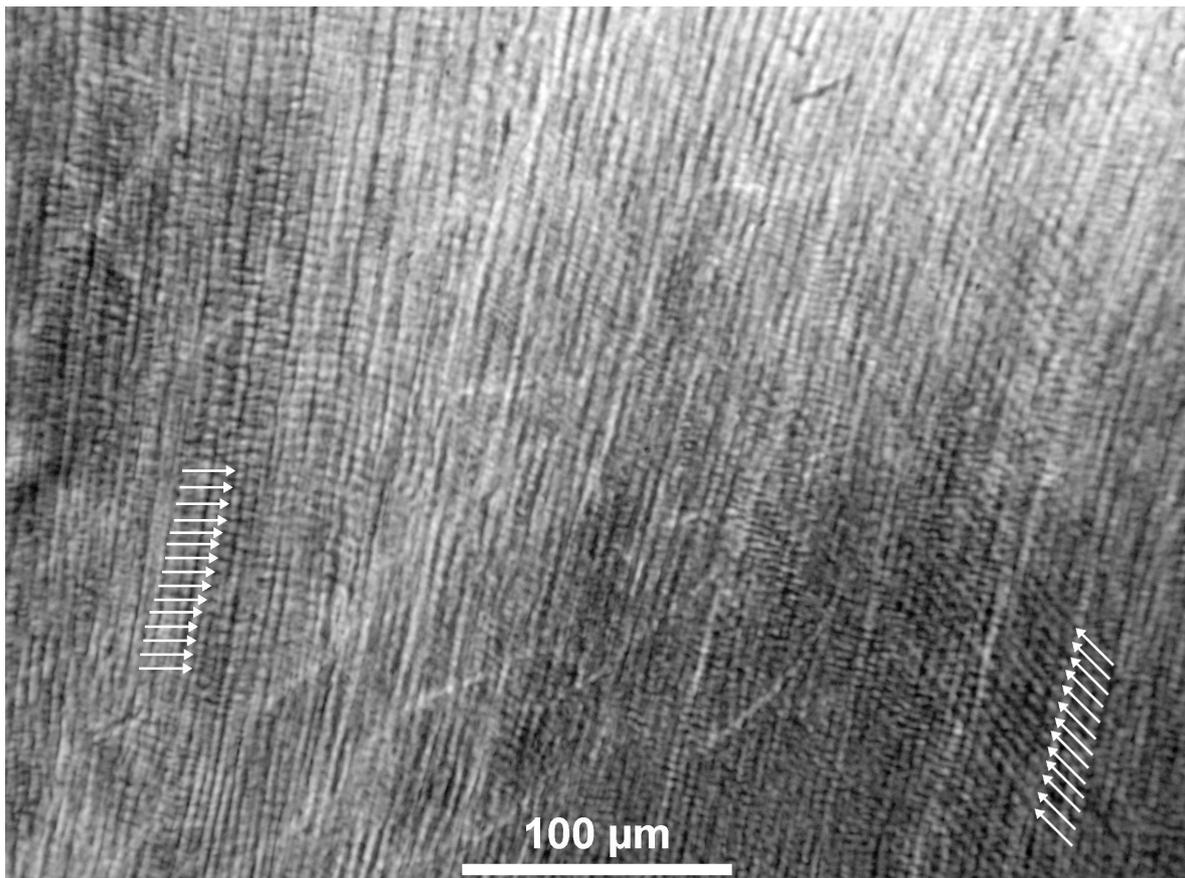


Fig 8: Human M³. This picture clearly shows the direct relationship between cross-striations (arrows on the left) and laminations (arrows on the right). It confirms that laminations and cross-striations are two different aspects of a single kind of incremental feature.

This observation leads to a last question: what phenomenon explains the difference between rhinoceros and primates? Why do we see most of the time cross-striations among primates and laminations among rhinoceros? This difference is likely due to the respective enamel deposit rates in both groups. If this rate is about four microns per day as for a majority of hominoid primates (Dean, 1998), the cross-striations space is quite equal or slightly inferior to the prisms diameter. It leads to a visual effect hiding laminations. In this case, we see cross-striations. Nevertheless, laminations are still visible as alignments of cross-striations but are less easily discernable due to their staircase aspect (Fig. 9). In addition to this effect, the low enamel deposit rate in primates leads to partial overlapping between consecutive laminations that tends to mask one lamination out of two (Fig. 9).

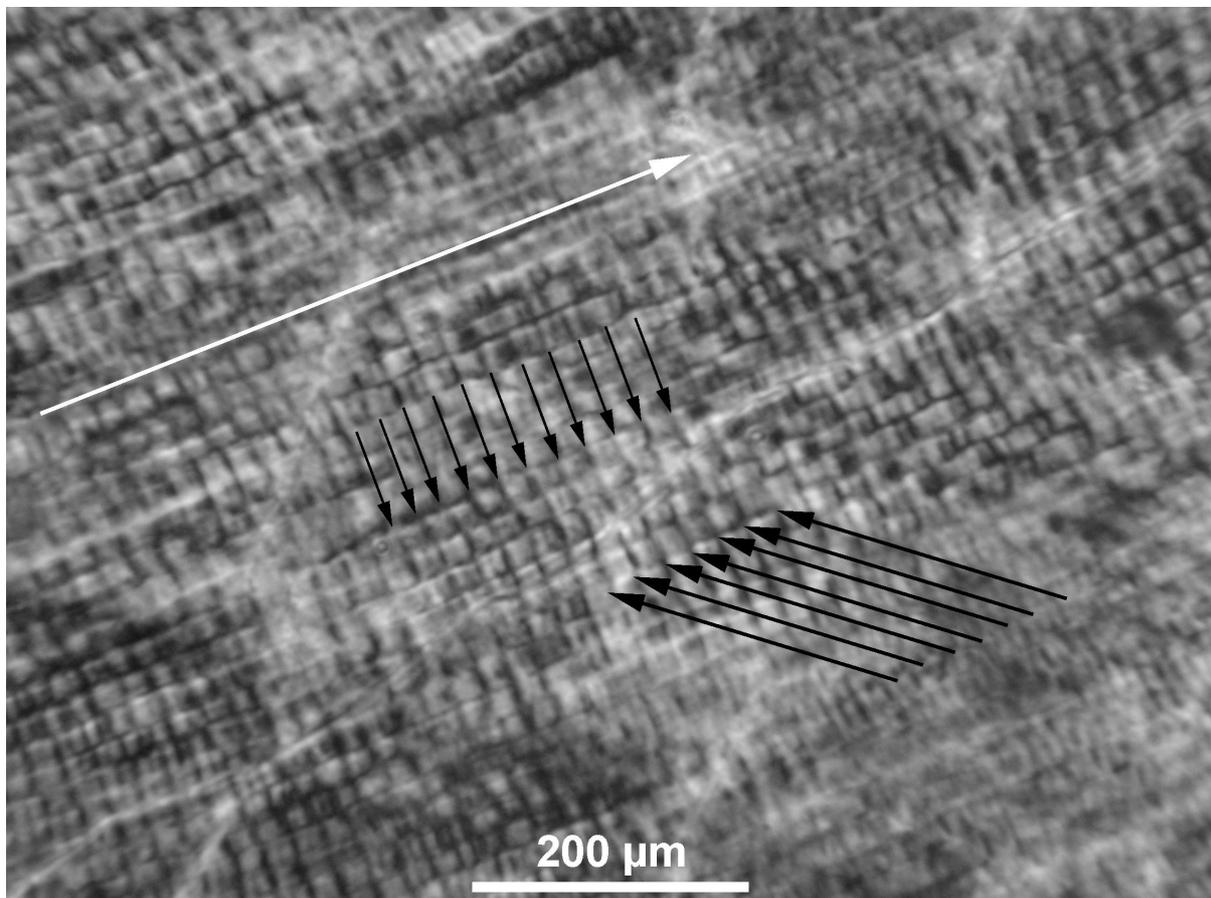


Fig 9: Cross-striations on a human upper incisor. Despite the fact that the most viewable figure consists in striae approximately perpendicular to the prisms (short black arrows), laminations are still present as alignments of these cross-striations (long black arrows). Some laminations are badly visible due to the short distance between consecutive cross-striations that tends to mask them. White arrow shows the prisms direction.

It could explain the qualitative results obtained by Smith et al. (Smith et al., 2003) that showed a number of laminations per Retzius bands about twice times lower than the number of cross-striations in the enamel of *Afropithecus turkanensis*. These authors reported also a variable amount of laminations per Retzius bands in the enamel of *Graecopithecus freybergi* (Smith et al., 2004). Regarding to their figure 2c, we think that the apparent variability of the number of laminations per Retzius band is linked to the difficulty to clearly recognise the Retzius lines on the bottom of the picture, where laminations are the clearest. If we draw the Retzius lines from the top of the picture toward the bottom, and then if we draw the laminations, the number of laminations per Retzius band is equal to eight and is constant on this area. Hence, from this picture, the periodicity obtained from the laminations is the same than the one obtained from the cross-striations. It gives evidence to the fact that these two features are in fact only one, even among primates.

Rhinoceros enamel deposit rate is higher than for primates, that is to say that the spacing of cross-striations is greater than the diameter of prisms, what leads to an increased visibility of the laminations. In fact, the wider the spacing of cross-striations is (i.e. the enamel deposit rate), the more visible the laminations are, and the less visible the cross-striations are. Figure 10 shows a simple geometric model of this optical phenomenon for hypothetical enamel of human and rhinoceros. This model shows that variations of the deposit rate fully explain observations of laminations instead of cross-striations. The angle of laminations relatively to prisms can also improve this effect.

This visual effect can explain the observed differences between primates and rhinoceros enamel. It explains also the fact that laminations among primates are generally observed on the outer enamel where the cross-striations present the widest spacing (Beynon et al., 1991; Dean, 1998; Smith et al., 2004), or near the EDJ where the angle between prisms and laminations is relatively high (Smith et al., 2004). Finally, if we consider that the staircase aspect of the laminations is due to the prismatic structure of the enamel, it explains why these features appear as straight lines in the non-prismatic external layer of the enamel in human teeth (Risnes, 1998).

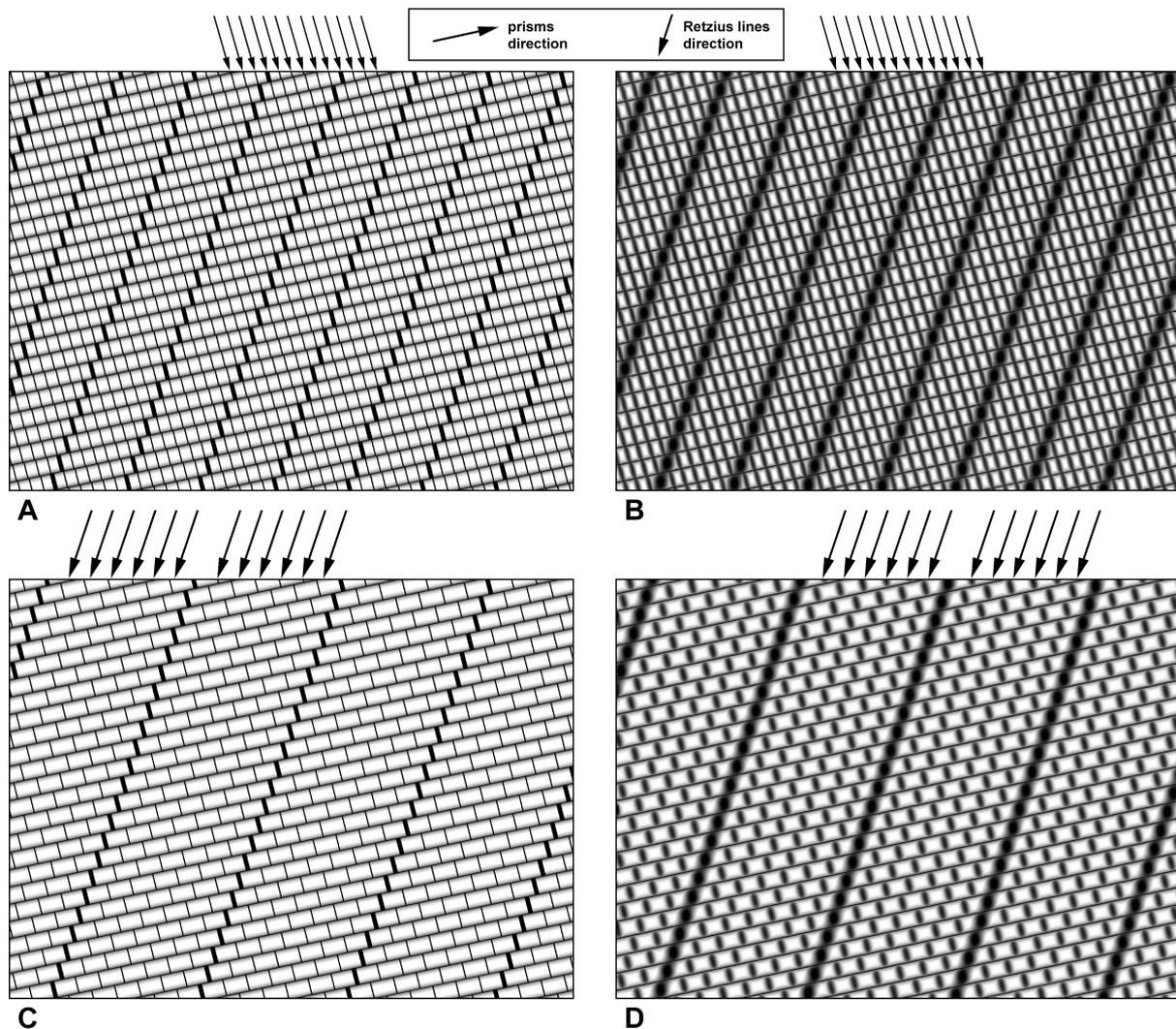


Fig 10 : Simplified geometrical model of the cross-striations / laminations phenomenon. A : model of human radial enamel with enamel deposit rate equal to prisms diameter. B : same picture after blur in order to obtain something more in accordance with real microscopic enamel observations. C : model of rhinoceros radial enamel with deposit rate equal to twice the prisms diameter. D : blurred picture. The serial arrows indicates the most viewable kind of daily marks. The only difference between these two models is the enamel deposit rate. In B the dominant pattern is cross-striation, in D it is laminations.

According to this explanation of what laminations are, a majority of middle-sized and large herbivorous mammals, which have quite enlarged teeth implying high enamel deposit rates, should present laminations instead of cross-striations. Observations on horse (Hoppe et al., 2004b), on modern cow and on a fossil Elephantidae (this study) confirm the presence of laminations in the enamel of these mammals (Fig. 11). Recently, a study by fluorescent marking on molars of Sika Deer (*Cervus nippon*) (Iinuma et al., 2004) showed that incremental lines in the enamel of these mammals are daily marks. The structures described by these authors seem to be equivalent to those observed among rhinoceros and other

mammals. Hence, it brings a strong support to our interpretation of what laminations are, and lead us to think that our explanation of the laminations phenomenon could be generalized to several mammal groups.

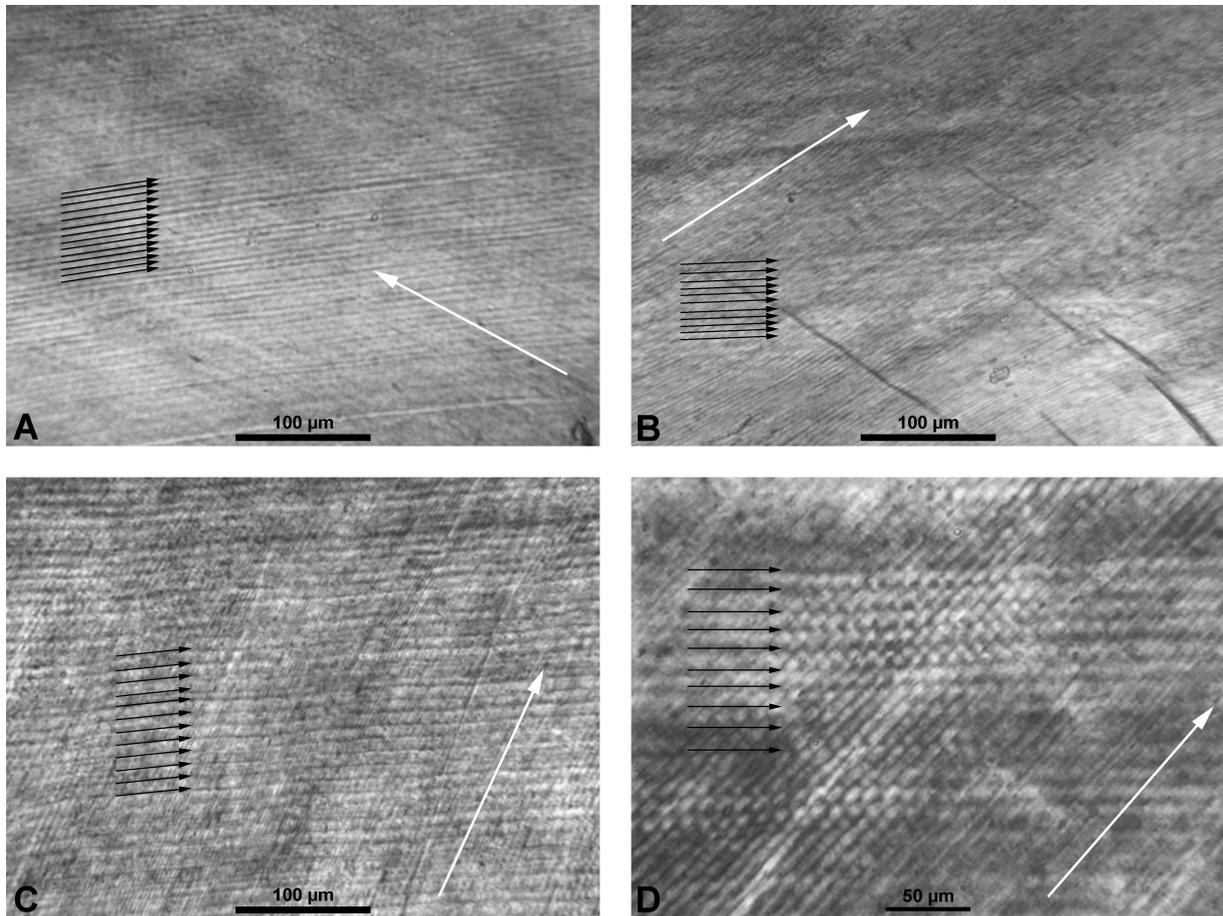


Fig 11 : Observation of laminations in some large herbivorous mammals. A: cow, B: horse, C and D: undetermined fossil *Elephantidae* from the middle Miocene site of Sansan (Gers, France). D shows that laminations are staircase among this *Elephantidae*. The long white arrows show the directions of the prisms and the black ones show laminations.

As presented in the introduction, laminations are parallel to Retzius lines and represent isochrones of the enamel deposit. Thus, we think that the real daily incremental marks in enamel are laminations, cross-striations being visual artefacts linked to them due to the prismatic structure of the enamel in the case of low deposition rate.

4.2. Mineralization of the Enamel-Dentin Junction and Possible Implications for Paleoenvironmental Isotopic Studies

We have seen that it is possible to calculate the CFT on fossil teeth of some herbivorous mammals by using laminations and Retzius lines. But, as noted in the introduction, this calculation only gives the formation time of the enamel matrix. It does not bring temporal pieces of information usable to calibrate isotopic measurements on enamel performed by classical methods. Assuming the results obtained on the germ fragment of rhinoceros molar, the delay between the formation of the enamel matrix and the beginning of its maturation could exceed one year in certain areas. According to previous studies (Passey and Cerling, 2002; Higgins and MacFadden, 2004; Hoppe et al., 2004a; Hoppe et al., 2004b), it is impossible to obtain real high-resolution isotopic record from mammals tooth enamel, except if the measurements are performed on the zone of direct mineralization of the EDJ (as previously suggested by Balasse, 2003)). The mineralization of the enamel close to the EDJ appears to be mainly synchronized with the incremental features.

A limitation to isotopic analyses on this zone is its extremely small thickness (about 20µm according to our results). It seems to be the same case in many other mammals groups (Suga, 1983; Balasse, 2003). Such kind of studies implies extremely high-resolution isotopic measurements. It could be performed on vertical slices by using high precision laser ablation (Cerling and Sharp, 1996; Sharp and Cerling, 1996) as suggested by Balasse (Balasse, 2003). Secondary Ion Mass Spectrometry (SIMS) could also be used for this kind of studies, as it allows performing isotopic analysis with a micrometric precision (Rollion-Bard *et al.*, 2003). By combining SIMS measurements performed on the EDJ direct mineralization zone and histological observations of the incremental marks on the same slice, it should be possible to obtain extremely precise paleoenvironmental data calibrated versus time.

5. Conclusion

The quantitative and qualitative study on rhinoceros enamel allowed us to show that laminations in this group are equivalent to cross-striations. It means that they represent daily markers and that they can be used to calculate the time recorded in the enamel or the crown

formation time of rhinoceros teeth, and probably of the majority of middle sized and large herbivorous mammals.

This study on rhinoceros allowed clarifying the status of laminations among primates. We showed that laminations in rhinoceros enamel are equivalent to the cross-striations observed for primates, and that both features, for primates and rhinoceros, correspond in fact to different aspects of a single kind of incremental marks, their appearance being closely linked to the enamel deposition rate. As laminations are isochrones of the enamel deposit, cross-striations phenomenon could be considered as artefacts, the real incremental marks being laminations.

Finally, the high resolution X-ray synchrotron microtomographic study of an early dental germ of rhinoceros permitted to show that there is a thin zone of quasi-complete direct mineralization linked to the EDJ where the isotopic record should be almost synchronized with the matrix deposit and the incremental features.

The combination of results about laminations and EDJ mineralization could lead to a new approach of the enamel of fossil large herbivorous mammals in order to perform high temporal resolution paleoenvironmental studies without the time averaging effect due to the delayed enamel maturation. More studies, in particular on germs at different stages of development, have to be performed in order to assess more accurately the effects of enamel maturation on isotopic records.

Acknowledgments

We are very grateful to all the members of the ID17 and ID19 beamlines staffs at the ESRF for their precious help during the different microtomographic experiments. We would like to thank Dr J.-A. Remy and Mr C. Gagnaison who gave us fossil rhinoceros teeth fragments from France. We thank Dr J. Fraga and Mrs C. Labry (département d'imagerie Tomodoc, Clinique du millénaire, Montpellier, France) for the medical scanner images and N. Lautredou-Audouy (Centre Régional d'Imagerie Cellulaire/IURC, Montpellier, France) for the confocal microscopy. We are grateful to Dr D. Kroon, Mr E. Wessberge, Mrs C. Bourigault, Dr F. Estève and Pr L. Martin for their constructive comments and corrections. We are very grateful to C. Falguières for U/Th dating.

References

- Allan, J.H., 1967. Maturation of enamel. In: A.E.W. Miles (Editor), Structural and chemical organization of teeth. Academic Press, New York, pp. 467-494.
- Ayliffe, L.K., Lister, A.M. and Chivas, A.R., 1992. The preservation of glacial-interglacial climatic signatures in the oxygen isotopes of elephant skeletal phosphate. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 99: 179-191.
- Balasse, M., 2003. Potential biases in sampling design and interpretation of intra-tooth isotope analysis. *International Journal of Osteoarcheology*, 13: 3-10.
- Balasse, M., Ambrose, S.H., Smith, A.B. and Price, T.D., 2002. The seasonal mobility model for Prehistoric herders in the south-western cape of south Africa assessed by isotopic analysis of sheep tooth enamel. *Journal of Archaeological Science*, 29: 917-932.
- Benammi, M., Urrutia-Fucugauchin, J., Alva-Valdivia, L., Chaimanee, Y., Triamwichanon, S. and Jaeger, J.-J., 2002. Magnetostratigraphy of the Middle Miocene continental sedimentary sequences of the Mae Moh Basin in northern Thailand: evidence for counterclockwise block rotation. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 204: 373-383.
- Beynon, A.D., Clayton, C.B., Ramirez-Rozzi, F.V. and Reid, D.J., 1998. Radiographic and histological methodologies in estimating the chronology of crown development in modern humans and great apes: a review with some applications for studies on juvenile hominids. *J. Hum. Evol.*, 35: 351-370.
- Beynon, A.D., Dean, M.C. and Reid, D.J., 1991. On Thick and Thin Enamel in Hominoids. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 86: 295-309.
- Boyde, A. and Fortelius, M., 1986. Development, structure and function of rhinoceros enamel. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 87: 181-214.

- Boyde, A., Fortelius, M., Lester, K.S. and Martin, L.B., 1988. Basis of the structure and development of mammalian enamel as seen by scanning electron microscopy. *Scan. Microsc.*, 2(3): 1479-1490.
- Bromage, T.G., 1991. Enamel incremental periodicity in the pig-tailed macaque: a polychrome fluorescent labeling study of dental hard tissues. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 86: 205-214.
- Bryant, J.D., Froelich, P.N., Showers, W.J. and Genna, B.J., 1996. A tale of two quarries: Biologic and taphonomic signatures in the oxygen isotope composition of tooth enamel phosphate from modern and miocene equids. *Palaios*, 11: 397-408.
- Bryant, J.D., Luz, B. and Froelich, P.N., 1994. Oxygen isotopic composition of fossil horse tooth phosphate as a record of continental pelecclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*, 107: 303-316.
- Cerling, T.E. and Sharp, Z.D., 1996. Stable carbon and oxygen isotope analysis of fossil enamel using laser ablation. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 126: 173-186.
- Chaimanee, Y., Jolly, D., Benammi, M., Tafforeau, P., Duzer, D., Moussa, I. and Jaeger, J.-J., 2003. A Middle Miocene hominoid from Thailand and orangutan origins. *Nature*, 422: 61-65.
- Dean, C. and Schrenk, F., 2003. Enamel thickness and development in a third permanent molar of *Gigantopithecus blacki*. *J. Hum. Evol.*, 45: 381-387.
- Dean, M.C., 1987. Growth layers and incremental markings in hard tissues; a review of the literature and some preliminary observations about enamel structure in *Paranthropus boisei*. *J. Hum. Evol.*, 16: 157-172.
- Dean, M.C., 1998. A comparative study of cross striation spacing in cuspal enamel and of four methods of estimating the time taken to grow molar cuspal enamel in Pan, Pongo and Homo. *J. Hum. Evol.*, 35: 449-462.

- Dean, M.C., Beynon, A.D., Thackeray, J.F. and Macho, G.A., 1993. Histological reconstruction of dental development and age at death of a juvenile *Paranthropus robustus* specimen, SK 63, from Swartkrans, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 91: 401-419.
- Dirks, W., Reid, D.J., Jolly, C.J., Phillips-Conroy, J.E. and Brett, F.L., 2002. Out of the Mouth of Baboons: Stress, Life History, and Dental Development in the Awash National Park Hybrid Zone, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 118: 239-252.
- Ducrocq, S., Chaimanee, Y., Suteethorn, V. and Jaeger, J.-J., 1995. Mammalian faunas and the ages of the continental Tertiary fossiliferous localities from Thailand. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences*, 12(1/2): 65-78.
- Fearnhead, R.W., 1984. preface. In: R.W. Fearnhead and S. Suga (Editors), *Tooth enamel IV*. Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam, pp. V-VI.
- Fitzgerald, 1998. Do enamel microstructure have regular time dependency? Conclusions from the literature and a large-scale study. *J. Hum. Evol.*, 35: 371-386.
- Fox, D.L. and Fisher, D.C., 2001. Stable Isotope Ecology of a Late Miocene Population of *Gomphotherium productus* (Mammalia, Proboscidea) from Port of Entry Pit, Oklahoma, USA. *Palaios*, 16: 279-293.
- Gadbury, C., Todd, L., Jahren, A.H. and Amundson, R., 2000. Spatial and temporal variations in the isotopic composition of bison tooth enamel from the early Holocene Hudson-meng Bone Bed, Nebraska. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 157: 79-93.
- Gustavson, G. and Gustavson, A.-G., 1967. Microanatomy and Histochemistry of enamel. In: A.E.W. Miles (Editor), *Structural and chemical organisation of teeth*. Academic press, New York, pp. 75-134.
- Higgins, P. and MacFadden, B.J., 2004. "Amount Effect" recorded in oxygen isotopes of Late Glacial horse (*Equus*) and bison (*Bison*) teeth from the Sonoran and Chihuahuan

- deserts, southwestern United States. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 206: 337-353.
- Hillman-Smith, A.K.K., Owen-Smith, N., Anderson, J.L., Hall-Martin, A.J. and Selaladi, J.P., 1986. Age estimation of the White rhinoceros (*Ceratotherium simum*). *Journal of Zoology*, 210: 355-379.
- Hoppe, K.A., Amundson, R., M., V., McClaran, M.P. and Anderson, D.L., 2004a. Isotopic analysis of tooth enamel carbonate from modern North American feral horses: implications for paleoenvironmental reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 203: 299-311.
- Hoppe, K.A., Stover, S.M., Pascoe, J.R. and Amundson, R., 2004b. Tooth enamel biomineralization in extant horses: implications for isotopic microsampling. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 206(3-4): 355-365.
- Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A. and Longinelli, A., 1996. Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite : a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate ? *Earth Planet. Sci. Lett.*, 142: 1-6.
- Iinuma, Y.M., Tanaka, S., Kawasaki, K., Kuwajima, T., Nomura, H., Suzuki, M. and Ohtaishi, N., 2004. Dental Incremental Lines in Sika Deer (*Cervus nippon*); Polarized Light and Fluorescence Microscopy of Ground Sections. *Journal of Veterinary Medical Science*, 66(6): 665-669.
- Kelley, J. and Smith, T.M., 2003. Age at first molar emergence in early Miocene *Afropithecus turkanensis* and life-history evolution in the Hominoidea. *J. Hum. Evol.*, 44: 307-329.
- Koenigswald, W.v., 1997. Brief survey of enamel diversity at the schmelzmuster level in Cenozoic placental mammals. In: W.v. Koenigswald and P.M. Sander (Editors), *Tooth enamel microstructure*. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 137-161.

- Longinelli, A., 1984. Oxygen isotopes in mammal bone phosphate : a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research ? *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48: 385-390.
- Macho, G.A., Leakey, M.G., Williamson, D.K. and Jiang, Y., 2003. Paleoenvironmental reconstruction: evidence for seasonality at Allia Bay, Kenya, at 3.9 million years. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 199: 17-30.
- Moss-Salentijn, L., Moss, M.L. and Sheng-Tien Yuan, M., 1997. The ontogeny of mammalian enamel. In: W.v. Koenigswald and P.M. Sander (Editors), *Tooth enamel microstructure*. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 5-30.
- Owen-Smith, N., 1995. Rhinoceroses. In: D. Macdonald (Editor), *The Encyclopedia of Mammals*. Andromeda Oxford Ltd, Oxford, pp. 490-497.
- Passey, B.H. and Cerling, T.E., 2002. Tooth enamel mineralization in ungulates: Implications for recovering a primary isotopic time-series. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66(18): 3225-3234.
- Ramirez-Rozzi, F.V., 1993. Microstructure et développement de l'émail dentaire du néandertalien de Zafarraya, Espagne. Temps de formation et hypocalcification de l'émail dentaire. *C. R. Acad. Sci. Paris série II*, 316: 1635-1642.
- Ramirez-Rozzi, F.V., 1998. Enamel structure and development and its application in hominid evolution and taxonomy. *J. Hum. Evol.*, 35: 327-330.
- Reid, D.J., Beynon, A.D. and Ramirez-rozzi, F.V., 1998a. Histological reconstruction of dental development in four individuals from a medieval site in Picardie, France. *J. Hum. Evol.*, 35: 463-477.
- Reid, D.J., Schwartz, G.T., Dean, C. and Chandrasekera, M.S., 1998b. A histological reconstruction of dental development in the common chimpanzee, *Pan troglodytes*. *J. Hum. Evol.*, 35: 427-448.

- Reith, E.J. and Butcher, E.O., 1967. Microanatomy and histochemistry of amelogenesis. In: A.E. Miles (Editor), Structural and chemical organization of teeth. Academic Press, New York, pp. 371-397.
- Rensberger, J.M. and Koenigswald, W.v., 1980. Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. *Paleobiology*, 6(4): 477-495.
- Risnes, S., 1990. Structural Characteristics of Staircase-Type Retzius Lines in Human Dental Enamel Analyzed by Scanning Electron Microscopy. *The Anatomical Record*, 226: 135-146.
- Risnes, S., 1998. Growth tracks in dental enamel. *J. Hum. Evol.*, 35: 331-350.
- Rollion-Bard, C., Blamart, D., Cuif, J.P. and Juillet-Leclerc, A., 2003. Microanalysis of C and O isotopes of azooxanthellate and zooxanthellate corals by ion microprobe. *CORAL REEFS*, 22((4)): 405-415.
- Sakae, T., Suzuki, K. and Kozawa, Y., 1997. A short review of studies on chemical and physical properties of enamel crystallites. In: W.v. Koenigswald and P.M. Sander (Editors), *Tooth enamel microstructure*. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 31-39.
- Salvo, L., Cloetens, P., Maire, E., Zabler, S., Blandin, J.J., Buffière, J.Y., Ludwig, W., Boller, E., Bellet, D. and Josserond, C., 2003. X-ray micro-tomography an attractive characterisation technique in materials science. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*, 200: 273-286.
- Schwartz, G.T., Liu, W. and Zheng, L., 2003. Preliminary investigation of dental microstructure in the Yuanmou hominoid (*Lufengpithecus hudiensis*), Yunnan Province, China. *J. Hum. Evol.*, 44: 189-202.
- Schwartz, G.T., Reid, D.J. and Dean, C., 2001. Developmental Aspects of Sexual Dimorphism in Hominoid Canines. *Int. J. Primatol.*, 22(5): 837-860.

- Sharp, Z.D. and Cerling, T.E., 1996. A laser GC-IRMS technique for in situ stable isotope analyses of carbonates and phosphates. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60(15): 2909-2916.
- Shellis, R.P., 1998. Utilisation of periodic markings in enamel to obtain information on tooth growth. *J. Hum. Evol.*, 35: 387-400.
- Smith, T.M., Martin, L.B. and Leakey, M.G., 2003. Enamel thickness, microstructure and development in *Afropithecus turkanensis*. *J. Hum. Evol.*, 44: 283-306.
- Smith, T.M., Martin, L.B., Reid, D.J., de Bonis, L. and Koufos, G.D., 2004. An examination of dental development in *Graecopithecus freybergi* (= *Ouranopithecus macedoniensis*). *J. Hum. Evol.*, 46(5): 551-577.
- Suga, S., 1983. Comparative Histology of the Progressive Mineralization Pattern of Developing Enamel. In: S. Suga (Editor), *Mechanisms of Tooth Enamel Formation*. Quintessence Publishing, Tokyo, pp. 167-203.
- Tafforeau, P., 2004. Aspects phylogénétiques et fonctionnels de la microstructure de l'émail dentaire et de la structure tridimensionnelle des molaires chez les primates fossiles et actuels : apports de la microtomographie à rayonnement X synchrotron. Ph.D. Thesis, Université de Montpellier II, Montpellier, 294 pp.
- Zazzo, A., Mariotti, A., Lécuyer, C. and Heintz, E., 2002. Intra-tooth isotope variations in late Miocene bovid enamel from Afghanistan: paleobiological, taphonomic, and climatic implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 186: 145-161.

Partie III : Etude non-destructive de la
structure tridimensionnelle des dents de
primates fossiles et actuels

Introduction

Comme nous avons pu le voir dans la première partie, l'étude de la microstructure de l'émail des primates présente deux difficultés majeures.

Tout d'abord, il est très difficile d'obtenir des données de façon non destructive ; or la validité de ce type d'études repose avant tout sur un large échantillonnage taxonomique impossible à obtenir s'il faut couper les dents. Bien que la microtomographie à très haute résolution par contraste de phase puisse fournir dans certains cas des données de bonne qualité, la généralisation de cette technique semble problématique. En effet, la qualité des résultats obtenus dépend très fortement de la diagenèse subie par les fossiles, et il n'est pas toujours aisé d'accéder à des synchrotrons de troisième génération permettant d'utiliser cette technique.

Ensuite, il ressort de cette étude et de la littérature que la microstructure de l'émail des primates est très fortement homoplasique (Maas et Dumont, 1999), et ce, même si on considère que certains résultats concernant la distribution des bandes de Hunter-Schreger chez les différents groupes de primates reflèteraient des informations phylogénétiques, plutôt que des adaptations fonctionnelles. L'étude de la microstructure de l'émail paraît à l'heure actuelle insuffisante pour obtenir des résultats phylogénétiques importants.

J'ai donc été amené à rechercher de nouveaux types de caractères dentaires qui puissent être complémentaires des caractères morphologiques habituels. Etant donné les développements récents des techniques de microtomographie (μ CT) (Davis et Wong, 1996) et tout particulièrement de la microtomographie par rayonnement X synchrotron, je me suis intéressé à la structure tridimensionnelle (3D) des dents de primates, principalement des molaires. Une série de collaborations m'a permis de tester les possibilités de la μ CT sur des appareils de laboratoires. Suite aux résultats obtenus durant ces tests, j'ai soumis un projet scientifique à l'ESRF (European Synchrotron Radiation Facility) qui a été accepté. Dans le cadre de ce projet original, puis de cinq autres, j'ai pu effectuer treize séries d'expériences à l'ESRF. Ceci m'a permis de constituer une base de données dentaires sur les primates comprenant 511 échantillons : 322 provenant de 21 espèces actuelles et 189 échantillons provenant d'au moins 23 espèces fossiles (certaines étant indéterminées). Les différents projets scientifiques soumis à l'ESRF sont présentés dans l'annexe 3.

Cette approche quantitative de la structure 3D des molaires de primates a constitué la plus grande partie de ce travail de thèse. Toutefois, étant donné le temps nécessaire à l'acquisition, au pré-traitement des données et à la mise au point des techniques de standardisation des mesures, l'analyse systématique de la base de données constituée n'a pas pu être réalisée de façon exhaustive. Elle reste à un niveau d'approche expérimentale ayant été testée sur un petit nombre d'échantillons. Il n'est pas possible en l'état actuel des choses de savoir si ce type d'études permettra d'apporter de nouvelles clés à la compréhension de la phylogénie des primates, bien que certains résultats préliminaires soient encourageants. La généralisation à l'ensemble de la base de données des techniques de mesures développées et leur analyse constitue donc l'une des principales perspectives de cette thèse.

I) Comparaisons de mesures sur des dents virtuelles et réelles, validation des données microtomographiques

Avant de se lancer dans une étude quantitative de grande envergure sur des données microtomographiques, il était nécessaire d'estimer la précision de ce type de mesures. En effet, de précédentes études menées sur des dents d'Hominidés actuels et fossiles avec des tomodesitomètres médicaux ont montré que les marges d'erreurs sont tellement élevées qu'il est difficile voire même impossible de réaliser des études quantitatives avec ce matériel (Conroy, 1991; Conroy *et al.*, 1995; Grine, 1991; Macho et Thackeray, 1992; Schwartz *et al.*, 1998; Spoor *et al.*, 1993). Shellis *et al.* (1998) font référence à la μ CT pour obtenir des données avec une bonne précision de façon non-destructive. Toutefois, il est intéressant de quantifier la précision de ces mesures pour des mesures dentaires, comme cela a déjà été fait sur des os (Nuzzo *et al.*, 2002).

J'ai pu réaliser une série de mesures sur des dents humaines qui ont été coupées réellement après l'avoir été virtuellement par μ CT (figure III-1) sur la beamline ID19. La comparaison de ces mesures permet d'estimer la fiabilité de la μ CT pour des études dentaires quantitatives. Bien que je ne les présente pas ici pour des raisons de place, Les résultats obtenus montrent clairement que les mesures réalisées sur des données microtomographiques sont fiables, et tout à fait comparables à celles réalisées sur des coupes réelles.

Ceci est vrai si on affine un peu les techniques habituelles. En effet, l'utilisation seule de la technique du Half Maximum Height (Grine, 1991; Shimizu, 2002), qui sera décrite un peu plus loin, ne fournit pas des résultats satisfaisants. Ceci est dû au fait que cette méthode a tendance à faire disparaître les zones les plus fines de l'émail et de la dentine, comme les collets ou les pointes des cornes de dentine.

En combinant les résultats obtenus par Half Maximum Height avec un traçage manuel du collet et des pointes de dentine, il est possible de réaliser des études quantitatives précises sur des coupes virtuelles de façon totalement non destructive.

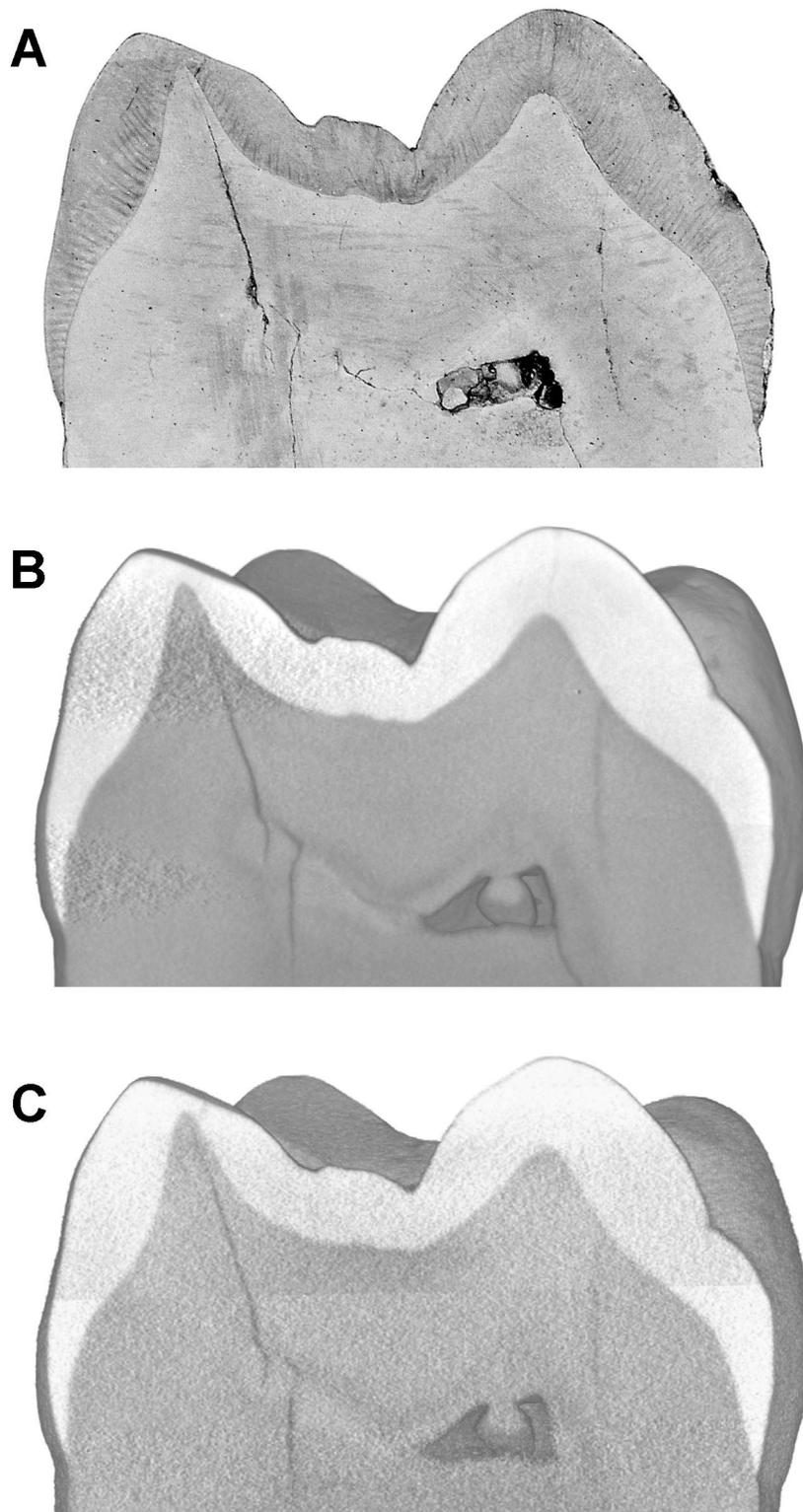


Figure III-1 : Comparaison entre une coupe réelle dans une molaire humaine (A) avec la même coupe obtenue par microtomographie, avant la section physique de la dent (B), et après la section physique (C). Le fait de reconstituer en 3D la dent après la coupe physique permet de transférer le plan de coupe réel à la dent virtuelle de départ avec une grande précision. Les données microtomographiques utilisées ont une résolution de $30,3\mu\text{m}$. On peut voir que la coupe réelle et les deux coupes microtomographiques (coupe virtuelle B et coupe « réelle virtuelle » C) sont tout à fait semblables. Une étude quantitative de la coupe virtuelle B donne des résultats comparables et aussi précis que ceux obtenus sur la coupe réelle A.

II) Approche tridimensionnelle quantitative des dents de primates actuels et fossiles

1) Traitement tridimensionnel global des dents

a) Séparation émail/dentine

Le premier type d'approches 3D possible sur les dents est une approche globale de leur structure. Pour simplifier, une dent peut être considérée comme un volume de dentine recouvert d'une couche d'émail. A partir de données microtomographiques de résolution suffisante, ces deux tissus peuvent être séparés virtuellement.

Généralement, sur des dents actuelles, une extraction directe de l'émail par réglage global des niveaux de gris (seuillage (Zollikofer *et al.*, 1998)) permet d'obtenir des résultats qualitatifs acceptables, mais pas les positions exactes des interfaces entre les différents tissus. En effet, les interfaces entre des zones de densité différente ne sont pas suffisamment précises, sauf si on travaille avec une très haute résolution. Elles se présentent comme des zones de transition floues (fig. III-2a), sans commune mesure toutefois avec l'imprécision des données obtenues avec un tomodynamomètre médical. Pour les séparer, il faut donc appliquer la méthode du Half Maximum Height (HMH) qui a déjà été utilisée dans de précédentes études (Grine, 1991; Shimizu, 2002). Ce faisant, on considère que la limite réelle entre deux zones de densité différente se situe à la moyenne entre les niveaux de gris respectifs de ces deux tissus. Les limites émail/air, dentine/air et émail/dentine ne sont donc pas les mêmes. Un seuillage simple augmente artificiellement l'épaisseur de l'émail, et place de la dentine qui n'existe pas autour de ce dernier. Shimizu (2002) a proposé une technique qui permet de reconnaître ces zones de fausse dentine et ainsi de déterminer les limites réelles des différents tissus. Toutefois, la plupart du temps, cette technique ne permet pas de bien reconnaître le collet les pointes des cornes de dentine et les angles sur les bords des fractures. Elle reste cependant la plus juste pour des mesures linéaires d'épaisseur de l'émail sur des coupes ou pour séparer rapidement émail et dentine en 3D. De plus, j'ai pu développer un système afin de récupérer le collet sur des coupes verticales, ce qui permet de minimiser l'un des inconvénients majeurs de cette technique.

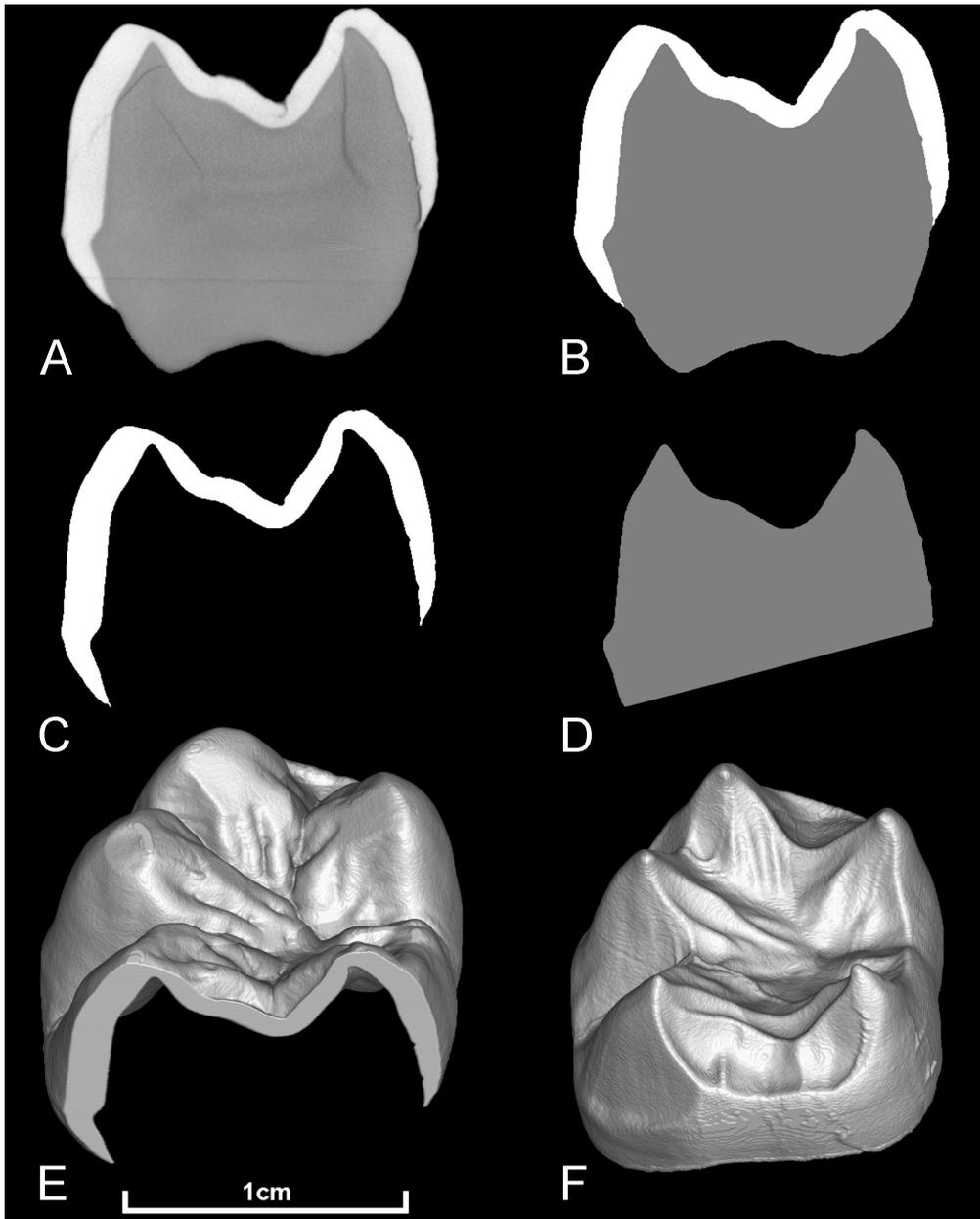


Figure III-2 : Séparation virtuelle de l'émail et de la dentine d'une M₂d de *Gorilla gorilla* par la technique du Half Maximum Height (HMH). A : coupe verticale normalisée passant par les pointes des cornes de dentine des cuspidés mésiales. B : codage HMH de cette coupe verticale. C : extraction de l'émail de cette coupe. D : extraction de la dentine comprise dans la cupule d'émail, délimitée à sa base par la ligne bi-cervicale. E : vue 3D de la cupule d'émail séparée virtuellement de la dentine. F : vue 3D de la dentine et de la pulpe comprises dans la cupule d'émail.

La plupart du temps, la technique du HMH fournit de très bons résultats, particulièrement si la résolution est relativement élevée (fig. III-2b). Cependant, pour les échantillons qui présentent beaucoup de fractures, qui ont des zones partiellement déminéralisées, ou qui ont été scannés avec une énergie trop faible, cette méthode fournit des résultats inutilisables car les niveaux de gris de l'émail et de la dentine sont trop proches sur certaines zones. Dans ce cas, la technique la plus efficace pour extraire totalement l'émail

consiste à effectuer une segmentation (Zollikofer *et al.*, 1998) en utilisant un système de croissance de région par sélection de voxels (pixel cubique dans des données en 3D) contigus suivant un seuil de tolérance sur les niveaux de gris (avec l'outil baguette magique 3D de VGStudio Max). Ceci permet de sélectionner tous les voxels en contact avec celui initialement pointé entrant dans une certaine plage de niveaux de gris. En réalisant cette opération plusieurs fois de suite avec différents paramètres en fonction des zones que l'on veut extraire, puis en ajoutant ces différentes sélections, on arrive à extraire entièrement l'émail sans perdre les zones les plus abîmées.

Le but de cette séparation émail/dentine est d'arriver à obtenir une couronne dentaire virtuelle composée de deux volumes distincts. Si on ne s'intéresse pas aux racines et à la cavité pulpaire (ce qui est le cas ici), le plus efficace est de transformer l'émail extrait en un volume binaire (c'est-à-dire codé en noir et blanc) par un seuillage des coupes (fig. III-2c). Ensuite, on remplit la cupule d'émail avec de la dentine en traçant une ligne droite reliant les deux extrémités du collet sur chaque coupe (ligne bi-cervicale), puis en remplissant la surface délimitée par l'émail et par ce trait avec une couleur différente de celle de l'émail (fig. III-2d). En pratique, l'orientation des coupes utilisées pour le remplissage de la cupule d'émail par la dentine influe assez peu sur le volume de la dentine obtenu (moins de 2 %), à partir du moment où les coupes sont grossièrement verticales. En réalisant cette opération pour toutes les coupes du volume (elle peut être en très grande partie automatisée), on obtient une dent codée en deux couleurs correspondant à la cupule d'émail et à son remplissage par de la dentine virtuelle. A partir de ce volume, il est très simple de séparer émail et dentine pour obtenir deux volumes virtuels distincts (fig. III-2e et f).

Cette technique est relativement aisée à mettre en œuvre pour des dents actuelles car l'émail et la dentine ont des densités très différentes. En revanche, c'est beaucoup plus compliqué pour les fossiles, car dans la plupart des cas, les différences de niveaux de gris entre ces deux tissus sont trop faibles voire même inexistantes, ce qui rend impossible toute séparation directe de l'émail et de la dentine. Dans ce cas, la seule façon de séparer ces deux tissus est de tracer directement à la main les limites sur chaque coupe. Malheureusement, cette opération prend énormément de temps. Nous reviendrons sur ce point un peu plus loin.

b) Morphologie de la jonction émail-dentine

Le premier type d'études rendu possible par cette séparation virtuelle de l'émail et de la dentine est l'observation morphologique de la jonction émail-dentine (Kono *et al.*, 2002 ;

Smith *et al.*, 1997). En effet, en fonction des taxons, elle peut avoir des aspects très différents. La figure (fig. III-3) montre la forme de la jonction émail-dentine sur des M₂ de différents Hominoïdes actuels. Ces observations qualitatives permettent d'obtenir des informations de morphologie dentaire indépendantes de l'émail et pourraient donc fournir de nouveaux caractères dentaires utilisables pour des études cladistiques.

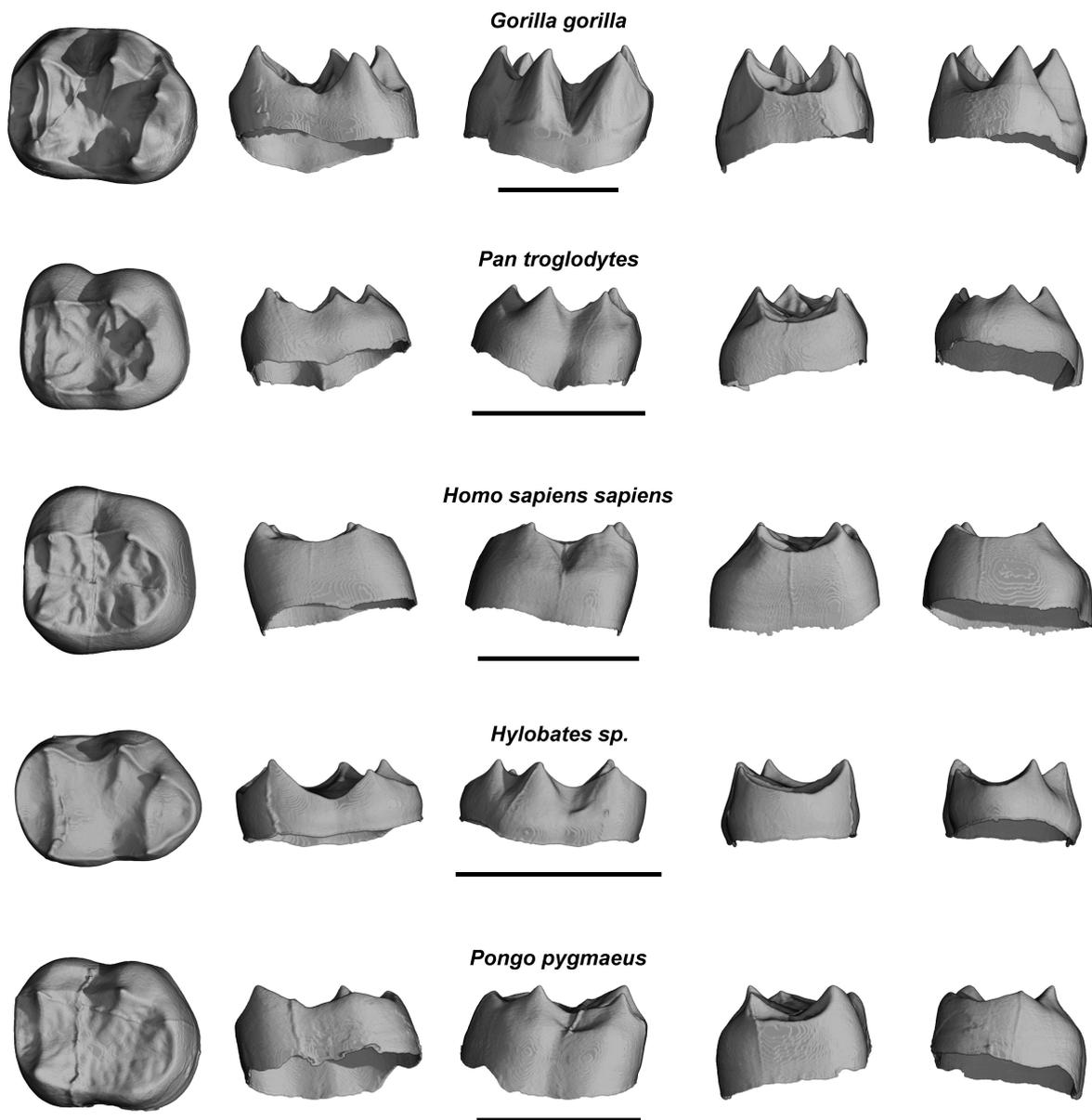


Figure III-3 : Aspect de la jonction émail-dentine sur des M₂d de cinq Hominoïdes actuels. On peut voir que la morphologie de la jonction émail-dentine n'est pas un reflet direct de la morphologie externe de l'émail. Chaque dent est présentée dans l'ordre par ses faces occlusale, linguale, jugale, mésiale et distale. Les barres d'échelle représentent 1cm.

c) Mesure de l'épaisseur relative de l'émail

L'épaisseur de l'émail des molaires est souvent considérée comme un caractère important chez les primates (Kay, 1981), en particulier chez les Hominoïdes. Elle est donc très souvent précisée lors de la description de nouveaux fossiles (Chaimanee *et al.*, 2003; Chaimanee *et al.*, 2004; Conroy, 1991; Conroy *et al.*, 1995; Dean et Schrenk, 2003; Kay *et al.*, 2004; Macho et Thackeray, 1992; Martin *et al.*, 2003; Schwartz *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2003b). Toutefois, dans la plupart des cas, il s'agit simplement d'une estimation subjective réalisée sur des dents cassées ou en fonction de l'aspect de l'usure des molaires en vue occlusale. Plusieurs auteurs ont essayé de standardiser les techniques de mesures afin de pouvoir obtenir des données quantitatives sur l'épaisseur de l'émail qui soient comparables d'un taxon à l'autre. Deux approches différentes ont été utilisées : le calcul d'index globaux de l'épaisseur de l'émail (Martin, 1985), et différents types de mesures linéaires standardisées (Beynon et Wood, 1986 ; Macho et Berner, 1993; Macho et Thackeray, 1992; Molnar et Gantt, 1977; Schwartz, 2000a; Schwartz, 2000b; Shimizu, 2002). Dans ces différentes approches, les mesures sont réalisées le plus souvent sur des coupes verticales passant par les pointes des cornes de dentine des cuspides mésiales, sur des molaires très peu ou idéalement non usées.

La mesure la plus utilisée est l'indice d'épaisseur relative de l'émail défini par Martin (1985). Il est calculé sur une coupe verticale passant par les pointes des cornes de dentine des cuspides mésiales. C'est un nombre sans dimension qui permet de comparer entre elles des dents de taille différente. Il est calculé avec la formule suivante :

$$\text{épaisseur relative de l'émail} = (c/e \times 100) / vb$$

où c est la surface de l'émail sur la coupe, e la longueur de la jonction émail-dentine et b la surface de la dentine plus la surface de la cavité pulpaire comprise dans la cupule d'émail (délimitée à sa base par la ligne bi-cervicale). Le terme vb sert à fournir une correction pour la taille de la dent qui soit indépendante du paramètre mesuré, c'est-à-dire de l'émail. D'autres facteurs, comme la distance bi-cervicale, ont également été utilisés par différents auteurs pour obtenir une correction de la taille des dents (voir Grine (2002) pour une revue de la littérature), mais celui défini par Martin reste le plus courant.

Bien que le calcul de l'indice de l'épaisseur relative de l'émail ait été utilisé de nombreuses fois, il présente deux inconvénients majeurs qui peuvent être résolus grâce à la μ CT.

Premièrement, jusqu'à très récemment, il était nécessaire de couper les dents pour pouvoir réaliser les mesures. En effet, les tomodesitomètres médicaux n'ont pas une résolution suffisante pour pouvoir obtenir des résultats utilisables. Comme nous l'avons vu précédemment, la μ CT permet dorénavant d'obtenir une résolution suffisante pour avoir des mesures très précises sur des coupes virtuelles (Chaimanee *et al.*, 2003) (voir annexe 4).

Le second inconvénient de cette technique est en partie lié au premier. En effet, quand on coupe une dent, il est souvent difficile de savoir exactement où se trouvent les pointes des cornes de dentine (particulièrement sur des dents à émail épais). La réalisation d'une coupe passant exactement par leurs deux sommets est donc très délicate. De plus, la définition de Martin précise que la coupe doit être une coupe verticale. Or, comment définir une coupe verticale ? Quels points de références utiliser ? Cette orientation du plan de coupe est donc extrêmement subjective. Or, la précision du plan de coupe utilisé peut influencer fortement les résultats obtenus (Smith *et al.*, 2004). La figure (fig. III-4) présente les variations des résultats obtenus pour une M₃d de *Pan troglodytes* en fonction de décalages du plan de coupe en distance et en orientation. On peut voir que les mesures sont particulièrement faussées en cas de décalage vers le côté mésial de la dent. On peut penser que les très fortes variabilités obtenues pour différentes études (Grine et Martin, 1988; Martin, 1985) pourraient être partiellement dues à cette subjectivité des plans de coupe.

La μ CT apporte également une solution à ce problème. Comme nous le verrons plus loin, elle permet de normaliser mathématiquement l'orientation d'une dent et donc de s'affranchir de la subjectivité quant à la verticalité du plan de coupe utilisé. Il devient alors possible de réaliser une coupe virtuelle verticale normalisée passant exactement par les deux pointes des cornes de dentine. Ceci permet donc d'éviter les défauts de mesure dus aux imperfections des plans de coupe utilisés.

Grâce à la μ CT, on peut en outre optimiser la technique de mesure de l'épaisseur relative de l'émail définie par Martin. Cet auteur considère que la meilleure façon de calculer l'épaisseur moyenne de l'émail sur une dent serait d'utiliser le volume total de l'émail dans le calcul d'un indice général volumique et non pas d'utiliser une coupe précise. Quand il a émis cette idée, aucune technique ne permettait d'obtenir des données 3D suffisamment précises pour la mettre en œuvre. A présent, la μ CT permet d'obtenir les données nécessaires pour le calcul de cet indice volumique.

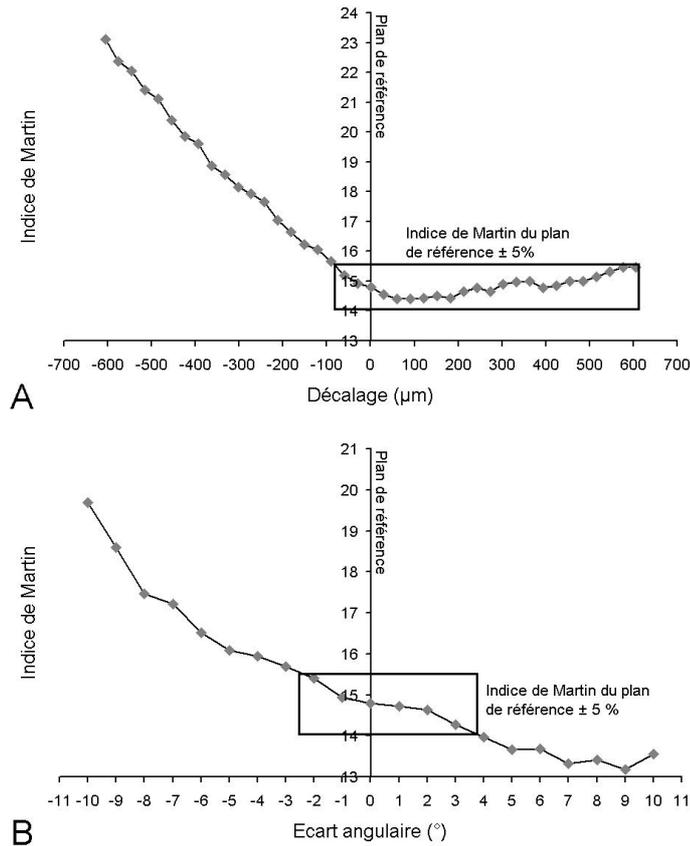


Figure III-4 : Variations de l'indice de Martin calculé sur une M_3d de *Pan troglodytes* en fonction du plan de coupe utilisé. A : déplacements antéro-postérieurs du plan de coupe parallèlement au plan de référence. B : variations de l'angle de coupe par rapport au plan de référence, chaque coupe passant par les deux points des cornes de dentine des cuspidés mésiales.

Pour le calculer, il faut préparer la dent en 3D par une extraction de l'émail afin d'obtenir au final une dent codée en deux couleurs, soit par la technique du HMH (Half Maximum Height), soit par segmentation 3D, comme nous l'avons vu précédemment. Il devient alors possible de mesurer le volume de l'émail, le volume de la dentine plus celui de la pulpe compris dans la cupule d'émail, et la surface de la jonction émail dentine. Avec ces valeurs, on peut calculer un équivalent de l'indice de Martin sur la totalité de la dent, en augmentant d'une dimension les différents termes de la formule de Martin :

$$\text{Épaisseur relative totale de l'émail} = (V_{\text{émail}} / S_{\text{JED}} \times 100) / {}^3v V_{\text{dentine}}$$

où $V_{\text{émail}}$ est le volume de l'émail, S_{JED} est la surface de la jonction émail-dentine et V_{dentine} est le volume de la dentine plus celui de la pulpe compris dans la cupule d'émail.

Cet indice donne globalement des résultats du même ordre que celui calculé sur une seule coupe (fig. III-5), mais il permet de prendre en compte la totalité de la dent au lieu de se restreindre à une seule coupe. Il exprime donc plus justement l'épaisseur relative de l'émail d'une dent.

Pour que le calcul de cet indice volumique soit juste, les dents ne doivent pas être usées du tout et le collet ne doit pas être abîmé. En effet, si, avec la méthode classique de Martin, il est possible de retracer la partie usée de l'émail, cette opération est beaucoup plus délicate à réaliser en 3D. De même, les données doivent avoir une résolution suffisante, sinon on risque de perdre les parties les plus fines (comme le collet), ce qui a tendance à augmenter artificiellement le résultat.

La technique développée par Martin avait pour but de fournir une approximation de ce calcul en 3D par une mesure sur une seule coupe. Nous verrons plus loin qu'il est possible de calculer un autre indice proche de celui de Martin mais à partir de quatre coupes normalisées. Cet indice fournit des résultats plus proches de ceux obtenus par la mesure en 3D, sans pour autant présenter les désavantages de cette méthode globale.

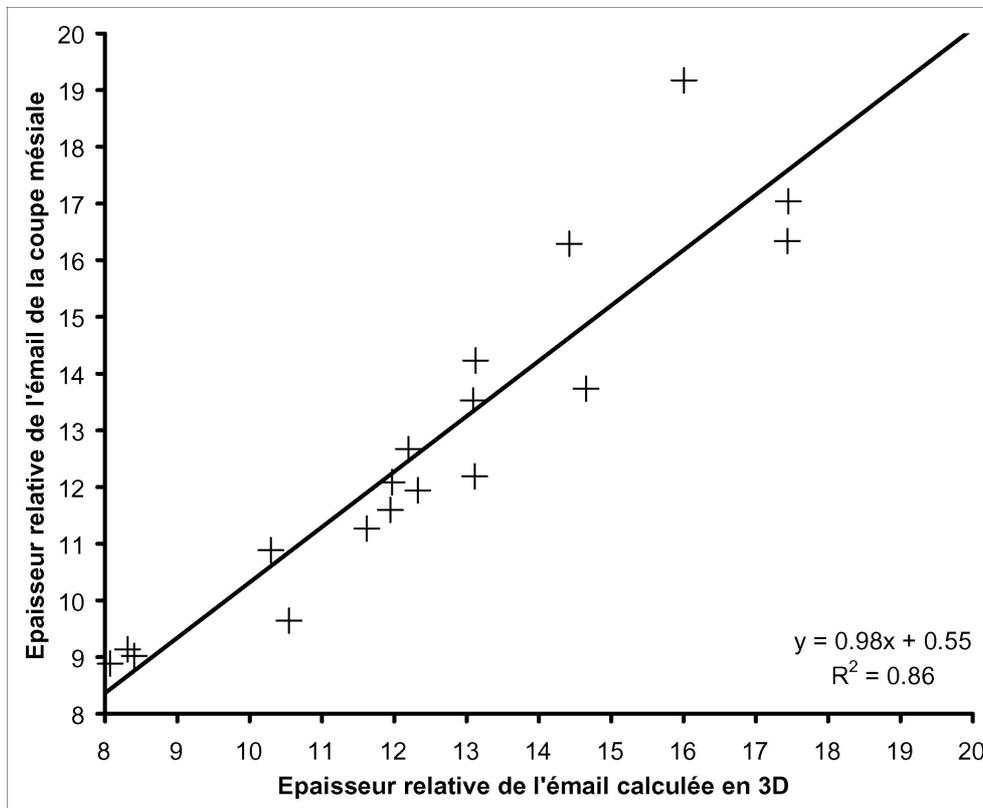


Figure III-5 : Comparaison des résultats obtenus pour l'épaisseur relative de l'émail sur des molaires d'Hominoïdes actuels en utilisant la technique de Martin sur une coupe verticale à travers les cuspidés mésiales et le calcul en trois dimensions prenant en compte la totalité de la couronne.

La méthode 3D que nous venons d'aborder permet d'obtenir de façon reproductible et non destructive un indice global de l'épaisseur relative de l'émail sur les molaires de primates. En revanche, elle ne fournit absolument aucune information concernant la distribution de l'émail sur la couronne.

d) Distribution de l'épaisseur de l'émail sur la couronne

De précédents travaux réalisés sur des coupes verticales dans des molaires d'Hominoïdes et d'Hominidés ont montré que l'étude de la distribution de l'émail en plus du calcul d'une valeur globale de son épaisseur pourrait apporter des informations intéressantes sur un plan phylogénétique mais aussi fonctionnel (Grine et Martin, 1988; Kono *et al.*, 2002 ; Macho et Berner, 1993; Macho et Thackeray, 1992; Molnar et Gantt, 1977 ; Schwartz, 2000b). Récemment, une approche 3D de cette distribution a été effectuée sur des dents humaines (Kono *et al.*, 2002). Ces auteurs ont réalisé des cartes codées en couleurs de la distribution de l'émail sur des premières molaires supérieures et inférieures humaines. Pour cela, ils ont utilisé un système de scanner laser permettant de digitaliser en 3D la morphologie externe d'une dent ; ensuite, ils ont dissout l'émail avec de l'acide formique, puis ils ont digitalisé la dentine mise à nu. Par combinaison de ces deux jeux de données, ils ont pu obtenir la cupule d'émail en 3D. Leurs résultats sont très intéressants, mais leur technique est totalement destructive et ne peut pas être appliquée sur des dents fossiles qui seraient entièrement dissoutes lors de l'attaque acide.

La μ CT permet à présent d'obtenir le même type de résultats de façon non destructive. Après segmentation de l'émail, il est possible de réaliser des cartes codées en couleurs de la distribution de l'épaisseur de l'émail pour les dents de primates actuels et fossiles. Pour réaliser ce codage en couleur de l'épaisseur de l'émail, j'ai utilisé l'outil Wall thickness analysis du logiciel VGstudioMax 1.2. Cet outil permet de détecter en trois dimensions les épaisseurs minimales d'une structures et de les coder en couleur. Pour faciliter l'utilisation de cet outil, j'ai travaillé sur des volumes binaires représentant l'émail après un lissage, afin d'éliminer les plus petites structures. Ensuite, j'ai défini les bornes inférieures et supérieures d'épaisseurs à détecter afin d'exclure de l'analyse les structures fines, comme des replis d'émail et d'optimiser l'échelle des couleurs pour chaque dent. Cette technique fourni donc des résultats différents de ceux obtenus par (Kono *et al.*, 2002) car à aucun moment il n'y a de réelle distinction entre la surface externe de l'émail et la jonction émail-dentine. Rien n'empêche a priori de coder des épaisseurs définies par deux surfaces externes de l'émail. Cette approche est donc moins rigoureuse. Toutefois, en choisissant correctement les paramètres de détection, on obtient des résultats très proches de ceux publiés par Kono *et al.*. La figure III-6 présente des exemples de ces cartes chez cinq Hominoïdes actuels. La figure III-7 montre les effets de différentes variabilités (intra-spécifiques sur des dents homologues, intra-individuelles sur des dents symétriques, et celles liées aux conditions d'imagerie sur une même dent), sur des M₂ de gorilles.

On peut voir que la distribution de l'émail sur une dent n'est pas homogène. Kono *et al.* (2002) ont montré qu'elle serait liée aux contraintes masticatoires, mais aussi aux contraintes développementales, c'est-à-dire qu'elle pourrait apporter des informations phylogénétiques. Une étude systématique de ces cartes chez différentes espèces de primates pourrait aider à mieux comprendre le déterminisme de ces distributions et ainsi fournir de nouveaux caractères pour des analyses cladistiques. Toutefois, ce genre d'approches globales de la distribution de l'émail reste difficile à quantifier, il est beaucoup plus adapté à des études qualitatives.

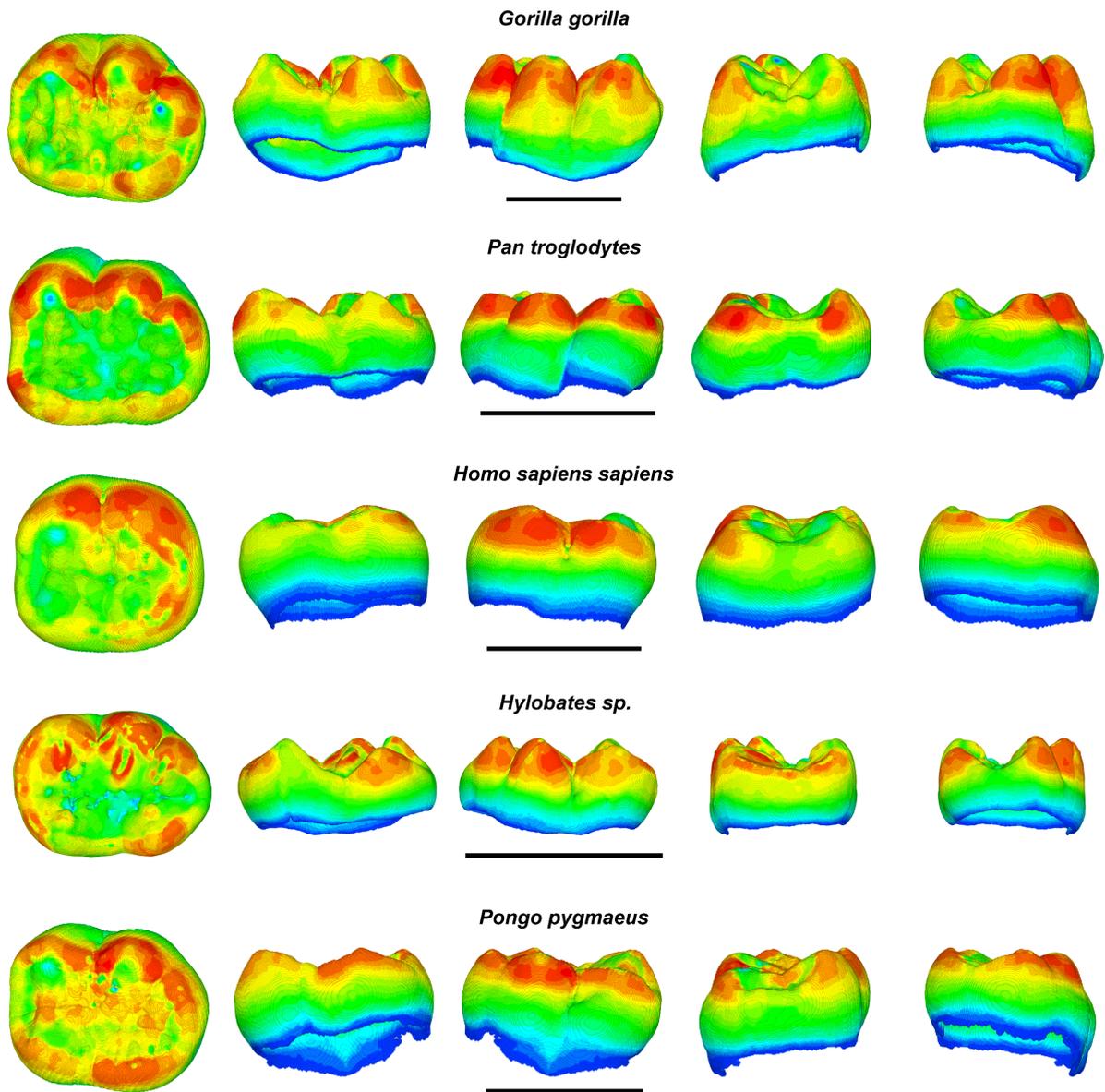


Figure III-6 : Cartes tridimensionnelles de l'épaisseur de l'émail sur des M₂d de cinq Hominoïdes actuels. Plus l'émail est rouge et plus il est épais. Le codage est relatif, c'est-à-dire que les parties rouges correspondent au maximum de l'épaisseur de l'émail de chaque dent et non pas à une valeur numérique de cette épaisseur. Chaque dent est présentée dans l'ordre par ses faces occlusale, linguale, jugale, mésiale et distale. Les barres d'échelle représentent 1cm.

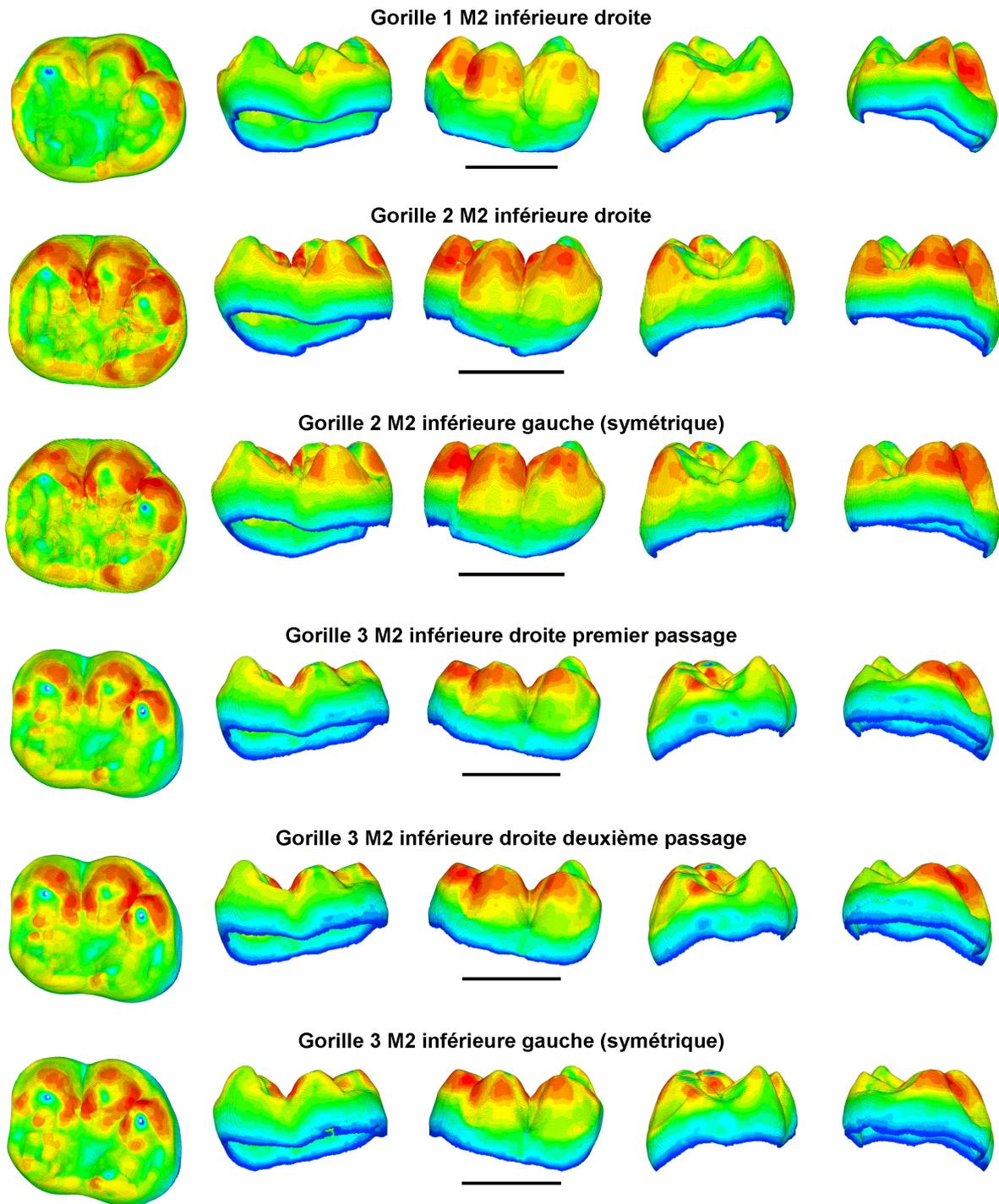


Figure III-7 : Cartes tridimensionnelles de l'épaisseur de l'émail sur des M_2 de *Gorilla gorilla* montrant plusieurs types de variabilités pouvant apparaître dans les résultats. Trois individus différents sont présentés afin de montrer la variabilité intra-spécifique. Pour deux de ces individus, les deux M_2 symétriques sont présentées afin d'illustrer la variabilité intra-individuelle. Enfin, la même dent (Gorille 3 M_2d) a été imagée deux fois (avec des paramètres d'énergie différents mais avec la même résolution) pour pouvoir estimer la variabilité induite par la méthode elle-même (incluant l'imagerie, la segmentation de l'émail par HMH et le codage en couleurs de l'épaisseur de l'émail). Les barres d'échelles représentent 1 cm.

2) Approche par mesure de coupes standardisées : normalisation de l'orientation dentaire

Les deux approches globales des dents que nous venons de voir peuvent apporter des informations très intéressantes ; cependant, elles présentent chacune des inconvénients. La mesure de l'épaisseur relative de l'émail en 3D ne fournit aucune donnée concernant la distribution de l'émail, et celles fournies par les cartes codées en couleurs de l'épaisseur de l'émail sont difficilement quantifiables. De plus, bien que ces deux approches soient relativement simples à appliquer à des dents actuelles, elles sont beaucoup plus délicates à utiliser avec des dents fossiles. En effet, il faut réaliser une segmentation de l'émail pour pouvoir le séparer virtuellement de la dentine. Comme nous l'avons vu précédemment, cette opération est relativement aisée avec des dents actuelles car l'émail et la dentine ont des densités bien différentes. En revanche, avec des dents fossiles, dans la plupart des cas, une segmentation automatique de l'émail est impossible. Il faut alors, pour pouvoir appliquer ces méthodes, séparer à la main sur chaque coupe l'émail et la dentine. Ce n'est pas toujours très difficile (cela dépend très fortement de la minéralisation du fossile), mais demande énormément de temps. Ce type d'approches globales est donc difficile à appliquer à grande échelle sur des fossiles, ce qui est pourtant nécessaire pour espérer obtenir des informations sur la phylogénie des primates.

Après m'être intéressé à ces approches globales, j'ai donc essayé de développer une méthode permettant d'étudier la distribution de l'émail sur une dent tout en n'ayant pas à réaliser de segmentation, afin qu'elle soit facilement transposable aux dents fossiles. Pour cela, j'ai orienté mon travail vers une approche à mi-chemin entre les techniques classiques ne s'intéressant qu'à une coupe particulière et celles s'intéressant à la totalité de la cupule d'émail.

Cette méthode consiste à découper virtuellement la molaire à étudier selon des plans standardisés calculés mathématiquement, ce qui permet de s'affranchir de toute subjectivité. Ces plans sont des coupes verticales passant par les pointes des cornes de dentine de chaque cuspidé, ou, dans certains cas, par le barycentre de deux pointes. Ces plans seront définis avec précision ultérieurement. Comme pour la méthode de Martin, on utilise des coupes verticales, il a donc fallu avant tout chose normaliser l'orientation de la dent de façon reproductible et applicable à tous les types de molaires. Pour simplifier les démarches, j'ai décidé de ne travailler que sur des dents droites pour les dents inférieures et gauches pour les dents

supérieures (afin d'obtenir une orientation comparable en vue occlusale pour toutes les dents). Pour les dents ne correspondant pas à cette norme, j'ai utilisé des symétriques. Afin de présenter plus clairement les différentes techniques qui suivent, je n'ai utilisé que des molaires de gorille dans la plupart des figures. Toutefois, ces méthodes peuvent être appliquées à toutes les molaires de primates.

Cette technique impose une normalisation de l'orientation des dents. Certains auteurs se sont déjà penchés sur ce problème. On peut distinguer deux approches en fonction des points de référence utilisés. La première consiste à normaliser l'orientation en utilisant des points sur le collet de la dent (Shimizu, 2002), la seconde utilise les sommets des cuspidés des dents (Suwa et Kono-Takeuchi, 1998). J'ai développé et modifié ces deux approches afin de définir laquelle est la plus adaptée pour étudier à grande échelle les molaires des primates.

a) Rejet de la normalisation de l'orientation par le plan cervical moyen

Dans son système d'orientation, Shimizu (2002) utilise trois points précis sur le collet pour définir le plan cervical de référence. Cette technique présente l'avantage d'être simple et très rapide ; toutefois, le choix de ces trois points semble en grande partie subjectif et dépend d'une pré-orientation de la dent. De plus, le collet ne représente pas un plan dans la plupart des cas, donc une approximation par trois points semble trop réductrice et éventuellement sujette à des variations aléatoires importantes qui réduisent considérablement l'intérêt de la normalisation d'orientation.

Partant de ce constat, j'ai essayé de développer un système d'orientation par un plan moyen qui soit moins subjectif et prenne mieux en compte l'ensemble du collet. Ce système reste malgré tout dépendant de la personne effectuant la normalisation, mais cette variabilité semble moins importante qu'avec la technique de Shimizu.

La première étape consiste à orienter grossièrement la dent en vue occlusale avec l'avant sur la gauche (fig. III-8a). Ensuite, on pivote la dent à 90° pour avoir le côté lingual face à soi. On trace alors une droite représentant la ligne moyenne du collet sur ce côté de la dent (fig. III-8b), puis on mesure son écart angulaire avec l'horizontale. On retourne alors la dent sur 180° de façon à obtenir le côté jugal face à soi et on trace une nouvelle ligne moyenne (fig. III-8c). On calcule ensuite la moyenne de ces deux angles et on applique cette correction angulaire à la dent. Le premier axe de la dent est à présent normalisé.

Pour orienter le second axe de la dent, on la fait pivoter de 90° de façon à avoir le côté mésial face à soi. On trace à nouveau la ligne moyenne (fig. III-8d), on mesure l'angle et on retourne la dent pour tracer la ligne moyenne sur la face distale (fig. III-8e). On calcule la moyenne des deux angles et on applique la deuxième correction angulaire. L'orientation de la dent est à présent normalisée par le plan cervical moyen (fig. III-8f).

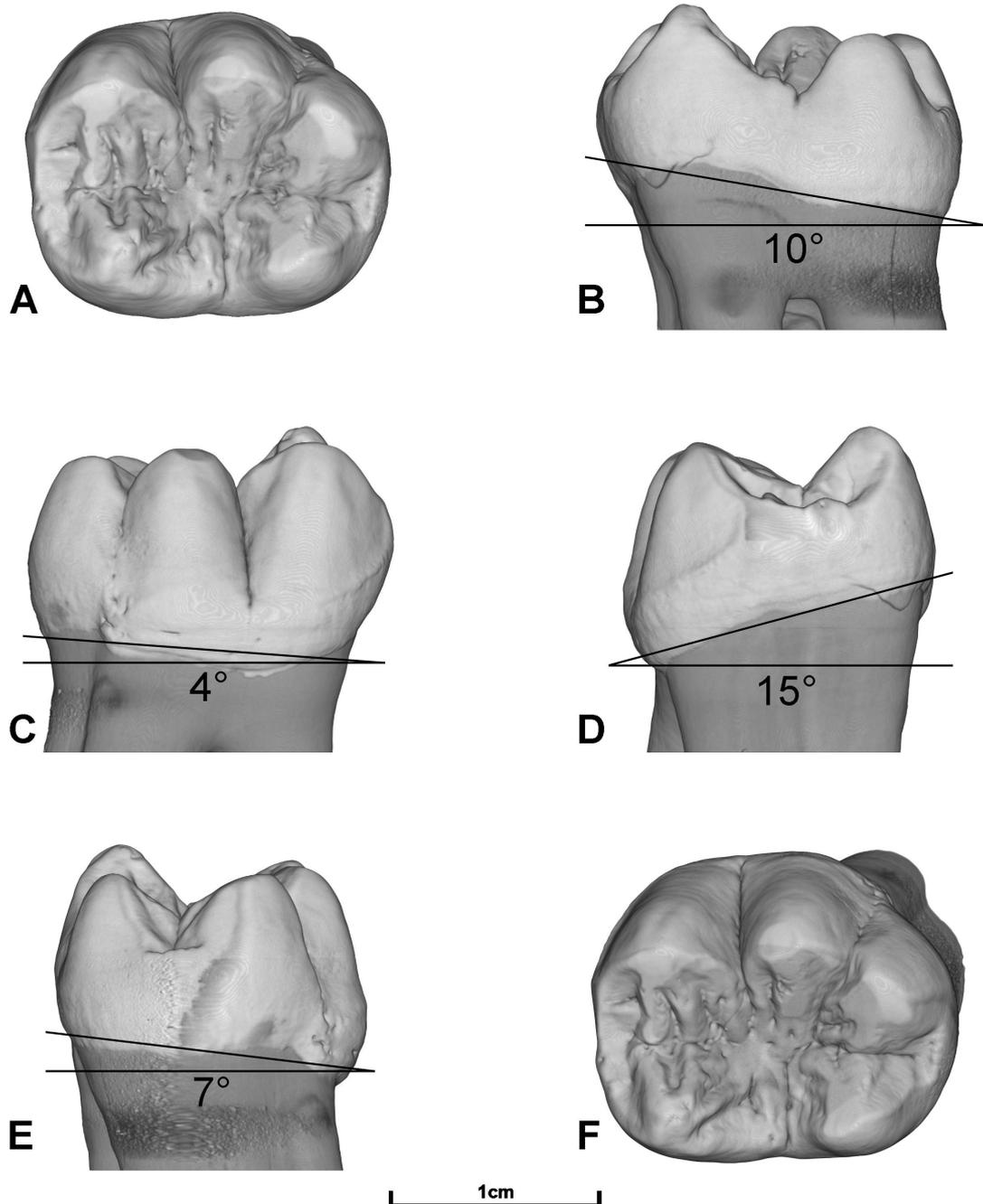


Figure III-8 : Normalisation d'une M_2g (symétrique) de *Gorilla gorilla* par le plan cervical moyen. A : vue occlusale de départ, non normalisée. B : vue linguale. C : vue jugale. D : vue mésiale. E : vue distale. F : vue occlusale après normalisation de l'orientation. Les angles matérialisés sur les images B à E représentent pour chaque face de la dent l'écart entre la ligne cervicale moyenne et l'horizontale.

Cette technique est rapide à mettre en œuvre et relativement reproductible. Toutefois, le collet étant très variable d'un individu à l'autre, voire pour un même individu, les orientations obtenues pour des dents qui se ressemblent énormément peuvent parfois être très différentes (fig. III-9). De plus, le collet étant l'une des parties les plus fragiles sur une dent, il est souvent abîmé sur les fossiles, ce qui rend délicate leur orientation par cette technique.

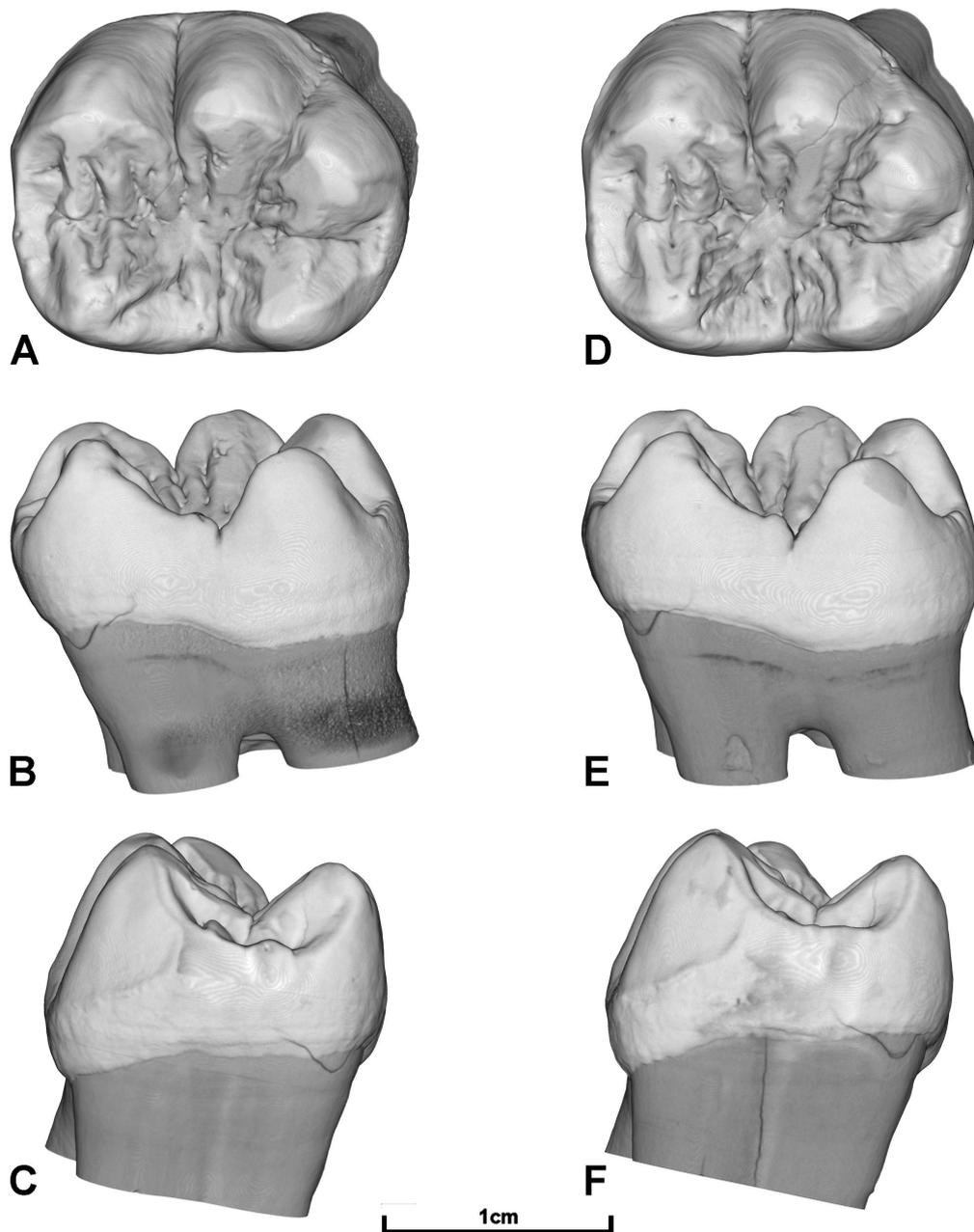


Figure III-9 : Résultats chez un seul individu de *Gorilla gorilla* de l'orientation par le plan cervical moyen des deux M₂. La M₂ gauche a été symétrisée pour faciliter la comparaison avec la M₂ droite. A à C : M₂g symétrisée. D à F : M₂d. A et D : vues occlusales. B et E : vues linguales. C et F : vues mésiales. On remarque que pour des dents très semblables, le collet peut présenter une forte variabilité qui influe sur le résultat de la normalisation.

b) Normalisation retenue : plan moyen des pointes des cornes de dentine

L'orientation par le plan cervical moyen ne permettant pas de réaliser des comparaisons de bonne qualité entre différentes dents, j'ai développé une autre technique dérivée de celle utilisée par Suwa *et al.* (Kono *et al.*, 2002; Suwa et Kono-Takeuchi, 1998). Ces auteurs normalisent l'orientation des molaires de façon à ce que la surface du bassin occlusal soit maximisée en projection sur un plan horizontal. Leur technique utilise donc la topologie de l'émail sur sa face occlusale. Cette méthode semble fournir de bons résultats, mais elle présente certains inconvénients. Tout d'abord, les points de repère sont choisis sur l'émail. Ils ne sont donc pas indépendants du caractère que l'on veut étudier. De plus, sur des dents dont les cuspides sont très arrondies (comme des dents humaines), il est difficile de savoir où se trouvent précisément leurs sommets. Enfin, si la dent est légèrement usée, les résultats peuvent varier considérablement.

Pour éviter ces différents problèmes, j'ai développé une méthode dérivée de celle-ci mais qui utilise les pointes des cornes de dentine comme points de référence. Ceci permet de normaliser l'orientation d'une molaire indépendamment de l'émail. De plus, comme les cornes de dentine sont généralement très pointues et aisément repérables sur des données microtomographiques (même sur la plupart des dents fossiles), il est aisé de positionner précisément les points de référence. Enfin, la dentine étant protégée par l'émail, il est possible d'orienter une dent même si elle a subi une usure moyenne. Pour les dents plus fortement usées, dans la plupart des cas, on arrive à positionner correctement les pointes hypothétiques des cornes de dentine.

Le principe de cette méthode repose sur la maximisation en projection horizontale de la somme des distances de chaque pointe des cornes de dentine à leur centre de gravité, ou barycentre (calculé comme la moyenne des coordonnées des pointes de dentine sur chaque projection).

Cette méthode peut s'appliquer à toutes les dents molariformes ayant quatre cuspides ou plus (pour les dents à trois cuspides, l'orientation se fait directement en calculant le plan qui passe par les trois pointes des cornes de dentine).

La première étape consiste à relever précisément les coordonnées des pointes des cornes de dentine correspondant à chaque cuspide et à marquer chacune d'entre elles par un repère (fig. III-10). Les coordonnées serviront à calculer plus tard les paramètres des plans de coupe virtuels pour qu'ils passent exactement par les deux pointes des cornes de dentine choisies.

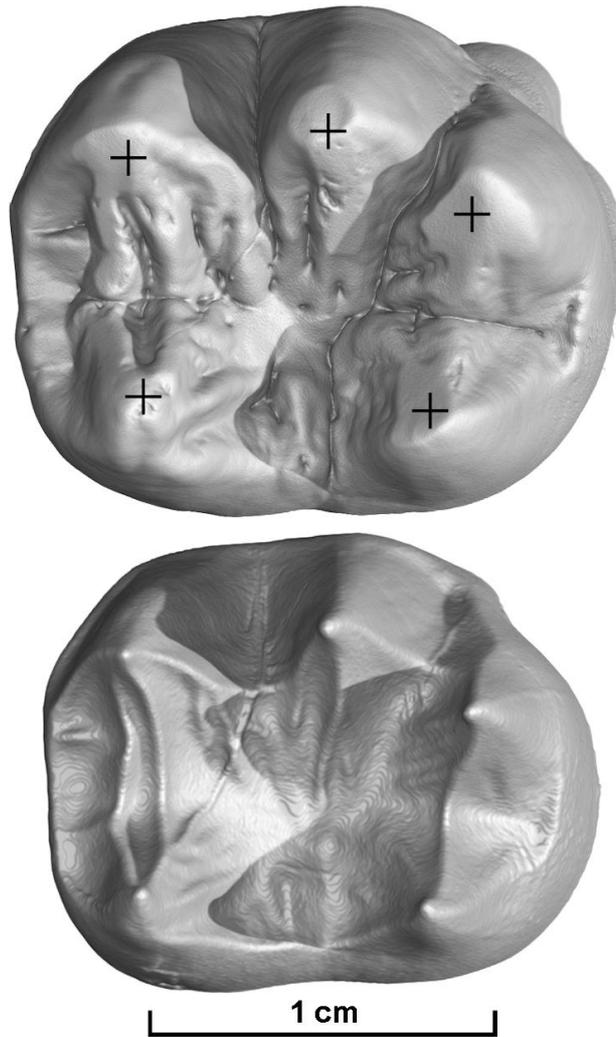


Figure III-10 : Position des pointes des cornes de dentine sur une M_{2g} (symétrisée) de *Gorilla gorilla* en vue occlusale. L'image inférieure présente une extraction virtuelle de la dentine de cette dent.

Ensuite, on oriente grossièrement la dent en vue occlusale. Cette opération n'influe pas sur le résultat final, elle permet juste de gagner du temps. On fait alors disparaître la dent pour ne laisser que les points de repère préalablement marqués sur les cornes de dentine.

En utilisant un système d'animation développé dans ce but, on fait osciller la dent par pas de 5° sur un total de $\pm 30^\circ$ en X et en Y. Pour chaque position, on obtient une image comprenant de quatre à six points (en fonction du nombre de cuspides de la dent) qui correspondent à la projection horizontale des pointes des cornes de dentine. On mesure alors automatiquement pour chaque image les coordonnées des points, on calcule ensuite leur barycentre commun, et enfin la somme des distances de chaque point au barycentre.

Puis, on trace un graphique présentant pour chaque position angulaire le résultat de la somme des distances au barycentre. Ce graphique a la forme d'un dôme dont le sommet correspond à l'orientation qui maximise le paramètre que nous avons choisi (fig. III-11). Il

suffit alors de repérer les corrections angulaires et de les appliquer sur la dent pour l'amener grossièrement à la position normalisée.

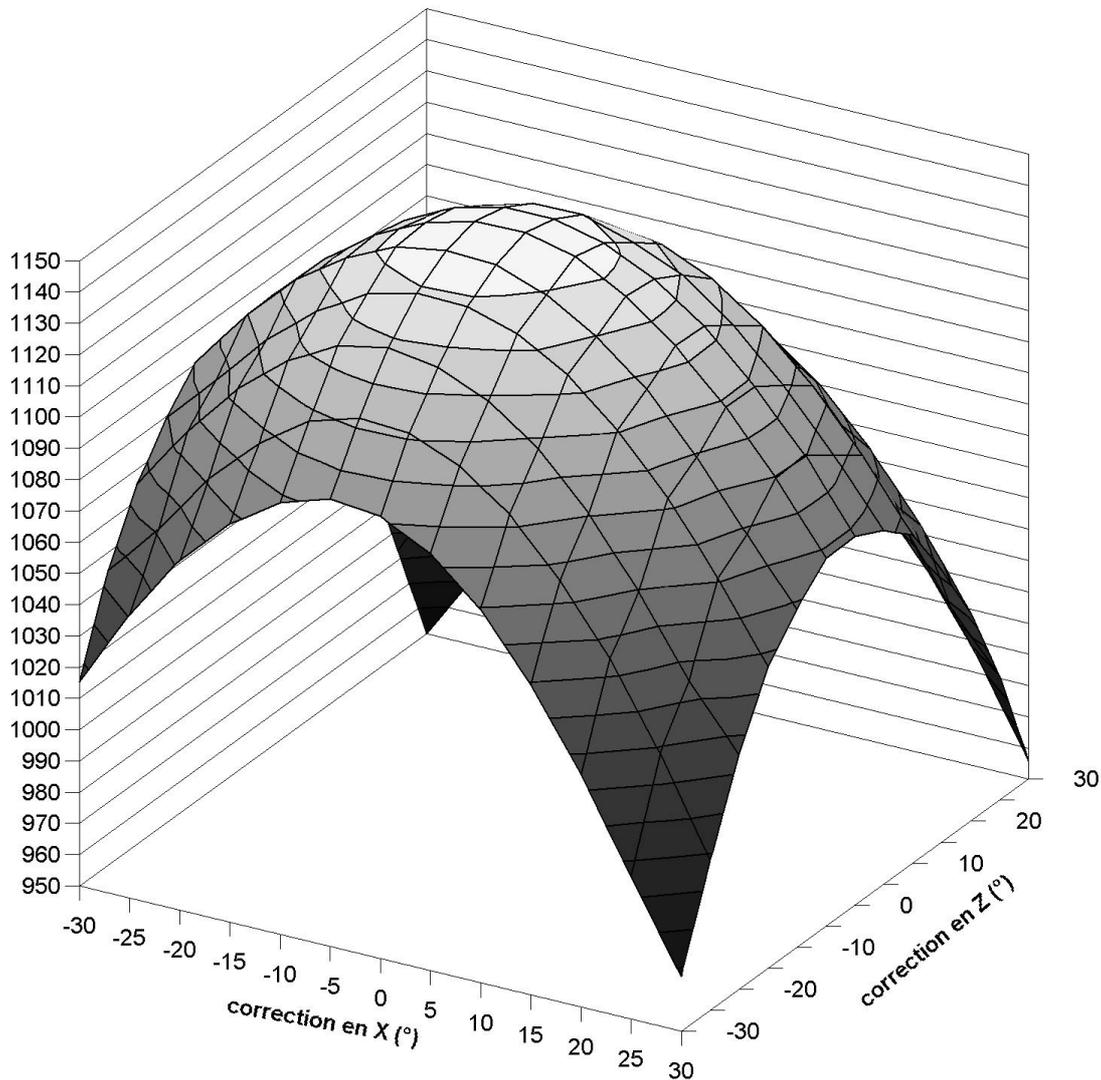


Figure III-11 : Graphique 3D présentant la somme des distances des points des cornes de dentine à leur barycentre commun en projection horizontale, pour chaque position angulaire sur $\pm 30^\circ$ en X et Y par pas de 5° . Le sommet du dôme correspond à l'orientation normalisée maximisant ce paramètre.

On fait alors à nouveau osciller la dent par pas de 1° sur $\pm 5^\circ$ en X et Y, et on refait un second graphique pour repérer plus précisément la position de normalisation. Une fois les corrections appliquées, l'orientation de la dent est normalisée en vue occlusale. Toutefois, pour obtenir des orientations identiques pour toutes les dents, il faut aligner à l'horizontale les pointes des cornes de dentine des cuspidés jugales, à partir de la vue occlusale normalisée obtenue précédemment. Après cette dernière opération, l'orientation de la dent est totalement standardisée. La dernière étape permet uniquement d'obtenir des vues occlusales directement comparables. Elle n'influe en rien sur les résultats des coupes ultérieures.

Cette technique fournit des résultats précis et reproductibles à moins de 1° près. On peut considérer que cette incertitude n'influence pas de façon significative les résultats ultérieurs. Cette méthode n'est que très peu subjective (seul le placement des pointes de dentine peut influencer le résultat). La reproductibilité a été testée sur une même dent ayant été scannée deux fois avec des configurations matérielles différentes ainsi que sur des paires de dents symétriques d'un même individu. Les résultats obtenus pour les deux normalisations indépendantes sont pratiquement les mêmes. Enfin, contrairement aux techniques utilisant le collet, celle-ci fournit des orientations identiques pour des dents proches morphologiquement (fig. III-12). Elle peut donc être utilisée pour normaliser l'orientation des dents molariformes chez les primates afin de pouvoir comparer de façon homologue des espèces différentes.

Pour certaines dents ayant des cuspides beaucoup plus développées que les autres, l'orientation obtenue ne correspond pas à celle que l'on aurait choisie intuitivement et les coupes obtenues ne sont pas tout à fait celles que l'on attendrait pour des coupes verticales, ce qui peut éventuellement fournir des coupes difficilement utilisables. Néanmoins, une méthode de normalisation indépendante de l'émail, non subjective et reproductible, est nécessaire pour pouvoir réaliser des mesures valables sur des espèces très différentes. Celle-ci, malgré des orientations parfois un peu déconcertantes, devrait permettre d'obtenir des résultats de bonne qualité.

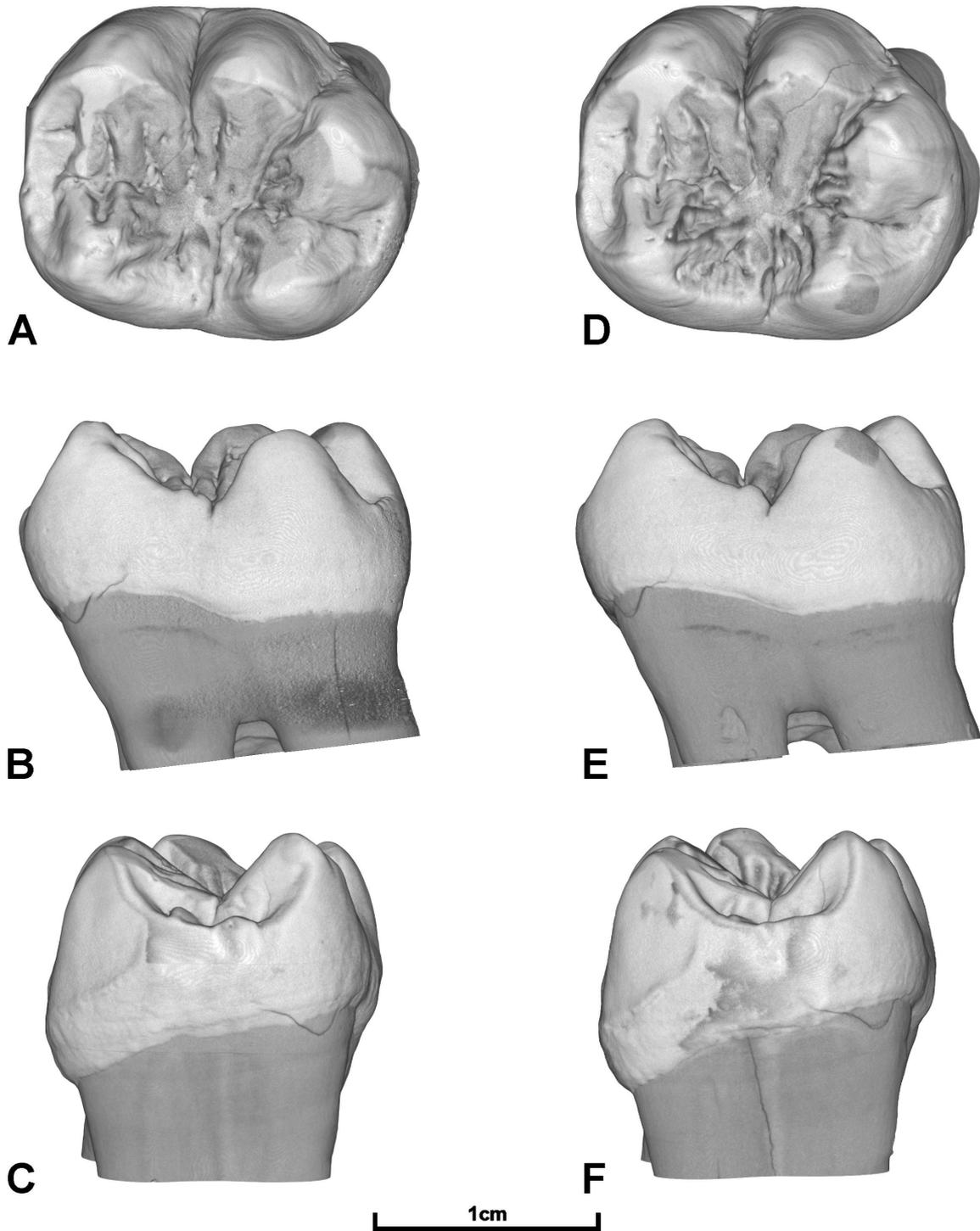


Figure III-12 : Résultats chez un seul individu de *Gorilla gorilla* de l'orientation par les pointes des cornes de dentine des deux M₂. La M₂ gauche a été symétrisée pour faciliter la comparaison avec la M₂ droite. A à C : M₂g symétrisée. D à F : M₂d. A et D : vues occlusales. B et E : vues linguales. C et F : vues mésiales. Contrairement aux résultats obtenus avec la technique du plan cervical moyen, les orientations fournies par la méthode des pointes des cornes de dentine sont similaires pour des dents morphologiquement proches.

3) Extraction des plans de coupes normalisés passant par les pointes des cornes de dentine

Le but de la normalisation d'orientation présentée ci-dessus est avant tout de pouvoir extraire des coupes verticales particulières dans les molaires des primates.

Durant la normalisation, on a relevé les coordonnées des pointes de chaque corne de dentine correspondant aux cuspides de la dent. En les couplant avec les paramètres d'orientation de la dent, on calcule les coordonnées des plans de coupe virtuels, perpendiculaires au plan occlusal normalisé de la dent, qui passent exactement par deux pointes de dentine. Le but de cette méthode est donc pour chaque dent de générer une série de coupes virtuelles parfaitement définies afin de réaliser des mesures sur chacune d'elles, et obtenir ainsi des informations quantitatives concernant la distribution de l'émail sur la dentine. Cette approche n'est pas aussi complète que les cartes de distribution de l'émail, mais elle permet de ne pas avoir à segmenter l'émail (ce qui est particulièrement important si on travaille sur des fossiles) et fournit des informations quantitatives pouvant facilement être synthétisées ou traitées par des analyses multivariées.

Le découpage présenté plus bas a pour but de fournir trois coupes particulières pour chaque cuspide principale de la dent, chacune de ces coupes passant exactement par le sommet de la dentine de cette cuspide ainsi que par le sommet de la dentine d'une autre cuspide, ou, dans certains cas, par le barycentre entre deux pointes de dentine.

a) Molaires inférieures

Chez les primates, les molaires inférieures peuvent présenter quatre à six cuspides principales. En fonction du type de dent, le découpage peut varier. La figure (fig. III-13) présente la disposition des plans de coupe en vue occlusale normalisée sur une M₂d de *Gorilla gorilla*, ainsi que l'aspect des différentes coupes obtenues grâce à cette méthode.

Pour les dents à quatre cuspides on obtient un total de six coupes :

- protoconide / métaconide (1, plan mésial)
- entoconide / hypoconide (2, plan distal)
- métaconide / entoconide (3, plan lingual)
- hypoconide / protoconide (4, plan jugal)
- protoconide / entoconide (5, plan mésio-jugal disto-lingual)
- hypoconide / métaconide (6, plan mésio-lingual disto-jugal)

Dans le cas des dents à cinq cuspides, il faut générer en plus trois coupes pour la cuspide supplémentaire : deux coupes passant par cette cuspide (paraconide ou hypoconulide en fonction de la dent) et les cuspides proches, plus une coupe passant par cette cuspide et par le barycentre des deux pointes des cornes de dentine des deux cuspides opposées (soit, pour une coupe à travers le paraconide, le barycentre entre l'entoconide et l'hypoconide, et pour une coupe à travers l'hypoconulide, le barycentre entre le protoconide et le métaconide).

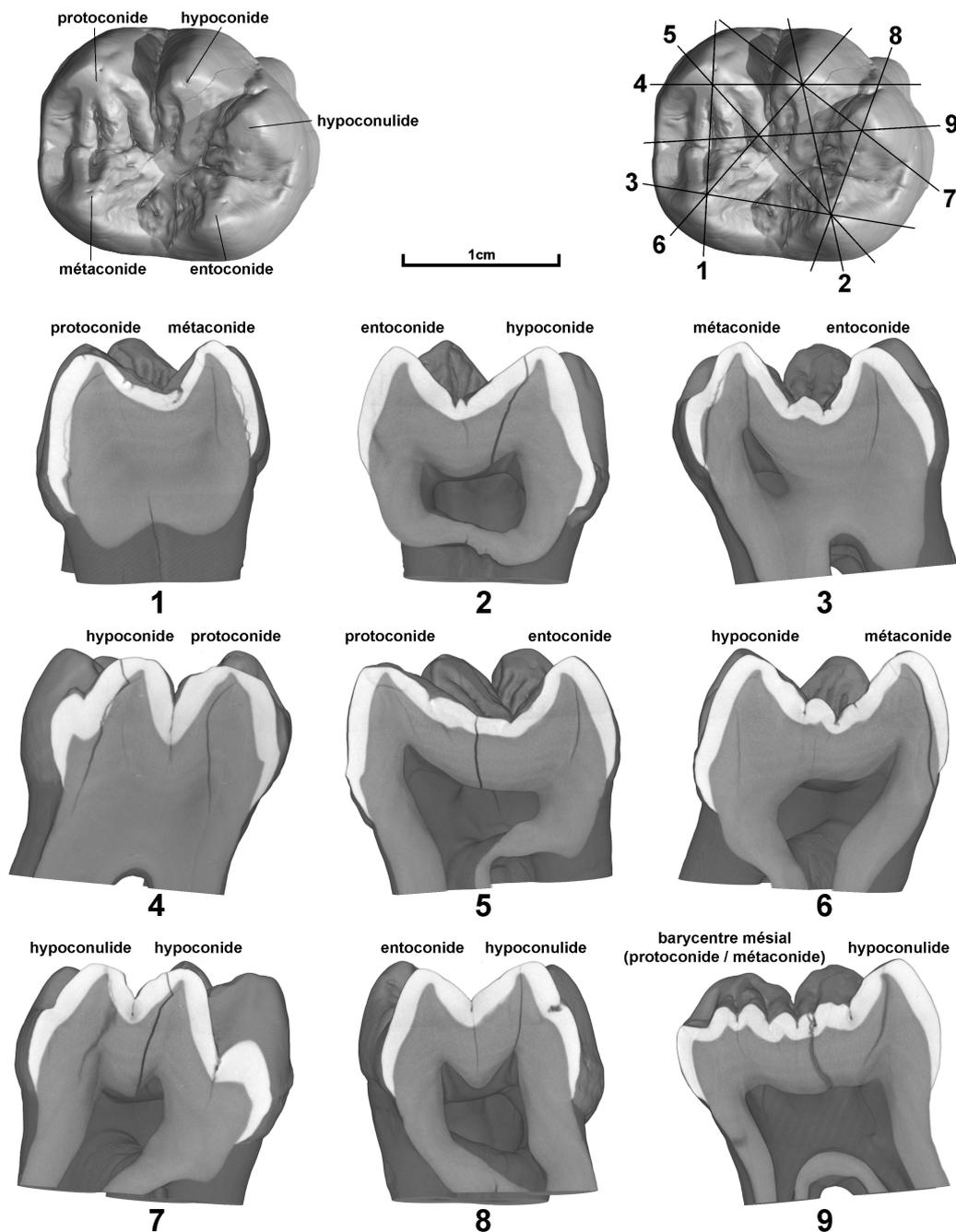


Figure III-13 : Découpage normalisé d'une M₂d de *Gorilla gorilla*. Cette dent présente cinq cuspides principales, on la découpe donc selon neuf plans précis, perpendiculaires au plan de la surface occlusale (après normalisation de l'orientation de la dent par les pointes des cornes de dentine).

Ceci fournit donc un total de neuf coupes : les six premières précédemment décrites pour les dents à quatre cuspides plus les trois supplémentaires pour la cinquième cuspide, soit, en fonction de cette cinquième cuspide :

- paraconide / protoconide ou hypoconulide / hypoconide (7)
- paraconide / métaconide ou hypoconulide / entoconide (8)
- paraconide / barycentre (hypoconide / entoconide) ou hypoconulide / barycentre (protoconide / métaconide) (9)

Enfin, pour les dents à six cuspides, on obtient un total de onze coupes : les six décrites pour les dents inférieures à quatre cuspides plus les cinq suivantes :

- paraconide / protoconide (7)
- paraconide / métaconide (8)
- paraconide / hypoconulide (9)
- hypoconulide / hypoconide (10)
- hypoconulide / entoconide (11)

b) Molaires supérieures

Les molaires supérieures peuvent présenter 3 ou 4 cuspides principales. La figure (Fig. III-14) présente une M³_g de *Gorilla gorilla* ainsi que l'aspect des coupes normalisées pour cette dent. Les molaires à trois cuspides sont un cas un peu particulier. Les plans de coupes sont dérivés de ceux obtenus avec les molaires supérieures à quatre cuspides. Nous verrons donc ce type de dents en premier.

Pour les dents à quatre cuspides, on obtient les six coupes suivantes, équivalant aux coupes correspondantes pour les molaires inférieures à quatre cuspides :

- paracone / protocone (1 plan mésial)
- hypocone / métacone (2 plan distal)
- protocone / hypocone (3 plan lingual)
- métacone / paracone (4 plan jugal)
- paracone / hypocone (5 plan mésio-jugal disto-lingual)
- métacone / protocone (6 plan mésio-lingual disto-jugal)

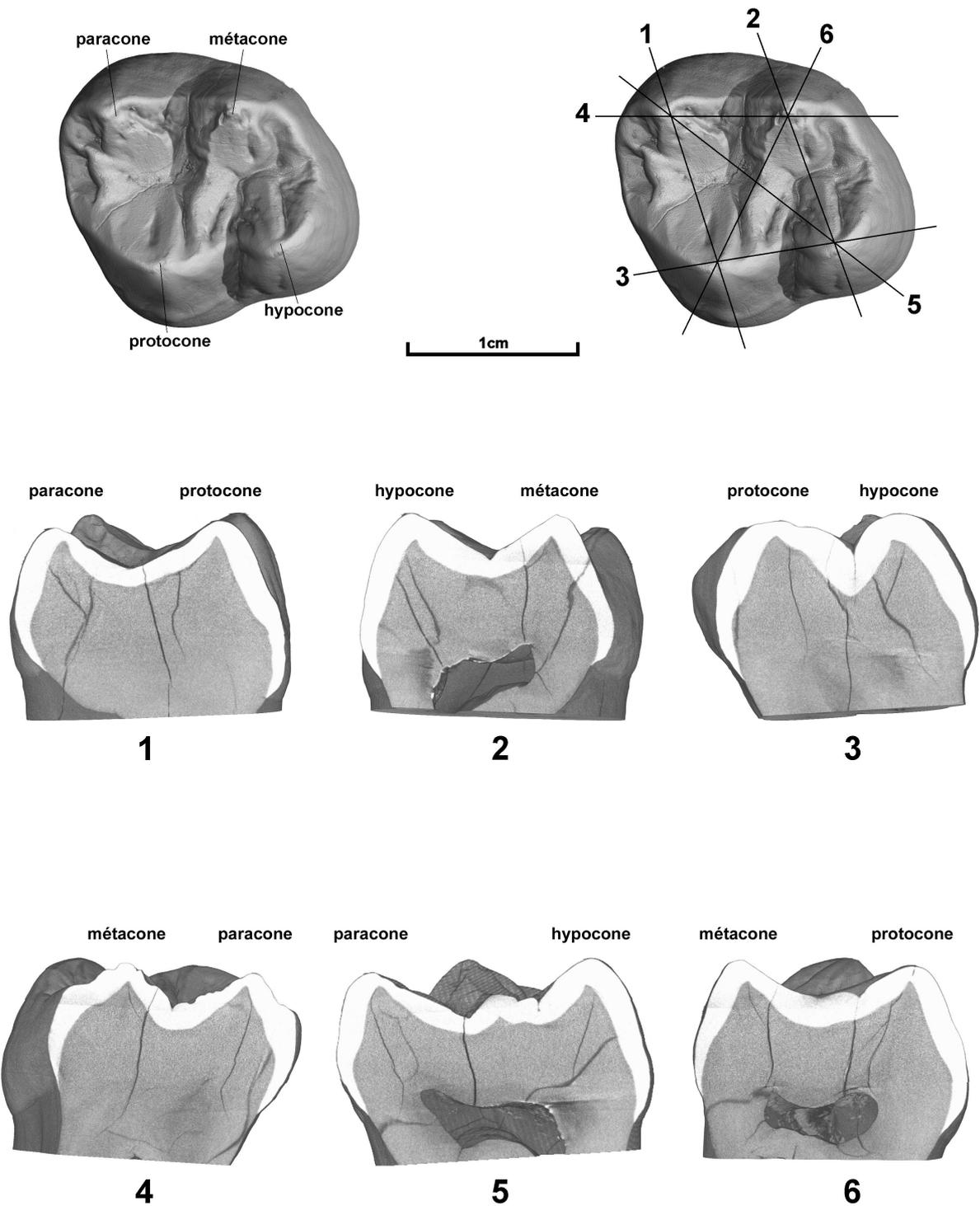


Figure III-14 : Découpage normalisé d'une M^3g de *Gorilla gorilla*. Cette dent présente quatre cuspides principales, on la découpe donc selon six plans standardisés, homologues à ceux utilisés sur les molaires inférieures à quatre cuspides.

Enfin, pour les molaires supérieures à trois cuspides, les plans de coupes sont moins aisés à définir. La figure (Fig. III-15) montre ces plans de coupe particuliers sur une M^3g de *Lemur catta*. Le mode de calcul de ces plans permet néanmoins d'obtenir six coupes

équivalentes à celles définies pour les dents à quatre cuspidés en recréant un hypocone virtuel, de façon à ce que les trois cuspidés réelles plus ce point virtuel forment un parallélogramme.

- paracone / protocone (1 plan mésial)
- hypocone virtuel / métacone (2 plan distal)
- protocone / hypocone virtuel (3 plan lingual)
- métacone / paracone (4 plan jugal)
- paracone / hypocone virtuel (5 plan mésio-jugal disto-lingual)
- métacone / protocone (6 plan mésio-lingual disto-jugal)

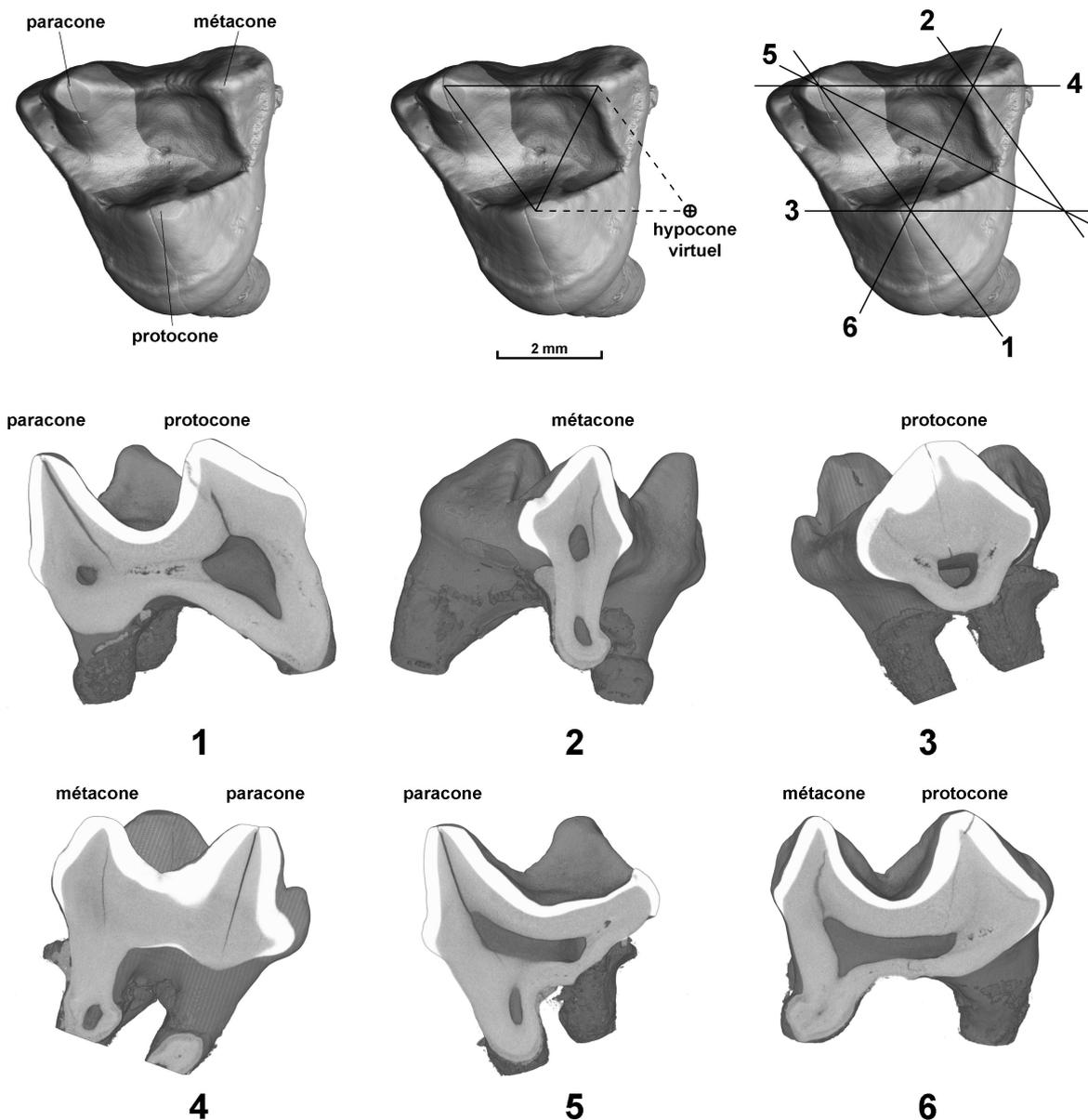


Figure III-15 : Découpage normalisé d'une M³g de *Lemur catta*. Cette dent ne présentant que trois cuspidés principales, il est nécessaire d'introduire un hypocone virtuel afin de calculer les six plans de coupes équivalent à ceux définis pour les dents supérieures à quatre cuspidés.

4) Mesures réalisées sur les coupes verticales normalisées

a) Indices de périphérisation des cuspides

Avant de présenter les différentes mesures que j'ai développées pour les coupes normalisées obtenues, nous allons nous intéresser à un autre aspect lié à la morphologie des molaires chez les primates. Cet aspect est en rapport avec la disposition des cuspides sur la couronne en vue occlusale. En fonction des taxons, les cuspides peuvent être plus ou moins disposées en périphérie des couronnes. Une quantification de ce caractère semble pouvoir apporter des informations intéressantes, cependant, sans normalisation d'orientation, il ne signifierait pas grand-chose. En revanche, la technique de normalisation d'orientation présentée précédemment permet de calculer deux indices pour exprimer quantitativement ce caractère. Dans les deux cas, on utilise les pointes des cornes de dentine, afin d'être beaucoup plus précis qu'on ne le serait avec les sommets des cuspides de l'émail et également de pouvoir mesurer des dents relativement usées. En outre, une normalisation effectuée sur la dentine fournit des résultats indépendants du paramètre étudié, à savoir l'émail.

Le premier indice (Périphérisation Globale des Cuspides : PGC) consiste, sur une dent en vue occlusale normalisée, à mesurer la surface du polygone défini par les pointes des cornes de dentine, et la surface définie par le contour externe de la dent (Figure III-16). Ensuite, on calcule le rapport entre ces deux valeurs, exprimé en pourcentage. Soit :

$$PGC = \frac{\text{surface du polygone des cornes de dentine}}{\text{surface de la couronne en vue occlusale}} \times 100$$

Ce calcul qui inclut l'émail fournit une information globale de la périphérisation des cuspides. L'information qu'il apporte n'est pas indépendante de l'épaisseur et de la distribution de l'émail. Elle pourrait donc être liée au régime alimentaire. En effet, on peut penser que la distribution des cuspides sur la couronne est partiellement liée aux contraintes subies par les dents pendant la mastication.

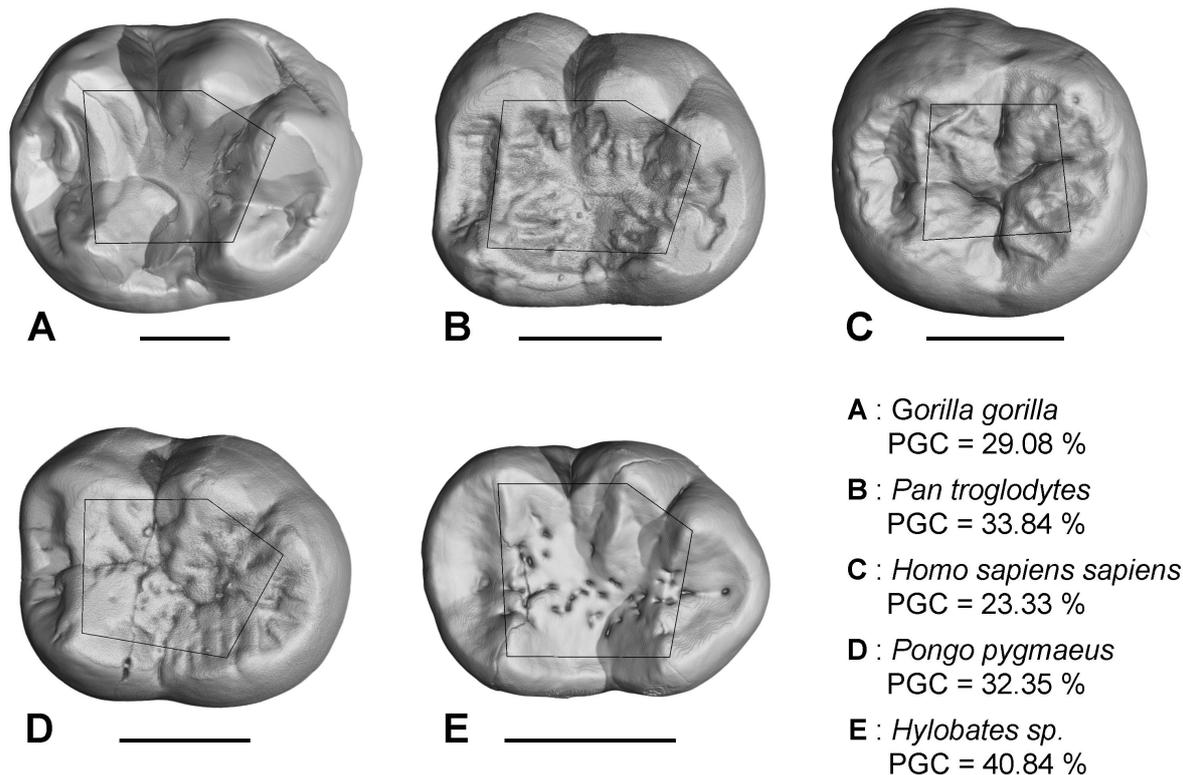


Figure III-16 : Périphérisation Générale des Cuspides (PGC) mesurée sur cinq M_2 d'Hominoïdes actuels en orientation occlusale normalisée. Les polygones correspondent aux pointes des cornes de dentine. Les barres d'échelle représentent 5mm.

Le second indice (Périphérisation Dentinaire des Cuspides : PDC) est apparenté au premier mais il permet d'obtenir des informations indépendantes de l'émail. Pour le calculer, on utilise certaines des coupes normalisées décrites précédemment. Ces coupes varient en fonction des différents types de dents. On utilise pour chaque cuspide la coupe passant par la cuspide diamétralement opposée ou, dans certains cas, par le barycentre des deux cuspides opposées (voir la III-17a, b, c pour le détail). Ensuite sur chaque coupe, on trace les tangentes verticales latérales à la dentine de chaque côté de la coupe ainsi que les lignes verticales correspondant aux pointes des cornes de dentine (fig. III-17d). A partir de ces quatre repères, on crée une ligne bicolore que l'on superpose à la coupe utilisée sur l'image de la couronne en vue occlusale (fig. III-17e). En appliquant cette méthode pour chaque cuspide, on obtient un polygone dont chaque angle correspond au bord de la dentine en vue occlusale normalisée (fig. III-17f). L'indice de PDC s'obtient alors en faisant le rapport entre le polygone des pointes des cornes de dentine et celui des tangentes verticales latérales de la dentine exprimé en pourcentage. Soit :

$$PDC = \frac{\text{surface du polygone des cornes de dentine}}{\text{surface du polygone des tangentes de la dentine}} \times 100$$

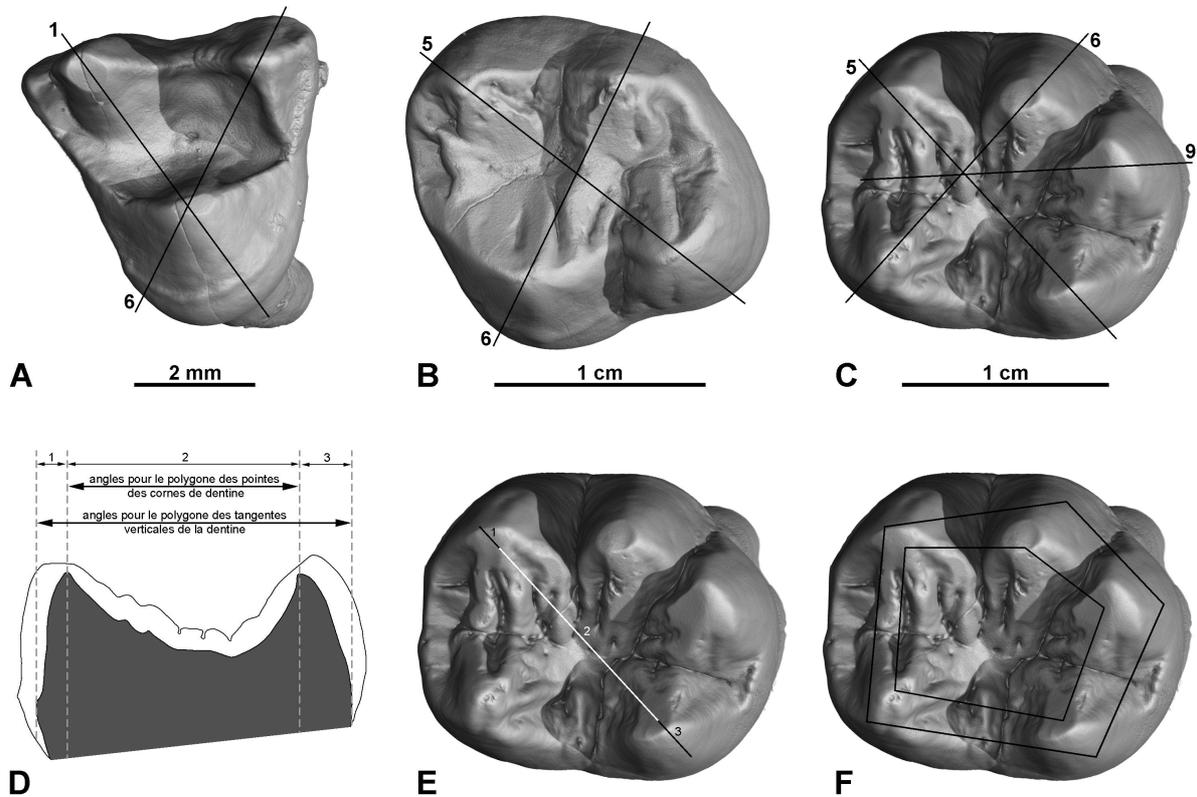


Figure III-17 : Coupes à utiliser pour le traçage des polygones nécessaires au calcul de la Périphérisation Dentinaire des Cuspides (PDC). A : dent supérieures à 3 cuspides (M^3g de *Lemur catta*), on utilise la coupe paracone / protocone (1) et la coupe protocone / métacone (6). B : dent supérieure à 4 cuspides (symétrique de M^3d de *Gorilla gorilla*), on utilise la coupe paracone / hypocone (5) et la coupe protocone / métacone (6). C : dent inférieure à 5 cuspides (M_2d de *Gorilla gorilla*), on utilise la coupe protoconide / entoconide (5), la coupe métaconide / hypoconide (6) et la moitié de la coupe hypoconide / barycentre mésial (9). D : traçage des tangentes verticales à la dentine et repérage des pointes des cornes de dentine sur la coupe 5 de la même M_2d de *Gorilla gorilla*. E : transposition des traçages de la coupe 5 sur la vue occlusale normalisée. F : vue occlusale normalisée avec les deux polygones tracés. Le polygone interne correspond aux pointes des cornes de dentine et le polygone externe aux tangentes verticales latérales de la dentine.

Ce second indice est calculé indépendamment de l'émail, il pourrait apporter des informations qui soient moins liées aux contraintes biomécaniques que la PGC. La figure III-18 présente le traçage de ces polygones sur les mêmes dents que celles ayant servi à la présentation de la PGC. Nous reviendrons sur l'utilisation de ces deux indices dans la prochaine partie.

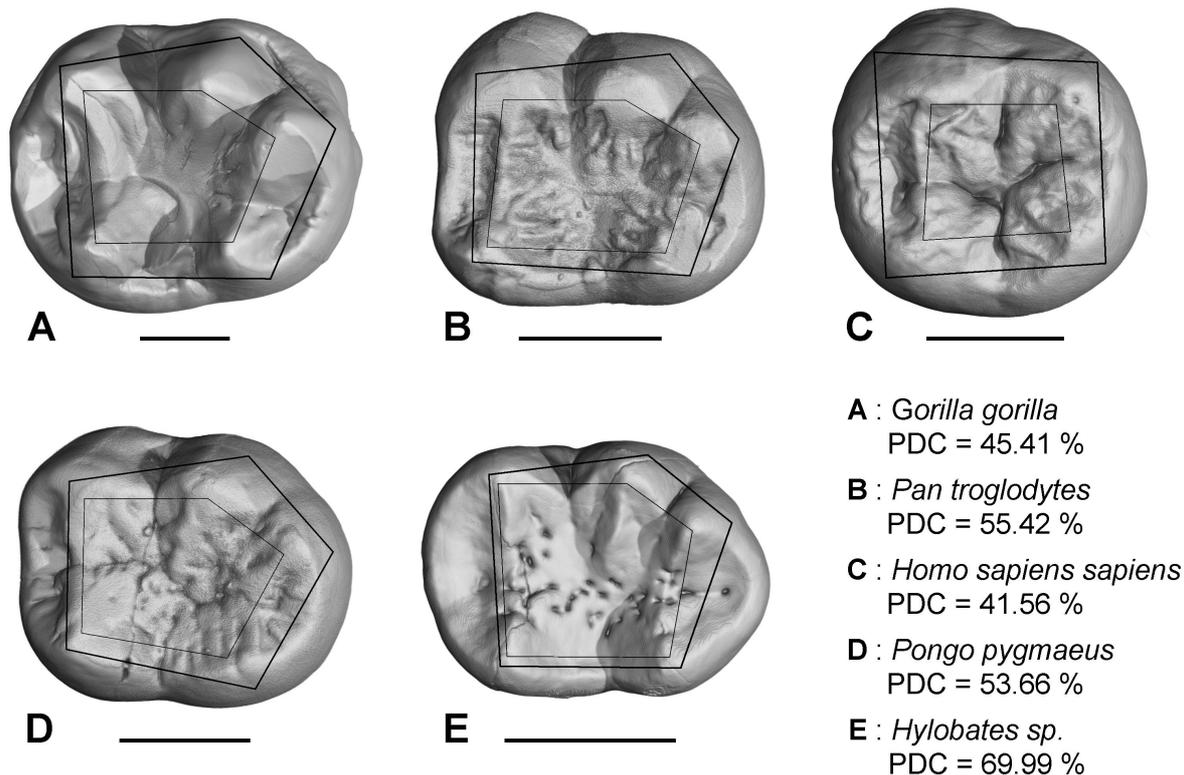


Figure III-18 : Périphérisation Dentinaire des Cuspides (PDC) mesurée sur cinq M_2 d'Hominoïdes actuels en orientation occlusale normalisée. Les polygones internes correspondent aux pointes des cornes de dentine. Les polygones externes correspondent aux tangentes verticales latérales de la dentine. Les barres d'échelle représentent 5mm.

b) Indices d'épaisseurs relative et moyenne généralisées de l'émail

Comme nous l'avons vu précédemment, on peut considérer que le calcul de l'indice d'épaisseur relative de l'émail en 3D est celui qui donne la meilleure estimation, car il prend en compte la totalité de la dent. On a vu précédemment qu'il présente portant plusieurs désavantages (nécessité de segmenter l'émail ; très faible tolérance à l'usure et aux fractures ; temps de calcul considérable ; difficulté d'application aux dents fossiles).

La technique de Martin (Martin, 1985), utilisant un plan vertical passant par les cuspides mésiales, permet d'obtenir une approximation de cette approche tridimensionnelle. Toutefois, nous avons vu précédemment que sa précision est parfois assez faible. A partir des coupes normalisées, il est possible d'obtenir un indice qui reflète plus précisément l'épaisseur relative de l'émail de la totalité de la dent, sans pour autant présenter les inconvénients de l'approche globale 3D.

Pour le calculer il suffit de faire la moyenne des épaisseurs relatives de l'émail sur quatre des coupes normalisées : les coupes mésiale (1), distale (2), mésio-jugale disto-linguale (5) et mésio-linguale disto-jugale (6). Soit :

$ERGE = \text{moyenne sur coupes } 1,2,5,6 \text{ (épaisseur relative de l'émail)}$

où l'épaisseur relative de l'émail de chaque coupe est calculée grâce à la technique de Martin (1985) décrite précédemment. L'inclusion des coupes 3 et 4 (linguale et jugale) dans cet indice a tendance à donner une surestimation de l'épaisseur de l'émail. Pour les molaires supérieures à trois cuspides, on ne peut utiliser que deux plans (1 et 6).

La corrélation entre cet indice d'Épaisseur Relative Généralisée de l'Email (ERGE) et les mesures en 3D est meilleure que celle obtenue en utilisant seulement la coupe mésiale (fig. III-19). Cet indice est une optimisation de celui proposé par Martin, puisqu'il reflète mieux la totalité de l'émail car les coupes utilisées permettent d'inclure dans le calcul tous les côtés de la dent. En revanche, il est un peu plus long à calculer et présente un désavantage (valable aussi pour la technique de la normalisation d'orientation). En effet, pour les dents cassées ne présentant plus toutes les cuspides, il est impossible d'obtenir toutes les coupes nécessaires au calcul de cet indice. Dans ce cas, on ne prend en compte que les coupes utilisables pour faire le calcul.

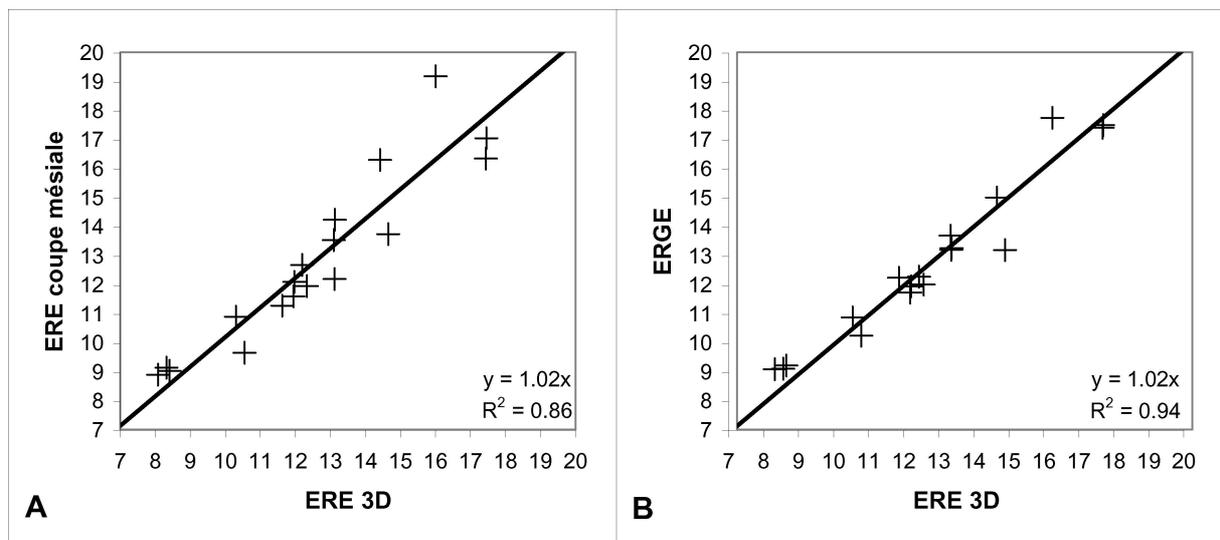


Figure III-19 : Comparaison de mesures de l'Épaisseur Relative de l'Email (ERE) effectuées en trois dimensions, sur des molaires d'Hominoïdes actuels, avec celles fournies par la méthode en deux dimensions de Martin utilisant la coupe mésiale (A), et celles fournies par le calcul de l'indice d'Épaisseur Relative de l'Email Généralisé (ERGE) calculé sur quatre coupes normalisées (B). On peut voir que cette deuxième méthode fournit une approximation plus juste de la mesure tridimensionnelle que la technique de Martin. Elle reflète donc mieux la globalité de la couronne.

En revanche, il ne présente pas les différents inconvénients de l'indice calculé en 3D. Premièrement, comme il n'oblige pas à faire de segmentation de l'émail, il peut être appliqué aux dents fossiles. Ensuite, il est plus tolérant à l'usure des dents car il est relativement aisé

d'effectuer une reconstruction des cuspidés pour compenser l'usure subie par une dent en utilisant des comparaisons avec des dents morphologiquement proches (fig. III-20). Enfin, il est applicable à des dents partiellement détériorées si on en reconstruit les parties manquantes. Toutefois, il ne faut pas que ces détériorations soient trop importantes.

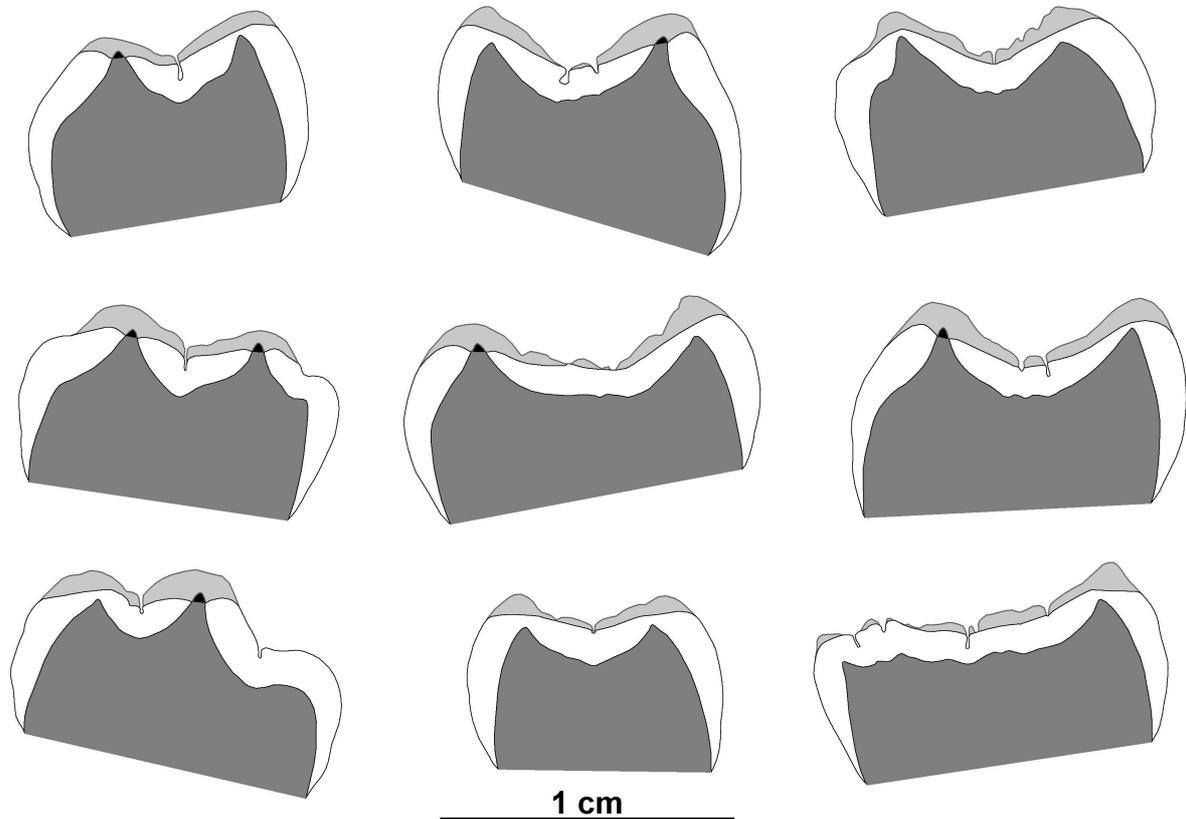


Figure III-20 : Reconstitution hypothétique des parties usées d'une M₁d de *Pongo pygmaeus*. Les parties manquantes ont été reconstruites par comparaison avec la M₂d du même individu ne présentant qu'une très faible usure.

En plus de cet indice, on peut calculer une extension d'un autre indice défini par Martin (1985) : l'épaisseur moyenne de l'émail. Pour calculer ce paramètre sur une coupe donnée, on divise la surface de l'émail par la longueur correspondante de la jonction émail-dentine. Ceci fournit une mesure de l'épaisseur moyenne de l'émail, exprimée en millimètres.

Comme pour le calcul de l'indice d'ERGE, en faisant la moyenne sur les coupes normalisées 1, 2, 5 et 6, des épaisseurs moyennes de l'émail, on obtient un nouvel indice : l'Épaisseur Moyenne Généralisée de l'Email (EMGE) qui rend mieux compte de la totalité de la dent que le calcul limité à la seule coupe mésiale. Soit :

$$EMGE = \text{moyenne sur coupes } 1,2,5,6 \text{ (épaisseur moyenne de l'émail)}$$

De par leur mode de calcul, ces deux indices sont totalement compatibles avec ceux définis par Martin. Il est donc possible de comparer directement les données de la littérature obtenues avec les mesures de Martin et celles obtenues grâce à ces deux indices généralisés. L'intérêt d'utiliser les mesures généralisées est qu'elles rendent mieux compte de la totalité de la dent. De plus, comme elles sont calculées sur des coupes normalisées mathématiquement, les résultats sont plus reproductibles et moins subjectifs.

c) Protocole de mesure de la distribution de l'émail sur les coupes verticales normalisées

Le calcul de l'indice d'ERGE n'est pas l'aspect le plus intéressant du découpage normalisé des dents. En effet, le but de cette méthode est avant tout de pouvoir obtenir relativement rapidement et de façon reproductible des informations quantitatives concernant la distribution de l'émail. Pour cela, j'ai mis au point un protocole de mesure des coupes obtenues grâce à la normalisation d'orientation. Différentes méthodes de mesures ont été développées afin de fournir des informations sur la distribution de l'émail sur des coupes verticales (Beynon et Wood, 1986; Grine et Martin, 1988 ; Macho et Berner, 1993 ; Macho et Thackeray, 1992 ; Schwartz, 2000b). La plupart d'entre elles sont des mesures linéaires dont la définition se prête plus ou moins à la subjectivité. Aucune de ces méthodes ne m'a semblé vraiment adaptée pour obtenir des informations reflétant au mieux la distribution de l'émail d'une molaire sur des coupes normalisées. J'ai donc défini un nouveau type de mesures à mi-chemin entre celles utilisant la surface de l'émail divisée par la longueur de la jonction émail-dentine (épaisseur moyenne de l'émail définie par Martin (1985)) et les mesures linéaires de l'épaisseur de l'émail.

Cette technique consiste à découper chaque coupe normalisée selon un protocole précis (figure III-21a à d). Le but de cette opération est de séparer sur chaque coupe et pour chaque cuspide l'émail latéral inférieur, l'émail latéral supérieur et l'émail occlusal (figure III-21e). Puis, pour chacune de ces surfaces, on calcule le rapport entre la surface de l'émail considéré et la longueur de la jonction émail-dentine correspondante afin d'obtenir des mesures d'épaisseurs moyennes de l'émail pour chacune de ces trois zones d'émail sur chacune des trois coupes passant par une cuspide donnée. La combinaison de toutes ces mesures pour toutes les cuspides d'une dent permet d'obtenir des informations quantitatives simplifiées sur la distribution de l'émail.

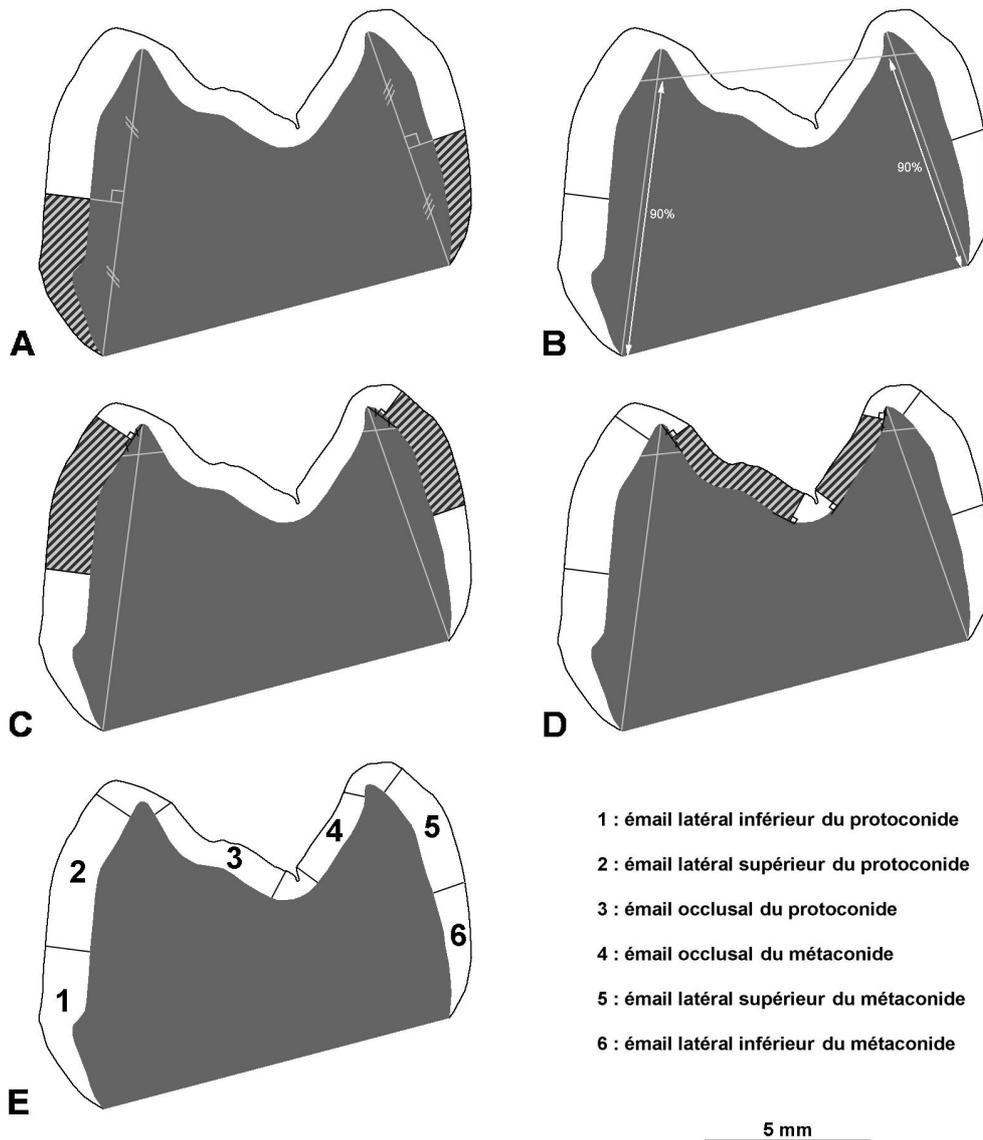


Figure III-21 : Protocole de traçage des différentes parties de l'émail sur la coupe mésiale d'une M_2d de *Gorilla gorilla*.

A : détermination des limites supérieures de l'émail latéral inférieur. De chaque côté de la coupe, on trace un segment reliant l'extrémité du collet à la pointe de la corne de dentine correspondante. Ensuite, on trace les médiatrices de ces segments pour définir les limites supérieures de l'émail latéral inférieur des deux côtés de la coupe.

B : la deuxième étape consiste à tracer une ligne à 90% de la hauteur de chacun des deux segments précédemment tracés. Les points d'intersection de cette ligne avec la jonction émail-dentine serviront à la détermination de quatre autres limites de découpage de la coupe.

C : détermination des limites supérieures de l'émail latéral supérieur. Pour chacune des deux cuspidés, on trace un segment reliant la pointe de la corne de dentine au point d'intersection entre la ligne tracée à l'étape B et la jonction émail-dentine du côté externe de la dent. Les médiatrices de ces deux segments correspondent aux limites supérieures de l'émail latéral supérieur des deux cuspidés.

D : traçage des limites de l'émail occlusal. Pour le traçage des deux limites supérieures, on applique la même technique que dans l'étape C mais en utilisant l'intersection entre la ligne tracée en B et la jonction émail-dentine du côté interne des cuspidés. La détermination des limites inférieures consiste à tracer les deux tangentes à la jonction émail-dentine au niveau de la séparation entre les deux cuspidés, puis à tracer les lignes perpendiculaires à ces deux tangentes.

E : résultat du découpage normalisé de cette coupe mésiale. Les mesures à effectuer sur chaque partie de l'émail sont la surface de l'émail et la longueur de la jonction émail-dentine. Le rapport entre ces deux mesures fournit l'épaisseur moyenne de l'émail pour chacune des parties.

Cette technique de découpage ne prend pas en compte l'émail au niveau du sommet des cuspides. En effet, il semble être très variable et est extrêmement sensible à l'usure. Son introduction dans les mesures aurait donc tendance avant tout à augmenter la variabilité des résultats. La technique de découpage de l'émail latéral est très peu subjective car elle utilise des points bien précis sur les coupes (pointes des cornes de dentine, collet). En revanche, le découpage de l'émail occlusal est plus subjectif. De plus, les résultats obtenus pour cette partie de l'émail sont très sensibles à l'usure. Il faut donc apporter un soin particulier lors de la reconstruction des parties usées d'une dent et de la détermination des limites sur l'émail occlusal pour que les résultats obtenus soient utilisables.

J'ai décidé d'utiliser des mesures de surface plutôt que des mesures linéaires, car le calcul (surface de l'émail / longueur de la jonction émail-dentine) effectué sur les différentes parties définies précédemment permet une approche moyenne de la distribution générale de l'émail sur les coupes alors qu'une série de mesures linéaires ne donne que des résultats ponctuels qui peuvent donc être beaucoup plus sujets à des variations aléatoires.

d) Représentation graphique simplifiée de la distribution de l'émail

A partir de toutes ces mesures d'épaisseur moyenne de l'émail calculées en fonction des différentes zones de la dent, il est possible de construire un graphique afin d'appréhender directement la distribution simplifiée de l'émail sur la couronne.

Toutefois, les mesures obtenues en divisant les surfaces d'émail découpées par les longueurs correspondantes de l'EDJ sont exprimées en millimètres. Elles sont donc directement liées à la taille des dents étudiées. Afin de pouvoir comparer la distribution de l'émail sur des dents indépendamment de leur taille et de l'épaisseur réelle de leur émail, on peut calculer un facteur de correction afin de normaliser les mesures. Ce facteur de correction est calculé pour que la moyenne des épaisseurs de l'émail latéral supérieur mesurées sur les coupes 1 à 6 soit égale à 100. On ne prend pas en compte l'hypoconulide ou le paraconide sur les molaires inférieures afin que le calcul soit le même pour tous les types de dents inférieures. En multipliant chaque mesure par ce facteur de correction, les dents de taille différente deviennent directement comparables.

La représentation simplifiée des mesures consiste en un graphique radar à six directions, chacune de ces directions représentant une cuspid (pour les dents à moins de six cuspides, les directions inutiles restent vides). La figure III-22 présente la localisation de chaque mesure servant à construire ce graphique sur une molaire inférieure de gorille.

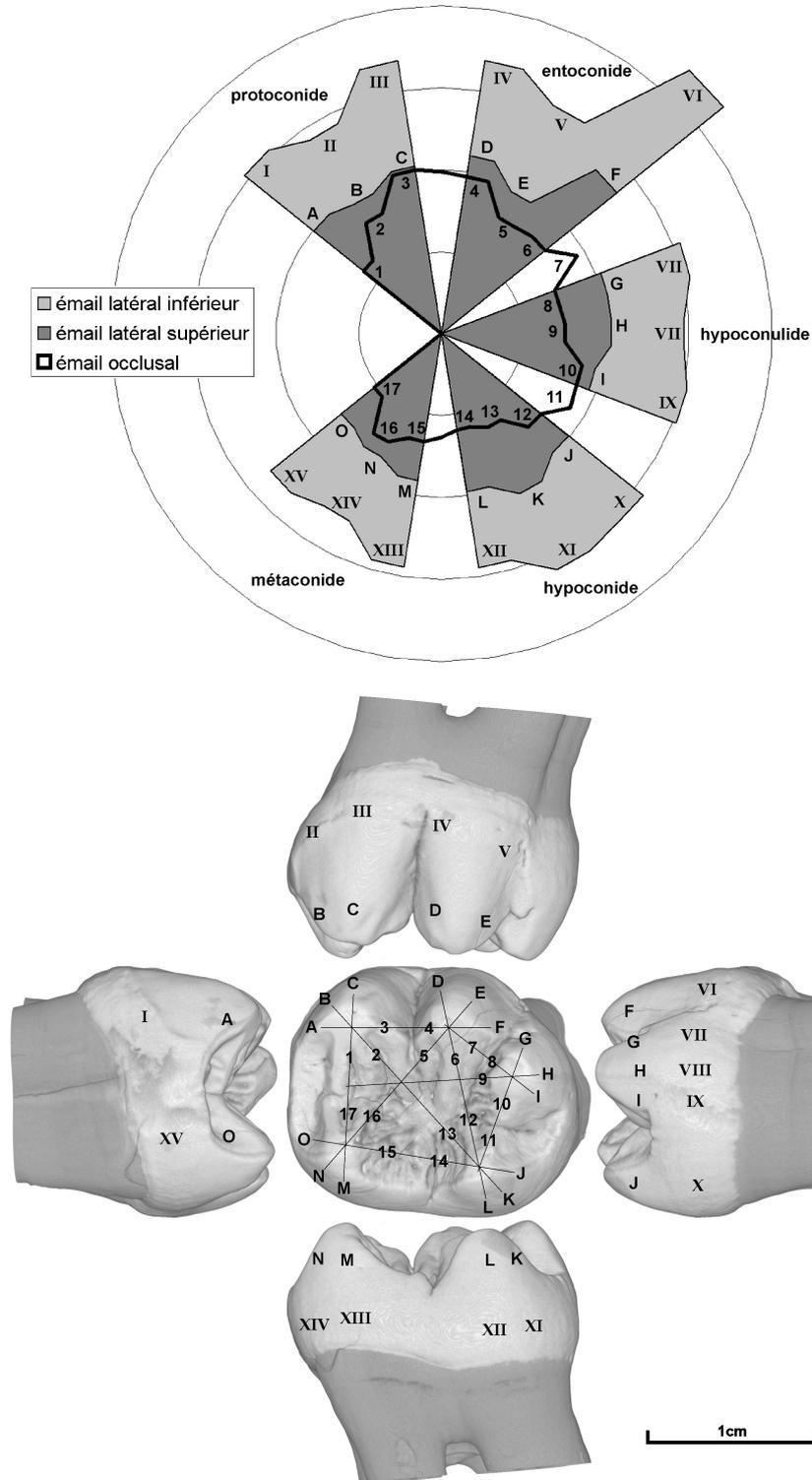


Figure III-22 : Localisation sur une M_{2d} de *Gorilla gorilla* des différentes mesures servant à construire le graphique de distribution de l'émail.

Pour chaque cuspide, on utilise les mesures obtenues sur trois coupes normalisées. Le premier polygone (gris foncé sur les figures) représente la distribution de l'émail latéral supérieur. Le second polygone (gris clair sur les figures) correspond à l'émail latéral inférieur. Pour simplifier les figures, il est représenté en cumulé avec l'émail latéral supérieur. Enfin, le polygone décrit par un trait noir gras correspond à l'émail occlusal.

La figure III-23 présente les graphiques obtenus pour les cinq M_2 d'Hominoïdes actuels dont les cartes de distribution de l'émail codée en couleurs ont été présentés page 114. De même, la figure III-24 montre les effets des différentes variabilités présentées pour les cartes en couleurs, sur les mêmes six M_2 de gorilles qu'à la page 115.

Cette représentation permet d'obtenir rapidement une carte simplifiée de la distribution de l'émail. On peut notamment voir facilement si l'émail d'une cuspide particulière ou d'un côté de la dent est plus développé que sur les autres parties de la dent. Si l'on compare les données présentées sur ces graphiques avec les cartes en couleurs des mêmes dents, on peut voir qu'ils fournissent quasiment les mêmes informations, bien que leur interprétation soit moins évidente à la première approche. Avec un peu d'habitude, on arrive facilement à extraire qualitativement les principaux aspects de la distribution de l'émail d'une dent.

Cette technique présente deux avantages par rapport aux cartes en couleurs. Tout d'abord, comme elle ne nécessite pas de séparer émail et dentine en 3D, elle est beaucoup plus rapide à mettre en oeuvre et peut être appliquée à la plupart des dents fossiles. Ensuite, elle fournit des résultats quantitatifs qui peuvent être exploités de façon mathématique pour extraire des informations susceptibles de rapprocher différents taxons.

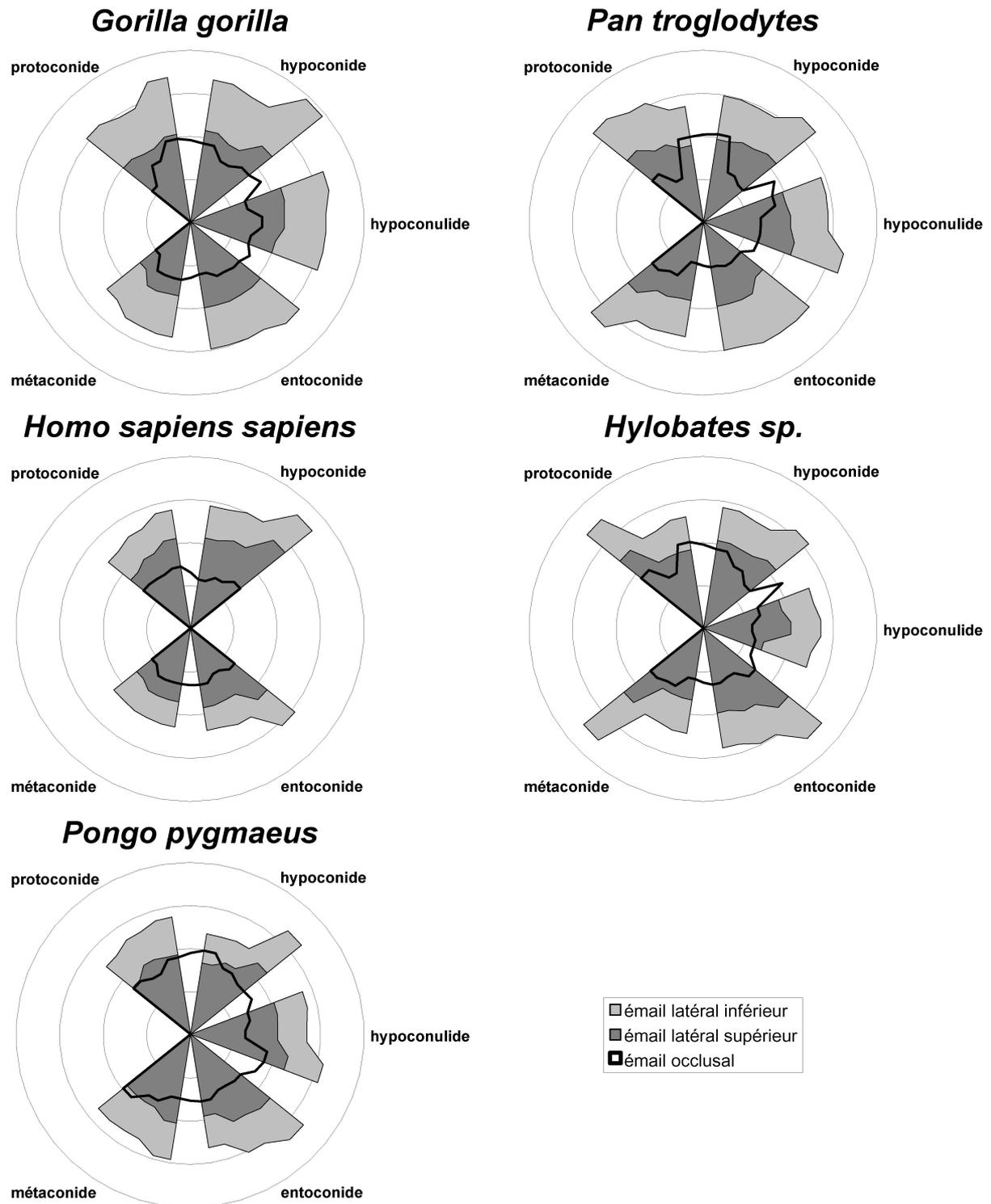


Figure III-23 : Graphiques synthétiques de la distribution de l'émail obtenus pour les cinq M_2 d'Hominoïdes précédemment utilisées pour présenter les cartes codées en couleurs.

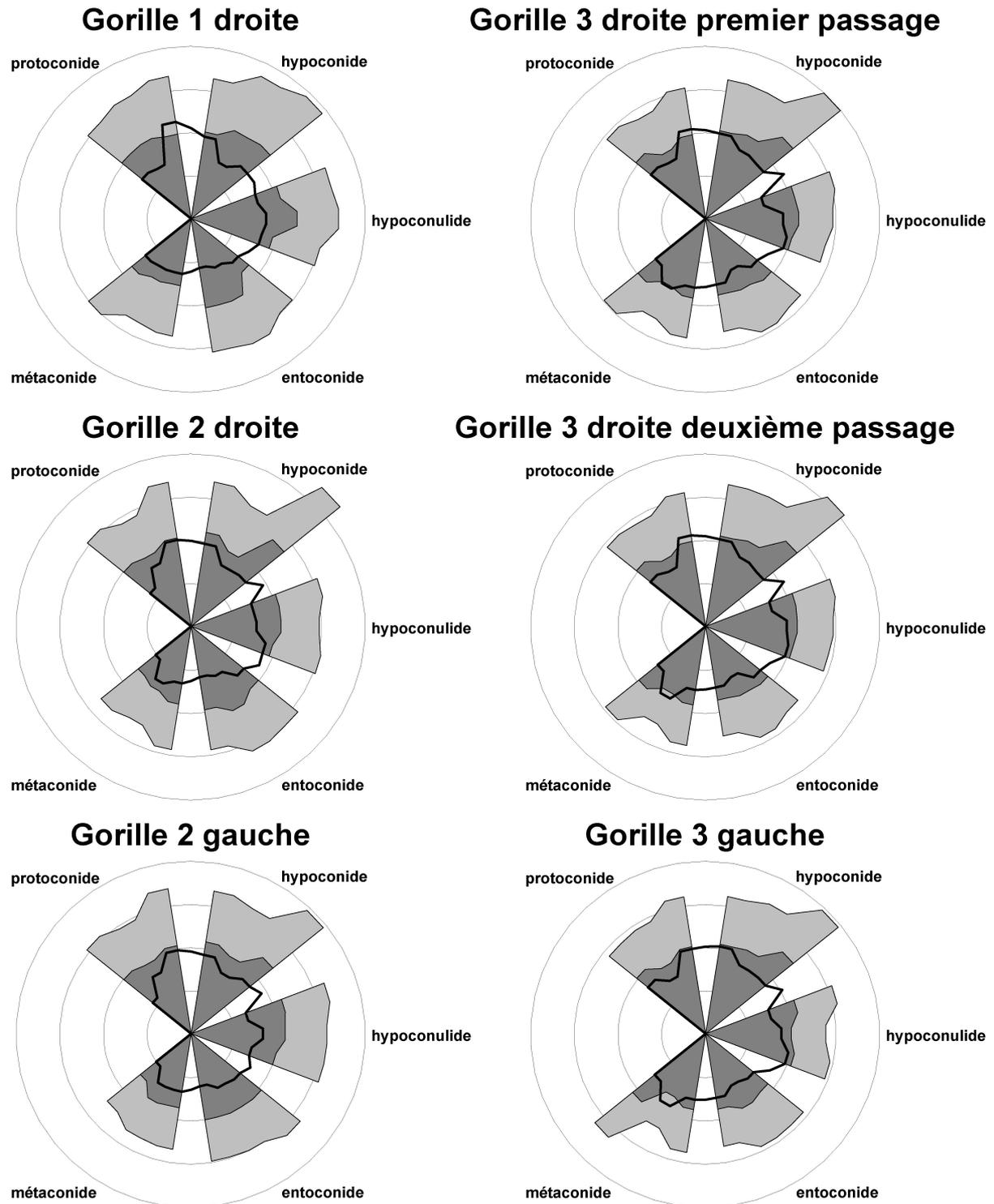


Figure III-24 : Graphiques obtenus pour les six M_2 de *Gorilla gorilla* utilisées précédemment pour illustrer l'effet des différentes variabilités sur les cartes codées en couleurs. En plus des variabilités intra-spécifiques et intra-individuelles, la M_2 du Gorille 3 imagée deux fois indépendamment permet d'estimer la reproductibilité générale des différents aspects de cette technique : préparation des données, normalisation de l'orientation, séparation émail-dentine sur les coupes et détermination des zones mesurées.

e) Indice de Distribution Latérale de l'Email

L'une des premières observations que l'on peut effectuer en regardant les graphiques obtenus pour différentes espèces d'Hominoïdes est que le rapport entre l'email latéral inférieur et supérieur varie fortement en fonction des espèces. Afin de quantifier cette observation, il est possible d'utiliser un indice de Distribution Latérale de l'Email (DLE) qui se calcule grâce à la formule suivante :

$$DLE = \frac{\text{moyenne des épaisseurs de l'email latéral inférieur}}{\text{moyenne des épaisseurs de l'email latéral supérieur}} \times 100$$

Cet indice permet de quantifier de façon globale sur l'ensemble de la dent les participations respectives de l'email latéral supérieur et inférieur au volume de la cupule d'email. Si on considère que seule la partie supérieure de la dent est réellement fonctionnelle durant la mastication, la combinaison de cet indice de DLE avec celui d'ERGE permet d'obtenir un nouvel indice d'épaisseur relative de l'email qui prend partiellement en compte la distribution de l'email sur la couronne.

f) Indice d'Épaisseur Relative Fonctionnelle de l'Email

Comme certains auteurs l'ont souligné (Macho, 1994; Macho et Berner, 1993; Schwartz, 2000b), l'inconvénient majeur de l'indice de Martin est qu'il ne tient pas compte de la distribution de l'email. Des dents très différentes peuvent fournir le même résultat. Si une dent a de l'email supérieur très épais avec de l'email inférieur très fin mais étendu, elle aura la même épaisseur relative d'email qu'une dent ayant de l'email d'épaisseur moyenne uniformément répartie. Cet inconvénient se retrouve également dans l'indice d'ERGE présenté précédemment. La figure III-25 présente un exemple de ce phénomène pour une coupe dans une *M₂* de *Microchoerus sp.* comparée à une coupe équivalente dans une *M₁* d'*Oligopithecus rogeri*. Ces deux dents ont des indices d'ERGE quasiment équivalents (respectivement 7,90 et 7,58) alors qu'il paraît évident à la vue de ces deux coupes que *Microchoerus* a fonctionnellement de l'email plus épais qu'*Oligopithecus*. Cette différence est clairement exprimée par l'indice de DLE qui est beaucoup plus élevé chez *Oligopithecus* (67,36) que chez *Microchoerus* (33,14).

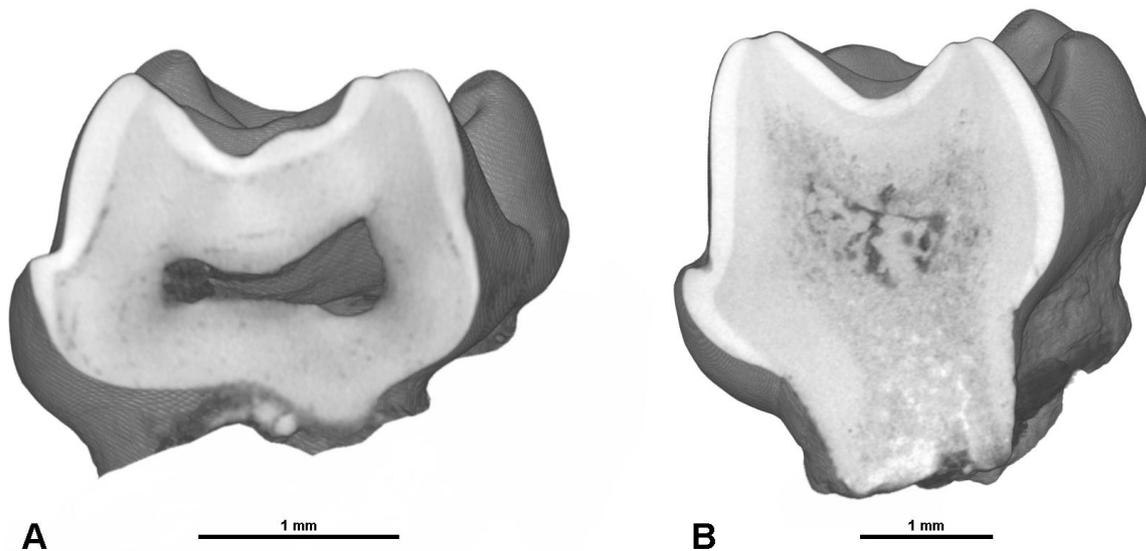


Figure III-25 : Comparaisons de coupes verticales normalisées à travers les cuspidés mésiales chez *Microchoerus sp.* et *Oligopithecus rogeri*. Bien que l'émail paraisse plus épais chez *Microchoerus*, les résultats obtenus pour les calculs d'épaisseur relative de l'émail chez ces deux taxons sont sensiblement les mêmes. Ceci est dû à la forte extension d'émail très fin à la base de la couronne chez *Microchoerus*.

Afin d'exprimer plus justement une épaisseur relative de l'émail qui ait une signification fonctionnelle, on peut combiner les indices d'ERGE et de DLE afin d'obtenir un nouvel indice exprimant l'Épaisseur Relative Fonctionnelle de l'Email (ERFE).

Ce nouvel indice se calcule de la façon suivante :

$$ERFE = \frac{ERGE}{(DLE \times 2) / 100}$$

Le fait de multiplier par deux la DLE sert à garder en moyenne des résultats du même ordre que ceux fournis par le calcul de l'ERGE. Toutefois, ce nouvel indice exprime mieux l'épaisseur relative de l'émail dans la partie supérieure de la dent en fournissant des valeurs plus fortes pour les dents ayant une faible DLE. Les résultats obtenus sont donc plus en accord avec ce que l'on attendrait intuitivement à la vue des coupes et prennent partiellement en compte la distribution de l'émail. Avec ce nouvel indice, on obtient respectivement 11,92 et 5,63 pour *Microchoerus* et *Oligopithecus*.

Chez les Hominoïdes, l'intérêt de ce calcul est relativement limité car l'ERFE et la DLE sont étroitement dépendantes. En revanche, chez les primates non-Hominoïdes, les résultats sont beaucoup plus intéressants car la DLE est très variable d'un taxon à l'autre.

A présent que les principaux indices dérivés des coupes normalisées ont été définis, nous allons voir quelques résultats obtenus sur dents d'Hominoïdes. Très peu de dents sont présentées ici car le temps a manqué pour pouvoir en préparer suffisamment à partir de la base de données microtomographiques constituée.

5) Résultats préliminaires sur les Hominoïdes

Le tableau III-1 présente les résultats des différents indices développés dans cette troisième partie, pour 30 molaires d'Hominoïdes actuels et 5 appartenant au taxon fossile *Khoratpithecus chiangmuanensis*. Cette espèce provenant du gisement de Chiang Muan (Miocène Moyen, Thaïlande) n'est connue à l'heure actuelle que par des dents isolées. Elle a été au départ rapprochée du genre *Lufengpithecus* (Chaimanee *et al.*, 2003) (voir annexe 4). Toutefois, la découverte d'une mandibule plus récente attribuée à un nouveau taxon : *Khoratpithecus piriyai* (Chaimanee *et al.*, 2004) a entraîné la réattribution de la première espèce à ce nouveau genre. Ces dents isolées appartiennent donc à présent au taxon *Khoratpithecus chiangmuanensis*.

La mandibule de *K. piriyai* a été récemment imagée sur la ligne ID17 de l'ESRF à une résolution de 47 μ m dans le cadre du projet scientifique sc-1488 (voir annexe 3). Cependant, je n'ai pas encore eu le temps de traiter ces nouvelles données.

Outre l'apport de nouvelles données concernant les Hominoïdes actuels, le but de ces quelques mesures était d'essayer de déterminer à quelle espèce actuelle *K. chiangmuanensis* ressemble le plus, du point de vue de la structure dentaire tridimensionnelle. Bien évidemment, les remarques présentées ici sont purement spéculatives et subjectives, car je n'ai pas eu le temps d'appliquer de méthodes de comparaisons mathématiques rigoureuses sur ces données (particulièrement en ce qui concerne la distribution de l'email).

	état de la dent	PGC	PDC	ERGE	EMGE	DLE	ERFE
<i>Gorilla gorilla</i>							
M2 inf d (1) *	peu usée	29.08	45.41	10.86	1.06	59.28	9.16
M2 inf d (2) *	non usée	30.29	45.94	11.99	1.06	55.12	10.88
M2 inf d (3) *	peu usée	29.63	42.40	9.08	0.81	48.80	9.30
M2 inf d (3) *	peu usée	30.17	43.00	9.21	0.82	49.50	9.30
M2 inf g (2) *	non usée	31.36	49.21	11.72	1.05	54.60	10.73
M2 inf g (3) *	peu usée	29.49	42.65	9.10	0.81	50.07	9.09
M2 sup g (4)	peu usée cuspides reconstruites	23.50	40.40	11.41	1.16	47.03	12.13
M3 sup d (4)	non usée	26.12	47.26	13.19	1.21	46.21	14.27
moyennes		28.33	45.10	11.38	1.06	51.84	11.08
<i>Pan troglodytes</i>							
M2 inf d (1)	peu usée	26.65	41.18	13.68	0.74	43.75	15.63
M2 inf d (2)	non usée	30.05	57.02	13.18	0.84	50.62	13.02
M2 inf g (3) *	peu usée	33.84	55.42	12.26	0.71	51.02	12.02
M3 inf g (2)	non usée	30.49	58.75	15.05	0.84	49.63	15.16
M1 sup d (3)	peu usée cuspides reconstruites	30.47	56.07	10.13	0.67	53.04	9.55
M2 sup d (3)	non usée	29.82	54.60	11.93	0.75	49.39	12.08
moyennes		30.22	53.84	12.70	0.76	49.57	12.91
<i>Homo sapiens sapiens</i>							
M2 inf d (1) *	peu usée	22.19	43.80	17.40	1.18	33.59	25.90
M2 inf d (2)	non usée	23.33	41.56	23.44	1.44	26.83	43.68
M2 inf d (3)	non usée	24.78	46.26	17.49	1.03	31.66	27.62
M1 sup d (4)	non usée	20.89	38.40	16.12	0.97	40.19	20.05
M2 sup d (5)	non usée	21.22	42.27	22.78	1.42	27.29	41.73
M2 sup g (6)	non usée	18.97	35.43	24.18	1.43	30.70	39.39
moyennes		21.90	41.29	20.23	1.24	31.71	33.06
<i>Hylobates sp.</i>							
M1 inf d (1)	hypoconulide reconstruit	42.33	67.18	12.71	0.51	49.04	12.96
M2 inf d (2) *	germe extrait	40.84	69.99	15.00	0.65	42.55	17.62
moyennes		41.58	68.58	13.85	0.58	45.79	15.29
<i>Pongo pygmaeus</i>							
M1 inf d (1)	germe extrait collet reconstruit	36.49	63.75	17.11	1.08	38.68	22.12
M1 inf d (2)	usée cuspides reconstruites	28.63	47.74	16.11	1.03	44.91	17.93
M1 inf g (3)	germe extrait	32.79	52.59	12.23	0.91	35.68	17.15
M2 inf d (2)	peu usée	32.35	53.66	17.49	1.13	42.22	20.72
M2 inf g (2) *	peu usée	33.83	55.62	17.74	1.13	39.60	22.39
M1 sup g (2)	usée cuspides reconstruites	25.35	47.50	15.12	1.03	44.30	17.06
M2 sup d (2)	peu usée	25.62	54.19	17.40	1.15	37.55	23.16
M2 sup g (2)	peu usée	26.51	53.12	17.18	1.12	38.34	22.41
moyennes		30.20	53.52	16.30	1.07	40.16	20.37
<i>Khoratpithecus chiangmuanensis</i>							
M2 inf d (TF 6171-4) male *	non usée, collet reconstruit	30.37	45.92	17.85	1.22	36.99	24.12
M3 inf g (TF 6171-6) male	germe collet reconstruit	33.16	48.39	18.41	1.29	37.07	24.83
M2 sup d (TF 6169) male	peu usée cuspides reconstruites	21.88	34.43	12.63	0.91	37.15	17.00
M2 sup g (TF 6176) femelle	usée cuspides reconstruites	22.73	36.03	15.50	0.85	38.02	20.39
M3 sup g (TF 6177) femelle	peu usée cuspides reconstruites	22.75	39.83	21.16	0.97	37.73	28.04
moyennes		26.18	40.92	17.11	1.05	37.39	22.88

PGC : Périphérisation Générale des Cuspides
PDC : Périphérisation Dentinaire des Cuspides
ERGE : Epaisseur Relative Généralisée de l'Email
EMGE : Epaisseur Moyenne Généralisée de l'Email
DLE : Distribution Latérale de l'Email
ERFE : Epaisseur Relative Fonctionnelle de l'Email

Tableau III-1 : Résultats des différents indices dentaires obtenus pour 5 espèces d'Hominoïdes actuels et l'espèce fossile *Khoratpithecus chiangmuanensis*. Les chiffres entre parenthèses correspondent aux numéros des différents individus dans chacune des espèces. Les astérisques indiquent les dents dont les cartes de distribution d'émail codées en couleurs et les graphiques synthétiques sont présentés dans ce mémoire.

Lors de sa description originale, ce taxon a été rapproché de *Pongo pygmaeus* sur la base de nombreux caractères morphologiques incluant notamment une estimation de l'épaisseur de son émail calculé sur une coupe verticale virtuelle passant par les cuspides

mésiales (Chaimanee *et al.*, 2003) (annexe 4). D'après cette comparaison simple, réalisée sur des coupes non normalisées, l'épaisseur de l'émail de *K. chiangmuanensis* apparaît tout à fait comparable à celle de *P. pygmaeus*. Les résultats des mesures de l'Épaisseur Relative Généralisée de l'Email (ERGE) viennent confirmer ce rapprochement. Cependant, l'indice de Distribution Latérale de l'Email (DLE) est un peu moins fort que chez *P. pygmaeus*. Ceci entraîne un indice d'épaisseur relative fonctionnelle de l'émail (ERFE) plus élevé chez *K. chiangmuanensis* que chez *P. pygmaeus*. Cette différence de DLE résulte du fait que les couronnes sont plus basses chez *K. chiangmuanensis* que chez *P. pygmaeus*.

Malgré cette différence, *K. chiangmuanensis* se rapproche plus de *P. pygmaeus* que de n'importe quel autre Hominoïde actuel sur la base de l'épaisseur relative de l'émail de ses molaires.

En ce qui concerne les indices de périphérisation des cuspidés, *K. chiangmuanensis* correspond plus à *Gorilla gorilla* ou *Homo sapiens sapiens* qu'à *P. pygmaeus*. Cet aspect est pour le moment difficile à interpréter du fait du trop faible nombre de dents étudiées pour chaque espèce et du manque de recul. Il permet toutefois de montrer que, de ce point de vue, *K. chiangmuanensis* semble très différent de *P. pygmaeus*. L'étude des molaires de *K. piriyai* devrait se révéler très informative pour mieux comprendre le déterminisme de ce caractère.

Bien que n'ayant pas encore pu exploiter les deux approches de la distribution de l'émail (cartes codées en couleurs et graphiques synthétiques), j'ai décidé de présenter ici les résultats obtenus pour la M₂d (TF 6171-4) du mâle de *K. chiangmuanensis*. En plus des coupes normalisées (figure III-26), j'ai réalisé une segmentation manuelle coupe par coupe de l'émail en 3D (sur des données ramenées à 82,4µm de résolution). A partir de cette segmentation, j'ai pu extraire la morphologie de la jonction émail-dentine et la carte codée en couleurs de l'épaisseur de l'émail, en complément du graphique synthétique généré grâce aux coupes normalisées. Ces différents aspects sont présentés dans la figure III-27. La mauvaise concordance entre le graphique et la carte en couleurs est due en partie au fait que la segmentation en 3D sur des données à très basse résolution (en particulier sur un fossile) entraîne une très forte dégradation du collet et des pointes des cornes de dentine. De même, les ridules visibles sur la dentine sont des artefacts dus aux différents filtres et lissages utilisés pour préparer les données segmentées. Elles ne sont donc pas comparables à celles visibles sur les molaires d'Hominoïdes actuels présentées à la page 107.

Ceci montre bien qu'une approche par segmentation sur des dents fossiles est très délicate à mettre en œuvre, sauf sur des spécimens ayant une conservation exceptionnelle.

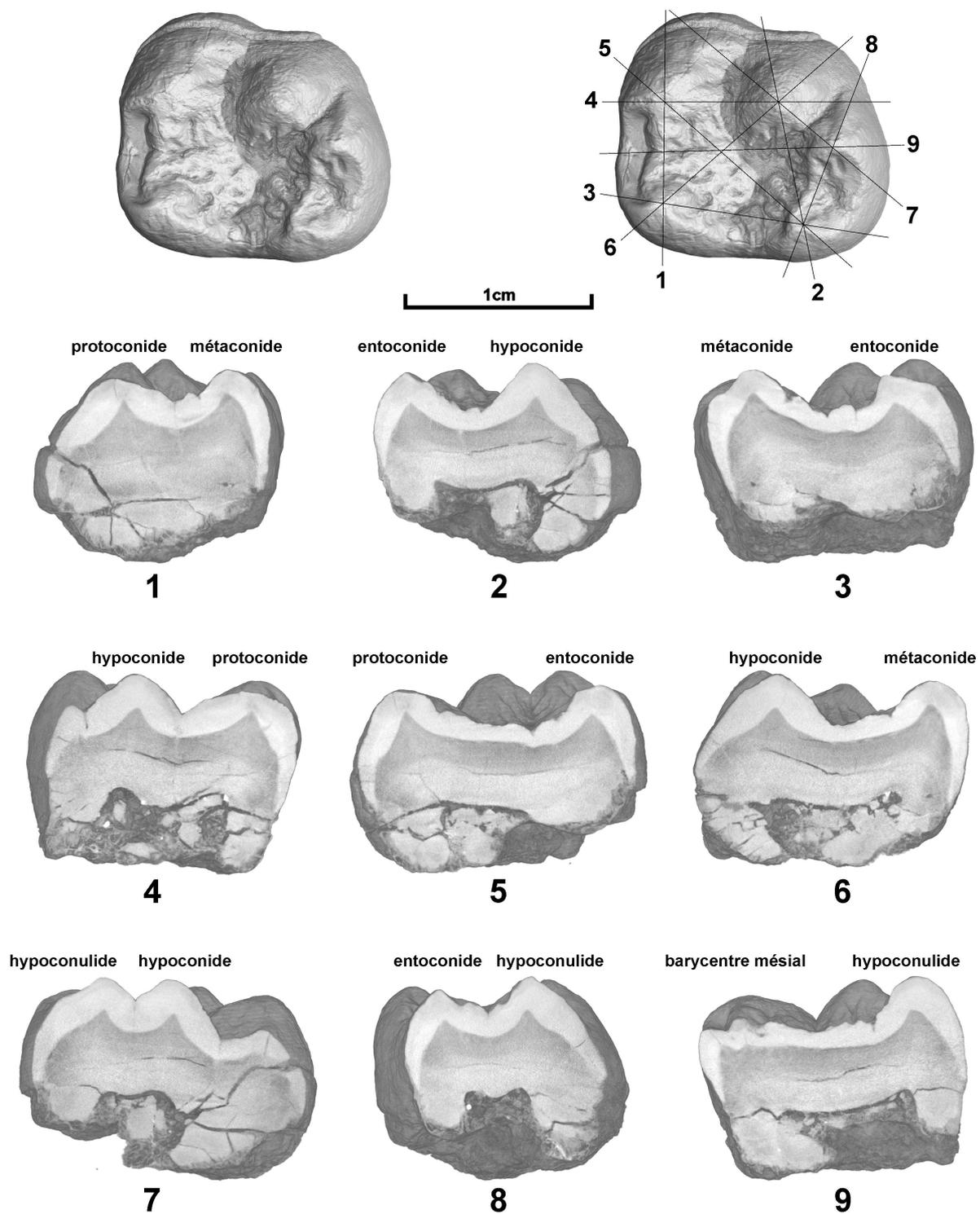


Figure III-26 : Découpage normalisé d'une M₂d de mâle (TF 6171-4) de *Khoratpithecus chiangmuanensis*

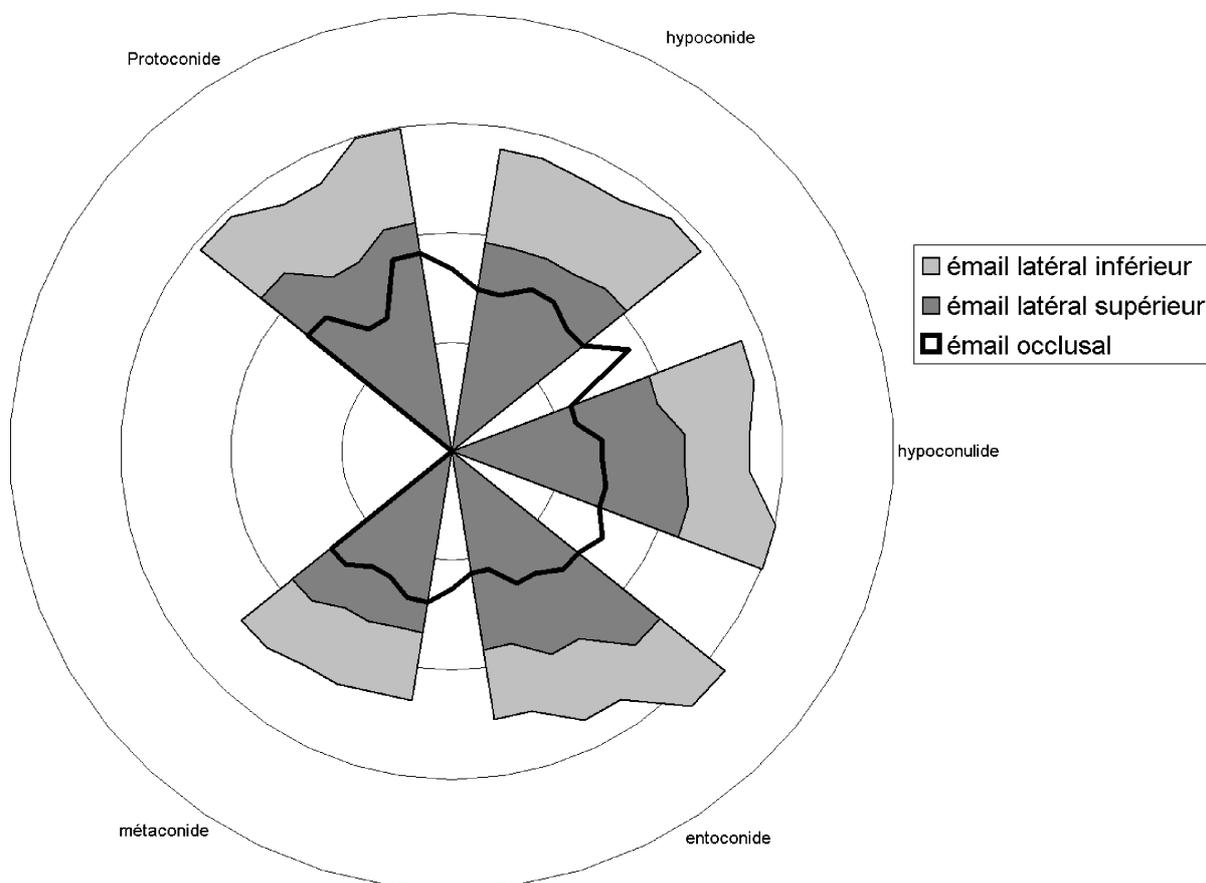
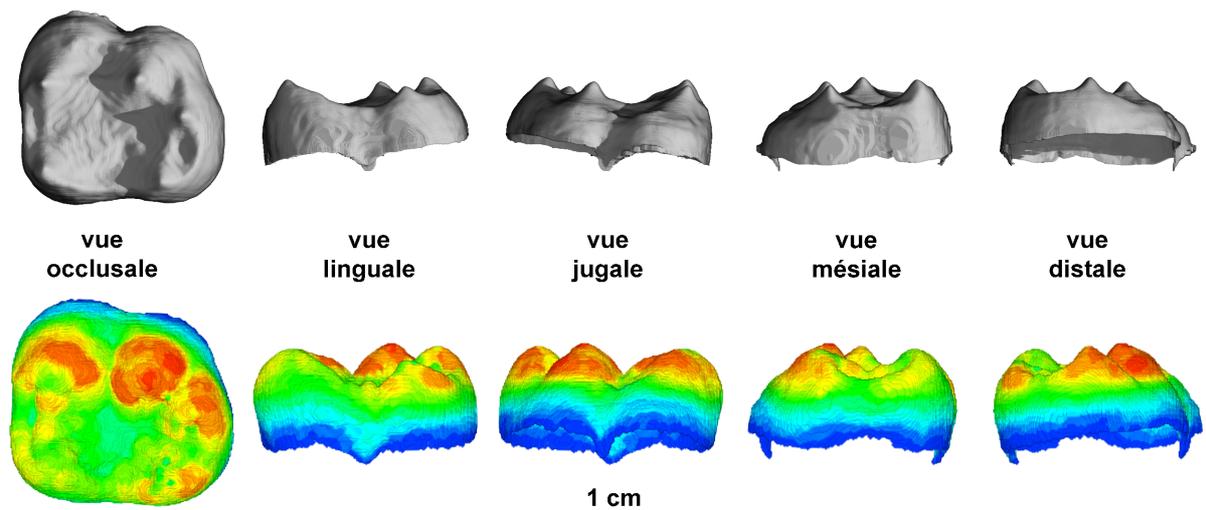


Figure III-27 : M₂d de mâle (TF 6171-4) de *Khoratpithecus chiangmuanensis* : aspect de la jonction émail-dentine et distribution de l'émail présentée par une carte codée en couleurs et un graphique synthétique suivant le protocole décrit dans le texte.

Si on compare grossièrement les résultats obtenus pour cette dent à ceux présentés pour les M₂ des différents Hominoïdes actuels (pages 103, 109 et 136), *Khoratpithecus chiangmuanensis* semble à priori ne correspondre à aucun d'entre eux. En tenant compte de

l'absence d'hypoconulide sur la dent humaine présentée ici, on peut dire que globalement *K. chiangmuanensis* ressemble plus à *Homo sapiens sapiens* et à *Pongo pygmaeus* qu'aux trois autres taxons présentés, et ce, que ce soit au niveau de la morphologie de la jonction émail-dentine, ou au niveau de la distribution de l'émail. Néanmoins, ces ressemblances restent très floues et totalement subjectives. Il faudra donc attendre des analyses mathématiques appliquées sur un plus grand nombre d'échantillons pour obtenir des informations réellement pertinentes.

Cette troisième partie a montré que l'on peut obtenir de façon non-destructive des informations précises quant à la structure tridimensionnelle des dents grâce à la microtomographie X. De plus, l'approche par les coupes standardisées fournit des données quantitatives très peu subjectives. Comme il n'est pas nécessaire de segmenter l'émail pour appliquer cette technique, elle est facilement applicable aux fossiles. Les différents indices développés ici permettent de caractériser rapidement certains aspects des dents indépendamment de leur taille. Ils peuvent donc être appliqués à tous les types de molaires de primates. Bien que les résultats présentés dans cette partie ne concernent que les Hominoïdes, l'application de ces méthodes aux primates en général devrait fournir des informations très intéressantes sur un plan fonctionnel (comme nous le verrons chez *Siamopithecus eocaenus* dans la quatrième partie), et éventuellement sur un plan phylogénétique. En particulier, l'exploitation mathématique des données concernant la distribution de l'émail pourrait se révéler extrêmement informative. L'application de ces méthodes à un large échantillonnage de primates actuels et fossiles constitue donc l'une des perspectives principales à ce travail de thèse.

Partie IV : Approche microtomographique
de différents spécimens de *Siamopithecus*
eocaenus

Introduction

Cette quatrième partie a pour but de présenter certains aspects de la μ CT en paléontologie à travers plusieurs expériences réalisées sur les différents fossiles de *Siamopithecus eocaenus*.

Le premier aspect qui sera développé dans cette quatrième partie concerne l'épaisseur de l'émail observée chez *Siamopithecus*, et ses implications mécaniques. Ensuite, à travers un examen rapide des principaux traits morphologiques des *Amphipithecidae* de grande taille, je proposerai une hypothèse pour essayer de reconstituer le régime alimentaire de ces animaux.

Les parties suivantes concerneront successivement la visualisation externe des différents fossiles en 3D, l'extraction d'un germe dentaire inclus dans un fragment de mandibule d'un individu juvénile, et enfin, une tentative de reconstitution en trois dimensions des mâchoires de *Siamopithecus*.

I) Épaisseur de l'émail des *Amphipithecidae* de grande taille : implications fonctionnelles

Dans la première partie, nous avons vu que l'émail est radial chez les *Amphipithecidae* de grande taille d'Asie du Sud-Est. Pour expliquer cette observation, j'ai proposé deux hypothèses : l'une phylogénétique et l'autre fonctionnelle.

Pour la première, on considère que les *Amphipithecidae* ne présentent pas de bandes de Hunter-Schreger (HSB) parce que ce groupe ne les a pas encore acquises (dans ce cas, on considère que les HSB se sont développées de nombreuses fois en parallèle chez les primates).

Pour la seconde, on considère que les primates avaient dès le début de leur histoire la potentialité génétique d'exprimer les HSB, mais que l'expression effective de ces structures est directement liée à la taille des animaux, avec, dans certains cas, une influence du régime alimentaire. Selon cette hypothèse, l'émail radial des *Amphipithecidae* de grande taille pourrait être lié à une adaptation à la folivorie. Toutefois, comme nous l'avons vu dans la première partie, pour que cette hypothèse soit plausible, elle implique que *Siamopithecus* et *Pondaungia* aient de l'émail relativement fin.

L'étude des différents fossiles de *Siamopithecus eocaenus* étant l'un des aspects principaux de cette thèse, j'ai appliqué à quatre molaires de ce taxon les différentes techniques de mesure normalisées décrites dans la troisième partie. Afin de limiter les erreurs dues à la reconstruction des parties usées, je n'ai effectué ces opérations que sur les dents des échantillons TF 3635 et TF 3634, les autres fossiles présentant une usure trop avancée pour que les mesures soient réellement fiables. Le but principal de ces opérations était de caractériser le plus précisément possible l'épaisseur de l'émail chez *Siamopithecus*. En effet, ce caractère semble être très important pour essayer de comprendre le régime alimentaire des *Amphipithecidae* de grande taille.

1) Caractérisation de l'épaisseur de l'émail chez *Siamopithecus eocaenus*

Quatre molaires ont été orientées puis découpées selon le protocole exposé dans la partie III : M¹ M² du maxillaire TF 3635 et M₂ M₃ de la mandibule TF 3634.

Les séries dentaires de ces deux échantillons ont été imagées en μ CT locale avec une résolution de 10,13 μ m. L'émail est facilement observable sur la plupart des sections, cependant, sur la mandibule TF 3634, il présente la particularité d'être moins dense que la dentine. Ces dents étant partiellement usées, les pointes des cornes de dentine ont été en partie extrapolées pour calculer l'orientation normalisée. Ensuite, afin de compenser l'usure et réduire son influence sur les mesures obtenues, les cuspidés ont été reconstituées sur les coupes obtenues.

Les figures IV-1 et IV-2 présentent respectivement les résultats de ces différentes opérations sur la M^2 du maxillaire TF 3635 et la M_2 de la mandibule TF 3634.

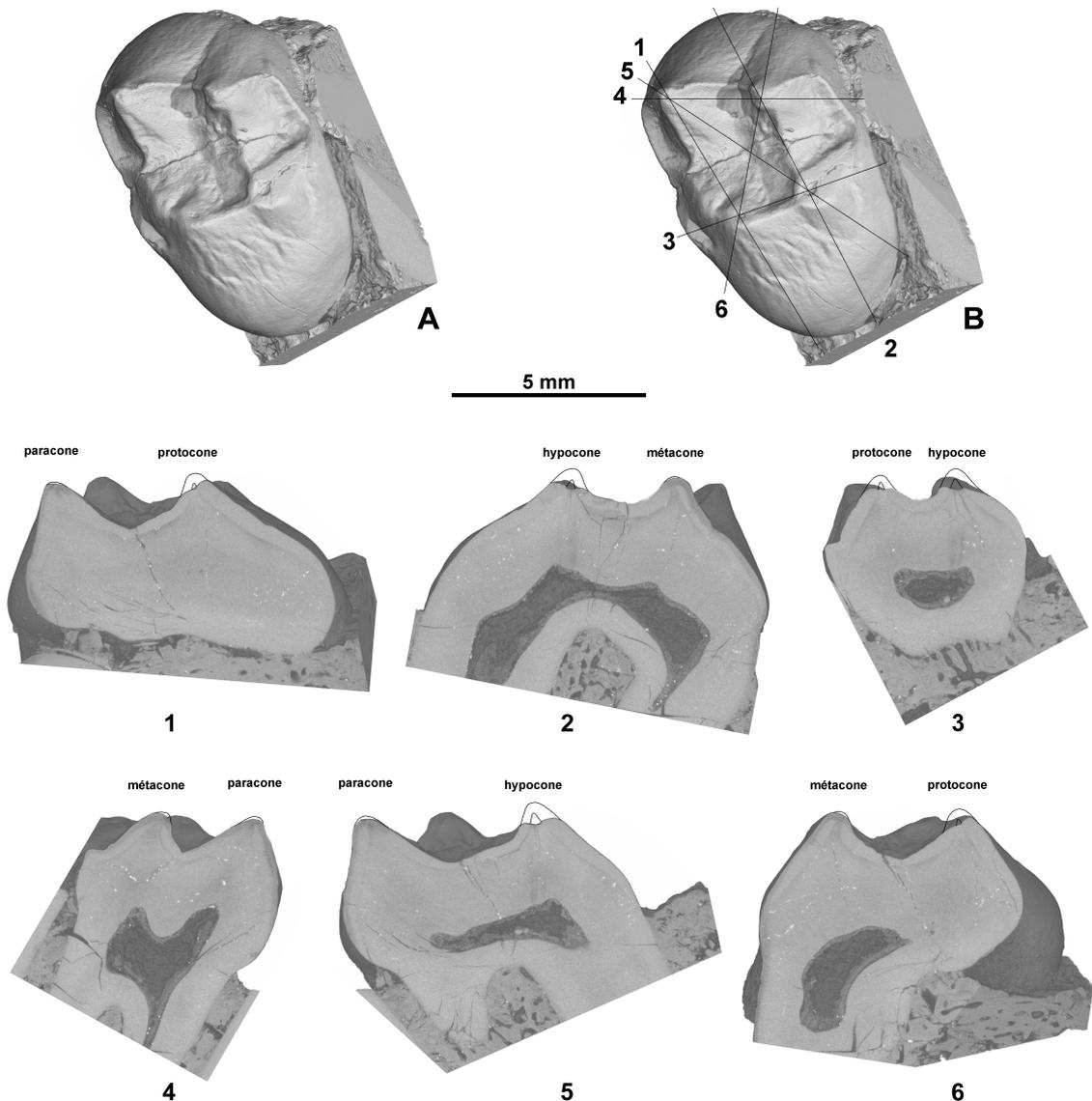


Figure IV-1 : Découpage normalisé d'une M^2 de *Siamopithecus eocaenus* (du maxillaire TF 3635). A : vue occlusale normalisée par les pointes des cornes de dentine. B : vue occlusale montrant la position des différentes coupes verticales. Les cuspidés ont été reconstituées sur les six coupes normalisées afin de compenser l'usure subie par la dent.

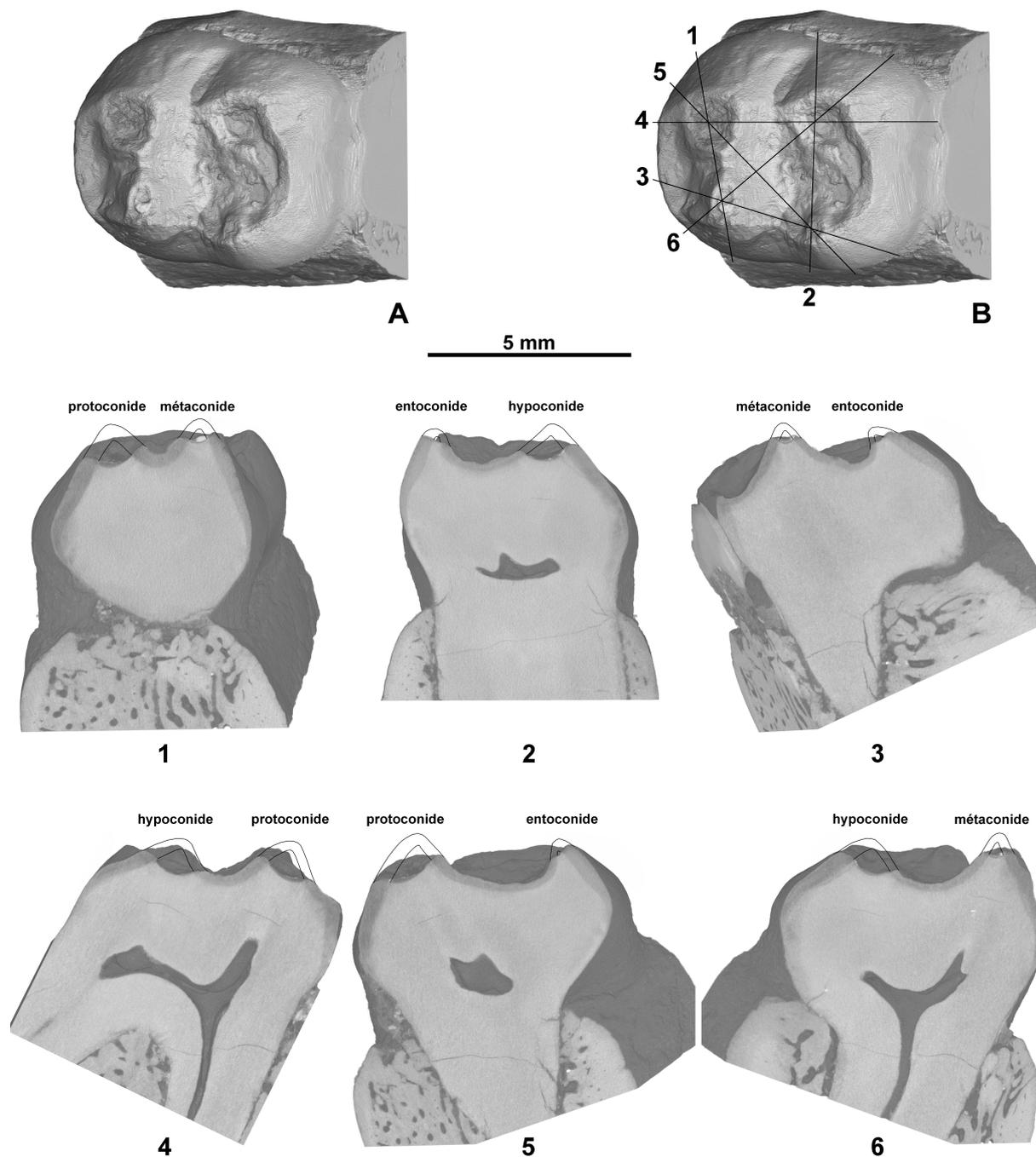


Figure IV-2 : Découpage normalisé d'une M_2 de *Siamopithecus eoaeus* (de la mandibule TF 3634). A : vue occlusale normalisée par les pointes des cornes de dentine. B : vue occlusale montrant la position des différentes coupes verticales. Les cuspides ont été reconstruites sur les six coupes normalisées afin de compenser l'usure subie par la dent.

Etant donné les différences parfois très faibles de densité entre émail et dentine sur ces échantillons, il est impossible de séparer ces deux tissus par une sélection des niveaux de gris. Il a donc été nécessaire de tracer à la main la jonction émail-dentine sur chaque coupe normalisée. Comme je l'ai déjà présenté dans la partie III, les résultats obtenus sur des dents

actuelles montrent une meilleure précision des mesures sur les coupes tracées manuellement que sur celles préparées en utilisant la technique du Half Maximum Height. En effet, le traçage manuel permet de mieux prendre en compte les parties fines au niveau du collet ou des pointes de dentine. Le fait de séparer manuellement émail et dentine sur les dents de *Siamopithecus* permet donc d'obtenir des résultats précis et fiables.

Le but de ces différentes mesures était de caractériser l'épaisseur de l'émail pour ces quatre molaires. Le tableau IV-1 présente les résultats obtenus pour les différents indices présentés dans la partie III. Les données concernant la distribution de l'émail ne seront pas présentées car elles n'ont pas pu être exploitées pour le moment.

	PGC	PDC	ERGE	EMGE	DLE	ERFE
TF 3635 M ¹ d	19.15	36.25	6.36	0.29	47.58	6.68
TF 3635 M ² d	15.60	27.42	7.57	0.30	55.93	6.76
TF 3634 M ² d	16.62	29.79	8.02	0.27	53.33	7.52
TF 3634 M ³ d	21.31	29.35	9.70	0.28	51.37	9.45
moyennes	18.17	30.70	7.91	0.29	52.05	7.60

- PGC : Périphérisation Générale des Cuspides
- PDC : Périphérisation Dentinaire des Cuspides
- ERGE : Epaisseur Relative Généralisée de l'Email
- EMGE : Epaisseur Moyenne Généralisée de l'Email
- DLE : Distribution Latérale de l'Email
- ERFE : Epaisseur Relative Fonctionnelle de l'Email

Tableau IV-1 : Mesures dentaires normalisées de quatre molaires de *Siamopithecus eocaenus* réalisées selon le protocole défini dans la partie III de ce mémoire.

2) Estimation de l'épaisseur de l'émail chez *Pondaungia* sp.

Etant donné l'impossibilité de sortir les fossiles du pays, il n'a pas été possible d'observer par μ CT la structure dentaire des *Amphipithecidae* du Myanmar. Toutefois, à partir de certains moulages présentant des dents cassées, il est possible d'estimer l'épaisseur moyenne de l'émail chez *Pondaungia*. C'est ce qu'ont essayé de faire Kay *et al.* (2004) à partir d'une molaire supérieure cassée (présentée à tort comme une M² par ces auteurs), provenant du maxillaire NMMP-KU0003 (Shigehara *et al.*, 2002) (également référencé sous le numéro de catalogue NMMP 12). Cette dent cassée est en fait la partie mésio-linguale de la M³ de ce maxillaire (Shigehara *et al.*, 2002). Ce spécimen a été initialement décrit comme

appartenant à *Pondaungia cotteri*. Il est pourtant attribué à *Pondaungia savagei* par Egi *et al.* (2004) sur la base de sa taille importante. Son poids est estimé par ces auteurs à 8,6kg.

Pour ne pas surcharger inutilement le texte qui va suivre, je ne parlerai que de *Siamopithecus* et de *Pondaungia*. Toutefois, toutes les observations réalisées chez *Pondaungia cotteri* (ou *Pondaungia savagei* en fonction des auteurs) sont très probablement valables pour *Amphipithecus mogaungensis*. En effet, ces différents taxons ne seraient en fait qu'une seule et même espèce, *Pondaungia cotteri*, présentant un fort dimorphisme sexuel (voir Jaeger *et al.* 2004, annexe 1). Les résultats concernant le genre *Pondaungia* présentés dans la suite sont donc à comprendre au sens large.

Sur la base d'observations au microscope électronique à balayage des cassures de cette M³ du spécimen NMMP 12, Kay *et al.* ont annoncé un émail très épais chez *Pondaungia*. Pour appuyer leurs propos, ils ont publié une figure (figure 6) montrant l'émail détourné à partir d'images MEB, prises sous plusieurs angles. Cette figure présentant un composite de fractures extrêmement éloigné du plan idéal pour calculer l'indice d'épaisseur relative de l'émail défini par Martin (1985), ce paramètre ne peut pas être obtenu pour *Pondaungia*. En revanche, à partir de cette figure, il est possible de calculer un autre indice défini par Martin (1985) : l'épaisseur moyenne de l'émail.

En réalisant les mesures nécessaires au calcul de cet indice sur la figure présentée par Kay *et al.*, on obtient une surface d'émail de 2,1mm², pour une longueur correspondante de jonction émail-dentine de 6,1mm ; soit une épaisseur moyenne de l'émail d'environ 0,3mm.

Nous venons de voir que l'Épaisseur Moyenne Généralisée de l'Email (EMGE) chez *Siamopithecus eocaenus* varie entre 0,27 et 0,3mm (la moyenne étant de 0,29mm). Si l'on considère les poids estimés pour *Siamopithecus* et *Pondaungia* (respectivement 5,9 et 8,6kg) (Egi *et al.*, 2004), on peut dire que l'épaisseur de l'émail chez *Pondaungia* est comparable à celle de *Siamopithecus*, voire même un peu plus faible étant donné que le spécimen NMMP 12 de *Pondaungia* est plus gros que les différents *Siamopithecus*. Sachant que l'indice moyen d'épaisseur relative généralisée de l'émail (ERGE) chez *Siamopithecus* est de 7,91 (ce qui correspond à de l'émail relativement fin comme nous allons le voir maintenant), il me paraît erroné d'affirmer que *Pondaungia* a de l'émail très épais.

3) Implications de l'épaisseur de l'email des *Amphipithecidae* de grande taille : hypothèse de la folivorie

a) Comparaison de l'épaisseur de l'email des *Amphipithecidae* de grande taille avec d'autres taxons

Comme nous l'avons vu dans la partie III (page 133), l'indice d'ERGE est totalement compatible avec l'indice d'épaisseur relative de l'email défini par Martin (1985). Il est donc possible de comparer directement les résultats présentés dans ce mémoire avec les données de la littérature ayant été obtenues suivant les techniques de Martin.

Martin *et al.* (2003) présentent une revue de la plupart des résultats de la littérature obtenus pour l'indice d'épaisseur relative de l'email chez les primates actuels, ainsi que pour quelques autres mammifères. Les données quantitatives concernant les primates fossiles sont plus disséminées et concernent la plupart du temps les Hominoïdes. Toutefois, des données intéressantes ont été publiées par Teaford *et al.* (1996) sur certains Anthroïdes fossiles du Fayoum. En plus des données de la littérature, on peut prendre en compte les résultats des mesures sur les Hominoïdes présentés dans la partie III (tableau III-1).

Afin d'obtenir des informations sur des primates non-Hominoïdes, j'ai également mesuré quelques échantillons d'espèces fossiles en appliquant le même protocole que pour les Hominoïdes. Le tableau IV-2 présente les résultats obtenus pour ces quelques dents. Ces informations restent très ponctuelles, mais elles permettent tout de même de se faire une idée de ce que l'on peut trouver dans les différents groupes de primates fossiles.

Comme nous l'avons vu, l'indice moyen d'ERGE calculé chez *Siamopithecus eocaenus* est de 7,91. Dans son cas, l'indice de Distribution Latérale de l'Email (DLE) est relativement élevé, ce qui donne une Epaisseur Relative Fonctionnelle de l'Email (ERFE) faible. Ceci indique que *Siamopithecus* présente vraiment de l'email fin voire même très fin. Si on ne se fonde que les mesures d'ERGE présentées ici et sur les différentes mesures d'épaisseur relative de l'email dans la littérature, en dehors de *Moeripithecus markgrafi* et *Oligopithecus rogeri* du gisement Oligocène Inférieur de Taqah, aucun autre primate Anthroïde actuel ou fossile décrit à ce jour ne présente un email aussi fin.

Dans la littérature, les données quantifiées sur les primates fossiles non-Hominoïdes sont relativement rares comme nous l'avons vu un peu plus haut. Si on tient compte des

quelques mesures présentées dans ce mémoire, on peut dire que *Siamopithecus* reste dans les primates à émail fin.

	PGC	PDC	ERGE	EMGE	DLE	ERFE
<i>Adapis parisiensis</i> M ₁ d	31.13	46.45	9.46	0.27	64.14	7.37
<i>Leptadapis magnus</i> M ¹ d	19.67	30.77	7.08	0.31	65.85	5.38
<i>Microchoerus</i> sp. M ₂ g	24.03	41.17	7.90	0.12	33.14	11.92
<i>Oligopithecus rogeri</i> M ₁ d	35.96	59.15	7.58	0.17	67.36	5.63
<i>Moeripithecus markgrafi</i> M ₁ d	24.39	35.86	7.86	0.28	49.25	7.98

PGC : Périphérisation Générale des Cuspides
PDC : Périphérisation Dentinaire des Cuspides
ERGE : Epaisseur Relative Généralisée de l'Email
EMGE : Epaisseur Moyenne Généralisée de l'Email
DLE : Distribution Latérale de l'Email
ERFE : Epaisseur Relative Fonctionnelle de l'Email

Tableau IV-2 : Mesures dentaires normalisées chez différents taxons de primates fossiles. Toutes les dents présentées ont subi une reconstruction des cuspides, toutefois, étant donné la très faible usure, cette reconstruction a une influence très limitée. Une grande partie du collet de la dent de *Moeripithecus* a en revanche dû être reconstruite, les mesures concernant cet échantillon sont donc moins précises que pour les autres

Ces comparaisons rapides permettent donc de confirmer que l'affirmation de Kay *et al.* attribuant de l'émail très épais à *Pondaungia*, sur la base de l'observation de la M³ cassée du spécimen MNNP 12, est très probablement erronée. Au contraire, l'émail des *Amphipithecidae* de grande taille peut être considéré comme fin voire même très fin.

Les différentes données présentées ici suggèrent qu'avoir de l'émail fin pourrait être un caractère primitif chez les primates. En effet, les valeurs obtenues pour les différents spécimens d'Adapiformes et d'Omomyiformes de l'Eocène ainsi que pour les Anthropoïdes du début de l'Oligocène, sont toutes relativement faibles en regard de celles présentées par Teaford *et al.* (1996) pour cinq espèces plus tardives d'Anthropoïdes du Fayoum. De plus, les Strepsirhiniens actuels présentent globalement de l'émail plus fin que les Anthropoïdes. L'étude de formes plus anciennes pourrait permettre de vérifier cette hypothèse.

Il est donc autorisé de penser que l'émail fin des *Amphipithecidae* pourrait être un caractère primitif de ce groupe. Cependant, la finesse de l'émail couplée à de l'émail radial (partie I) a également des implications importantes sur un plan mécanique, que nous allons à présent examiner.

b) Implications mécaniques de l'épaisseur et de la microstructure de l'émail des *Amphipithecidae* de grande taille.

Pondaungia et *Siamopithecus* ont été décrits par Kay *et al.* (2004) comme des primates se nourrissant de graines ou d'aliments durs. Ces auteurs considèrent que la morphologie des mâchoires et des dents de ces primates, associée à de l'émail très épais, est une adaptation permettant de développer une grande force en pression pour écraser une nourriture dure. Il a en effet été démontré que l'augmentation de l'épaisseur de l'émail est généralement liée à des adaptations à une nourriture dure (Kay, 1981). De plus, cet épaississement de l'émail est généralement associé au développement de HSB qui permettent d'empêcher la propagation des fractures (Koenigswald *et al.*, 1987; Rensberger, 1997).

Une nourriture dure n'est pas obligatoirement associée à de l'émail très épais. Martin *et al.* (2003) ont montré récemment que certains Platyrrhiniens actuels qui se nourrissent de fruits durs n'ont pas d'émail épais. Ces auteurs montrent qu'il s'agit dans ce cas d'adaptations particulières qui impliquent une ouverture des fruits durs grâce à la denture antérieure très développée, les molaires n'ayant plus ensuite qu'à broyer le cœur du fruit beaucoup plus tendre « sclerocarpic foraging ». Toutes ces formes présentent néanmoins des HSB très développées, même au niveau des molaires.

Comme mentionné par Kay *et al.* (2004), « the teeth of species that specialize in eating hard seeds or in splitting open tough, hard fruits have thicker enamel (Kay, 1981) or more specialized enamel structure (Martin *et al.*, 1994) than closely-related frugivorous and folivorous species ». Bien que les *Amphipithecidae* aient apparemment une denture antérieure très développée (Chaimanee *et al.*, 2000a; Kay *et al.*, 2004; Shigehara *et al.*, 2002), à la vue de l'épaisseur et de la microstructure de leur émail, il semble très peu probable qu'ils aient eu un régime alimentaire composé de nourriture coriace. Leur émail ne paraît adapté ni à l'écrasement de graines par les molaires, ni à l'ouverture de noix avec la denture antérieure.

Nous allons à présent examiner certains caractères morphologiques des *Amphipithecidae* sous l'hypothèse d'un régime folivore, proposée dans la première partie.

c) Folivorie et caractères morphologiques des *Amphipithecidae* des grande taille

Comme nous l'avons vu dans la première partie, le fait que les *Amphipithecidae* de grande taille aient de l'émail radial fin rappelle ce que l'on observe chez les taxons actuels et fossiles ayant un régime folivore. Toutefois, les conclusions de Kay *et al.* ne reposent pas que

sur l'épaisseur de l'émail. Elles s'appuient également sur certains caractères morphologiques. Nous allons examiner les différents caractères qu'ils proposent afin de voir s'ils pourraient être compatibles avec un régime folivore.

L'un des caractères les plus marquants chez les *Amphipithecidae* selon Kay *et al.* est la robustesse du corps mandibulaire qui suggérerait une forte puissance de mastication. Cependant, comme le remarquent ces auteurs, les dimensions en largeur et en hauteur des mandibules de *Pondaungia* et *Siamopithecus* (calculées relativement à la largeur de la M₁), sont compatibles avec celles obtenues pour des primates actuels mangeurs de graines, mais aussi avec celles des folivores (voir figure 8 de ces auteurs).

La folivorie peut entraîner dans certains cas un fort développement des muscles masticatoires. Les mouvements masticatoires mis en jeu sont toutefois différents de ceux correspondant à une nourriture dure (Fleagle, 1999; Kay, 1981). Ce fort développement musculaire peut expliquer la hauteur des corps mandibulaires observés chez certains folivores actuels comme par exemple les *Colobinae* (Fleagle, 1999). On peut penser que le fort développement du corps mandibulaire chez les *Amphipithecidae* de grande taille est une convergence avec ce que l'on observe chez ce groupe de primates actuels.

Le second type de caractères présentés par Kay *et al.* pour justifier un régime à base de nourriture dure est la symphyse chez *Pondaungia* et *Siamopithecus*. Bien qu'elle ne soit pas fusionnée, elle présente des inter-digitations montrant que les deux hémi-mandibules étaient fortement liées. Ils interprètent ce renforcement comme une adaptation servant à augmenter la puissance de mastication. Cette interprétation semble logique, pourtant, elle n'est pas forcément liée à une augmentation de la puissance de mastication liée à une nourriture dure. En effet, les Adapiformes folivores comme *Adapis parisiensis*, *Leptadapis magnus* ou *Notharctus* ont développé de façon convergente avec les Anthropoïdes une symphyse soudée. Ravosa et Hylander ont présenté l'idée que la fusion de la symphyse chez les primates pourrait être, dans certains cas, une adaptation pour résister à l'écartement latéral des mandibules (wishboning) dû à une mastication unilatérale à forte composante horizontale, généralement liée à une anisognathie (mâchoires supérieures plus larges que les mâchoires inférieures) (Ravosa et Hylander, 1994). Bien que les *Amphipithecidae* ne présentent pas de fusion des mandibules, on peut penser que le renforcement du corps mandibulaire et de la symphyse chez ce groupe pourrait être liée à ce type de mastication, tout à fait compatible

avec une adaptation à la folivorie. Je reviendrai sur ce point à la fin de cette quatrième partie en m'appuyant sur la reconstitution 3D des mâchoires de *Siamopithecus*.

Enfin, l'argument le plus convaincant (en dehors de l'affirmation erronée d'un émail épais chez *Pondaungia*) présenté par Kay *et al.* pour appuyer l'hypothèse d'un régime alimentaire à base de nourriture dure est le très faible développement des crêtes coupantes chez les *Amphipithecidae*. Kay (1981) a montré que la folivorie est généralement liée à un fort développement de ces crêtes qui servent à découper les feuilles afin de rendre leur assimilation plus efficace. La morphologie dentaire des *Amphipithecidae* de grande taille semble donc à priori exclure un régime folivore. Toutefois, nous avons vu que la microstructure et l'épaisseur de l'émail permettent d'exclure un régime alimentaire composé d'aliments durs, pour des raisons de résistance mécanique.

On se trouve donc face à un problème car les *Amphipithecidae* de grande taille présentent un mélange de caractères sans équivalent chez les primates actuels. Les *Amphipithecidae* étant un groupe extrêmement autapomorphe (Kay *et al.*, in press; Seiffert *et al.*, in press), il paraît difficile de reconstituer leur régime alimentaire sur la base de rapprochements globaux avec les primates actuels.

d) Hypothèse d'une adaptation particulière à la folivorie des *Amphipithecidae* de grande taille

Je vais à présent développer une hypothèse pour tenter d'expliquer les arrangements morphologiques particuliers observés chez les *Amphipithecidae* de grande taille.

Si on considère la microstructure et l'épaisseur de l'émail, ainsi que la morphologie des mandibules sans tenir compte des crêtes coupantes, le régime alimentaire le plus logique serait la folivorie. On peut donc imaginer que ces animaux ont développé une adaptation particulière à la folivorie sans le fort développement des crêtes coupantes généralement associé à ce type de nourriture. *Pondaungia* présenterait une forme primitive de cette adaptation et *Siamopithecus* une forme plus dérivée avec des spécialisations dentaires plus poussées.

Quand on observe la denture de ces animaux, il est intéressant de prendre en compte plusieurs caractères pour essayer de reconstituer leur régime alimentaire :

- Les rangées dentaires sont fortement courbées dans le plan vertical et horizontal (figure IV-3a). Lors de l'usure due à la mastication, cette courbure reste nette et la canine s'use dans le prolongement de cette courbe (figure IV-3b).

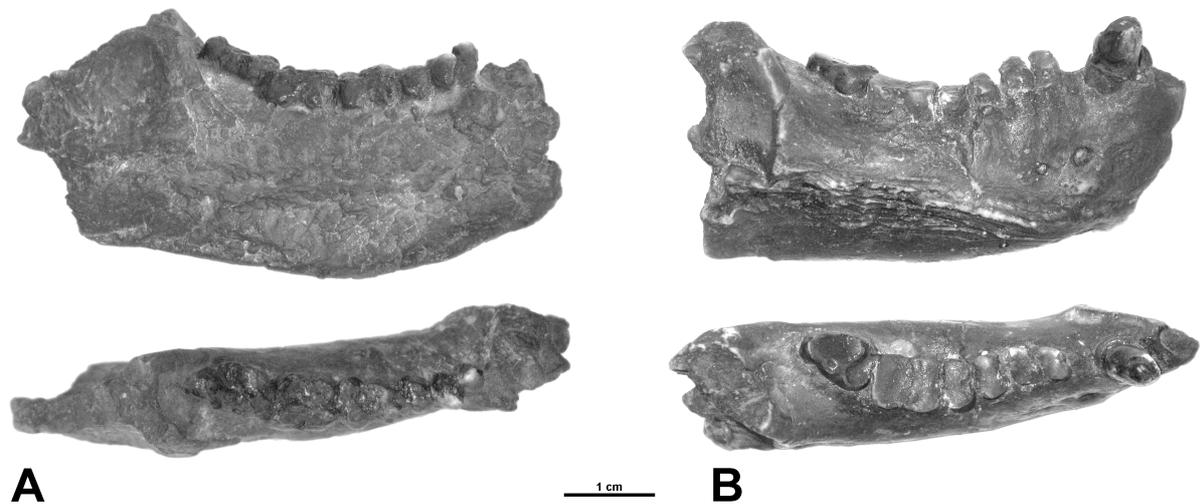


Figure IV-3 : Courbures de la rangée dentaire inférieure chez *Pondaungia*. A : mandibule droite NMMP 17 en vue latérale et occlusale. B : mandibule droite d'un individu âgé (NMMP 24) présentant une forte usure des dents en vue latérale et occlusale. On peut voir que la canine, bien que fortement développée, s'use en suivant la courbure générale des dents jugales.

- Les dents jugales s'usent principalement par la pointe des cuspides. Ce phénomène est particulièrement visible chez *Siamopithecus* car les cuspides sont relativement hautes. Ces dernières peuvent présenter une usure marquée sans qu'il y ait la moindre trace d'abrasion au niveau des bassins (figure IV-4a). Ce phénomène s'observe aussi dans une moindre mesure chez *Pondaungia* (figure IV-4b).

- Les dents jugales sont très larges à leur base et les cuspides ont tendance à être resserrées vers le centre des couronnes (ceci se traduit par les faibles valeurs des deux indices de périphérisation des cuspides obtenus pour les molaires de *Siamopithecus*). Ici encore, cet aspect semble être plus marqué chez *Siamopithecus* que chez *Pondaungia*, bien qu'il n'ait pas été quantifié chez *Pondaungia*.

- Chez *Siamopithecus*, les cuspides sont relativement hautes avec un très fort développement des cornes de dentine comme on peut le voir sur les figures IV-1 et IV-2 présentées précédemment. Comme aucune reconstruction microtomographique de *Pondaungia* n'est disponible à l'heure actuelle, il est difficile de savoir si le développement des cornes de dentine est aussi fort chez ce taxon que chez *Siamopithecus*. Toutefois, l'observation de dents usées semble montrer que la dentine au niveau des cuspides présente des pointes très hautes et relativement effilées. La structure dentaire de *Pondaungia* serait

donc qualitativement la même que chez *Siamopithecus*, mais avec un développement plus faible des caractères présents chez ce dernier.

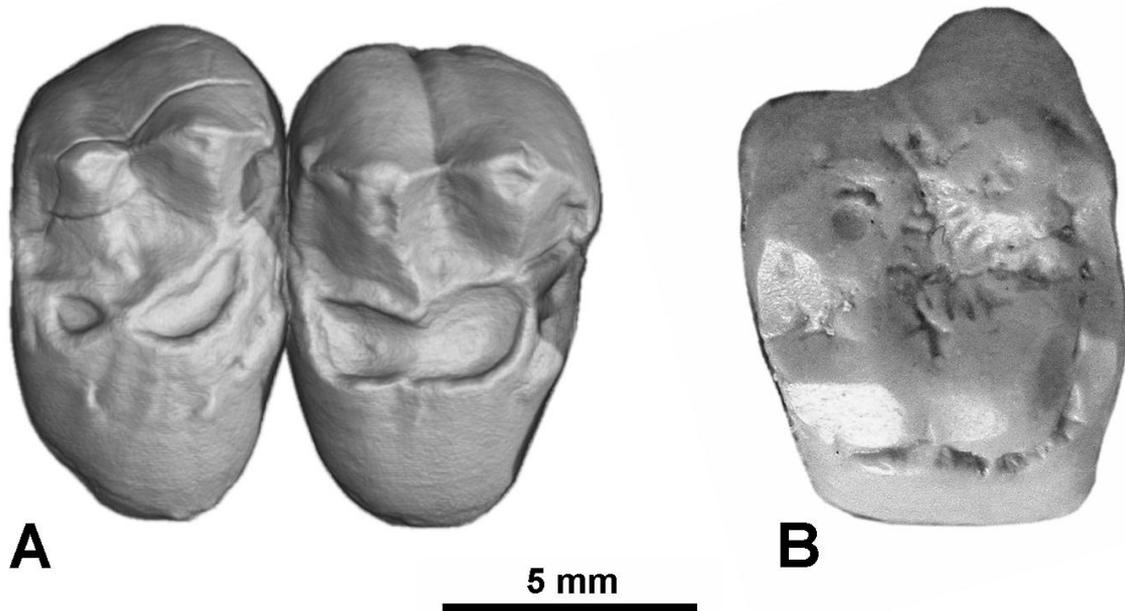


Figure IV-4 : Usure par les sommets des cuspides chez les *Amphipithecidae* de grande taille. A : vue occlusale de M¹-M²d chez *Siamopithecus eocaenus* (maxillaire droit inédit) observée par µCT avec une résolution de 47µm. On peut voir que les cuspides linguales sont déjà relativement usées alors qu'il n'y a aucune trace d'abrasion au niveau des bassins. B : photographie d'un moulage de M²g (symétrique) de *Pondaungia* (NMMP 12) montrant une forte usure des cuspides sans trace d'usure au centre de la dent. A ce stade d'abrasion, les replis de l'émail dans le bassin central ne sont pas du tout usés.

A partir de ces différentes observations, on peut présenter une hypothèse sur le mécanisme masticatoire des *Amphipithecidae* de grande taille.

Tout d'abord, le fait que les dents s'usent par les pointes des cuspides sans contrepartie au niveau des bassins correspondants peut s'expliquer si les cuspides viennent s'user les unes contre les autres. Une telle usure implique une très nette prédominance des mouvements en frottement horizontaux latéraux (et antéro-postérieurs dans une moindre proportion), au lieu de mouvements verticaux en pression (prépondérants dans le cas d'un régime impliquant l'écrasement d'aliments durs). Ces fortes composantes horizontales des mouvements masticatoires sont compatibles avec les courbures marquées des rangées dentaires et le fait que les canines s'usent dans le prolongement des dents jugales. Comme les canines ne dépassent pas des rangées dentaires, elles n'entravent pas les mouvements horizontaux. Les courbures des rangées dentaires indiquent que les mouvements masticatoires ne s'effectuent pas selon un plan mais plutôt suivant une trajectoire en dôme, ouvert vers l'avant des mâchoires. Ceci est particulièrement visible sur la mandibule NMMP 24 très usée de

Pondaungia présentée précédemment sur la figure IV-3. Nous verrons à la fin de cette quatrième partie que c'est également le cas chez *Siamopithecus*.

Une mastication à fortes composantes horizontales en frottement explique également le développement très marqué des corps mandibulaires ainsi que le renforcement de la symphyse, car elle nécessite des mouvements larges et puissants.

Ces mouvements de mastication permettent également d'expliquer l'usure dentaire observée chez *Siamopithecus*. En effet, les molaires supérieures présentent une usure beaucoup plus marquée des cuspides linguales que jugales alors que les dents inférieures présentent un schéma inverse. Ceci correspond bien à un mouvement suivant une trajectoire en dôme. Une fois encore, ce phénomène est très marqué chez *Siamopithecus* alors qu'il est beaucoup plus faible chez *Pondaungia*. Je développerai plus longuement les mouvements de mastication chez *Siamopithecus* à la fin de cette quatrième partie.

Si on tient compte de ces mouvements, alors la forme des dents jugales avec un élargissement de la base et des cuspides hautes chez *Siamopithecus* pourrait être une adaptation pour lacérer efficacement les feuilles sans le développement des crêtes coupantes observées chez les autres primates folivores. En effet, comme les cuspides sont relativement hautes, avec de l'émail radial fin, la dentine se trouve rapidement exposée. Dès lors, il se forme des rebords d'émail relativement coupants et résistants à l'abrasion qui peuvent remplacer les crêtes observées chez les autres primates folivores. L'élargissement de la base des cuspides pourrait être une adaptation permettant de conserver une grande longueur efficace de rebords d'émail coupant sur les dents jugales, même après une usure complète des cuspides.

Comme je l'ai déjà signalé plusieurs fois, la plupart des caractères dont je viens de parler, et tout particulièrement les caractères dentaires, sont plus dérivés chez *Siamopithecus* que chez *Pondaungia*. On peut donc penser que *Siamopithecus* avait un régime folivore strict alors que *Pondaungia* était un peu moins spécialisé et devait inclure des fruits ou d'autres aliments tendres dans son alimentation. De plus, le fort développement de la denture antérieure chez *Pondaungia*, probablement présent également chez *Siamopithecus*, pourrait éventuellement être interprété comme une adaptation pour l'arrachage des feuilles plutôt que pour l'ouverture de fruits durs.

Cette hypothèse d'une adaptation particulière à la folivorie chez les *Amphipithecidae* de grande taille peut paraître surprenante. Toutefois, elle expliquerait un certain nombre des

caractères particuliers de ce groupe extrêmement autapomorphe. De plus, elle pourrait être testée efficacement par une étude des traces de micro-usure chez *Pondaungia* et *Siamopithecus*, car les traces d'usure sont très différentes entre des animaux folivores et des animaux se nourrissant d'aliments durs (Teaford *et al.*, 1996).

L'observation de la structure dentaire et de la microstructure de l'émail chez *Myanmarpithecus yarshensis* (Takai *et al.*, 2001) pourrait être très informative, car cette espèce a un schéma d'usure apparemment très différent de celui observé chez *Siamopithecus* et *Pondaungia*. En effet, ce taxon présente une usure précoce des bassins en rapport avec l'usure des cuspides. Ceci implique un régime alimentaire différent. Ce taxon est considéré par Kay *et al.* comme étant frugivore (Kay *et al.*, 2004). Cependant, sa petite taille (1,8kg (Egi *et al.*, 2004)) le place juste en dessous de la limite de masse correspondant à l'expression des HSB chez les primates. Il est donc probable qu'il n'exprime que de l'émail radial. En revanche, la détermination précise de l'épaisseur de l'émail chez ce taxon pourrait permettre d'apporter des arguments pour appuyer ou réfuter l'hypothèse de la folivorie des *Amphipithecidae* de grande taille. En effet, si la finesse de l'émail constatée chez *Siamopithecus*, et très probablement chez *Pondaungia*, est bien liée au développement de la folivorie, il ne serait pas étonnant que *Myanmarpithecus* présente de l'émail relativement plus épais que ces deux taxons.

Nous allons à présent nous intéresser à différentes applications de la μ CT en paléontologie, en nous appuyant sur les résultats obtenus sur les fossiles de *Siamopithecus eocaenus* (présentés dans la première partie de ce mémoire). A partir de la reconstitution des mâchoires de ce primate, j'avancerai des arguments supplémentaires pour appuyer un régime alimentaire folivore. Je ne reviendrai pas sur les applications à très haute résolution pour observer la microstructure de l'émail car elles ont déjà été décrites dans la première partie.

II) Exemples d'applications de la microtomographie X sur les différents spécimens de *Siamopithecus eocaenus*

1) Visualisations externes et rendu tridimensionnel

La première des applications de la μ CT en paléontologie est la visualisation externe de fossiles. A partir de ce type de données, on peut générer des images sous n'importe quel angle et avec différents modes d'éclairages ou de rendus. On arrive par ce biais à obtenir, pour des échantillons de taille relativement importante, des images très proches de ce que fournit un microscope électronique à balayage sur de petits échantillons. De plus, il est possible de s'affranchir de la perspective et également d'obtenir des images nettes quelle que soit la profondeur de champ désirée. Enfin, on peut facilement générer des couples d'images stéréoscopiques ou des anaglyphes grâce à ces données.

a) Données à basse résolution

Les trois premiers spécimens que je vais présenter ont été imagés sur la ligne de lumière ID17 de l'ESRF, à l'occasion d'une expérience (sc1213 voir annexe 3) menée en collaboration avec Michel Brunet et Patrick Vignaud. Elle avait pour but principal d'examiner la région maxillaire de l'holotype de l'espèce d'Hominidé du Tchad *Sahelanthropus tchadensis* (ce crâne étant plus connu sous le nom de Toumaï), ainsi que divers autres fossiles associés (Brunet et al. 2002 ; Vignaud et al. 2002 ; Brunet et al. 2004, annexe 5). En dehors de l'annexe 5, aucun autre résultat concernant ces fossiles tchadiens n'est présenté ici car ils ne s'inscrivent pas directement dans le cadre de cette thèse.

Les données ont été obtenues en utilisant une caméra CCD FReLoN (Fast Readout Low Noise) de 2048 pixels, couplée à un dispositif de fibre optique (taper). Ce montage permet d'obtenir des voxels cubiques de $47\mu\text{m}$ pour un champ de vue de 9cm. Il faut donc relativiser le sens de l'expression : données à basse résolution. Une taille de voxel de $47\mu\text{m}$ n'est pas exceptionnelle pour un microtomographe, mais les résultats n'ont déjà plus rien de commun avec ce que peut fournir un tomographe médical (résolution maximale $250\mu\text{m}$ avec une épaisseur de coupe de $600\mu\text{m}$). Nous avons utilisé une énergie de 65keV avec un faisceau en mode uniforme pour examiner ces spécimens de *Siamopithecus eocaenus*.

Les trois échantillons que nous avons étudiés lors de cette expérience sont la mandibule TF 7624 et les deux maxillaires inédits appartenant à un seul individu, présentés dans la première partie (voir la figure I-21). Les deux premiers fossiles décrits de *Siamopithecus eocaenus* (le maxillaire droit holotype TF 3635 et la mandibule partielle droite TF 3634) n'ont pas pu être imagés à basse résolution, car ils se trouvaient en Thaïlande au moment de cette expérience. Toutefois, comme nous le verrons un peu plus loin, leurs rangées dentaires avaient été imagées à moyenne résolution lors d'une expérience précédente.

Les figures IV-5, 6 et 7 présentent les visualisations 3D de ces différents spécimens, réalisées à partir des données microtomographiques à basse résolution. Sur le maxillaire gauche, la colle présente sur l'original a été supprimée virtuellement afin de laisser apparaître les racines des dents.

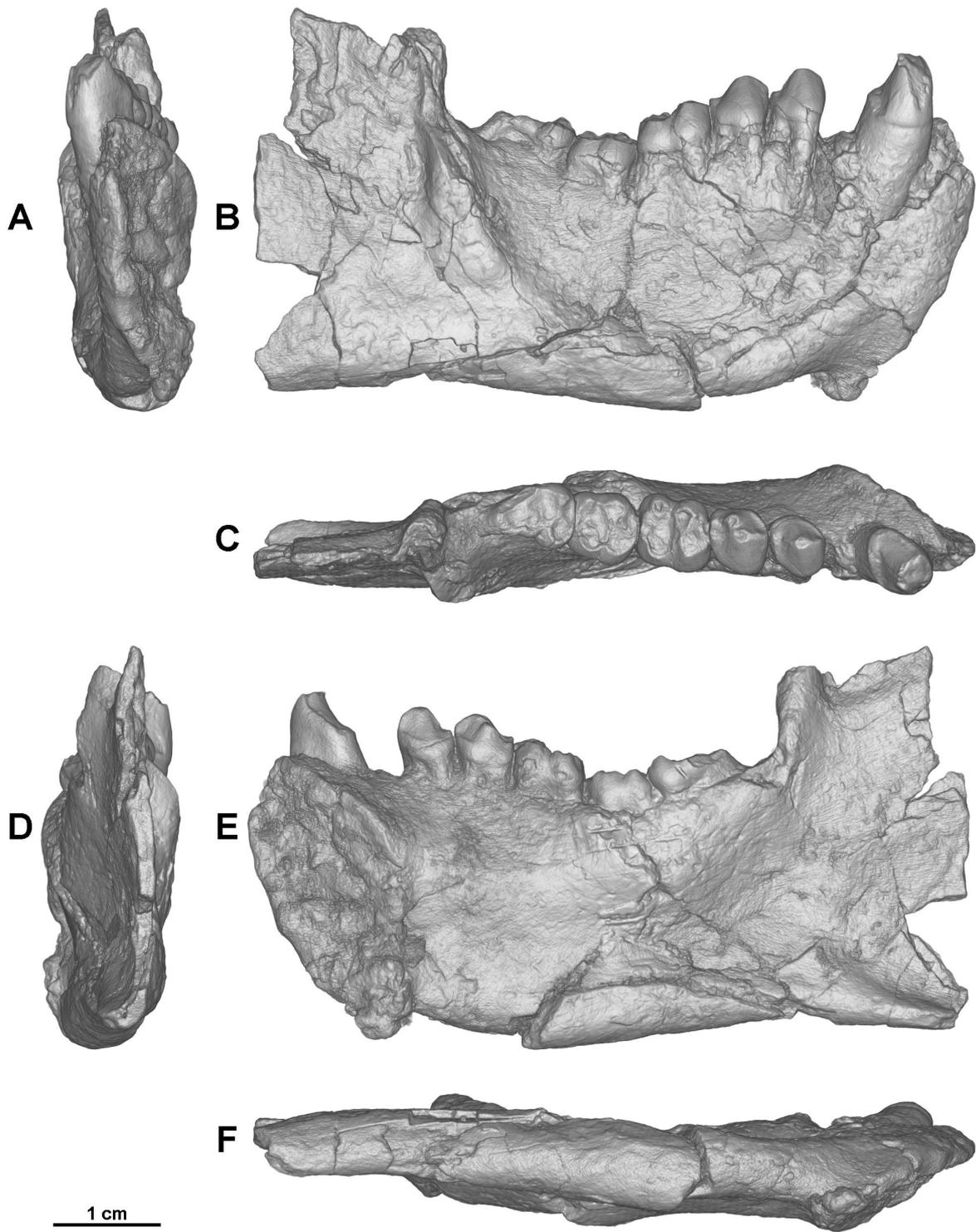


Figure IV-5 : Visualisation externe de la mandibule droite de *Siamopithecus eocaenus* TF 7624 obtenue à partir de données microtomographiques à 47 μ m de résolution. A : vue mésiale. B : vue jugale. C : vue occlusale. D : vue distale. E : vue linguale. F : vue inférieure.

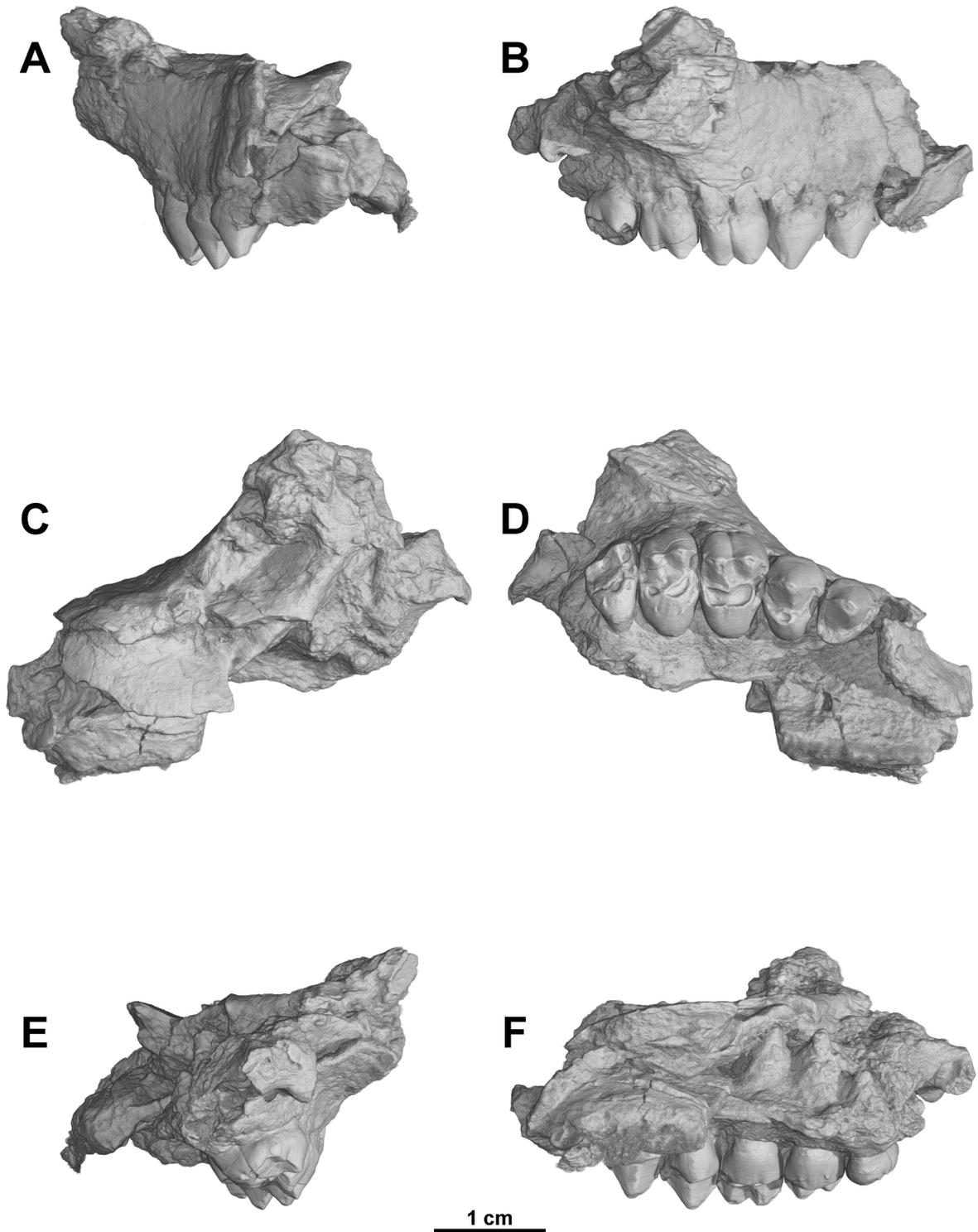


Figure IV-6 : Visualisation externe du maxillaire droit inédit de *Siamopithecus eocaenus* obtenue à partir de données microtomographiques à $47\mu\text{m}$ de résolution. A : vue mésiale. B : vue jugale. C : vue supérieure. D : vue occlusale. E : vue distale. F : vue linguale.

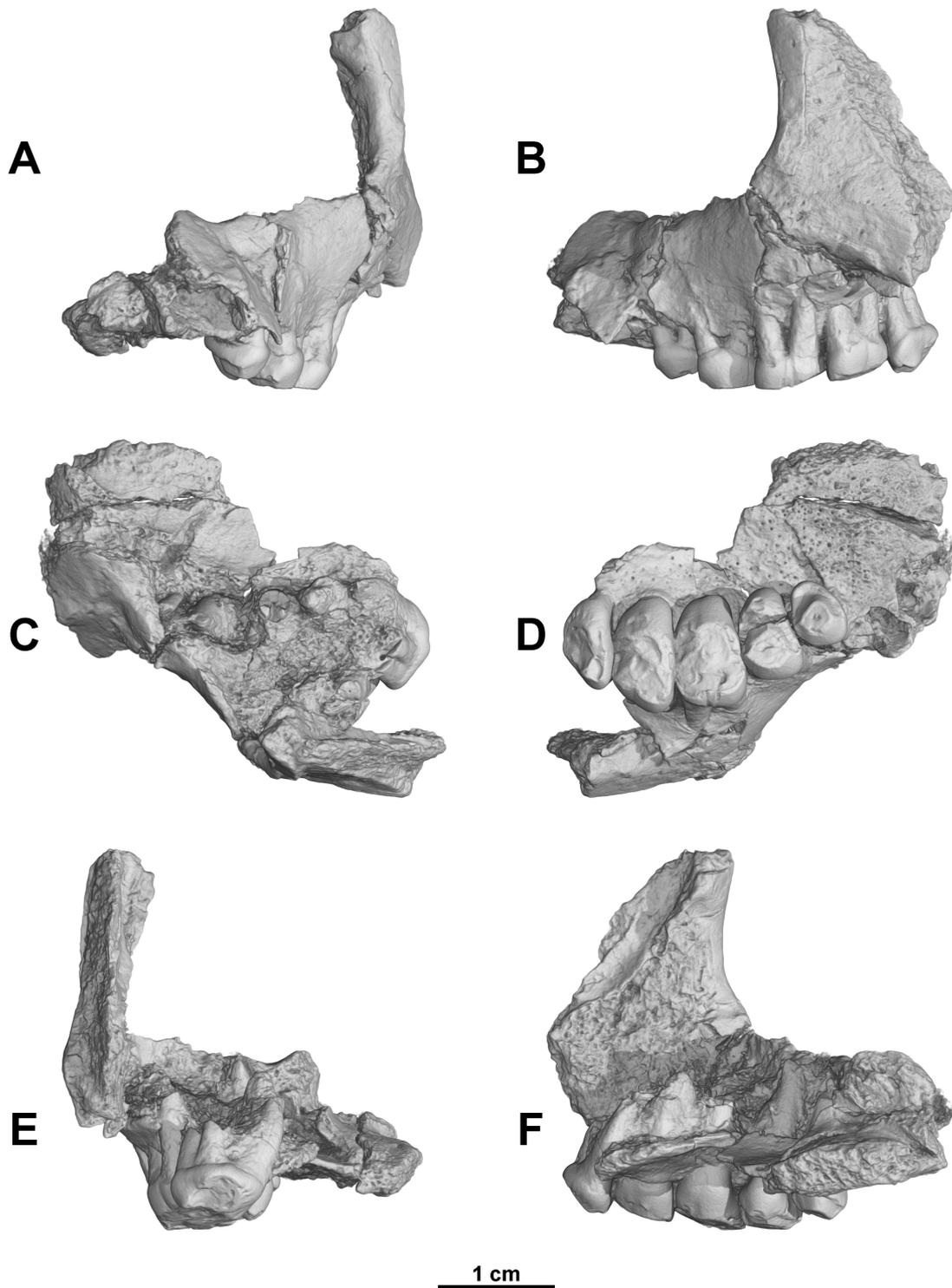


Figure IV-7 : Visualisation externe du maxillaire gauche inédit de *Siamopithecus eocaenus* (du même individu que le maxillaire droit précédent) obtenue à partir de données microtomographiques à $47\mu\text{m}$ de résolution. A : vue mésiale. B : vue jugale. C : vue supérieure. D : vue occlusale. E : vue distale. F : vue linguale.

b) Données à moyenne résolution

- Rangées dentaires imagées en microtomographie locale

Les données à moyenne résolution regroupent les différents échantillons ayant été imagés avec une taille de voxel comprise entre 5 et 15 μ m. Les données sur les fossiles de *Siamopithecus* ont été acquises durant deux expériences sur ID19 s'inscrivant dans le cadre de deux projets d'études plus larges : sc918 et sc1112 (voir annexe 3). En μ CT, la largeur du champ de vue est liée à la résolution utilisée. Avec des résolutions de cet ordre, sur ID19, sa largeur maximale est de 1,4cm (la hauteur peut néanmoins atteindre près de 10cm en faisant plusieurs scans successifs). Toutefois, comme nous l'avons vu dans la première partie, il est possible de travailler en μ CT locale afin de n'imager qu'une zone particulière d'un échantillon. J'ai donc pu obtenir des données à moyenne résolution en μ CT locale sur les rangées dentaires du maxillaire droit TF 3635 et de la mandibule droite partielle TF 3636. Ce sont ces données à moyenne résolution qui ont été utilisées pour caractériser l'épaisseur de l'émail chez *Siamopithecus eocaenus* dans le premier chapitre de cette quatrième partie. Elles ont été acquises sur ID19 en utilisant une caméra FReLoN de 1024 pixels couplée à un système optique fournissant une taille de voxel de 10,13 μ m pour un champ de vue de 1cm. L'énergie utilisée a été 50keV avec un faisceau en mode 2/3 1/3.

Les figures IV-8 et 9 présentent les visualisations 3D de ces rangées dentaires, obtenues à partir des données en μ CT locale à moyenne résolution.

J'ai également imagé sur ID19 les rangées dentaires de la mandibule TF 7624 et du maxillaire droit inédit avec une résolution de 7,46 μ m (pour un champ de vue de 1,4cm) avec la caméra FReLoN de 2048 pixels en μ CT locale. L'énergie utilisée était de 50keV avec un faisceau en mode 16 bunch. Toutefois, étant donné la quantité importante de données que cela représente (environ 40 Gigaoctets), je n'ai pas eu le temps de préparer ces échantillons. De plus, suite à des problèmes durant la reconstruction, la qualité de ces données n'est pas aussi satisfaisante que celle obtenue sur les deux échantillons présentés précédemment.

- Fragment de mandibule juvénile TF 1292

Bien que l'attribution de ce fossile à *Siamopithecus* soit très discutable, comme nous le verrons un peu plus loin, j'ai décidé de le présenter ici. Etant donné sa taille, il a pu être imagé totalement avec une résolution de 7,46 μ m ; les données ont été réduites à une résolution de 14,92 μ m pour générer les images présentées ici (à 7,46 μ m, cet échantillon fait près de 8 Gigaoctets, ce qui est très lourd à gérer). Il a été imagé sur ID19 à une énergie de 40 keV avec un faisceau en mode 16 bunch. La figure IV-10 présente la visualisation 3D de ce fossile.

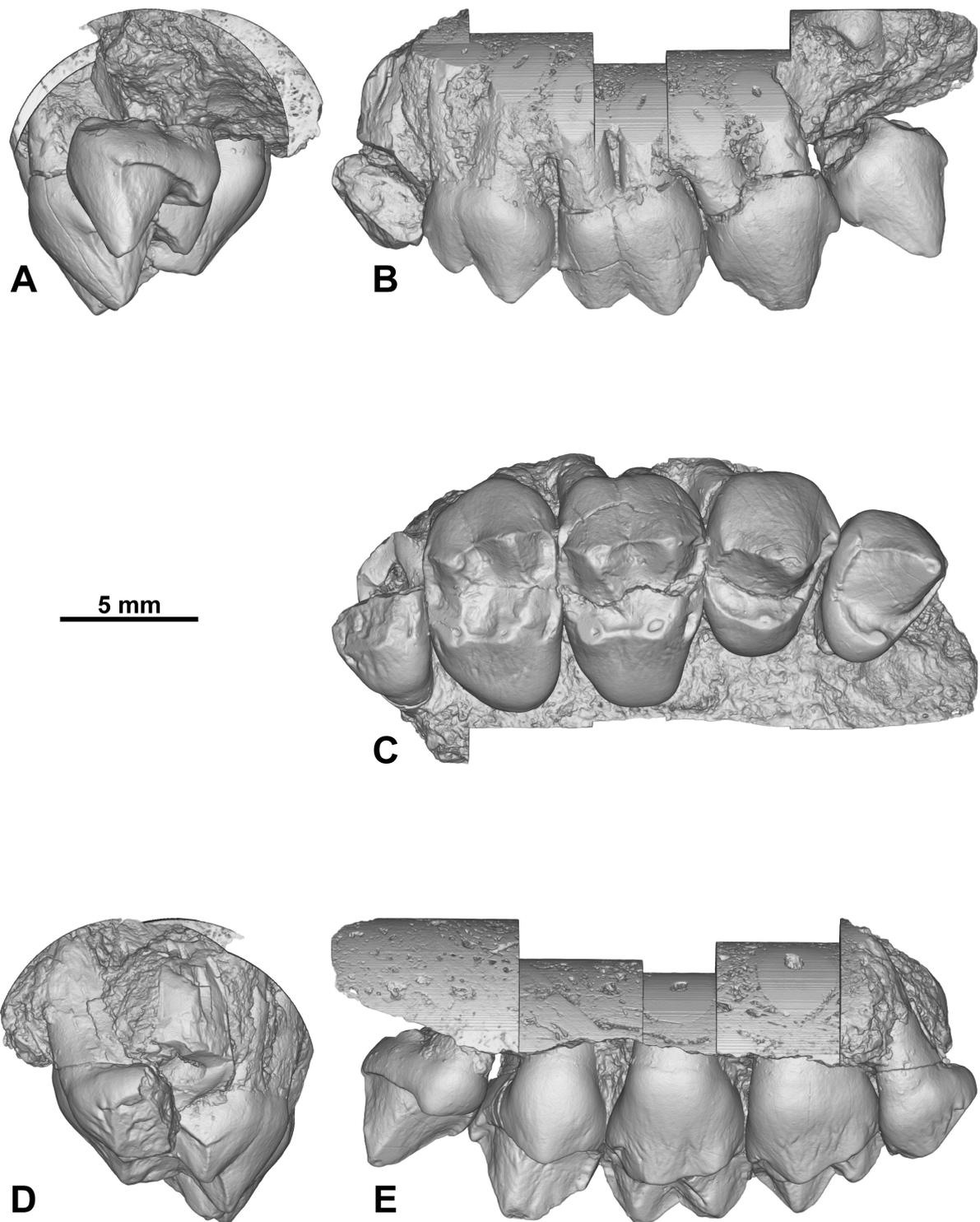


Figure IV-8 : Visualisation externe de la rangée dentaire du maxillaire droit TF 3635, holotype de *Siamopithecus eocaenus*, générée à partir de données obtenues en μ CT locale avec une résolution de 10,13 μ m. A : vue mésiale. B : vue jugale. C : vue occlusale. D : vue distale. E : vue linguale.

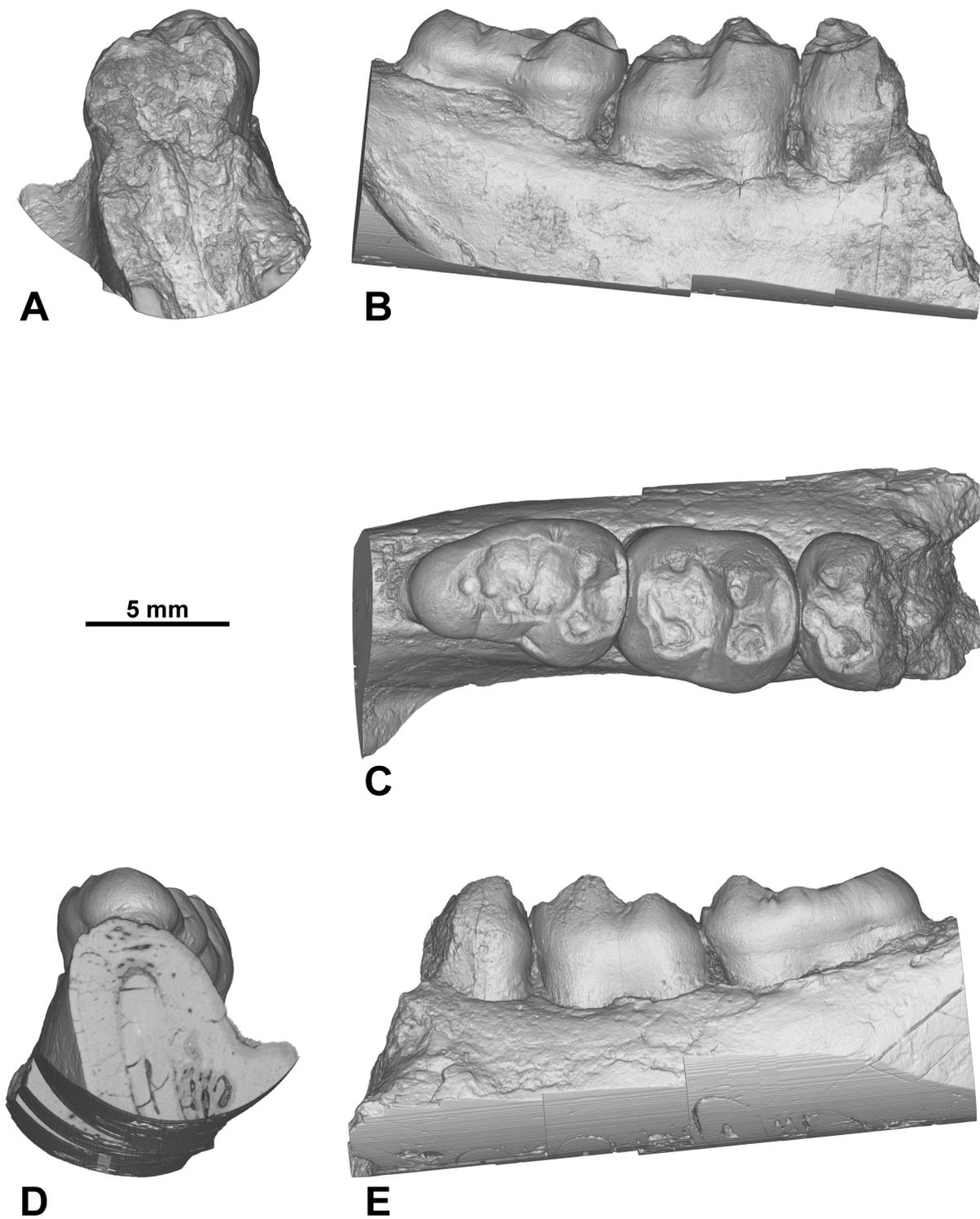


Figure IV-9 : Visualisation externe de la rangée dentaire de la mandibule droite TF 3634 de *Siamopithecus eocaenus*, générée à partir de données obtenues en μ CT locale avec une résolution de $10,13\mu\text{m}$. A : vue mésiale. B : vue jugale. C : vue occlusale. D : vue distale. E : vue linguale.

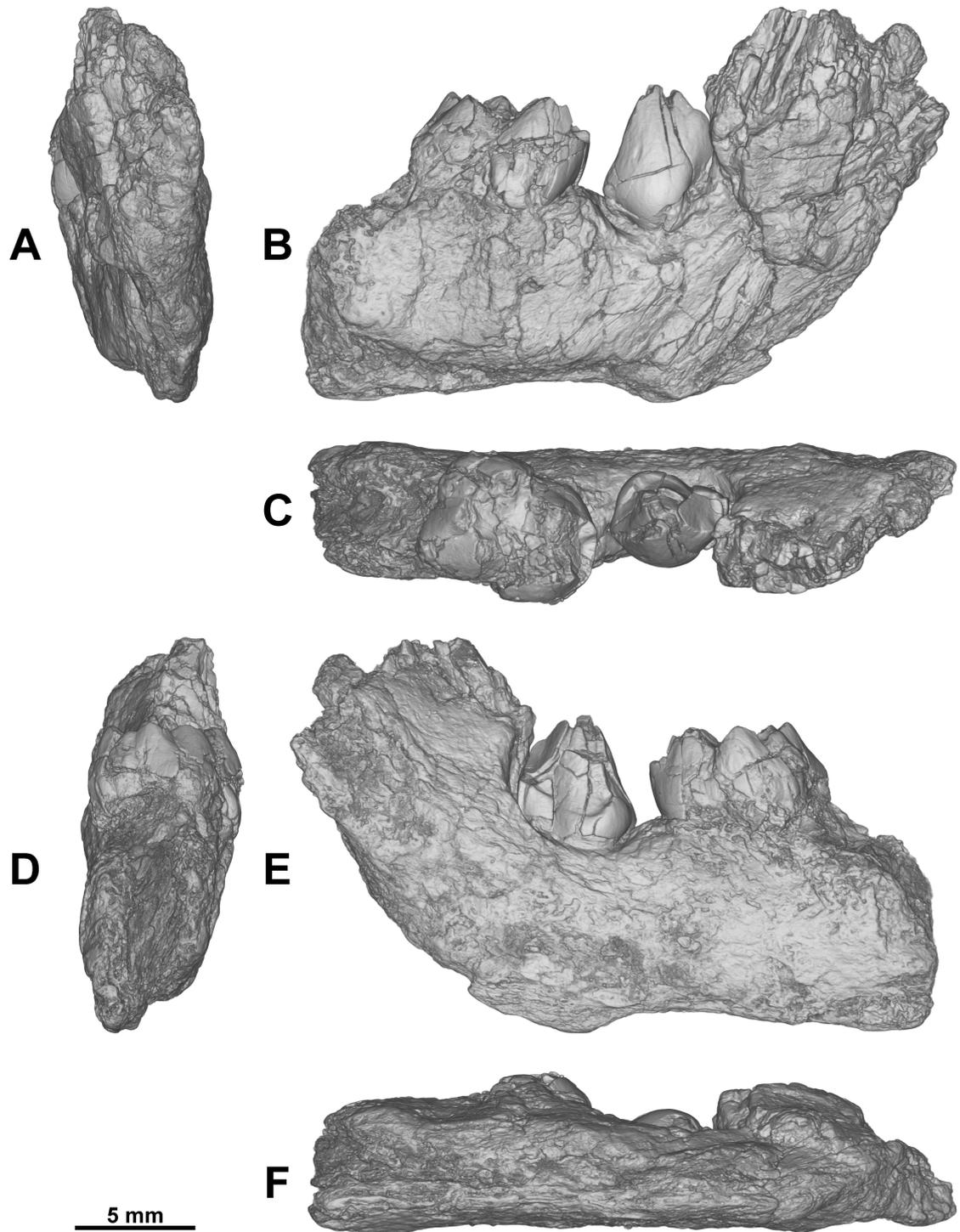


Figure IV-10 : Visualisation externe du fragment inédit de mandibule d'un individu juvénile TF 1292 attribué, sous réserve, à *Siamopithecus*. Cette reconstruction 3D a été générée à partir de données microtomographiques à une résolution de 14,92 μ m. A : vue mésiale. B : vue jugale. C : vue occlusale. D : vue distale. E : vue linguale. F : vue inférieure.

Comme je l'ai présenté précédemment, ce fossile est un individu juvénile. Nous allons à présent voir que la μ CT permet d'extraire virtuellement un germe dentaire encore inclus dans une mandibule, sans avoir à détruire le fossile.

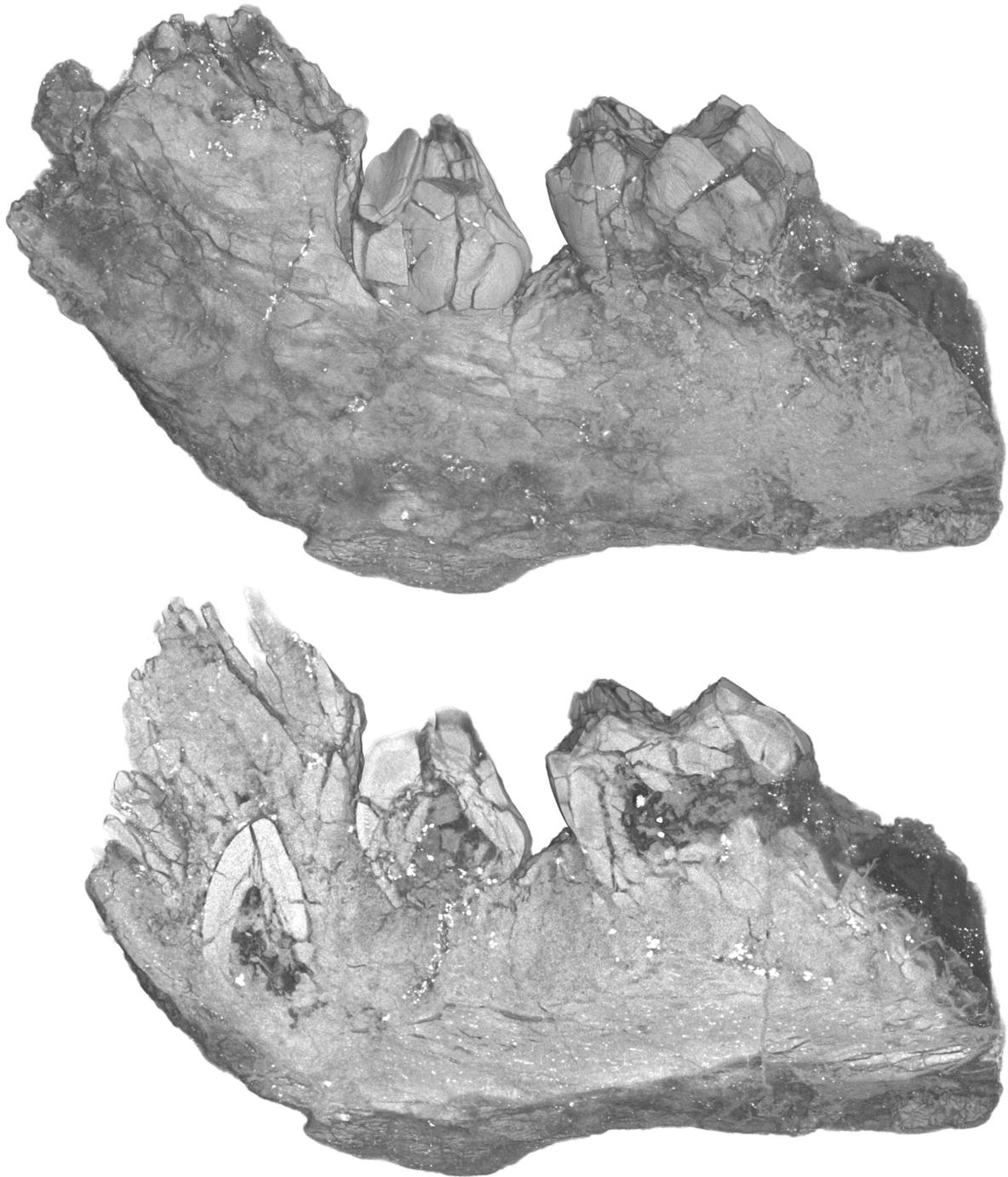
2) Extraction virtuelle du germe de P₃ inclus dans la mandibule TF 1292

a) Visualisation du germe dentaire sur une coupe virtuelle

Ce fragment de mandibule appartenant à un individu juvénile, l'observation externe du fossile a montré que le germe de la P₃ pouvait éventuellement être présent dans l'os. Ce fossile est très mal conservé, et les dents visibles sont en mauvais état. Le fait d'arriver à étudier une dent de plus n'est donc pas négligeable pour l'attribution de ce spécimen. C'est cet aspect qui m'a incité à imager cet échantillon, d'abord à basse résolution, puis à moyenne résolution. En plus de la visualisation externe que nous venons de voir, j'ai pu vérifier sur les coupes microtomographiques que le germe de P₃ était bien présent. La figure IV-11 permet de repérer la localisation de cette dent dans la mandibule. Sur cette coupe virtuelle, la P₃ paraît mieux conservée que le germe de P₄ ou la M₁, directement observables sur le fossile.

b) Extraction tridimensionnelle virtuelle du germe de P₃

Par le biais d'une segmentation 3D sur des coupes dont les niveaux de gris avaient été modifiés en fonction de la granulosité dans l'échantillon, j'ai pu séparer virtuellement la P₃ du reste du fossile. La figure IV-12 présente les différentes vues de cette dent une fois extraite de la mandibule. Si on excepte quelques fractures qui ne sont pas étonnantes en regard de l'état général de ce fossile, on peut voir que ce germe dentaire est assez bien conservé par rapport à la P₄ et à la M₁. A partir de ces images, il est tout à fait possible d'étudier la morphologie de cette dent.



5 mm

Figure IV-11 : Vue linguale et coupe verticale virtuelle dans le spécimen TF 1292 (fragment de mandibule d'un individu juvénile). Sur la coupe virtuelle il est possible de repérer précisément la localisation du germe encore inclus de la P₃ et de voir que cette dent est relativement bien conservée.

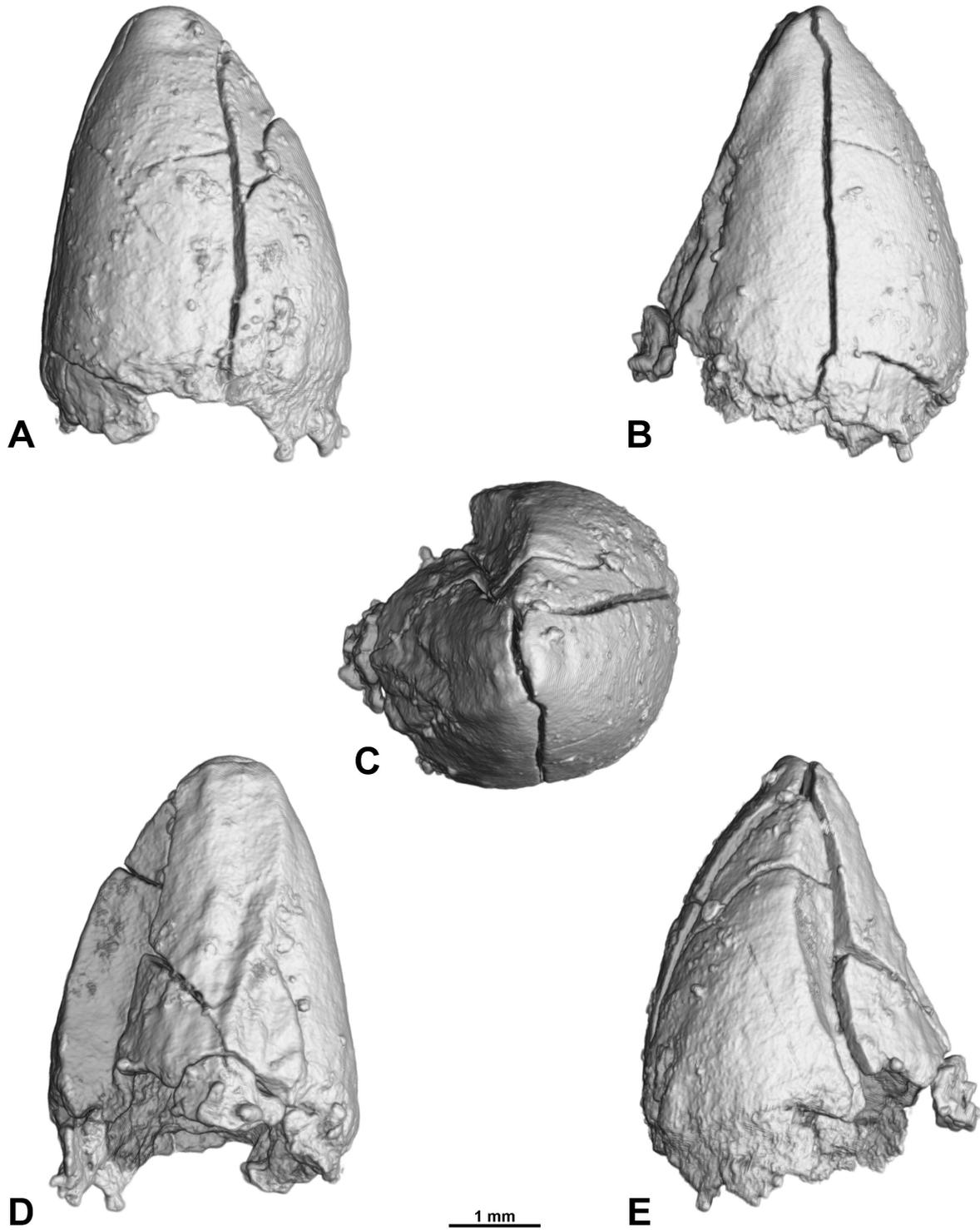


Figure IV-12 : Germe de P₃ virtuellement extrait du fragment de mandibule TF 1292 à partir des données microtomographiques. A : vue mésiale. B : vue jugale. C : vue occlusale (le côté mésial est vers la droite et le côté jugal vers le bas). D : vue distale. E : vue linguale.

c) Considérations morphologiques et attribution du spécimen TF 1292

Comme je l'ai déjà précisé, ce spécimen a été initialement attribué à un individu juvénile de *Siamopithecus eocaenus*. La figure IV-13 présente une comparaison des dents en commun sur la mandibule TF 7624 et le fragment de mandibule TF 1292, les deux spécimens étant représentés à la même échelle.

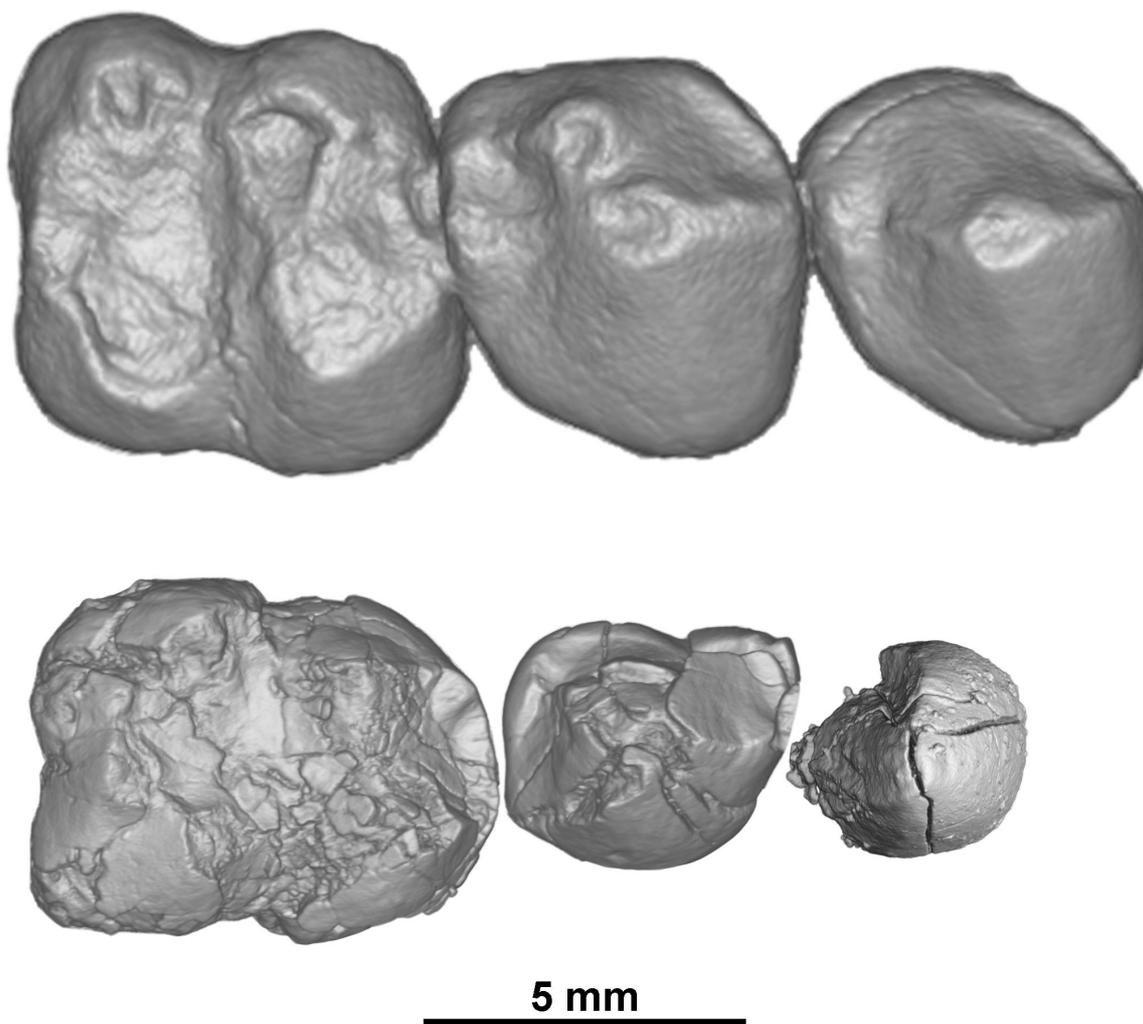


Figure IV-13 : Comparaison en vue occlusale des dents communes (P_3 - M_1) entre la mandibule de *Siamopithecus eocaenus* TF 7624 (haut) et le fragment de mandibule juvénile TF 1292 (bas). A la vue des deux prémolaires de TF 1292, il semble impossible d'attribuer ce fossile à *Siamopithecus*.

L'attribution de TF 1292 à *Siamopithecus* repose sur le fait que la M_1 , bien qu'en mauvais état, semble relativement proche de ce que l'on observe chez ce taxon, que ce soit au niveau de la morphologie ou de la taille. Toutefois, si on observe les deux prémolaires, on peut remarquer des différences importantes. En effet, la P_4 ne présente aucune trace de talonide, alors que celui-ci est bien développé sur la mandibule TF 7624 (Chaimanee *et al.*,

2000a). De même, la P₃ virtuellement extraite présente également une morphologie plus simple que celle observée sur la P₃ de TF 7624. En ce qui concerne la taille, les deux prémolaires de TF 1292 sont beaucoup plus petites que celles de la mandibule TF 7624 alors que les M₁ de ces deux échantillons sont globalement de la même taille.

A la vue de ces différents caractères, l'attribution de ce spécimen à *Siamopithecus* paraît erronée. Bien que ce fossile soit très mal conservé, il suggère qu'il existe une autre forme de primates de grande taille dans la faune de Krabi.

L'examen microtomographique de ce fossile permet également d'obtenir quelques informations quant à son développement dentaire. On peut voir que lorsque la M₁ est fonctionnelle (du fait de l'état de l'émail, il est impossible de savoir si cette dent était déjà en occlusion à la mort de l'individu), les germes de la P₄ et de la P₃ sont déjà bien formés. Le germe de la P₄ est plus avancé dans son développement que celui de la P₃. Ceci est un caractère primitif chez les primates, que l'on observe chez de nombreux Strepsirhiniens ainsi que sur certains Anthropoïdes primitifs du Fayoum (Conroy *et al.*, 1975).

L'extraction virtuelle de la P₃ de ce fossile permet de démontrer que la μ CT est particulièrement intéressante pour étudier les fossiles de juvéniles avec des germes dentaires inclus. L'annexe 6 présente un autre exemple d'extraction virtuelle de germes dentaires effectuée sur un dermoptère fossile de Thaïlande (travail effectué en collaboration avec Loïc Bocat lors de son stage de DEA au laboratoire de paléontologie de l'ISE-M). Cette technique peut également être utilisée pour extraire virtuellement des dents matures afin d'étudier en 3D la morphologie de leurs racines. L'annexe 7 présente ce type d'extraction sur un Plésiadapiforme de l'Eocène Moyen d'Afrique du Nord (Tabuce *et al.*, 2004) et l'annexe 9 présente une extraction des racines sur la mandibule de *Khoratpithecus piriyai*.

3) Reconstitution tridimensionnelle des mâchoires de *Siamopithecus eocaenus*

Nous allons à présent aborder un autre aspect rendu possible par la μ CT et qui commence à prendre de l'ampleur : la reconstitution tridimensionnelle de fossiles incomplets, cassés ou déformés (Ponce de León et Zollikofer, 2001 ; Thompson et Illerhaus, 1998;

Zollikofer *et al.*, 1998; Zollikofer *et al.*, 1995). Pour ce faire, je présenterai les différentes étapes de la reconstruction tridimensionnelle des mâchoires de *Siamopithecus eocaenus* que j'ai réalisée à partir de la mandibule TF 7624 et des deux maxillaires inédits.

Les données utilisées sont celles ayant été obtenues sur ID17 avec une résolution de 47µm. Cependant, pour des raisons de rapidité de calcul, ce composite a été réalisé à partir de données dont la résolution a été ramenée à 94µm. Cette reconstruction n'est pas encore tout à fait achevée à ce jour, certains aspects devront être corrigés, notamment le placement de la base des orbites et des barres post-orbitaires. L'annexe 8 présente un autre composite 3D réalisé à partir de dents isolées de l'Hominoïde fossile du Miocène de Thaïlande : *Khoratpithecus chiangmuanensis*, dont les mesures dentaires ont été présentées à la fin de la partie III.

a) Correction de la mandibule TF 7624

Cette mandibule écrasée présente trois fractures majeures. En découpant manuellement les données microtomographiques, j'ai pu séparer virtuellement les trois principaux morceaux (figure IV-14). Ensuite, grâce à des comparaisons avec les mandibules de *Pondaungia* (tout particulièrement la mandibule non déformée NMMP 24), et à l'observation de la courbure de l'os dentaire, j'ai pu replacer les deux morceaux présentant les dents. Le troisième fragment a été replacé pour obtenir la meilleure continuité possible des surfaces osseuses externes. Ces différentes opérations ont permis de compenser en grande partie les déformations subies par ce fossile, et ainsi de retrouver les courbures logiques de la rangée dentaire (figure IV-15). On peut d'ailleurs voir que d'après cette reconstruction, la courbure verticale semble un peu moins marquée chez *Siamopithecus* que chez *Pondaungia*.

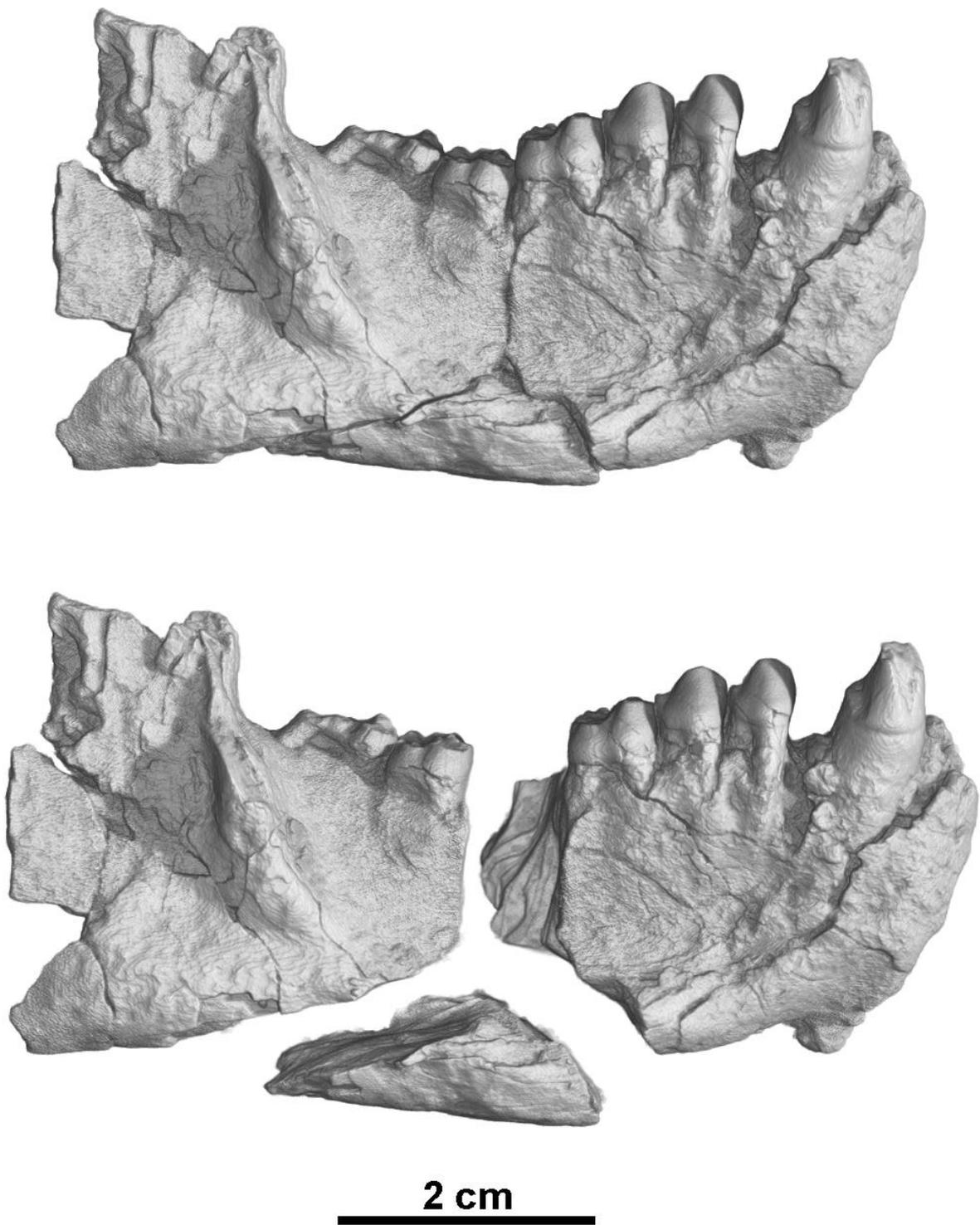


Figure IV-14 : Séparation virtuelle des trois morceaux principaux de la mandibule droite de *Siamopithecus eocaenus* TF 7624.

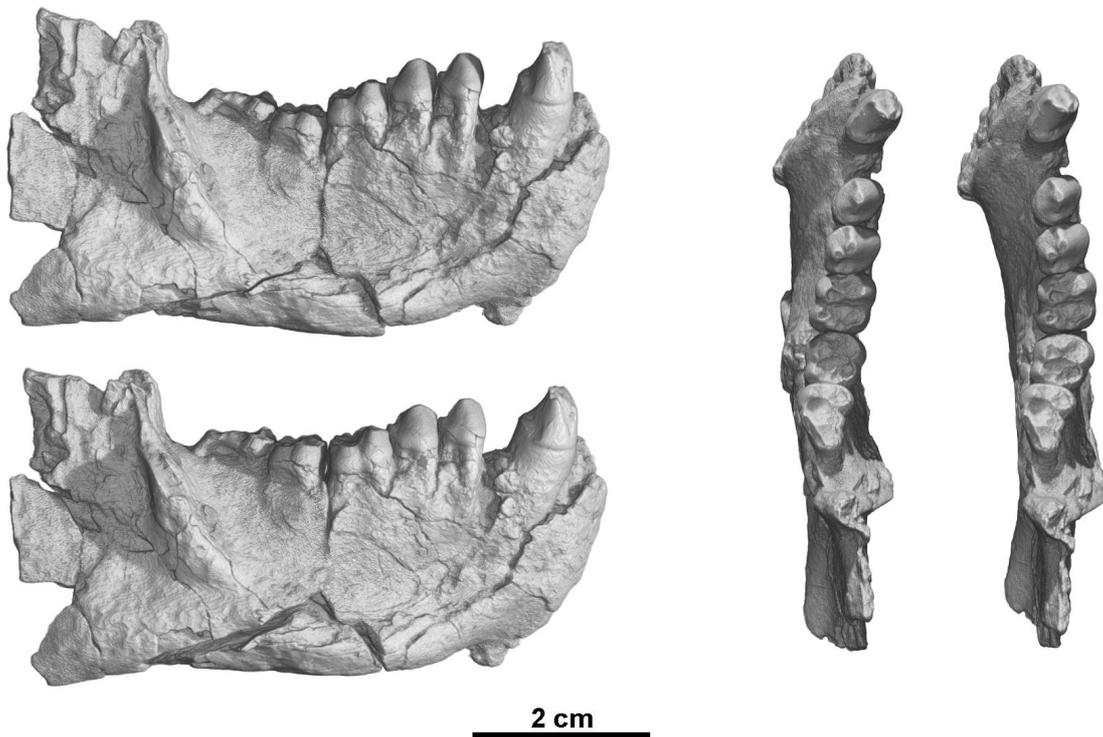


Figure IV-15 : Comparaison de la mandibule TF 7624 avant et après remplacement des trois morceaux principaux, en vues jugales et occlusales.

b) Symétrisation de la mandibule corrigée TF 7624

Une fois cette héli-mandibule corrigée, elle a été symétrisée afin de reconstituer la mandibule complète. L'angle entre les deux branches a été estimé d'après la symphyse. Toutefois, le fossile étant écrasé, la symphyse est légèrement déformée. L'angle et la distance entre les deux branches ont donc en plus été comparés à la mandibule non déformée NMMP 24 de *Pondaungia*. Ceci a permis de montrer que la déformation au niveau de la symphyse est très faible sur TF 7624 et qu'elle a donc peu d'influence sur le placement des deux branches symétriques (figure IV-16).

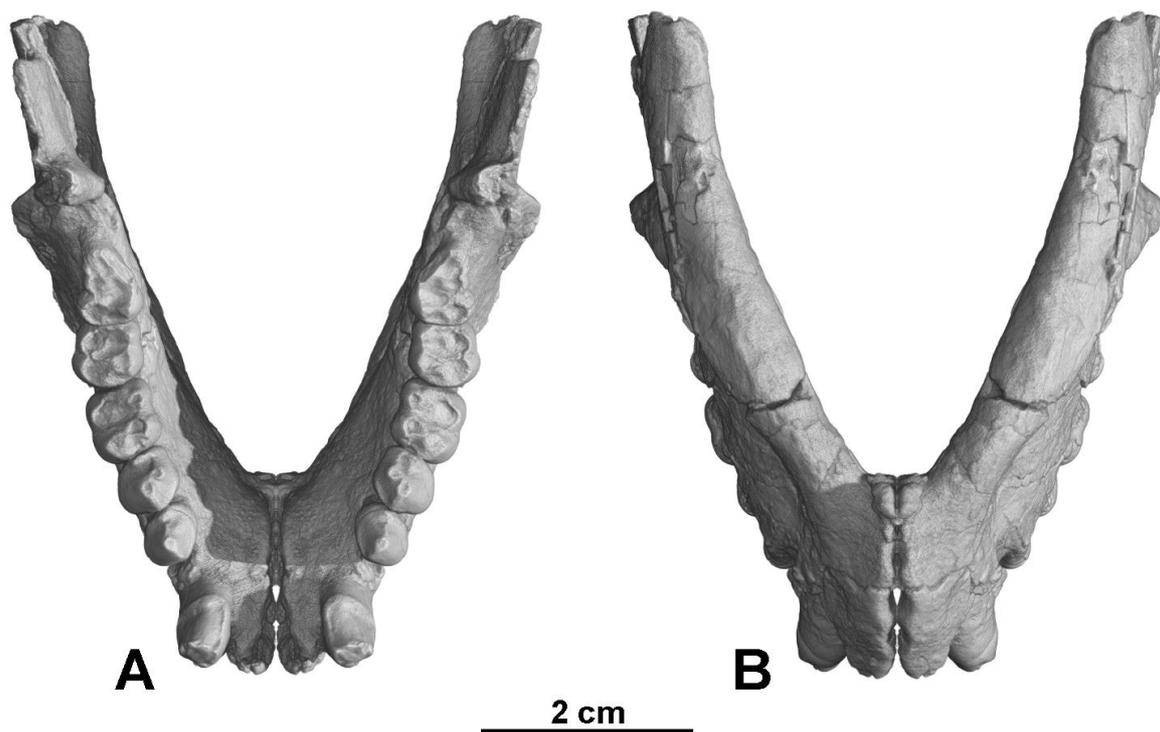


Figure IV-16 : Symétrisation de la mandibule droite TF 7624. A : vue occlusale. B : vue inférieure.

c) Mise en occlusion et symétrisation du maxillaire droit inédit

L'étape suivante a consisté à mettre en occlusion le maxillaire droit inédit avec la mandibule droite précédemment corrigée. Cette opération est importante car elle permet de déterminer la forme de l'arcade dentaire supérieure en fonction de l'arcade inférieure. La mise en occlusion est délicate avec le logiciel VGStudio Max 1.1 car il n'y a pas de système permettant de détecter les collisions entre les différents objets virtuels. Rien n'empêche donc une interpénétration des dents, incompatible avec une bonne mise en occlusion. Bien que je ne puisse pas être sûr que le résultat soit optimal, la combinaison obtenue ici semble correcte (figure IV-17). Il n'y a aucune interpénétration entre les dents supérieures et inférieures.

Le maxillaire gauche, attribué au même individu que le droit présenté ci-dessus, montre des déformations assez importantes avec, entre autres, un déplacement net de la M^3 . Il présente également une très forte usure des dents. Afin de simplifier la reconstruction des mâchoires, j'ai choisi d'utiliser un symétrique du maxillaire droit plutôt que le maxillaire gauche pour réaliser le palais et la rangée dentaire gauche (figure IV-18).

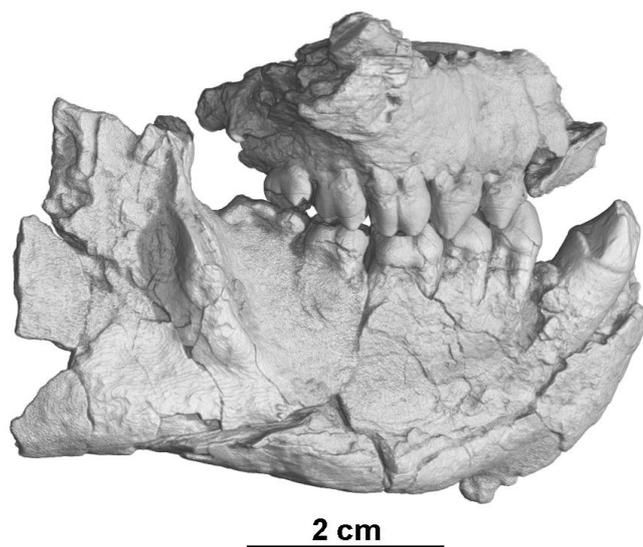


Figure IV-17 : Mise en occlusion du maxillaire droit inédit avec la mandibule précédemment corrigée et symétrisée.

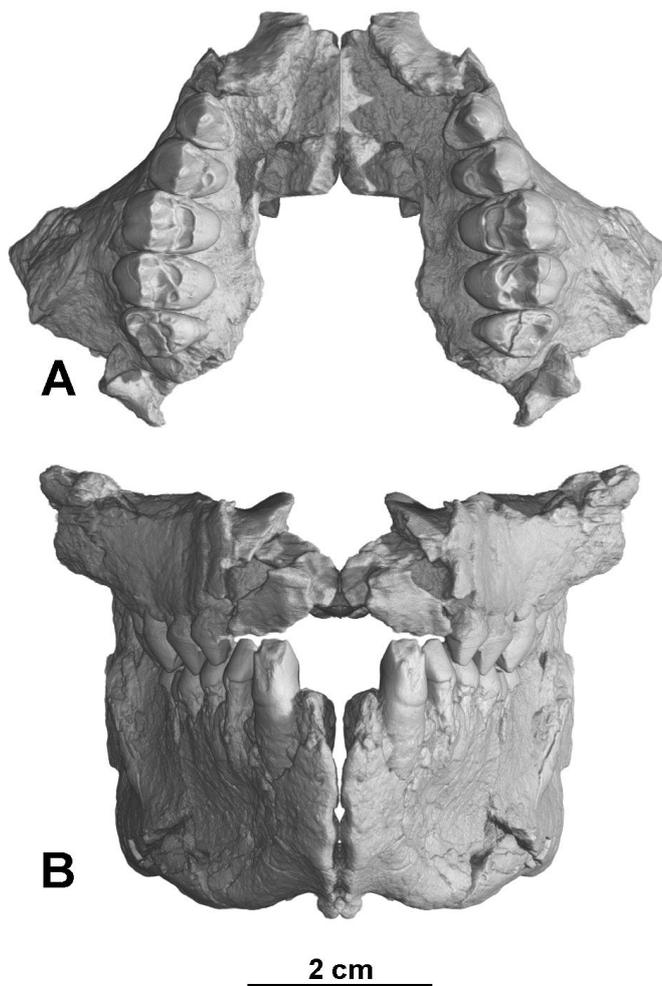


Figure IV-18 : Symétrisation du maxillaire droit inédit pour reconstituer le palais et les deux rangées dentaires supérieures. A : vue occlusale B : vue de face en occlusion avec les mandibules.

d) Complémentation de la partie orbitaire par le maxillaire gauche inédit

Une fois les mâchoires reconstruites en 3D, il était intéressant de rajouter la base de l'orbite ainsi que le début de la barre post-orbitaire conservés sur le maxillaire gauche inédit, dans le but d'imaginer en partie la taille des orbites de *Siamopithecus* et de mieux appréhender son profil (figure IV-19). Toutefois, le placement de cette partie sur la reconstruction 3D est encore approximatif. Pour être sûr de sa position et de son orientation, il faudra séparer virtuellement les différents morceaux du maxillaire gauche afin de compenser les déformations, ce qui permettra sans doute de placer beaucoup plus précisément la base de l'orbite et la barre post-orbitaire.

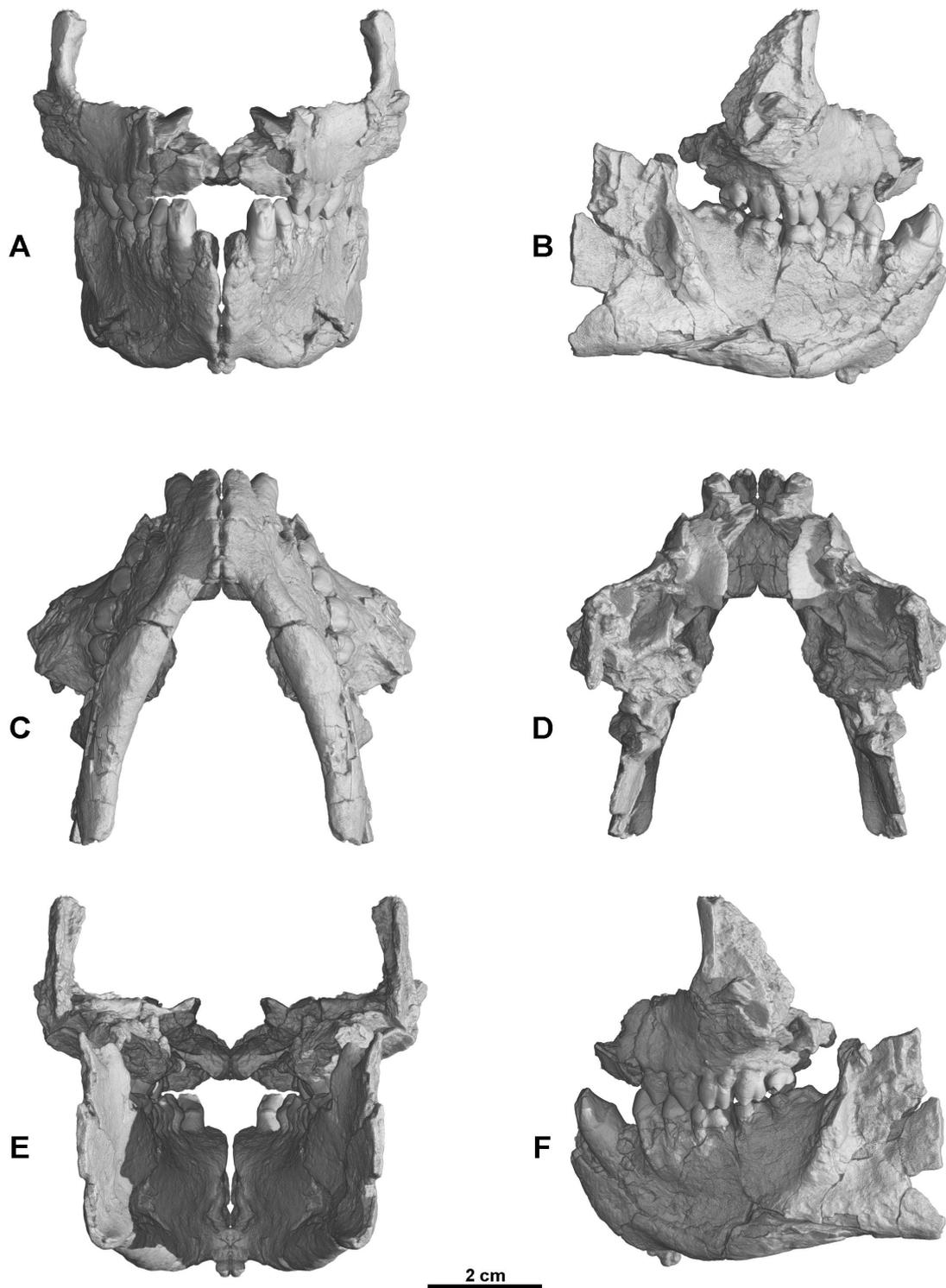


Figure IV-19 : Composite complet, les bases de l'orbite et de la barre post-orbitaire ont été rajoutées puis symétrisées à partir du maxillaire gauche inédit. A : vue mésiale. B : vue latérale droite. C : vue inférieure. D : vue supérieure. E : vue distale. F : vue latérale gauche.

e) Hypothèse sur les mouvements de mastication

A partir de ce composite, il est possible de se faire une idée plus précise des mouvements de mastication chez *Siamopithecus*. Sur la figure IV-19 présentée précédemment, on peut constater une forte anisognathie (1,15 au niveau de la M^2 ; 1,21 au niveau de la M^1 et de la P^4 ; 1,27 au niveau de la P^3). Cette plus grande largeur des mâchoires supérieures par rapport aux mâchoires inférieures suggère une mastication unilatérale marquée (Ravosa et Hylander, 1994). Ceci vient confirmer les hypothèses formulées dans le premier chapitre de cette quatrième partie, à partir des observations sur la symphyse mandibulaire.

D'après ces observations, on peut penser que la mastication suivait un mouvement rotatif monodirectionnel à forte composante latérale avec également une composante antéro-postérieure secondaire. La figure IV-20 présente grossièrement les orientations de ces mouvements, de face et de profil. La mastication rappelle ce que l'on peut trouver chez les gorilles actuels. Les mouvements latéraux chez *Siamopithecus* sont toutefois plus amples que chez *Gorilla* comme l'indique la forte anisognathie. La composante antéro-postérieure est également plus marquée. En effet, les canines, bien que fortement développées, ne viennent pas entraver les mouvements du fait de leur inclinaison vers l'avant des mâchoires.

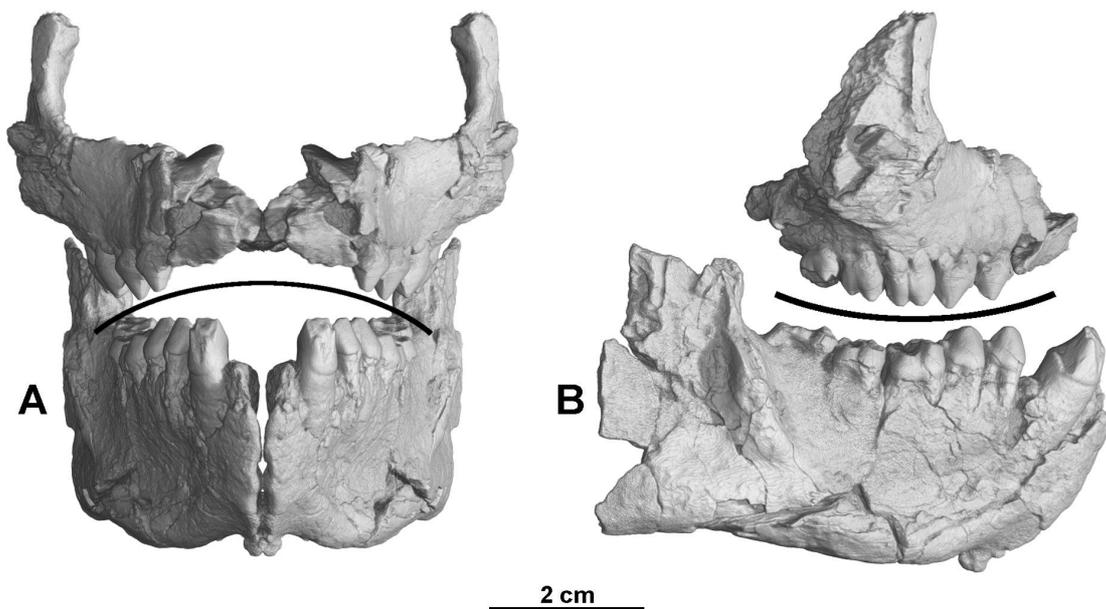


Figure IV-20 : Orientation générale des mouvements horizontaux de mastication. A : vue mésiale montrant la courbure des mouvements latéraux (prépondérants). B : vue latérale montrant la courbure des mouvements antéro-postérieurs (secondaires). Les mâchoires ont été écartées pour faciliter l'observation des rangées dentaires.

Ce mouvement latéral rotatif unidirectionnel des mâchoires, avec une composante antéro-postérieure secondaire, expliquerait l'usure différente des deux maxillaires inédits du même individu présentés plus haut, car si on corrige le déplacement subi par la M³, la très forte usure du maxillaire gauche semble en adéquation avec l'usure que l'on observe sur les molaires inférieures de la mandibule partielle TF 3634 (figure IV-21). Ceci montre que l'usure du maxillaire gauche est bien liée à la mastication et non pas à des phénomènes *post-mortem* (bien qu'il semble qu'ils ne soient pas totalement absents étant donné l'état de ce fossile).

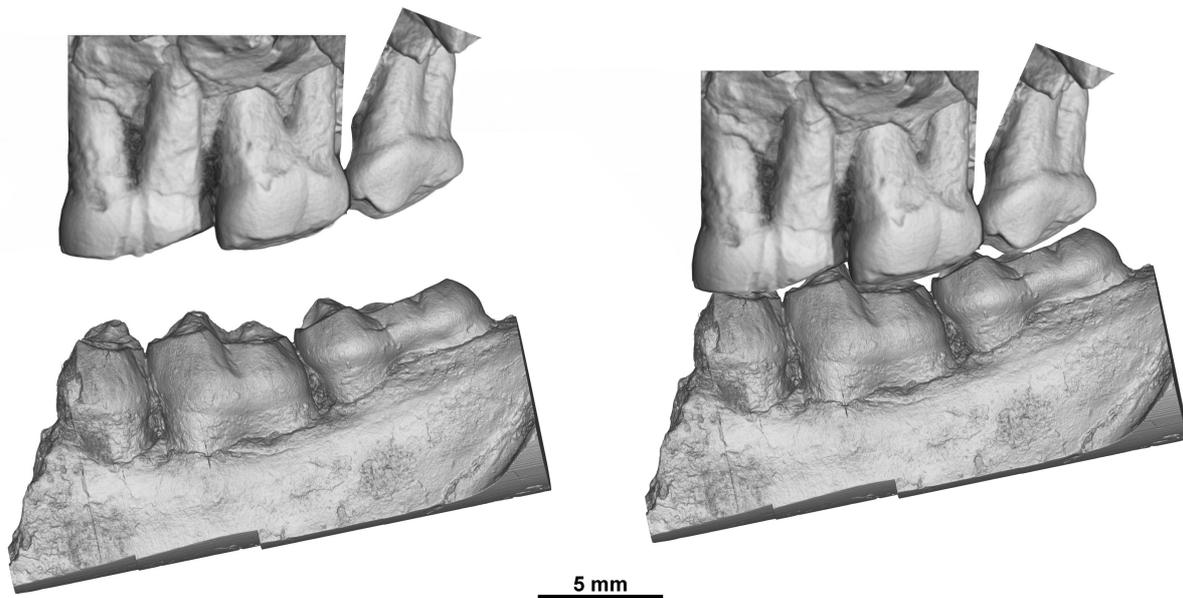


Figure IV-21 : Comparaison en vue jugale des usures dentaires sur les molaires de la mandibule partielle TF 3634 (symétrisée) et du maxillaire gauche inédit. La position de la M³ sur le maxillaire a été corrigée car ce fossile présente plusieurs déformations. On peut voir que la forme générale des usures dentaires de ces deux spécimens semble complémentaire. Ceci tendrait à prouver que l'usure excessive du maxillaire gauche inédit résulte principalement de la mastication. L'usure post-mortem est donc très limitée.

Cette usure asymétrique des rangées dentaires droite et gauche vient encore appuyer l'hypothèse d'une mastication unilatérale liée à une forte anisognathie chez *Siamopithecus*. La majorité des efforts de mastication des aliments se faisant sur le côté gauche lors des phases ascendante et horizontale de la mastication, il en résulte une plus forte usure des dents de ce côté. Ce phénomène s'observe, dans une moindre mesure, chez certains gorilles (figure IV-22). Cela explique également le fait que l'usure constatée sur les dents du maxillaire gauche soit relativement plate, alors qu'elle est très en pente sur le maxillaire droit. L'usure du maxillaire gauche serait due à la forte amplitude des mouvements horizontaux en frottement à la fin de la phase ascendante et surtout pendant la phase horizontale du mouvement rotatif de

mastication. Celle observée sur les dents jugales droites correspondrait à la phase descendante du mouvement rotatif, elle est donc beaucoup plus inclinée que sur le côté gauche.

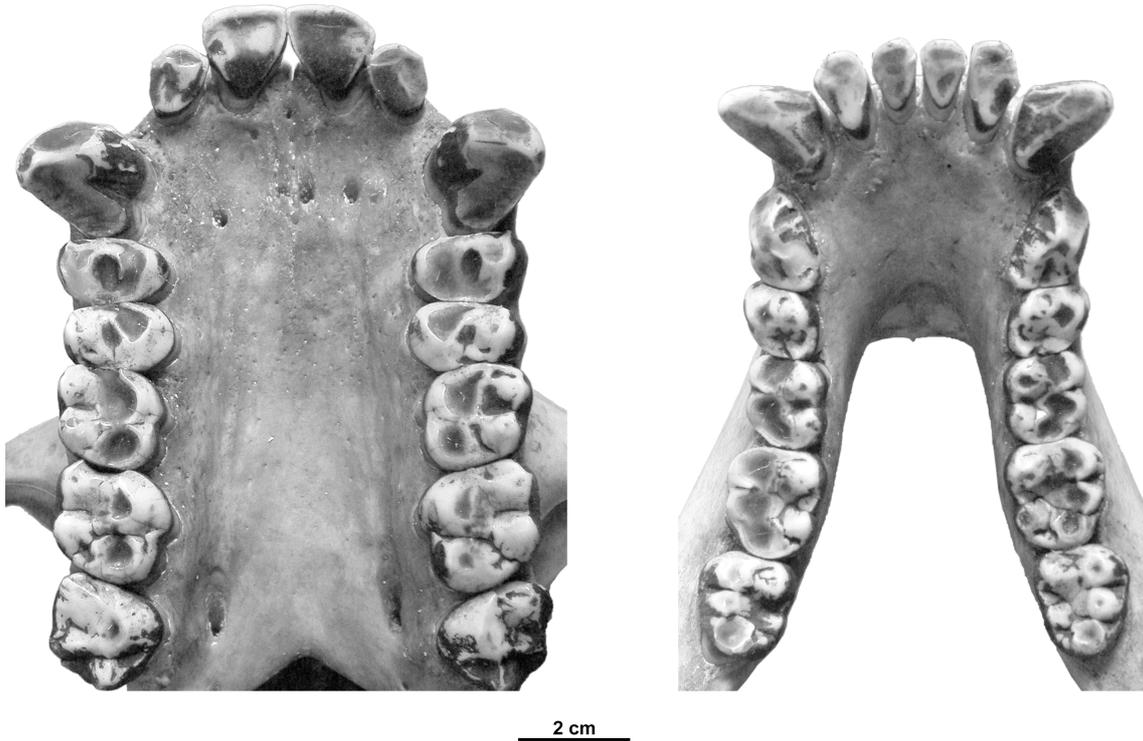


Figure IV-22 : Différences d'usure des dents jugales sur un gorille actuel dues à une mastication asymétrique. Le mouvement latéral de rotation se fait toujours dans le même sens, les dents de chaque côté ne présentent donc pas la même usure.

L'observation des deux côtés de la mandibule NMMP 7 attribuée à *Amphipithecus mogaungensis* semble montrer également une usure asymétrique qui pourrait être liée à une anisognathie. Toutefois, le mauvais état de conservation de ce spécimen ne permet pas d'affirmer qu'elle serait due au même type de mouvements masticatoires que chez *Siamopithecus*.

Si on considère dans leur ensemble les différents caractères dentaires et morphologiques observés chez *Siamopithecus*, on peut dire que bien que la morphologie générale et la forme des dents évoquent un régime à base d'aliments durs, tous ces caractères peuvent être expliqués par une adaptation particulière à la folivorie.

Une telle hypothèse pourrait expliquer la morphologie des dents par une augmentation de la longueur des rebords d'émail coupants, sans le développement des crêtes coupantes habituellement observées chez les autres primates folivores. Ensuite, si on considère un

mouvement de mastication latéral rotatif unidirectionnel avec une composante antéro-postérieure secondaire, couplé à une forte anisognathie, on peut expliquer l'usure asymétrique des deux maxillaires ainsi que le fait que les sommets des cuspidés soient usés sans trace d'abrasion dans les bassins correspondants. Ces mouvements expliquent également le fort développement des corps mandibulaires et le renforcement de la symphyse permettant ainsi une mastication plus efficace. Enfin, la folivorie permet d'expliquer la finesse de l'émail et sa microstructure. Étant donné la taille de *Siamopithecus*, ces deux aspects sont incompatibles avec un régime alimentaire composé d'aliments durs. Du fait de la faible résistance aux contraintes en pression de ce type d'émail, il est donc très probable que *Siamopithecus* ait été un primate folivore.

L'étude des stries d'usure chez ce taxon pourrait apporter des arguments décisifs. Cependant, étant donné la conservation du matériel disponible à l'heure actuelle, une telle étude est impossible. Il faudra donc attendre la découverte de nouveaux spécimens présentant des dents peu altérées pour pouvoir conclure quant au régime alimentaire de ce taxon.

Pondaungia (à considérer au sens large) présente la plupart des caractères que nous venons de voir, mais semble moins spécialisé. On peut donc penser qu'il avait un régime folivore moins strict incluant probablement des fruits. Les observations de l'épaisseur de l'émail chez ce taxon étant très imprécises, seules des investigations microtomographiques permettront d'obtenir des résultats réellement comparables à ceux de *Siamopithecus*. Cependant, le fait que, malgré sa taille, *Pondaungia* ne présente à priori que de l'émail radial a tendance à montrer qu'il n'était pas adapté à une nourriture dure.

Conclusion générale

Pour conclure ce mémoire, je vais rappeler brièvement les principaux résultats obtenus et envisager différentes perspectives.

Tout d'abord, les observations de la microstructure de l'émail chez différents primates fossiles semblent montrer que ce type d'études n'est pas à même de fournir des informations phylogénétiques pertinentes au sein de ce groupe. Ceci a déjà été souligné par d'autres auteurs, notamment en ce qui concerne les types d'arrangements géométriques des prismes en coupe transversale et la distribution taxonomique des bandes de Hunter-Schreger.

Chez les primates, l'étude de ces bandes de Hunter-Schreger montre une très forte homoplasie. Elles semblent être apparues plusieurs fois indépendamment dans de nombreux groupes. En revanche, si on considère que les primates ont acquis précocement au cours de leur histoire la potentialité génétique pour exprimer les bandes de Hunter-Schreger, mais que l'expression effective de ces structures est liée à la taille ou aux adaptations alimentaires, alors l'homoplasie observée n'est qu'apparente. Dans le cadre d'une telle hypothèse, l'expression de ce caractère, bien que peu informative sur un plan phylogénétique à grande échelle, peut apporter de précieuses données paléobiologiques.

Cependant, l'aspect destructif de la plupart des techniques permettant d'observer la microstructure de l'émail interdit d'appliquer ce type d'études à de très nombreux taxons. Il est nécessaire de développer des techniques efficaces d'investigation non-destructives. La microtomographie locale à rayonnement X synchrotron en contraste de phase à très haute résolution semble être, de ce point de vue, une technique ayant un très fort potentiel. Certains développements pourraient permettre d'obtenir, à terme, des résultats de très bonne qualité.

A la vue des premiers résultats, cette technique semble également être à même de fournir des informations sur le développement de l'émail chez les primates. Comme cela a déjà été suggéré par différents auteurs, l'étude des marques du développement de l'émail chez les primates fossiles pourrait fournir des informations phylogénétiques. La possibilité d'obtenir des données de bonne qualité sans avoir à couper les dents ouvre de nouvelles perspectives en augmentant considérablement les possibilités d'accès à certains taxons.

De plus, l'observation de l'émail chez les rhinocéros a permis de mieux comprendre le statut des laminations parfois observées chez les primates. Outre les implications pour les études paléoclimatiques à haute résolution (liées à la minéralisation précoce de la jonction émail-dentine) présentées dans la deuxième partie de ce mémoire, la mise en évidence de la

nature journalière de ces structures éclaircit certaines descriptions contradictoires effectuées chez les primates.

L'épaisseur et la distribution de l'émail sont également des aspects très étudiés chez les primates, en particulier les Hominoïdes. Durant cette thèse, j'ai utilisé la microtomographie X pour constituer une base de données tridimensionnelles de dents de primates fossiles et actuels. A partir de quelques-unes de ces données, j'ai développé une méthode de découpage normalisé des molaires dans le but de s'affranchir de plusieurs défauts des techniques classiques.

Tout d'abord, il n'est plus nécessaire de couper les dents. La précision de la microtomographie permet d'obtenir des résultats tout à fait comparables à ceux fournis par des coupes physiques. Il est donc possible d'accéder à plus de matériel et d'obtenir des informations sur des pièces très rares ou des holotypes.

Ensuite, grâce à une normalisation mathématique d'orientation par les pointes des cornes de dentine, on peut générer des coupes virtuelles dont l'orientation n'est pas subjective. A partir d'un nombre limité de coupes, on peut caractériser de façon très précise l'épaisseur et la distribution de l'émail sur une molaire. On obtient ainsi des résultats proches de ceux fournis par des approches tridimensionnelles globales des dents sans avoir à séparer l'émail et la dentine sur la couronne complète (ce qui est généralement très long voire impossible avec des dents fossiles).

L'une des principales perspectives de ce travail est donc la généralisation de ces mesures au plus large échantillonnage taxonomique possible, afin d'obtenir une vue d'ensemble des variations de l'épaisseur de l'émail et de sa distribution chez les primates fossiles et actuels. A partir d'une vue large de ces aspects chez les primates, de nouveaux caractères dentaires pourront peut-être fournir des informations phylogénétiques et/ou fonctionnelles.

Enfin, en combinant cette approche de l'épaisseur de l'émail avec l'étude non-destructive de la microstructure de ce tissu chez *Siamopithecus* (et dans une moindre mesure chez *Pondaungia*), j'ai proposé, pour des raisons biomécaniques de résistance de l'émail, de rejeter l'hypothèse d'un régime alimentaire composé d'aliments durs, au profit d'une adaptation éventuelle à la folivorie chez ces deux taxons. A partir de différentes applications de la microtomographie, et notamment grâce à une reconstitution des mouvements de mastication chez *Siamopithecus*, j'ai pu conforter cette hypothèse de la folivorie chez les

Amphipithecidae de grande taille. Cette étude fonctionnelle demande cependant à être approfondie par de nombreux aspects qui n'ont été qu'abordés rapidement durant ce travail.

La microtomographie à rayonnement X synchrotron rend à présent possibles des approches multiples sur certains fossiles sans leur causer le moindre dommage. L'application de ce type d'approches à l'*Amphipithecidae* de taille relativement petite *Myanmarpithecus* (considéré à l'heure actuelle comme frugivore) serait particulièrement intéressante. Elle pourrait permettre de mieux déterminer quels caractères observés dans ce groupe reflètent des adaptations fonctionnelles et quels caractères seraient plus à même de fournir des informations phylogénétiques.

Une meilleure connaissance de la paléobiologie des *Amphipithecidae* pourrait donc permettre de mieux appréhender leurs relations avec les autres groupes de primates, et ainsi éclaircir un peu l'origine encore mystérieuse des Anthropoïdes.

Bibliographie

- Barber, F. E., Lees, S. et Lobene, R. R., (1969). Ultrasonic pulse-echo measurements in teeth. *Archives of Oral Biology*, 14: 745-760.
- Baruchel, J., Lodini, A., Romanzetti, S., Rustichelli, F. et Scrivani, A., (2001). Phase-contrast imaging of thin biomaterials. *Biomaterials*, 22: 1515-1520.
- Beard, K. C., Qi, T., Dawson, M. R., Wang, B. et Li, C., (1994). A diverse new primate fauna from middle Eocene fissure fillings in southeastern China. *Nature*, 368: 604-609.
- Beard, K. C., Tong, Y., Dawson, M. R., Wang, J. et Huang, X., (1996). Earliest Complete Dentition of an Anthropoid Primate from the Late Middle Eocene of Shanxi Province, China. *Science*, 272: 82-85.
- Beard, K. C. et Wang, J., (in press). The eosimiid primates (Anthropoidea) of the Heti Formation, Yuanqu Basin, Shanxi and Henan Provinces, People's Republic of China. *Journal of Human Evolution*.
- Bertrand, P., (1986). Evolution de la Structure de l'Email chez les Proboscidea Primitifs : Aspects Phylogénétique et Fonctionnel. In: D. E. Russell, J.-P. Santoro et D. Sigogneau-Russel (Editors), *Mémoires de Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (série C)*, pp. 109-124.
- Beynon, A. D. et Wood, B. A., (1986). Variations in Enamel Thickness and Structure in East African Hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 70: 177-193.
- Boyde, A., (1969a). Correlation of Ameloblast Size with Enamel Prism Pattern : Use of Scanning Electron Microscope to Make Surface Area Measurements. *Z. Zellforsch*, 93: 583-593.
- Boyde, A., (1969b). Electron Microscopic Observations relating to the nature and development of prism decussation in mammalian dental enamel. *Bull. Group. Int. Rech. Sc. Stomat.*, 12: 151-207.

- Boyde, A., (1978). Quantitative and qualitative studies of enamel etching with acid and EDTA. *Scanning Electron Microscopy*, 2: 991-1002.
- Boyde, A., (1997). Microstructure of enamel. *Dental Enamel Ciba Foundation Symposium*, 205: 18-31.
- Boyde, A. et Jones, S. J., (1983). Backscattered Electron Imaging of Dental Tissues. *Anatomy and Embryology*, 168: 211-226.
- Boyde, A. et Martin, L. B., (1982). Enamel Microstructure Determination in Hominoid and Cercopithecoid Primates. *Anatomy and Embryology*, 165: 193-212.
- Boyde, A. et Martin, L. B., (1984). A non-destructive survey of prism patterns in primate enamels. In: R. W. Fearnhead et S. Suga (Editors), *Tooth Enamel IV*. Elsevier Science Publishers, pp. 417-421.
- Boyde, A. et Martin, L. B., (1988). Tandem Scanning Reflected Light Microscopy of Primate Enamel. *Scanning Microscopy*, 1(4): 1935-1948.
- Buffière, J. Y., Maire, E., Cloetens, P., Lormand, G. et Fougères, R., (1999). Characterization of Internal Damage in a MMC_p Using X-Ray Synchrotron Phase Contrast Microtomography. *Acta Materiala*, 47(5): 1613-1625.
- Brunet, M., Guy, F., D., P., Mackaye, H. T., Likius, A., Ahounda, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, H., Boisserie, J.-R., de Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Durringer, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez Campomanes, P., Ponce de Leon, M., Rage, J.-C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A. et Zollikofer, C., (2002). A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418: 145-151.
- Brunet, M., Guy, F., Boisserie, J.-R., Ibaye, A. D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Schuster, M., Tafforeau, P., Likius, A., Mackaye, H. T., Blondel, C., Bocherens, H., De

- Bonis, L., Coppens, Y., Denis, C., Düringer, P., Eisenmann, V., Flisch, A., Geraads, D., Lopez-Martinez, N., Otero, O., Campomanes, P. P., Pilbeam, D., Ponce de Leon, M., Vignaud, P., Viriot, L. et Zollikofer, C., (2004). "Toumaï", Miocène supérieur du Tchad, le nouveau doyen du rameau humain. *Comptes rendus Palevol*, 3: 275-283.
- Chaimanee, Y., Jolly, D., Benammi, M., Tafforeau, P., Duzer, D., Moussa, I. et Jaeger, J.-J., (2003). A Middle Miocene hominoid from Thailand and orangutan origins. *Nature*, 422: 61-65.
- Chaimanee, Y., Khansubha, S. et Jaeger, J.-J., (2000a). A new lower jaw of *Siamopithecus eocaenus* from the Late Eocene of Thailand. *Compte-rendus de l'académie des sciences de Paris série II*, 323: 235-241.
- Chaimanee, Y., Suteethorn, V., Jaeger, J.-J. et Ducrocq, S., (1997). A new late Eocene anthropoid primate from Thailand. *Nature*, 385: 429-431.
- Chaimanee, Y., Suteethorn, V., Jintasakul, P., Vidthayanon, C., Marandat, B. et Jaeger, J.-J., (2004). A new orang-utan relative from the Late Miocene of Thailand. *Nature*, 427: 439-441.
- Chaimanee, Y., Thein, T., Ducrocq, S., Naing, A. N., Benammi, M., Tun, T., Lwin, T., Wai, S. et Jaeger, J.-J., (2000b). A lower jaw of *Pondaungia cotteri* from the Late Middle Eocene Pondaung Formation (Myanmar) confirms its anthropoid status. *Processing of Natural Academy of Sciences*, 97, No.8: 4102-4105.
- Ciochon, R. L., Gingerich, P. D., Gunnell, G. F. et Simons, E. L., (2001). Primate postcrania from the late middle Eocene of Myanmar. *Processing of Natural Academy of Sciences*, 98(14): 7672-7677.
- Ciochon, R. L. et Holroyd, P. A., (1994). The Asian Origin of Anthropoidea Revisited. In: J. G. Fleagle et R. F. Kay (Editors), *Anthropoids Origins. Advances in Primatology*. Plenum Press, New York, pp. 143-162.

- Clemens, W. A., (1997). Characterization of enamel microstructure and application of the origins of prismatic structures in systematic analyses. W.v. Koenigswald & P.M. Sander (eds) Tooth enamel microstructure: 85-112.
- Colbert, E. H., (1937). A new primate from the upper Eocene Pondaung Formation of Burma. American Museum Novitates, 951.
- Conroy, G. C., (1991). Enamel Thickness in South African Australopithecines: Noninvasive Evaluation by Computed Tomography. *Palaeont. afr.*, 28: 53-59.
- Conroy, G. C., Lichtman, J. W. et Martin, L. B., (1995). Brief Communication: Some Observations on Enamel Thickness and Enamel Prism Packing in the Miocene Hominoid *Otavipithecus namibiensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 98: 595-600.
- Conroy, G. C., Schwartz, J. H. et Simons, E. L., (1975). Dental Eruption Patterns in Parapithecidae (Primates, Anthrooidea). *Folia Primatologia*, 24: 275-281.
- Davis, G. R. et Wong, F. S. L., (1996). X-ray microtomography of bones and teeth. *Physiological Measurement*, 17: 121-146.
- Dean, C. et Schrenk, F., (2003). Enamel thickness and development in a third permanent molar of *Gigantopithecus blacki*. *Journal of Human Evolution*, 45: 381-387.
- Dostal, A., (1989). Dental enamel prism patterns of old world monkeys and man. In: Splechna et Hilgers (Editors), *Trends in Vertebrate Morphology. Fortschritte der Zoologie/Progress in Zoology*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, pp. 251-255.
- Ducrocq, S., (1999). *Siamopithecus eocaenus*, a late Eocene anthropoid primate from Thailand : its contribution to the evolution of anthropoids in Southeast Asia. *Journal of Human Evolution*, 36: 613-635.

- Dumont, E. R., (1995a). Enamel Thickness and Dietary Adaptation Among Extant Primates and Chiropterans. *Journal of mammalogy*, 76(4): 1127-1136.
- Dumont, E. R., (1995b). Mammalian Enamel Prism Patterns and Enamel Deposition Rates. *Scanning Microscopy*, 9(2): 429-442.
- Egi, N., Takai, M., Shigehara, N. et Tsubamoto, T., (2004). Body Mass Estimates for Eocene Eosimiid and Amphipithecoid Primates Using Prosimian and Anthropoid Scaling Models. *International Journal of Primatology*, 25(1): 211-236.
- Fearnhead, R. W., (1984). preface. In: R. W. Fearnhead et S. Suga (Editors), *Tooth enamel IV*. Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam, pp. V-VI.
- Fleagle, J. G., (1999). *Primate Adaptation and Evolution*, 2nd edition. Academic Press, New York, 596 pp.
- Gheerbrant, E., Thomas, H., Sen, S. et Al-Sulaimani, Z., (1995). Nouveau primate Oligopithecinae (Simiiformes) de l'Oligocène inférieur de Taqah, Sultanat d'Oman. *Compte-rendus de l'académie des sciences de Paris série II*, t. 321: 425-432.
- Gingerich, P. D., (1981a). Cranial morphology and Adaptations in Eocene Adapidae. I. Sexual Dimorphism in *Adapis magnus* and *Adapis parisiensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 56: 217-234.
- Godinot, M., (1994). Early North African Primates and Their Significance for the Origin of Simiiformes (= Anthropoidea). In: J. G. Fleagle et R. F. Kay (Editors), *Anthropoid Origins*. Advances in Primatology. Plenum Press, New York.
- Grine, F. E., (1991). Computed Tomography and the Measurement of Enamel Thickness in Extant Hominoids: Implications for its Palaeontological Application. *Palaeont. afr*, 28: 61-69.
- Grine, F. E., (2002). Scaling of tooth enamel thickness, and molar crown size reduction in modern humans. *South African Journal of Science*, 98: 503-509.

- Grine, F. E. et Martin, L. B., (1988). Enamel Thickness and Development in *Australopithecus* and *Paranthropus*. In: F. E. Griner (Editor), Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines. Aldine de Gruyter, New York, pp. 3-42.
- Gunnell, G. F. et Miller, E. R., (2001). Origin of Anthroidea: Dental Evidence and Recognition of Early Anthropoids in the Fossil Record, With Comments on the Asian Anthropoid Radiation. *American Journal of Physical Anthropology*, 114: 177-191.
- Gustavson, G. et Gustavson, A.-G., (1967). Microanatomy and Histochemistry of enamel. In: A. E. W. Miles (Editor), Structural and chemical organisation of teeth. Academic press, New York, pp. 75-134.
- Huysmans, M. C. D. N. J. M. et Thijssen, J. M., (2000). Ultrasonic measurement of enamel thickness: a tool for monitoring dental erosion? *Journal of dentistry*, 28: 187-191.
- Jaeger, J.-J., Soe, A. N., Aug, U. A. K., Benammi, M., Chaimanee, Y., Ducrocq, R.-M., Tun, C. T., Thein, U. T. et Ducrocq, S., (1998). New Myanmar middle Eocene anthropoids. An Asian origin for catarrhines? *Comptes-rendus de l'académie des sciences de Paris série II*, 321: 953-959.
- Jaeger, J.-J., Thein, T., Benammi, M., Chaimanee, Y., Naing Soe, A., Lwin, T., Tun, T., Wai, S. et Ducrocq, S., (1999). A New Primate from the Middle Eocene of Myanmar and the Asian Early Origin of Anthropoids. *Science*, 286: 528-530.
- Jaeger, J.-J., Chaimanee, Y., Tafforeau, P., Ducrocq, S., Soe, A. N., Marivaux, L., Sudre, J., Tun, S. T., Htoon, W. et Marandat, B., (2004). Systematics and paleobiology of the anthropoid primate *Pondaungia* from the late Middle Eocene of Myanmar. *Comptes rendus Palevol*, 3: 241-253.
- Jiang, Y., Spears, I. R. et Macho, G. A., (2003). An investigation into fractured surfaces of enamel of modern human teeth: a combined SEM and computer visualisation study. *Archives of Oral Biology*, 48: 449-457.

- Kay, R. F., (1981). The Nut-Cracker - A New Theory of the Adaptations of the Ramapithecinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 55: 141-151.
- Kay, R. F., Ross, C. et Williams, B. A., (1997). Anthropoid Origins. *Science*, 275: 797-804.
- Kay, R. F., Schmitt, D., Vinyard, C. J., Perry, J. M. G., Shigehara, N., Takai, M. et Egi, N., (2004). The paleobiology of Amphipithecidae, South Asian late Eocene primates. *Journal of Human Evolution*, 46: 3-24.
- Kay, R. F., Williams, B. A., Ross, C. F., Takai, M. et Shigehara, N., (2004). Anthropoid Origins: A Phylogenetic Analysis. In: C. Ross et R. F. Kay (Editors), *Anthropoids Origins: New Visions*. Kluwer/Plenum, New York, pp. 91-136.
- Kelley, J. et Smith, T. M., (2003). Age at first molar emergence in early Miocene *Afropithecus turkanensis* and life-history evolution in the Hominoidea. *Journal of Human Evolution*, 44: 307-329.
- Koenigswald, W. V., (1986). Enamel Modification in Enlarged Front Teeth among Mammals and the Various Possible Reinforcements of the Enamel. In: D. E. Russel, J.-P. Santoro et D. Sigogneau-Russel (Editors), *Mémoires de Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (série C)*, Paris, pp. 147-167.
- Koenigswald, W. v., (1997). Brief survey of enamel diversity at the schmelzmuster level in Cenozoic placental mammals. In: W. v. Koenigswald et P. M. Sander (Editors), *Tooth enamel microstructure*. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 137-161.
- Koenigswald, W. v. et Clemens, W. A., (1992). Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning Microscopy*, 6, No. 1: 195-218.
- Koenigswald, W. V., Martin, T. et Pfretzschner, H. U., (1993). Phylogenetic Interpretation of Enamel Structures in Mammalian Teeth: Possibilities and Problems. In: F. S. Szalay, N. M. J. et M. C. Mc Kenna (Editors), *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag, New York, pp. 303-314.

- Koenigswald, W. V., Rensberger, J. M. et Pfretzschner, H. U., (1987). Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. *Nature*, 328: 150-152.
- Kono, R. T., Suwa, G. et Tanijiri, T., (2002). A three-dimensional analysis of enamel distribution patterns in human permanent first molars. *Archives of Oral Biology*, 47: 867-875.
- Lester, K. S. et Koenigswald, W. v., (1989). Crystallite orientation discontinuities and the evolution of mammalian enamel - or, when is a prism? *Scanning Microscopy*, 3(2): 645-663.
- Li, C. et Risnes, S., (2004). SEM observations of Retzius lines and prism cross-striations in human dental enamel after different acid etching regimes. *Archives of Oral Biology*, 49: 45-52.
- Maas, M. C., (1991). Enamel Structure and Microwear: An Experimental Study of the Response of Enamel to Shearing Force. *American Journal of Physical Anthropology*, 85: 31-49.
- Maas, M. C., (1993). Enamel Microstructure and Molar Wear in the Greater Galago, *Otolemur crassicaudatus* (Mammalia, Primates). *American Journal of Physical Anthropology*, 92: 217-233.
- Maas, M. C., (1994). Enamel Microstructure in Lemuridae (Mammalia, Primates): Assessment of Variability. *American Journal of Physical Anthropology*, 95: 221-241.
- Maas, M. C. et Dumont, E. R., (1999). Built to Last: The Structure, Function, and Evolution of Primate Dental Enamel. *Evolutionary Anthropology*, 8: 133-152.
- Maas, M. C. et O'Leary, M., (1996). Evolution of molar enamel, microstructure in North American Notharctidae (primates). *Journal of Human Evolution*, 31: 293-310.

- Macho, G. A., (1994). Variation in Enamel Thickness and Cusp Area Within Human Maxillary Molars and its Bearing on Scaling Techniques Used for the Studies of Enamel Thickness Between Species. *Archives of Oral Biology*, 39(9): 783-792.
- Macho, G. A. et Berner, M. E., (1993). Enamel thickness of Human Maxillary Molars Reconsidered. *American Journal of Physical Anthropology*, 92: 189-200.
- Macho, G. A., Jiang, Y. et Spears, I. R., (2003). Enamel microstructure - a truly three-dimensional structure. *Journal of Human Evolution*, 45: 81-90.
- Macho, G. A. et Thackeray, J. F., (1992). Computed Tomography and Enamel Thickness of Maxillary Molars of Plio-Pleistocene Hominids From Sterkfontein, Swartkrans, and Kromdraai (South Africa): An External Study. *American Journal of Physical Anthropology*, 89: 133-143.
- Marivaux, L., Chaimanee, Y., Ducrocq, S., Marandat, B., Sudre, J., Soe, A. N., Tun, S. T., Htoon, W. et Jaeger, J.-J., (2003). The anthropoid status of a primate from the late middle Eocene Pondaung Formation (Central Myanmar): Tarsal evidence. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 100(23): 13173-13178.
- Martin, L. B., (1985). Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature*, 314: 260-263.
- Martin, L. B. et Boyde, A., (1988). Enamel Structure in Primates : a Review of Scanning Electron Microscope Studies. *Scanning Microscopy*, 2,n°3: 1503-1526.
- Martin, L. B., Olejniczak, A. J. et Maas, M. C., (2003). Enamel thickness and microstructure in pitheciin primates, with comments on dietary adaptations of the middle Miocene hominoid *Kenyapithecus*. *Journal of Human Evolution*, 45: 351-367.
- Martin, T., (1997). Incisor enamel microstructure and systematics in rodents. In: W. v. Koenigswald et P. M. Sander (Editors), *Tooth enamel microstructure*. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 163-175.

- Martin, T., (1999). Evolution of incisor enamel microstructure in Theridomyidae (Rodentia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(3): 550-565.
- Molnar, S. et Gantt, D. G., (1977). Functional Implications of Primate Enamel Thickness. *American Journal of Physical Anthropology*, 46: 447-454.
- Nogami, Y. et Yoneda, M., (1983). Structural patterns of enamel in the Superfamily Ceboidea. *Primates*, 24: 567-575.
- Nuzzo, S., Peyrin, F., Cloetens, P., Baruchel, J. et Boivin, G., (2002). Quantification of the degree of mineralization of bone in three dimensions using synchronisation radiation microtomography. *Medical Physics*, 29(11): 2672-2681.
- Pfretzschner, H.-U., (1986). Structural Reinforcement and Crack Propagation in Enamel. In: D. E. Russel, J.-P. Santoro et D. Sigogneau-Russel (Editors), *Mémoires de Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (série C)*, Paris, pp. 133-143.
- Pfretzschner, H.-U., (1993). Enamel microstructure in the phylogeny of the Equidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(3): 342-349.
- Ponce De León, M. S. et Zollikofer, C. P. E., (2001). Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature*, 412: 534-538.
- Ravosa, M. J. et Hylander, W. L., (1994). Function and Fusion of the Mandibular Symphysis in Primates Stiffness or Strength ? In: J. G. Fleagle et R. F. Kay (Editors), *Anthropoid Origins. Advances in Primatology*. Plenum Press, New York, pp. 447-468.
- Reid, D. J., Schwartz, G. T., Dean, C. et Chandrasekera, M. S., (1998). A histological reconstruction of dental development in the common chimpanzee, *Pan troglodytes*. *Journal of Human Evolution*, 35: 427-448.
- Remy, J. A., (1976). Etude comparative des structures dentaires chez les paleotheriidae et divers autres perrissodactyles fossiles. (non publié) Thesis, Université de Strasbourg 1.

- Rensberger, J. M., (1997). Mechanical adaptation in enamel. In: W. v. Koenigswald et P. M. Sander (Editors), Tooth enamel microstructure. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 237-257.
- Rensberger, J. M. et Koenigswald, W. v., (1980). Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. *Paleobiology*, 6(4): 477-495.
- Risnes, S., (1990). Structural Characteristics of Staircase-Type Retzius Lines in Human Dental Enamel Analyzed by Scanning Electron Microscopy. *The Anatomical Record*, 226: 135-146.
- Risnes, S., (1998). Growth tracks in dental enamel. *Journal of Human Evolution*, 35: 331-350.
- Rossi, M., Casali, F., Romani, D., Bondioli, L., Macchiarelli, R. et Rook, L., (2003). MicroCT Scan in paleobiology: application to the study of dental tissues. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*, 213: 747-750.
- Sahni, A. et Koenigswald, W. v., (1997). The enamel structure of some fossil and recent whales from the Indian subcontinent. In: W. v. Koenigswald et P. M. Sander (Editors), Tooth enamel microstructure. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 177-191.
- Sakae, T., Suzuki, K. et Kozawa, Y., (1997). A short review of studies on chemical and physical properties of enamel crystallites. In: W. v. Koenigswald et P. M. Sander (Editors), Tooth enamel microstructure. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 31-39.
- Salvo, L., Cloetens, P., Maire, E., Zabler, S., Blandin, J. J., Buffière, J. Y., Ludwig, W., Boller, E., Bellet, D. et Josserond, C., (2003). X-ray micro-tomography an attractive characterisation technique in materials science. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*, 200: 273-286.
- Schwartz, G. T., (2000a). Enamel thickness and the helicoidal wear plane in modern human mandibular molars. *Archives of Oral Biology*, 45: 401-409.

- Schwartz, G. T., (2000b). Taxonomic and Functional Aspects of the Patterning of Enamel Thickness Distribution in Extant Large-Bodied Hominoids. *American Journal of Physical Anthropology*, 111: 221-244.
- Schwartz, G. T., Liu, W. et Zheng, L., (2003). Preliminary investigation of dental microstructure in the Yuanmou hominoid (*Lufengpithecus hudiensis*), Yunnan Province, China. *Journal of Human Evolution*, 44: 189-202.
- Schwartz, G. T., Samonds, K. E., Godfrey, L. R., Jungers, W. L. et Simons, E. L., (2002). Dental microstructure and life history in subfossil Malagasy lemurs. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 99(9): 6124-6129.
- Schwartz, G. T., Thackeray, J. F., Reid, C. et Reenan, J. F., (1998). Enamel thickness and the topography of the enamel-dentine junction in South African Plio-Pleistocene hominids with special reference to the Carabelli trait. *Journal of Human Evolution*, 35: 523-542.
- Seiffert, E. R., Simons, E. L. et Simons, C. V. M., (in press). Phylogenetic, Biogeographic, and Adaptive Implications of New Fossil Evidence Bearing on Crown Anthropoid Origin and Early Stem Catarrhine Evolution. In: C. Ross et R. F. Kay (Editors), *Anthropoids Origins: New Visions*. Kluwer/Plenum, New York, pp. 157-181.
- Shellis, R. P., Beynon, A. D., Reid, D. J. et Hiiemae, K. M., (1998). Variations in molar enamel thickness among primates. *Journal of Human Evolution*, 35: 507-522.
- Shellis, R. P. et Poole, D. F. G., (1977). The calcified dental tissue of primates. In: C. L. B. Lavell, R. P. Shellis et D. F. G. Poole (Editors), *Evolutionary changes to the primate skull and dentition*. Thomas, C. C., Springfield, pp. 197-279.
- Shigehara, N., Takai, M., Kay, R. F., Aung, A. K., Tun, S. T., Tsubamoto, T. et Thein, T., (2002). The upper dentition and face of *Pondaungia cotteri* from central Myanmar. *Journal of Human Evolution*, 42: 143-166.

- Shimizu, D., (2002). Functional implications of enamel thickness in the lower molars of red colobus (*Procolobus badius*) and Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Journal of Human Evolution*, 43: 605-620.
- Smith, P., Gomorri, J. M., Spitz, S. et Becker, J., (1997). Model for the Examination of Evolutionary Trends in Tooth Development. *American Journal of Physical Anthropology*, 102: 283-294.
- Smith, T. M., Dean, M. C., Kelley, J., Martin, L. B., Reid, D. J. et Schwartz, G. T., (2003a). Molar crown formation in Miocene hominoids: a preliminary synthesis. *American Journal of Physical Anthropology*, 120(36(suppl)): 196.
- Smith, T. M., Martin, L. B. et Leakey, M. G., (2003b). Enamel thickness, microstructure and development in *Afropithecus turkanensis*. *Journal of Human Evolution*, 44: 283-306.
- Smith, T. M., Martin, L. B., Reid, D. J., de Bonis, L. et Koufos, G. D., (2004). An examination of dental development in *Graecopithecus freybergi* (= *Ouranopithecus macedoniensis*). *Journal of Human Evolution*, 46(5): 551-577.
- Spoor, C. F., Zonneveld, F. W. et Macho, G. A., (1993). Linear Measurements of Cortical Bone and Dental Enamel by Computed Tomography: Applications and Problems. *American Journal of Physical Anthropology*, 91: 469-484.
- Stefen, C., (1997). Differentiation in Hunter-Schreger bands of carnivores. In: W. v. Koenigswald et P. M. Sander (Editors), *Tooth enamel microstructure*. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 123-136.
- Stevenson, A. W., Gureyev, T. E., Paganin, D., Wilkins, S. W., Weitkamp, T., Snigirev, A., Rau, C., Snigireva, I., Youn, H. S., Dolbnya, I. P., Yun, W., Lai, B., Garrett, R. F., Cookson, D. J., Hyodo, K. et Ando, M., (2003). Phase-contrast X-ray imaging with synchrotron radiation for materials science applications. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Researchs B*, 199: 427-435.

- Suwa, G. et Kono-Takeuchi, R., (1998). A Refined Method of Measuring Basal Crown and Cusp Areas by Use of a Three-dimensional Digitizing System. *Anthropological Science*, 106 (Supplement): 95-105.
- Tabuce, R., (2002). Mammifères du Paleogene ancien d'Afrique de Nord occidentale : Systematique, Paleobiogeographie et apport à la Phylogénie des "ordres endémiques africains". thèse de doctorat Thesis, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Tabuce, R., Mahboubi, M., Tafforeau, P. and Sudre, J., (2004). Discovery of a highly-specialized plesiadapiform primate in the early-middle Eocene of northwestern Africa. *Journal of Human Evolution*, 47: 305-321.
- Takai, M., Shigehara, N., Aung, A. K., Tun, S. T., Soe, A. N., Tsubamoto, T. et Thein, T., (2001). A new anthropoid from the latest middle Eocene of Pondaung, central Myanmar. *Journal of Human Evolution*, 40: 393-409.
- Takai, M., Shigehara, N., Egi, N. et Tsubamoto, T., (2003). Endocranial cast and morphology of the olfactory bulb of *Amphipithecus mogaungensis* (latest middle Eocene of Myanmar). *Primates*, 44: 137-144.
- Teaford, M. F., Maas, M. C. et Simond, E. L., (1996). Dental Microwear and Microstructure in Early Oligocene Primates From the Fayum, Egypt: Implications for Diet. *American Journal of Physical Anthropology*, 101: 527-543.
- Thomas, H., Sen, S., Roger, J. et Al-Sulaimani, Z., (1991). The discovery of *Moeripithecus markgrafi* Schlosser (Propliopithecidae, Anthropoidea, Primates), in the Ashawq Formation (Early Oligocene of Dhofar Province, Sultanate of Oman). *Journal of Human Evolution*, 20: 33-49.
- Thompson, J. L. et Illerhaus, B., (1998). A new reconstruction of the Le Moustier 1 skull and investigation of internal structures using 3-D-uCT data. *Journal of Human Evolution*, 35: 647-665.

Weiss, P., Obadia, L., Magne, D., Bourges, X., Rau, C., Weitkamp, T., Khairoun, I., Bouler, J. M., Chappard, D., Gauthier, O. et Daculsi, G., (2003). Synchrotron X-ray microtomography (on a micron scale) provides three-dimensional imaging representation of bone ingrowth in calcium phosphate biomaterials. *Biomaterials*, 24(25): 4591-4601.

Zhao, L., Zheng, L. et Jiang, C., (2001). Incremental markings and dental development of Yuanmou Hominoid. In: T. Deng et Y. Wang (Editors), *Proceeding of the Eighth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*. China Ocean Press, Beijing, pp. 127-132.

Zollikofer, C. P. E., Ponce De León, M. S. et Martin, R. D., (1998). Computer-Assisted Paleoanthropology. *Evolutionary Anthropology*, 6: 41-54.

Zollikofer, C. P. E., Ponce De León, M. S., Martin, R. D. et Stucki, P., (1995). Neanderthal computer skulls. *Nature*, 375: 283-285.

Annexes

ANNEXE 1

Human Palaeontology and Prehistory

Systematics and paleobiology of the anthropoid primate
Pondaungia from the late Middle Eocene of Myanmar

Jean-Jacques Jaeger ^{a,*}, Yaowalak Chaimanee ^b, Paul Tafforeau ^a, Stéphane Ducrocq ^a,
Aung Naing Soe ^c, Laurent Marivaux ^a, Jean Sudre ^a, Soe Thura Tun ^d,
Wanna Htoon ^d, Bernard Marandat ^a

^a Laboratoire de paléontologie, Institut des sciences de l'Évolution de Montpellier, CNRS-UMR 5554, cc 064, université Montpellier-2,
place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

^b DMR, Geological Survey Division, Paleontology Section, Rama VI Road, Bangkok 10400, Thailand

^c Department of Geology, Yangon University, Yangon 11422, Myanmar

^d Department of Geology, Dagon Myothit University, Yangon 11422, Myanmar

Received 28 November 2003; accepted after revision 25 May 2004

Written on invitation of the Editorial Board

Abstract

Several newly recovered specimens documenting the Eocene Myanmar (South East Asia) anthropoid taxa *Pondaungia* and *Amphipithecus* modify the classical understanding of the taxonomy of these two primates, which have in fact no substantial morphological differences. Using tooth wear stages and the elevation of the horizontal branch of the mandible below the foramen mentale, we show a continuous variation, here attributed to individual aging. In addition, a strong size dimorphism is demonstrated, which is attributed to sexual dimorphism. In this context, *Amphipithecus mogaungensis* holotype is interpreted as a male of *Pondaungia cotteri*, which is recognized as the only large-bodied anthropoid of the Pondaung Formation. Growth arrest lines (LAGs) have been observed in several sections of lower jaws attributed to that species. These LAGs are here interpreted as regular increments, which formed in response to seasonal variability in the environment. They likely correspond to annual cycles, and the minimum longevity of the individuals can thus be roughly estimated. Several features indicate that *P. cotteri* may have been adapted to hard food diet and to survive in a strong seasonal climate with annual food shortage periods.

To cite this article: J.-J. Jaeger et al., *C. R. Palevol* 3 (2004).

© 2004 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Résumé

Systématique et paléobiologie du primate anthropoïde *Pondaungia* de l'Éocène moyen supérieur du Myanmar. Plusieurs nouveaux spécimens documentant les anthropoïdes du Myanmar (Asie du Sud-Est) *Pondaungia* et *Amphipithecus* modifient sensiblement l'interprétation taxonomique classique de ces deux taxons, qui ne présentent pas de différences

* Corresponding author.

E-mail addresses: jaeger@isem.univ-montp2.fr (J.-J. Jaeger), marivaux@isem.univ-montp2.fr (L. Marivaux).

morphologiques. En utilisant le degré d'usure des dents et la hauteur de la mandibule sous le foramen mentale, nous montrons une variabilité continue attribuée à des différences d'âge entre les individus. De plus, un fort dimorphisme sexuel est mis en évidence. Nous interprétons donc l'holotype de *Amphipithecus mogaungensis* comme un mâle de *Pondaungia cotteri*, ici reconnu comme la seule espèce d'anthropoïde de grande taille de la formation de Pondaung. Des lignes d'arrêt de croissance ont été observées sur plusieurs sections de mandibules attribuées à cette espèce. Elles pourraient correspondre à des cycles annuels, en réponse à des variations saisonnières de l'environnement. Nous disposerions ainsi d'un outil permettant d'estimer approximativement la longévité minimale des individus. Plusieurs caractères semblent indiquer que *P. cotteri* était adapté à une nourriture dure et à la survie sous un climat à saisons très marquées, ainsi qu'à des périodes prolongées de sous-alimentation.

Pour citer cet article : J.-J. Jaeger et al., C. R. Palevol 3 (2004).

© 2004 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Keywords: Anthropoid primates; *Pondaungia*; *Amphipithecus*; Eocene; Myanmar; Systematics; Sexual dimorphism; Longevity; Life-history

Mots clés : Primates anthropoïdes ; *Pondaungia* ; *Amphipithecus* ; Éocène ; Myanmar ; Systématique ; Dimorphisme sexuel ; Longévité

Version française abrégée

Les dernières campagnes de terrain effectuées par la *Myanmar-French Pondaung Primates Expedition* dans le Centre-Ouest du Myanmar en novembre 2001 et 2002 ont permis de récolter plusieurs nouveaux spécimens dentaires référés ici aux Amphipithecidae [12,14,15].

La faune de primates de la formation de Pondaung comprend trois formes de petite taille : cf. *Eosimias*, *Bahinia pondaungensis* Jaeger et al. 1999 et *Myanmarpithecus yarshensis* Takai et al. 2001, et deux formes de grande taille : *Amphipithecus* et *Pondaungia*. La présente étude concerne seulement ces deux derniers genres, représentés par quatre espèces distinctes : *Pondaungia cotteri* Pilgrim 1927, *Amphipithecus mogaungensis* Colbert 1937, *Pondaungia minuta* Jaeger et al. 1998 [5,15,25] et *Pondaungia savagei* Gunnel et al. 2002.

Les nouveaux spécimens étudiés dans cet article apportent des informations inédites sur la variabilité dimensionnelle et morphologique de *Amphipithecus* et de *Pondaungia*, et permettent de tirer de nouvelles inférences en ce qui concerne la taxonomie, la paléobiologie et les adaptations de ces primates anthropoïdes d'Asie du Sud-Est. Du point de vue taxonomique, le nouveau matériel témoigne de manière significative de la très forte ressemblance morphologique entre les dents homologues des deux taxons. De plus, plusieurs caractères, qui avaient été considérés comme diagnostiques, sont maintenant observés chez les deux genres. C'est par exemple le cas des crénelations de l'émail, ou du métaconide dédou-

blé, caractères diagnostiques de *Pondaungia* que l'on retrouve également sur le nouveau matériel antérieurement attribué à *Amphipithecus*. La M/3, plus réduite chez *Amphipithecus*, était aussi considérée comme un caractère séparant les deux genres [28]. Le calcul des ratios de surface réelle de M/3–M/2 (Tableau 2) montre, toutefois, que chez tous les spécimens attribués à *Amphipithecus* et *Pondaungia*, la M/3 est plus petite que la M/2, avec des valeurs recouvrantes entre les deux taxons. Il en est de même pour la hauteur de la mandibule sous M/2 (Tableau 3). En fait, la plupart des caractères mentionnés par les auteurs précédents rentrent maintenant dans la variabilité du nouveau jeu de données. Sur la base de ces nombreuses similarités et des données morphométriques recouvrantes, il apparaît désormais impossible de reconnaître deux genres distincts, comme l'avaient déjà suggéré Chaimanee et al. [5]. En suivant ces conclusions et conformément au principe d'antériorité, nous interprétons donc ici *Amphipithecus mogaungensis* comme le synonyme junior de *Pondaungia cotteri*, ici reconnu comme le seul anthropoïde de grande taille de la formation de Pondaung.

Notre nouvelle interprétation amène par conséquent à une réévaluation taxonomique :

- genre : *Pondaungia* Pilgrim, 1927
- espèce type : *Pondaungia cotteri* Pilgrim, 1927
- holotype : GSI D201–203.
- localité type : affleurement près du village de Pangan, Myanmar central
- âge et distribution : Éocène moyen supérieur, formation de Pondaung, Myanmar.

Dans le but d'expliquer la grande variabilité montrée par cette espèce, nous avons testé l'hypothèse de l'existence d'un éventuel dimorphisme sexuel entre les deux formes et ce, par la méthode des moyennes (méthode utilisée pour estimer le dimorphisme sexuel au sein d'un assemblage non sexué [22]). Nous avons considéré comme hypothèse de travail que les individus possédant les dents les plus grandes étaient les mâles et ceux présentant des dents plus petites étaient les femelles. Le degré de dimorphisme sexuel a été calculé en comparant les masses corporelles estimées pour chaque individu à partir de l'aire de la première molaire inférieure (longueur \times largeur). Le poids de chaque individu a ainsi été calculé en utilisant trois équations différentes de régressions multiples, celle de Gingerich et al. [11] pour les primates et celles de Conroy [7] pour tous primates et pour les anthropoïdes (Tableau 1). En utilisant la méthode des moyennes, nous avons obtenu les valeurs suivantes : 1,39 (Conroy, anthropoïdes), 1,46 (Conroy, tous primates) et 1,42 (Gingerich). De telles valeurs correspondent à la plupart de celles observées chez des anthropoïdes actuels, marqués d'un fort dimorphisme sexuel [18,22].

Dans le but d'estimer l'âge individuel correspondant aux différents spécimens, nous avons pris en compte la hauteur du corpus mandibulaire au-dessous et au-dessus du foramen mentale, ainsi que l'usure des dents estimée à partir du nombre de puits de dentine (Fig. 3). Nous avons pu observer que la hauteur du corpus était relativement constante au-dessus du foramen mentale et que les différences de hauteur concernaient essentiellement la partie inférieure du corpus. L'examen de celle-ci a permis d'observer des lignes d'arrêt de croissance (LAC) séparant des couches osseuses concentriques, d'épaisseurs inégales. Ces LAC [3] correspondent à des interruptions temporaires dans la croissance osseuse et permettent d'estimer approximativement la longévité minimale des individus. Par exemple, sur NMMP 24 (spécimen de grande taille probablement adulte, au vu de l'usure marquée des dents), le décompte des LAC indiquerait un âge minimum de 10 ans. Une telle estimation correspond à celles observées chez des primates actuels de taille similaire [24]. Ces LAC pourraient correspondre à des cycles annuels, en réponse à des variations saisonnières de l'environnement [19]. En effet, des données sédimentologiques obtenues dans la formation de Pondaung, telles que les fentes de dessiccation ou

concrétions carbonatées d'origine pédogénétique, indiquent aussi une saisonnalité marquée [1]. Plusieurs caractères tels que le complexe formé par la canine et les incisives, la symphyse verticale (Fig. 2), le corps mandibulaire élevé et massif, le raccourcissement de la rangée dentaire et l'épaisseur de l'émail des dents, suggèrent que *P. cotteri* avait probablement un bol alimentaire composé principalement de substances relativement dures, telles que noix et/ou graines.

1. Introduction

Last field campaigns achieved by the joint Myanmar-French Pondaung Primates Expedition (central Myanmar, in January and November 2001, then November 2002–2003) have resulted in the recovery of several new specimens of Primates here referred to the Amphipithecidae [12,14,15]. These additional specimens provide substantial information concerning the paleobiology, variation in size and morphology, which allow us to draw new inferences concerning the taxonomy, the life history and adaptations of that group of anthropoid primates from Southeast Asia.

The following new material, which completes the formerly described specimens [5,15,25] includes: NMMP 24, right lower jaw from PK2 (discovered by B. Marandat); NMMP 25, left M/1 from LK (discovered by Y. Chaimanee); NMMP 33, fragment of right M/1 from PK 2 (discovered by B. M.); NMMP 34, fragmentary mandible with root of P/4 and complete M/1 from LK (Y. C.); NMMP 35, left M1/ from LK (discovered by Soe Thura Tun); NMMP 38, left lower jaw fragment with M/1-M/2 from SP (discovered by a villager). All of these specimens were discovered by the Myanmar French Pondaung Primate Expedition. We include also in that study NMMP 22: a right P4/ from LK discovered by the Myanmar Expedition of 1997.

Abbreviations used: PK2, Paukkaung Kyitchaung 2; LK, Lema Kyitchaung; SP, Saba Pondaung; NMMP, National Museum of Myanmar, Primates.

2. Systematics

Order Primates Linnaeus, 1758; suborder Anthropoidea Mivart 1864; family Amphipithecidae Godinot 1994; *Pondaungia cotteri* Pilgrim 1927.

The primate fauna of the Pondaung Formation includes five distinct taxa, among which three small-bodied forms: cf. *Eosimias*, *Bahinia pondaungensis* Jaeger et al. 1999, and *Myanmarpithecus yarshensis* Takai et al. 2001, and two large-bodied forms, *Amphipithecus* and *Pondaungia*. This study concerns only the two large-bodied forms (*Pondaungia* and *Amphipithecus*), which are presently represented by four species: *Pondaungia cotteri* Pilgrim 1927, *Amphipithecus mogaungensis* Colbert 1937, *Pondaungia minuta* Jaeger et al. 1998, and *Pondaungia savagei* Gunnell et al. 2002. A large additional number of fossils documenting these two genera has been collected since the development of systematic paleontological surveys of the Pondaung Formation, which deeply modifies and highlights the systematic status of these primates.

For many years, according to the original diagnosis, the main differences between these two genera concerned the smaller size of teeth, the smoother enamel of *Amphipithecus* versus strong enamel crenulation in *Pondaungia*, and the reduced M/3 length with regard to M/2 in *Amphipithecus* (M/3 was considered to be longer than M/2 in *Pondaungia*, as emphasized by Jaeger et al. [15]). However, the two holotypes did not share any tooth in common, making comparisons impossible, so that it was wrongly considered that *Amphipithecus* was of small size and *Pondaungia* of large size. Takai et al. [28] compared 21 characters of the lower jaw and teeth of these two genera, considered in the traditional way. Among these characters, only two were mentioned for differentiating *Amphipithecus* and *Pondaungia*: the relative length of molar trigonid versus talonid, and the length of M/3 versus M/2. In our opinion, such characters are not relevant for justifying a generic separation: according to Chaimanee et al. [5], enamel crenulations are also present on the M/3 (NMMP 7) of samples previously attributed to *Amphipithecus*, as are duplicated metaconids (interpreted as a paraconid and a metaconid by Ciochon and Holroyd [6]). Chaimanee et al. (o.c.) concluded that these peculiar shared characters may indicate very close phylogenetic relationships or even sexual dimorphism within a single species. Here we show that only metric differences separate two sets of individuals that display similar morphology. The holotype of *Pondaungia cotteri* corresponds to the small individuals and that of *Amphipithecus pondaungensis* to the large ones. M/3 are extremely variable in size as in most mamma-

lian taxa. According to the morphological identity and to the amount of their metric differences, these two sets are interpreted here as male and female of one single species.

3. Description of the new specimens

NMMP 24 (Fig. 1A–C) is an undeformed right lower jaw with complete corpus and a portion of the proximal ascending ramus. This specimen bears alveoli of I/1 and I/2, canine, roots of P/2 and P/3, P/4, M/1–M/3. All premolars and molars are very worn out, and enamel is preserved only on the canine and M/3. This jaw is quite similar in size and shape to another jaw (NMMP 17) attributed to *Pondaungia cotteri* by Chaimanee et al. [5]. NMMP 17 having been already extensively described by these authors, we will here describe additional features exhibited by the new specimen. Contrary to NMMP 17, NMMP 24 is not laterally crushed and its remarkable preservation confirms some formerly observed features such as: the depth of the corpus, the presence of strong superior and weaker inferior transverse tori, the important thickness of the superior transverse mandibular torus, the strong parabolic shape of the dental arcade, the strong concavity of the tooth row in lateral view, the depth of the masseteric fossa, and the strong superior and inferior masseteric ridges. The depth of the corpus remains constant from the canine to the M/3. The symphysis is large, vertical, unfused and the strong transverse superior torus extends posteriorly to the P/3 level. A deep genio-glossal fossa separates the upper torus from a less important lower torus. The symphyseal angle measures 65° while the planum alveolare angle measures 32° (Fig. 2). The symphysis bears much rugosity on the symphyseal surface and its section bears resemblance with that of some Miocene hominoids. Two mental foramina are present, one below the root of P/2 and the second between P/3 and P/4, midway between the alveolar margin and the inferior side of the corpus. Alveoli of I/1 and I/2 are present, showing buccolingually elongated trapezoidal root sections. The alveolus of I/1 is much larger than that of I/2 and the mesial wall of the canine is flat and slightly concave, thus indicating that I/2 was very close to the canine distally and I/1 mesially, that probably formed an anterior complex – a rather similar morphological structure

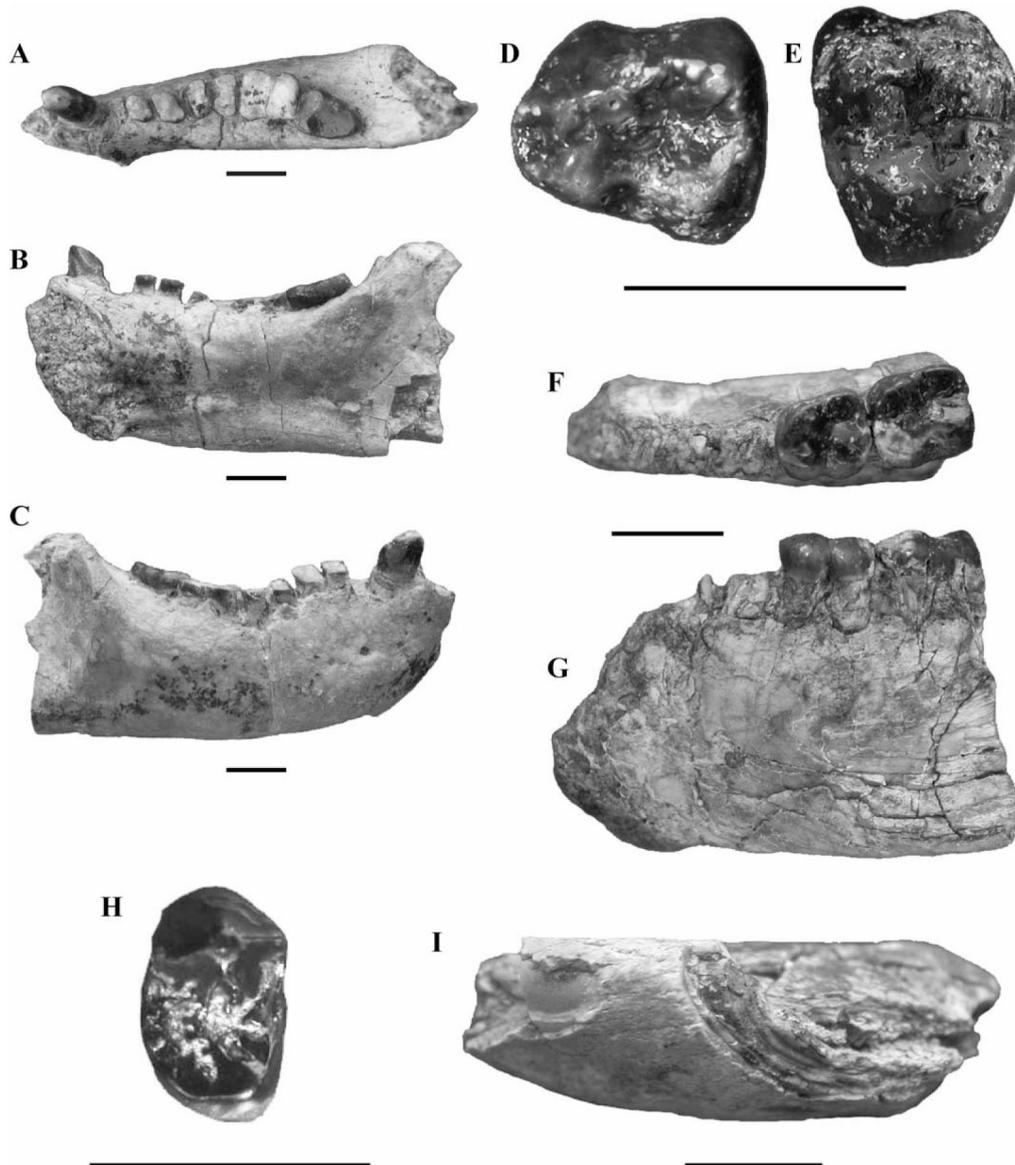


Fig. 1. New specimens of *Pondaungia cotteri*. (A) Occlusal view of NMMP 24, right lower jaw with C-M/3 from Paukkaung 2; (B) lingual view of NMMP 24; (C) buccal view of NMMP 24; (D), NMMP 25, left M/1 from Lema Kyitchaung in occlusal view; (E) NMMP 35, left M1/ from Lema Kyitchaung in occlusal view; (F) occlusal view of NMMP 38, left lower jaw with M/1-M/2 from Saba Pondaung; (G) buccal view of NMMP 38; (H) NMMP 22, right P4/ from Lema Kyitchaung in occlusal view; (I) NMMP 5, right lower jaw with M/2–M/3 showing growth arrest lines.

Fig. 1. Nouveaux spécimens de *Pondaungia cotteri*. (A) Vue occlusale de NMMP 24, mâchoire inférieure droite avec C-M/3 de Paukkaung 2; (B) vue linguale de NMMP 24; (C) vue buccale de NMMP 24; (D) NMMP 25, M/1 gauche de Lema Kyitchaung en vue occlusale; (E) NMMP 35, M1/ gauche de Lema Kyitchaung en vue occlusale; (F) vue occlusale de NMMP 38, mâchoire inférieure gauche avec M/1-M/2 de Saba Pondaung; (G) vue buccale de NMMP 38; (H) NMMP 22, P4/ droite de Lema Kyitchaung en vue occlusale; (I) NMMP 5, fragment de mâchoire inférieure droite avec M/2–M/3 montrant des lignes d'arrêt de croissance.

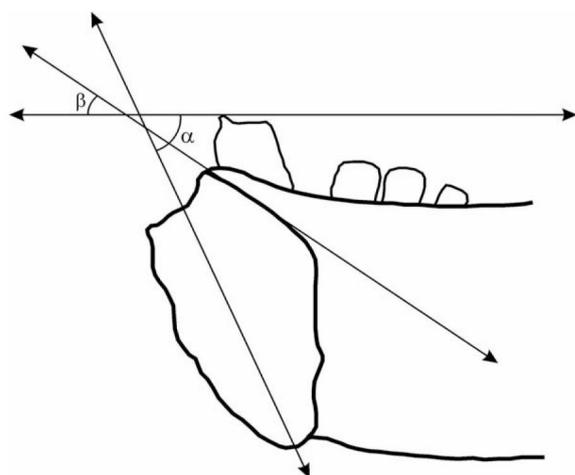


Fig. 2. Mandibular symphysis of *Pondaungia cotteri* (NMMP 24) and estimation of the symphyseal (α) and planum alveolare (β) angles.

Fig. 2. Symphyse de *Pondaungia cotteri* (NMMP 24) et estimation des angles de la symphyse (α) et du planum alveolare (β).

occurring for instance also in *Soriacebus*, a Miocene South American platyrrhine anthropoid [9]. However, among anthropoids from the Oligocene of the Fayum region of Egypt [17], I/2 is larger than I/1 in several genera (a basic anthropoid character), although the lower incisors of some taxa (such as *Qatrania*, *Serapia*, *Simonsius*) are still unknown [23]. Although the reduction of I/2 is not systematically depicted in most anthropoids, such a character observed in the Myanmar fossils may be considered as derived inasmuch as it occurs in cercopithecoids [26]. This character can, therefore, not be used to exclude *Pondaungia* from the anthropoids. The incisors were rather erect than procumbent with respect to their root orientation and the verticality of the symphysis. The canine is of moderate size and represents the first known complete lower canine of that genus. Its crown is oval in cross section. It bears a mesiodistally oriented apical wear facet on its apex, a buccal facet made by the upper canine, which displays many oblique striations and a tiny distal talonid cusplet. Its buccal and distolingual walls are convex and bear no cingulid. Its apical wear facet is the result of the wear produced by the upper incisors, because the lower canine has apparently taken the function of an incisor. The very worn premolars and molars display differently oriented wear facets: directed buccally for premolars and lingually for molars.

NMMP 38 [Fig. 1F, G] is a left mandibular fragment showing well preserved M/1-M/2, root sections of anterior teeth, and the lower part of the symphysis. The mesial part of the jaw is broken obliquely, and displays a section of the I/1 root near its extremity, very deeply rooted in the symphysis. There is no evidence of the root section of I/2, which suggests that the former belong to I/1, and that I/2 is reduced with shorter root, as observed on NMMP 24. The long axis of the canine root section measures 3.08 mm. The crown of M/2 is broken distally and displays an enamel section. On this specimen as well as on NMMP 33, the enamel appears to be radial without decussating prisms and cusps show also a very low dentine penetrance. M/1 shows three small dentine pits (but not M/2) and the elevation of the horizontal branch measures 17.5 mm under the distal part of M/2, and 9.50 mm of maximum thickness. Regarding the wear facets and the size of jaw, when compared to other samples, it might be expected that NMMP 38 belonged to an adult individual.

NMMP 33 (not figured) is a very worn M/1, with only small enamel patches on the talonid.

NMMP 25 (Fig. 1D) is an unworn M/1, which displays all details of its occlusal surface. The trigonid is mesiodistally long because the distal metaconid cusp is very posteriorly located. The mesial metaconid cusp has the same elevation that the distal one and both are connected to the protoconid, thus isolating a small fovea, just behind the mesial fovea. The protoconid encloses the trigonid mesially and joins the apex of the mesial metaconid. There is no trace of paraconid. Ciochon and Holroyd [6] have interpreted the mesial metaconid as a paraconid. However, on most *Pondaungia* and on some *Amphipithecus* first and second molars, mesial metaconids have the same elevation as the distal metaconids, whereas in most mammals, including primates, the paraconid is more and more reduced from M/1 to M/3. This led us to interpret this cusp as a result of the duplication of the original metaconid and not as a paraconid, which is unknown among large Amphipithecidae and in *Myanmarpithecus*. Both buccal and lingual main cusps are strongly slanted, but the trigonid cusps are considerably more slanted than the talonid ones. The talonid is only slightly lower than the trigonid. The straight cristid obliqua joins the distal slope of the protoconid, which is slightly higher than both metaconids. The entoconid is reduced, occupying a more distal position relative to the hypoconid. The

mesial arm of the entoconid is connected to the distal arm of the distal metaconid, isolating with the cristid obliqua, a deeply rounded talonid basin. A small enamel swelling occurs in the distal part of the talonid basin. By the fact that this swelling is closer to the hypoconid than to the entoconid, and that its distal part is connected to the distobuccal cingulid, it could correspond to a minute hypoconulid. The buccal cingulid does not completely surround the buccal side of the tooth, and it is interrupted at the level of the hypoflexid. Thick enamel crenulations occur in the talonid basin. NMMP 25 differs from other specimens referred to *Pondaungia* by the absence of a notch separating both the mesial and distal metaconids. In our interpretation, the trigonid elongation observed in the lower molars of *Pondaungia* results from the duplication of the metaconid. It is therefore a derived feature, as suggested by Godinot [13]. The presence/absence of the hypoconulid is a disputed matter, but NMMP 25 as well as NMMP 38 demonstrates that a vestigial hypoconulid can occur on very pristine M/1's of *Pondaungia*, thus indicating that it has been reduced or lost during the course of evolution.

The right P4/, NMMP 22 (Fig. 1H), is the only complete P4/ of *Pondaungia* recorded to date. It is transversely elongated with a rectilinear mesial wall and a convex distal margin. The slanted paracone is the highest and largest cusp. The preparacrista reaches mesially a low parastyle and the postparacrista, which is low, reaches distally a low metastyle. The protocone is low and mesial. It is connected to the paracone by a curved crista obliqua. The preprotocrista reaches mesially the parastyle and the distal cingulum joins the metastyle. Although larger in size, NMMP 22 is very similar in shape to the P/3 (NMMP 12) from Pangan [25].

NMMP 35 (Fig. 1E) corresponds to an unworn left M/1. The paracone is slightly larger than the metacone. A tiny paraconule is present at mid distance between paracone and protocone. The metaconule is well distinct between the metacone and the hypocone. These three cusps are located on a transverse line buccolingually oriented. The hypocone is about as high as the protocone and is connected to it by a distinct postprotocrista. Like in crown anthropoids, the buccal wall of the paracone is salient with respect to the metacone wall. A cingulum surrounds the tooth almost completely. It is very shallow on the buccal side and be-

comes progressively more developed towards the lingual side. However, it is interrupted on the lingual wall of the protocone. The postcingulum links the hypocone and the lingual cingulum. The preprotocingulum joins a tiny parastyle cusp. Some broad enamel crenulations develop within the trigon basin. The central fovea is extremely small.

4. Discussion

The increasing amount of material indicates a wider range of variation than formerly expected, that significantly modifies the classical understanding of the taxonomy of these South Asian primates. As a matter of fact, several characters, which were basically considered as diagnostic, are shared by both genera. For instance, it is the case for the enamel crenulations, a diagnostic character for *Pondaungia* [21], which occur on nearly all specimens, with the exception of *Amphipithecus mogaungensis* holotype. The same holds true for the duplicated metaconid [5], which is found on the lower molars of small and large-sized specimens, with the exception of the holotype of *A. mogaungensis* (AMNH 32520). However, the strongest argument is the amazing morphological resemblance between homologous teeth attributed to small and large forms. Remaining differences between these two sets concern only metric characters, as the length and width of teeth, including M/3 [28], the elevation and section surface of lower jaws. The differences of tooth size concern mostly the breadth of the teeth. To analyse more in details these differences, we have undertaken the measure of the occlusal surfaces of the molars. As those initiated by Ducrocq [8], these measurements were made with a video camera and managed by Optimas 6.5 software. Between the small and the large sized individuals, according to the previous classical interpretation that *Amphipithecus* was small-sized and *Pondaungia* large-sized, (NMMP 6, 7 and 30 were considered to represent small individuals and NMMP 2, 17, 25 and 38 to represent large individuals), we obtained a mean ratio value of 1.27 between occlusal surfaces of the M/1 of these two sets (Table 1) and a mean ratio value of 1.26, by including *Amphipithecus* holotype among the set of large individuals. Actually, this holotype displays metric characters of its M/1 and of its jaw elevation and section that clearly fits

Table 1

M/1 surfaces of *Pondaungia cotteri* (mesio-distal maximum length × bucco-lingual maximum breadth) and correlative body mass estimates of individuals.

Surface des M/1 de *Pondaungia cotteri* (longueur maximale mésio-distale × largeur maximale bucco-linguale) et estimations de la masse corporelle des individus.

Specimens	M/1 area (mm ²)	Gingerich (g)	Conroy all Primates (g)	anthropoids (g)
AMNH 32520 Holotype <i>A. mogaungensis</i>	35.05	7566	7224	7817
NMMP 2	34.97	7537	7195	7789
NMMP 6	28.16	5250	4889	5543
NMMP 7 left	30.43	5976	5615	6262
NMMP 7 right	31.09	6193	5832	6475
NMMP 30	29.62	5714	5352	6003
NMMP 17	41.02	9841	9567	10009
NMMP 25	37.95	8641	8326	8857
NMMP 38	35.34	7672	7332	7919

with those of the other large individuals (see measurements in Colbert, 1937). Concerning the M/3/M/2 ratio, the specimens previously referred to *Pondaungia* (large individuals) display values ranging from 0.76 (holotype) to 0.95, while the so-far-considered *Amphipithecus* (small individuals) values range from 0.63 to 0.65 (NMMP7) (Table 2). NMMP 30 displays an intermediate value of 0.73. Only the holotype of *P. minuta* shows an extreme ratio of 1.11, but this high value may be related to the absence of enamel cap on M/2, which makes all surface estimations of that tooth highly questionable. Mandibular depth of the holotype of *Amphipithecus* shows a value of 19.5 mm measured under M/1 (in Colbert, 1937), significantly higher

compared to that of *Pondaungia* holotype value of 12.3 mm measured under M/2 (Table 3). For all these reasons, there is no argument left and no other basis (there is no observable molar trigonid length difference) to consider that small individuals belong to *Amphipithecus* and large individuals to *Pondaungia*. To the contrary, reference to the holotypes demonstrates the opposite: *Pondaungia cotteri* holotype represents a small individual and *Amphipithecus pondaungensis* holotype a large one. However, they otherwise share exactly the same morphological characters. Therefore, on the basis of these evidences, there is no reason anymore to distinguish two different genera. In addition, there is no strong basis to refer the two sets to

Table 2

M/2 and M/3 areas of *Pondaungia cotteri* calculated from their outlines and M/3/M/2 ratios.

Surfaces des M/2 et des M/3 de *Pondaungia cotteri* calculées d'après leurs circonférences et rapports M/3/M/2

Specimens	M/2 area (mm ²)	M/3 area (mm ²)	Ratio M3/M2
NMMP 1	44.32	38.1	0.86
NMMP 3	46.13	38.62	0.84
NMMP 5	47.99	41.98	0.87
NMMP 7 left	35.49	23.16	0.65
NMMP 7 right	34.84	22.02	0.63
NMMP 17	44.75	42.45	0.95
NMMP 24	42.45	35.93	0.85
NMMP 30	32.43	23.89	0.73
GSI D 201 Holotype <i>P. cotteri</i>	32.07	24.42	0.76
NMMP 4 Holotype <i>P. minuta</i>	26.89	29.98	1.11

Table 3

Measurements of mandible depth of *Pondaungia cotteri* below M/2. Mesures de la hauteur de la mandibule de *Pondaungia cotteri* sous M/2

Specimens	Mandible depth below M/2 (mm)
AMNH 32520 Holotype <i>A. Mogaungensis</i>	19.5
GSI D 201 Holotype <i>P. Cotteri</i>	12.3
UCMP 120377	16.3
NMMP 1	18.65
NMMP 3	18.78
NMMP 5	17.18
NMMP 6	13.79
NMMP 7 left	15.71
NMMP 7 right	15.4
NMMP 17	19.41
NMMP 24	18.53
NMMP 30	13.51
NMMP 38	17.07

different species, if taking in account the possibility of a strong sexual dimorphism, which is common among extant and fossil anthropoids [18]. Following that conclusion, which has been already expressed by Chaimanee et al. [5], and which is here strengthened by additional data, only one species, *Pondaungia cotteri* Pilgrim 1927 – according to priority rule – is present among the large amphipithecids of the Pondaung Formation. However, the hypothesis of a sexual dimorphism as strong as among Miocene hominoids in an Eocene Anthropoid deserves additional investigations. Among the methods for estimating sexual dimorphism in fossil species of an unsexed assemblage, the means method [22] is considered to perform relatively well. According to that method, an undifferentiated sample (here represented by extrapolated body weights) is divided into two sets of values at the mean of body weights of the total sample. The means of these divided sets are then used to calculate the dimorphism estimate [22]. We thus tried to estimate the amount of body mass sexual dimorphism, in hypothesizing that individuals with the smallest teeth were female and those with the larger teeth were males. In our analysis, canines could not be used, because only one upper (NMMP 12) and one lower canine (NMMP 24) are known. From the M/1 surface (mesio-distal maximum length \times bucco-lingual maximum breadth) the body mass of each individual has therefore been estimated using three different regression equations, that of Gingerich et al. [11] for Primates and those of Conroy [7] for all Primates and for Anthropoids (Table 1). By using the means method to estimate dimorphism, we obtained three close values of 1.39 (Conroy, only anthropoids), 1.46 (Conroy, all Primates) and 1.42 (Gingerich). Such values are in the range of most extant anthropoid groups. Among platyrrhines, *Saimiri sciureus* (1.39), *Ateles geoffroyi* (1.342) or *Miopithecus talapoin* (1.335), among catarrhines *Presbytis (Trachypithecus) entellus* (1.48), *Colobus quezeza* (1.36), and *Macaca fuscata* (1.44) all display similar values [22]. Less extreme sexual dimorphism is also known among Eocene adapids for canines and body mass [10], and among Paleogene anthropoids from North Africa (Fayum localities), notably for *Catopithecus* and *Proteopithecus* [27]. In that respect, the plausible sexual dimorphism implied by our interpretation is quite compatible with what is measured on anthropoids of modern aspect. This observation represents an

additional anthropoid feature for characterising the Amphipithecidae. Our interpretation contrasts therefore with those proposed by previous authors. For instance, Takai et al. [29] consider that ‘small-type’ and ‘large-type’ *Pondaungia* as sympatric with *Amphipithecus mogaungensis*, supposing sympatry between three morphologically identical primates, the sizes of which are largely overlapping. Geological age differences inducing evolutionary changes can be excluded, because all Pondaung primate localities fall within the same palaeomagnetic zone [2]. Even if limited diachronism between the different localities cannot be precluded, it appears that the largest individuals (NMMP 17) have been discovered in the same locality and level (Tandaung Kyitchaung, Mogaung) as the smallest specimen (NMMP 6).

Our new interpretation leads therefore to the following taxonomic reappraisal:

- genus *Pondaungia* Pilgrim, 1927
- type-species: *Pondaungia cotteri* Pilgrim, 1927
- holotype: GSI D201–203, interpreted here as belonging to a female individual
- type-locality: roadcut near Pangan village, central Myanmar
- age and distribution: late Middle Eocene, Pondaung Formation, Myanmar.

Emended diagnosis. Large and strongly dimorphic amphipithecoid primate, of the size of the extant platyrrhine *Alouatta palliata*, with very massive and short jaws, subvertical symphysis with upper transverse torus strongly developed, and strong parabolic shaped dental arcades; lower jaw deep with nearly constant depth between P/3 and M/3; I/2 smaller than I/1, closely appressed to the canine, forming an anterior complex; large and spatulate I1/, stout projecting upper canine without mesial groove; reduced lower canine involved with the incisors into a morpho-functional complex; three upper and lower premolars, with premolar row length very reduced relative to molar row length; premolars very short mesiodistally and wide buccolingually; P2/2 reduced and single rooted; upper premolars with unwaisted and oval occlusal profile; lower premolars obliquely oriented with respect to the tooth row; buccally oriented wear for premolars, lingually for molars; molar enamel radial, without Hunter–Schreger bands, smooth to strongly crenulated; slanted buccal and lingual cusps with reduced occlusal

surfaces; upper molars with hypocone showing a pre-hypocrista linked to the postprotocrista; continuous lingual cingulum; reduced upper M3/; lower molars with talonid as elevated as trigonid and with straight cristid obliqua. Paraconid and hypoconulid absent, with occasionally duplicated metaconid; M/3 extremely variable in size, but with crown area always smaller than M/2.

Pondaungia cotteri Pilgrim, 1927.

Diagnosis: as for the genus.

Synonyms: *Amphipithecus mogaungensis* Colbert, 1937, which is now considered as a representative of a male of *Pondaungia cotteri*; *Pondaungia savagei* Gunnell et al., 2002, also interpreted here as a male of *Pondaungia cotteri*.

In that respect, we attribute to *Pondaungia cotteri* the following samples: NMMP1, 2, 3, 5, 6, 7, 12, 17, 18, 19, 22, 24, 25, 29, 30, 33, 34, 35, 38, 40, 41, UCMF 120377, GSI D201–202–203, AMNH 32520.

The specimens with the largest molars, AMNH 32520, NMMP 1, 2, 3, 5, 17, 22, 24, 25, 34, 35 and 38 are interpreted here as males. Samples NMMP 6, 7, 30 and GSI (D201–202–203) are interpreted as females.

If our interpretation of a highly dimorphic unique species would be refuted in the future, then two sympatric species would have to be taken in account, a small one, *Pondaungia cotteri*, Pilgrim 1927 and a larger one, *Pondaungia mogaungensis* (Colbert 1937). There would be therefore no justification left to create a new large species of *Pondaungia*.

The case of *Pondaungia minuta* Jaeger 1998 holotype remains unsolved. Its M/3/M/2 area ratio (1.11) is unlike any other specimen of *Pondaungia* (see comment on the previous page) and the metric of its lower jaw also differs significantly from all other *Pondaungia* samples by its extremely small dimensions. However, most of the diagnosis characters of *Pondaungia* lower jaw are present (concave tooth row in lateral view, convex tooth row in occlusal view, position of the foramen mentale). On the available evidence, we cannot make decision between two conflicting interpretations. Either it represents an abnormal small sized female of *Pondaungia cotteri*, or it corresponds to a different species, what corresponds to its current status.

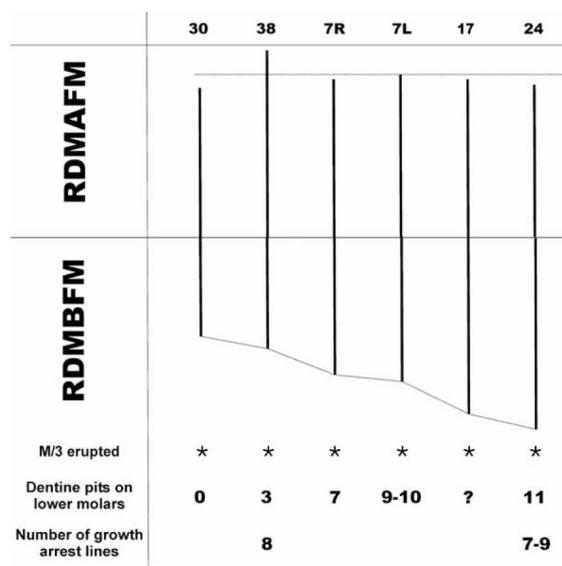


Fig. 3. Correlation between mandibular depth, tooth wear stages and number of growth arrest lines in some specimens of *Pondaungia cotteri*. RDMBFM: Relative depth of the mandible below the foramen mentale. RDMAFM: Relative depth of the mandible above the foramen mentale.

Fig. 3. Corrélation entre la hauteur de la mandibule, le degré d'usure des dents et le nombre de lignes d'arrêt de croissance sur quelques spécimens de *Pondaungia cotteri*. RDMBFM: Hauteur relative de la mandibule sous le foramen mentale. RDMAFM: Hauteur relative de la mandibule au-dessus du foramen mentale.

5. Palaeobiology and life history of *Pondaungia cotteri*

As a means of estimating individual age of the different specimens referred to *Pondaungia cotteri*, we have taken into account the elevation of the corpus, and for the tooth wear, the number of dentine pits. The elevation of the lower jaws has been measured above and below the foramen mentale (the most distal foramen in the cases where two foramina are present). In Fig. 3, it can be observed that the elevation of the corpus is relatively constant above the foramen mentale and that most differences in elevation affected the lower part of the corpus under the foramen mentale. In order to assess the importance of age-effect on that last variable, we counted the number of dentine pits on the lower molars. The smallest jaw, NMMP 30, has no dentine pit. It is followed by NMMP 38 with three pits on M/1 only, then by NMMP 7, with 7 to 10 dentine pits, respectively, and finally by the eldest NMMP

24 with 11 dentine pits. When molars were flat worn, we counted four dentine pits for each molar. As such, the tooth wear patterns are well-correlated with the elevation of the lower jaws, especially with the elevation of the jaw below the foramen mentale. We also noticed that all specimens, even the smallest one, display an erupted M/3, even in the absence of any dentine pit on the anterior dentition and on the first molar. We thus conclude that the M/3 probably erupted very early in that species. Therefore, this character cannot be used as an indicator of the age of an individual. We also drew attention to fragmentary specimens, which display partial (NNMP 5, NMMP 24) or complete (NMMP 3, NMMP 5, NMMP 38) sections of the corpus. Most of these sections display growth arrest lines (LAGs), which separate bone layers of irregular thickness (Fig. 11) and which can be particularly easily observed in the lower part of the horizontal branch, under the mandibular canal. These structures are the consequence of primary concentric bone deposition followed by interruptions of the remodelling process. They represent temporary perturbations in skeletal growth and are usually interpreted as annual increments formed in response to seasonal variability in the environment [19]. If they correspond to annual cycles (which seems the most likely hypothesis [3]), then they represent a way to assess the minimum age of each individual that displays these LAGs. They are most recognizable on NMMP 5, on which at least nine LAGs occur, which could mean that this individual was more than nine years old. They are less visible on NMMP 24. However, on the lateral part of the angular region, close to the angular process, eight to nine regularly spaced LAGs can be observed under reflecting light. On NMMP 38, five LAGs can be seen under the mandibular canal. On NMMP 3, at least five LAGs can be observed. From Fig. 3, it appears that a possible correlation exists between the LAGs number and the estimated ages of these specimens on the basis on tooth wear and lower corpus depth. This suggests that reconstructions of growth curves of these individuals are possible. Also, it appears that the oldest individuals could have had longevity of over 10 years, which is in agreement with available data concerning the longevity of living primates of similar body size. For instance, observed life spans of non-human primates are over 20 years for living primates of equivalent weight [24].

In conclusion, *Pondaungia cotteri* appears as a medium sized primate, displaying strong sexual dimor-

phism in its body mass as well as in its dental and bony structures, with molar cusps showing a low relief, low dentine penetrance and rather thick radial enamel. The jaws are shortened and the mandibular corpus is very deep, allowing the insertions of strong masticatory muscles. The length of the lower jaws is greatly reduced in order to develop maximum pressure during the power stroke on the middle of the tooth row. The molars are extremely robust, with small occlusal surface compared to the basal crown surface, bearing anvil-like structures as on *Siamopithecus* [4]. Some of these characters are also present among extant and fossil seed-eating hominoids [16]. However, among these more recent taxa, the eruption of the third lower molar is delayed, and the molars display a strong gradient of wear between M/1 and M/3. In *Pondaungia*, we have shown that M/3 erupts quite early during its growth, because no lower jaw with unerupted M/3 has been discovered so far, and because NNMP 30 displays a complete tooth row (including M/3) without any dentine pit on any tooth. In that respect, if the specialization of *Pondaungia* corresponds to that of a nut or seedeater, it appears to have developed this adaptation in a peculiar way. Either the M/3 are involved lately in the chewing process or the enamel is considerably thicker compared to other molars. It is also possible that such a situation results from the combination of both processes. The seasonal deposit of bone layers is probably related to stress induced by food shortages due to strong seasonality, and it can hardly be attributed to other kinds of physiological perturbations since it occurs on nearly all specimens, which display partial or complete sections of mandibular corpus.

Furthermore, paleobotanical data indicate seasonality because of the occurrence of growth rings in several fossil woods, but the amount of data is not yet sufficient to conclude, and studies are still in progress. Geological and sedimentological data, such as well developed mud-cracks at the interfaces between clay levels and sand bodies, or the development of abundant pedogenic carbonate concretions, present in many fossiliferous overbank deposits, are also indicative of strong seasonality of the Pondaung paleoclimate during the deposition of these fossiliferous beds [1].

It is therefore possible to infer from all these data that *Pondaungia cotteri* was coming to river shores to drink and that it was feeding on some kind of hard food, as for example nuts produced by some variety of

palm trees, which are usually abundant in corresponding extant tropical environments. However, its unique lower anterior dentition, made of canines and incisors closely pressed together, cannot yet be interpreted functionally, because it remains insufficiently known. It may indicate a very peculiar feeding adaptation, with no extant equivalent. Some dental characters are shared with parapithecids, as the reduction of incisor area, waisted lower molar in occlusal view and parabolic tooth row. Additionally, several other characters are shared with the hominids: nearly vertical symphysis and incisors, very short and deep jaws and strongly parabolic tooth rows. Resemblance to parapithecids could indicate phylogenetic relationships but evidence is lacking, pending further discoveries. Hominid characters are interpreted here as the result of parallel evolution and do not testify to phylogenetic relationships with them. They rather correspond to an adaptation of a primate for surviving in a strong seasonal climate with annual food shortage periods. Such characters, shared with parapithecids and with hominids may nevertheless reinforce their anthropoid affinities. However, some authors have considered [6] that amphipithecids are in fact adapiform primates that have independently acquired several anthropoid characters. The recent discovery of a talus [20] referred by its size to a small individual (now interpreted as a female of *Pondaungia cotteri*) and displaying all the characters expected from an anthropoid makes this interpretation much less probable. Parallel evolution can affect teeth, jaws and talus independently, but the probability that anthropoid characters developed in parallel in independent structures as teeth and talus would represent a truly remarkable example of homoplasy! We rather consider that the Amphipithecidae are true anthropoids and that their inclusion in that group leads to a more extended definition, as the discoveries in the Late Eocene of Fayum have already demonstrated. Our definition of the anthropoids is summarized in Table 4.

Acknowledgements

The authors are very grateful to Brigadier General Than Tun, Major Bo Bo and other staff of the International Affairs and Research Department, Ministry of Defence, Yangon for organising Pondaung Fossil Expeditions. They are also particularly indebted to the

Table 4

List of anthropoid characters.

Liste des caractères d'anthropoïdes

Lower dentition

- symphysis unfused to fused, nearly vertical with strong upper torus and weak lower torus
- nearly vertical symphysis with vertical lower incisors
- strong canines
- single rooted P/2
- P/3-P/4, with their long axis oblique to the molar row and with posterolingual expansion
- P/4 with well developed metaconid
- trigonid and talonid of lower molars nearly of similar height
- basally inflated crowns with bunodont low cusps
- presence of labial cingulid (often reduced)
- M/3 area reduced relative to M/2 area
- M/3 trigonid wider than talonid
- Paraconid reduced to absent
- Protoconid higher than metaconid (*Eosimias*)
- Hypoconulid in medial position, small to very large
- Cristid obliqua straight
- Talonid of lower molars lingually closed
- X facet present

Upper dentition characters

- Upper incisors spatulated
- Stout projecting upper canine
- Upper Premolars unwaisted with oval outlines, with protocone on P3/P4/
- Lingual cingulum well developed
- Labial cingulum weak to strong
- Conules present, weakly to strongly developed
- Expanded M2/ labial wall of paracone
- Paracone higher than metacone (*Eosimias*)

Cranial characters

- Metopic suture fused
- Postorbital closure
- loss of stapedia artery
- middle ear pneumatization
- lacrimal bone in orbit
- tympanic ring fused to the lateral wall of the auditory bulla

Chairmen and inhabitants of the Paukkaung, Bahin and Mogaung villages, for their kind help and hospitality during our field expeditions. This work was supported by the program CNRS–Eclipse and the Fyssen and Wenner–Gren Foundations. Prof. A. de Ricqlès and J. Castanet helped us greatly in the identification and interpretation of the LAGs. The authors thank K.C. Beard for improvement of the English text and useful comments, as well as R. Tabuce and G. Métails for their help in the field and Yohan Pomes for teeth measurements with Optimas Software. This is publication No.

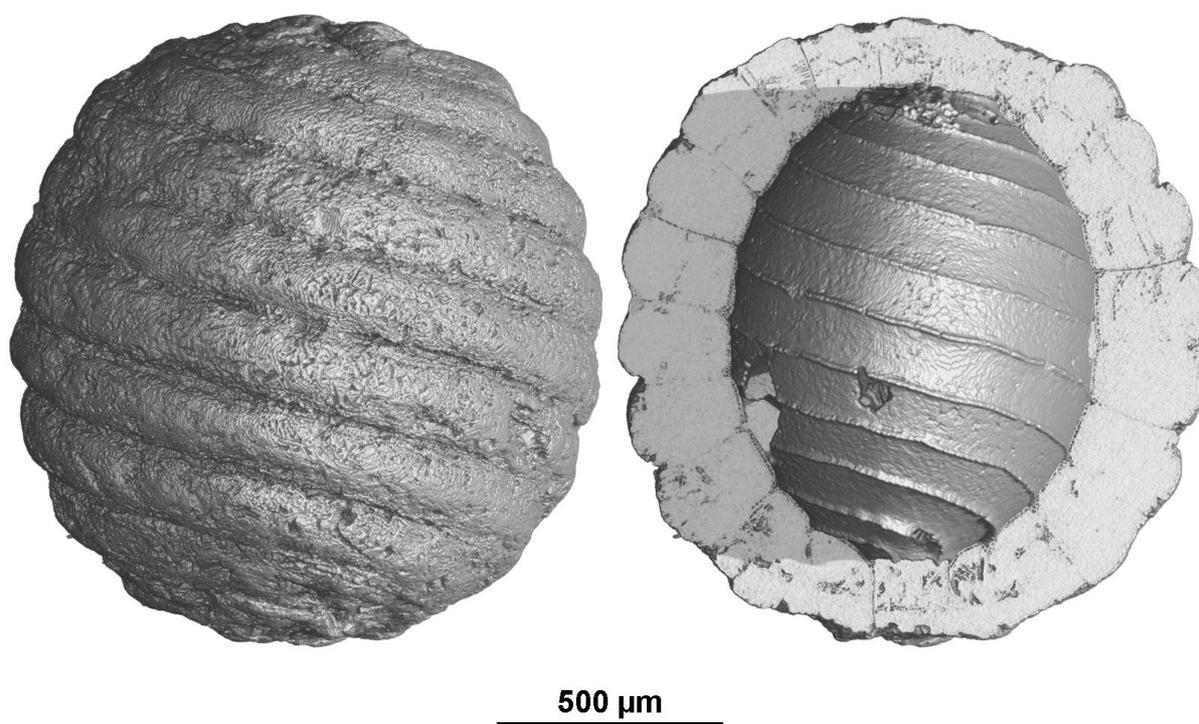
2004–027 of the ‘Institut des sciences de l’Évolution’ de Montpellier (ISEM, CNRS–UMR 5554), France.

References

- [1] N.S. Aung, Myitta, S.T. Tun, A.K. Aung, T. Thein, B. Marandat, S. Ducrocq, J.-J. Jaeger, Sedimentary facies of the late Middle Eocene Pondaung Formation (Central Myanmar and the paleoenvironments of its Anthropoid Primates, C. R. Palevol 1 (2002) 153–160.
- [2] M. Bennami, N.S. Aung, T. Tun, Bo Bo, Y. Chaimanee, S. Ducrocq, T. Thein, S. Wai, J.-J. Jaeger, First magnetostratigraphic study of the Pondaung Formation: implications for the age of the Middle Eocene Anthropoids of Myanmar, J. Geol. 110 (2002) 748–756.
- [3] J. Castanet, J.-P. Gasc, F. Meunier, A. de Ricqlès, Calcium and Nature of cyclic growth zones in bone of poikilotherm vertebrates, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 270 (1970) 2853–2856.
- [4] Y. Chaimanee, V. Suteethorn, J.-J. Jaeger, S. Ducrocq, A new Late Eocene Anthropoid from Thailand, Nature 385 (1997) 429–431.
- [5] Y. Chaimanee, T. Thein, S. Ducrocq, N.S. Aung, M. Bennami, T. Tun, T. Lin, S. Wai, J.-J. Jaeger, A lower jaw of *Pondaungia cotteri* from the Late Middle Eocene Pondaung Formation confirms its anthropoid status, Proc. Natl Acad. Sci. USA 97 (2000) 4102–4105.
- [6] R.L. Ciochon, P.A. Holroyd, The Asian origin of Anthropoidea revisited, in: J.G. Fleagle, R.F. Kay (Eds.), Anthropoids Origins, Plenum, New York, London, 1994, pp. 143–162.
- [7] G.C. Conroy, Problems of body-weight estimation in fossil primates, Int. J. Primatol. 8 (1987) 115–137.
- [8] S. Ducrocq, *Siamopithecus eocaenus*, a Late Eocene anthropoid primate from Thailand: its contribution to the evolution of anthropoids in Southeast Asia, J. Hum. Evol. 36 (1999) 613–635.
- [9] J.G. Fleagle, Primate Adaptation and Evolution, Academic Press, San Diego, 1988.
- [10] P.D. Gingerich, Cranial Morphology and Adaptations in Eocene Adapidae. 1. Sexual dimorphism in *Adapis magnus* and *Adapis parisiensis*, Am. J. Phys. Anthropol. 46 (1981) 217–234.
- [11] P.D. Gingerich, B.H. Smith, K. Rosenberg, Patterns of allometric scaling in the primate dentition and prediction of body size from tooth size, Am. J. Phys. Anthropol. 52 (1980) 231–232.
- [12] M. Godinot, Early North African primates and their significance for the origin of simiiformes (= Anthropoidea), in: J.G. Fleagle, R.F. Kay (Eds.), Anthropoid Origins, Plenum Press, New York, London, 1994, pp. 235–295.
- [13] M. Godinot, A summary of adapiform systematics and phylogeny, Folia Primatol. 69 (suppl. 1) (1998) 218–249.
- [14] P. Holroyd, R.L. Ciochon, G.F. Gunnell, R.F. Kay, M. Takai, M. Godinot, What’s in a name? Family-group taxonomy of larger-bodied Southeast Asian Eocene Primates, J. Hum. Evol. 43 (2002) 755–758.
- [15] J.-J. Jaeger, N.S. Aung, A.K. Aung, M. Bennami, Y. Chaimanee, T. Tun, T. Thein, S. Ducrocq, New Myanmar Middle Eocene anthropoids: an Asian origin for Catarrhines? C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA 321 (1998) 953–959.
- [16] C.J. Jolly, The seedeaters: a new model of hominid differentiation based on a baboon analogy, Man 5 (1970) 5–26.
- [17] R.F. Kay, J.G. Fleagle, E.L. Simons, A revision of the Oligocene apes of the Fayum Province, Egypt, Am. J. Phys. Anthropol. 55 (1981) 293–322.
- [18] J. Kelley, Q. Xu, Extreme sexual dimorphism in a Miocene hominoid, Nature 352 (1991) 151–153.
- [19] S.C. McFarlin, C.J. Terranova, A.L. Zihlman, T.G. Bromage, Bone histological features in catarrhines: implications for life history and paleobiology, Abstract, Am. J. Phys. Anthropol. (Suppl. 36) (2003) 149.
- [20] L. Marivaux, Y. Chaimanee, S. Ducrocq, J.-J. Jaeger, B. Marandat, J. Sudre, N.S. Aung, S.T. Tun, W. Htoon, The anthropoid status of a primate from the late middle Eocene Pondaung Formation (central Myanmar): new tarsal evidence, Proc. Natl Acad. Sci. USA 100 (2003) 13173–13178.
- [21] G.E. Pilgrim, A *Sivapithecus* palate and other primate fossils from India, Mem Geol. Surv. India 14 (1927) 1–26.
- [22] J.A. Rehg, S.R. Leigh, Estimating sexual dimorphism and size differences in the fossil record: a test of methods, Am. J. Phys. Anthropol. 110 (1999) 95–104.
- [23] C. Ross, B. Williams, R.F. Kay, Phylogenetic analysis of anthropoid relationships, J. Hum. Evol. 35 (1998) 221–306.
- [24] N. Rowe, The pictorial guide to living primates, Pogonias Press, East Hampton, New York, 1996.
- [25] N. Shigehara, M. Takai, R.F. Kay, A.K. Aung, N.S. Aung, S.T. Tun, T. Tsubamoto, T. Thein, The upper dentition and face of *Pondaungia cotteri* from central Myanmar, J. Hum. Evol. 43 (2002) 143–166.
- [26] D.R. Swindler, Dentition of Living Primates, Academic Press, New York, 1976, pp. 1–308.
- [27] E.L. Simons, J.M. Plavcan, J.G. Fleagle, Canine sexual dimorphism in Egyptian Eocene anthropoid primates: *Catopithecus* and *Proteopithecus*, Proc. Natl Acad. Sci. USA 96 (1999) 2559–2562.
- [28] M. Takai, N. Shigehara, A.K. Aung, S.T. Tun, N.S. Aung, T. Tsubamoto, T. Thein, A new anthropoid from the latest Middle Eocene of Pondaung, Central Myanmar, J. Hum. Evol. 40 (2001) 393–409.
- [29] M. Takai, N. Shigehara, N. Egi, T. Tsubamoto, Endocranial cast and morphology of the olfactory bulb of *Amphipithecus mogaungensis* (latest Middle Eocene of Myanmar), Primates 44 (2003) 137–144.

ANNEXE 2

Exemple d'application de la microtomographie à très haute résolution sur une charophyte fossile. La figure ci-dessous présente une vue latérale externe et une extraction virtuelle tridimensionnelle de la structure interne d'une gyrogonite de *Peckisphaera gigantea* (Crétacé Supérieur). Les données ont été obtenues sur ID19 en contraste de phase avec une résolution de 1,4 μ m. Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un projet scientifique soumis à l'ESRF (sc1218), en collaboration avec Monique Feist.



ANNEXE 3

Cette annexe présente les différents projets scientifiques ayant été soumis à l'ESRF

EUROPEAN SYNCHROTRON RADIATION FACILITY

ESRF User Office

BP 220, F-38043 GRENOBLE CEDEX, France

Delivery address: 6 rue Jules Horowitz, 38043 GRENOBLE, France

Tel: +33 (0)4 7688 2552; fax: +33 (0)4 7688 2020; email: useroff@esrf.fr; web: <http://www.esrf.fr>



Application for beam time at ESRF – Experimental Method

This document should consist of a maximum of two A4 pages with a minimal font size of 12 pt.

Aims of the experiment and scientific background

The aim of the proposed experiment is to investigate the teeth structure of contemporary and fossil primates.

The enamel thickness is an important character in the primate phylogeny, but its measurement by the usual method is destructive¹. It requires the cutting of the teeth, and the result depends on the cut plane. The material we study is very rare; therefore, we cannot cut it. This is why microtomography, being non-destructive, is the best method for this kind of investigations. Furthermore, a 3D reconstruction should permit measurements on all the cap of enamel and not only on a plane, to avoid measurement errors.

Microtomography can also provide information on the enamel-dentine junction, which can be an important source of phylogenetic information. It can also permit to investigate the pulp cavity of the teeth, in order to determine the age of the specimen. Finally, microtomography perhaps could permit to see some characters of the microstructure of the enamel.

Teeth are generally the only parts of skeletons that can be preserved by the fossilisation, because of their high mineralisation. So, the majority of vertebrate fossils are isolated teeth. This indicates the importance of searching phylogenetic information in teeth structure, in addition to classical morphological studies.

Experimental method

For this experience, we need to use microtomography. We shall examine about twenty isolated teeth of fossil and contemporary primates, and about twenty teeth on mandibles or maxillaries. The contemporary material comes from the collections of the University of Montpellier II. The fossil material comes from Thailand, Sultanate of Oman, Pakistan and France. The University of Montpellier II and the National Museum of Natural History of Paris lend it to us.

Being new users, we consulted the beamline scientist to determine the required beam time: it appears that 9 shifts should be enough to examine all, or at least most, of our specimens.

When dealing with reconstructions of isolated teeth, the specimen will be completely immersed in the incoming beam. The resolution will be the maximum compatible with the size of the sample. The mandibles and maxillaries are bulky, and it is less easy to obtain high-resolution 3D images of the teeth they hold. A special sample holder will be designed to allow the rotation of the non-imaged part on a plane lying below the FRELON camera detector, while retaining a minimum sample to detector distance. The reconstructions will be processed to extract the relevant parameters.

Results expected

We expect from this study images helping the improvement of our knowledge of the phylogeny of the primates. Principally, we shall try to find some characters in the structure of teeth to distinguish the Anthropoids from the other groups of primates. This would help us to characterise the fossil primates found in South-East Asia^{2,3} (*Siamopithecus*, *Pondaungia*), whose anthropoid status is still discussed. These fossils are of critical importance for the knowledge of the geographical origin of the anthropoid primates⁴.

Hence we hope this experiment to help us understanding better the evolutionary story of this group, to which we belong.

References

- 1 : MARTIN, L. B. (1985). "Significance of enamel thickness in hominoid evolution." *Nature* **314**: 260-263.
- 2 : DUCROCQ, S. (1995). "New primate from the Palaeogene of Thailand, and the biogeographical origin of anthropoids." *Journal of Human Evolution* **28**: 477-485.
- 3 : DUCROCQ, S. (1999). "*Siamopithecus eocaenus*, a late Eocene anthropoid primate from Thailand: its contribution to the evolution of anthropoids in Southeast Asia." *Journal of Human Evolution* **36**: 613-635.
- 4 : KAY, R. F. (1997). "Anthropoid Origins." *Science* **275**: 797-804.

EUROPEAN SYNCHROTRON RADIATION FACILITY

ESRF User Office

BP 220, F-38043 GRENOBLE CEDEX, France

Delivery address: 6 rue Jules Horowitz, 38043 GRENOBLE, France

Tel: +33 (0)4 7688 2552; fax: +33 (0)4 7688 2020; email: useroff@esrf.fr; web: <http://www.esrf.fr>



Application for beam time at ESRF – Experimental Method

Aims of the experiment and scientific background

This proposal is the continuity of the experiment SC-918. It concerns the study of the tridimensional structure of fossil and actual primates' teeth. The first experiment has brought very good results (see the corresponding report), so it permits us to obtain more samples coming from all around the world.

The initial aim of this study is to bring new characters to distinguish the Anthropoids primates from the other groups of primates (actual and fossils ones). During the first experiment, we could examine about seventy samples. The study of these samples has brought very important pieces of information about the enamel thickness and on the anatomical structure of some fossils. However, for the moment, the most interesting fossils have never been observed by microtomography. Indeed, they are located in Myanmar and cannot usually leave this country. The persons responsible for these fossils have seen the results, obtained at the ESRF, and will probably accept to lend them to us for the time of this new experiment (we will need to synchronise dates for the travel of the person that will bring the fossils). The concerned samples are considered by some researchers as the oldest Anthropoids in the world (1, 2). So they are of critical importance for the knowledge of this group's phylogeny. The study of their dental structure and of their internal anatomy would probably help us to determine if they really are Anthropoids.

Experimental method

For this experience, we need to use microtomography at the ID 19 beamline. The material we would like to study consists in about seventy isolated fossil and actual teeth of primates, and in about thirty fossil and actual mandibles or maxillaries. They come from all over the world. For some of them, we need local microtomography to observe only the teeth with high resolution. The rest of the fossil is not immersed in the beam. We have tried this method for three samples, and the results are very good. We would also like to observe several entire skulls of some small actual primates like *Microcebus murinus* or *Saimiri*.

During the first experiment, we were allocated 12 shifts. For this new experiment, we have succeeded to obtain more material, so we think that a total of 21 shifts would allow us to observe all the samples.

For this experiment, we need different resolutions: 6 μ m, 10 μ m and 40 μ m. Moreover, we would like to try, if the time is sufficient, to do local microtomography with the greatest possible resolution of the setup, in order to visualize growth marks or microstructure in the enamel. Thus, a pixel size of 0.33 μ m with the 2048x2048 pixels FRELON camera detector will probably be necessary.

This experiment can only be realized at the ESRF for several reasons :

- For certain samples, we need very high resolution (6 μ m for the smallest entire teeth and 0.33 μ m for local microtomography)
- Some fossils are very mineralized, so the energy of the X ray beam must be high (about 50 or 55 KeV).
- For fossil teeth from certain sites, we need to use phase contrast
- We would like to observe a lot of samples. At the ESRF, we can do it in a relative short time
- Local microtomography can be realized only at the ESRF

- The ESRF provides us with the best conditions (financial, expertise, instrumentation, software...) to perform such an experiment, which would be impossible for us elsewhere.

Results expected

After the results of the first experiment, we expect several types of results. First, we will continue to search for new characters in the structure of the teeth to bring arguments for or against the status of Anthropoids of the fossils from Myanmar and Thailand. This could help us to better understand the origins of this group, to which we belong.

Microtomography will provide us with images of new, still unpublished, fossils (fig. 1). So, it will allow us to describe the fossil and its internal anatomy (fig. 2). Moreover, for some fossils which are very fragile, the glue that reinforce them prevents from realising good images. With microtomography, we can perform good images of these fossils, without this glue.

Third, if the manipulations in local microtomography at high resolution give good results, we would be able to obtain, thanks to a non-destructive method, pieces of information about the microstructure of the enamel and about its growth pattern. These aspects are very important for the study of primates (3, 4).

At last, we could reconstitute composite fossils from different fragments, in order to obtain pieces of information about the form of the front of virtual composite skulls (5, 6), and about patterns of teeth occlusion.

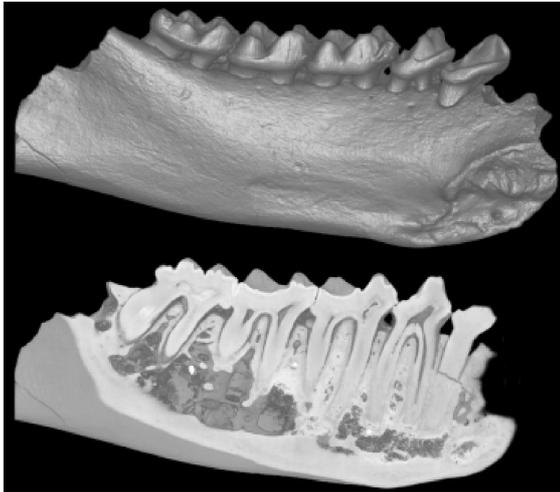


Figure 1: left mandible of a fossil Omomyid Primate (*Microchoerus sp.*), from the Quercy Phosphorites (France, late Eocene)

Figure 2 : virtual vertical cut in the same fossil, showing enamel disposition and internal anatomy.

References

- 1 : CHAIMANEE, Y., 1997. A new late Eocene anthropoid primate from Thailand, *Nature*, 385, p. 429-431.
- 2 : JAEGER, J.-J., 1999. A New Primate from the Middle Eocene of Myanmar and the Asian Early Origin of Anthropoids, *Science*, 286, p. 528-530.
- 3 : MARTIN, L. B., 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution, *Nature*, 314, p. 260-263.
- 4 : RISNE, S., 1998. Growth tracks in dental enamel, *J. Hum. Evol.*, 35, p. 331-350.
- 5 : PONCE DE LEON, M. S. and ZOLLIKOFER, C. P. E., 2001. Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity, *Nature*, 412, p. 534-538.
- 6 : ZOLLIKOFER, C. P. E., PONCE DE LEON, M. S., MARTIN, R. D. and STUCKI, P., 1995. Neanderthal computer skulls, *Nature*, 375, p. 283-285.

ESRF Experiment Description

EUROPEAN SYNCHROTRON RADIATION FACILITY

ESRF User Office

BP 220, F-38043 GRENOBLE CEDEX, France

Delivery address: 6 rue Jules Horowitz, 38043 GRENOBLE, France

Tel: +33 (0)4 7688 2552; fax: +33 (0)4 7688 2020; email: useroff@esrf.fr; web: <http://www.esrf.fr>**Application for beam time at ESRF – Experimental Method**

This document should consist of a maximum of two A4 pages with a minimal font size of 12 pt.

Aims of the experiment and scientific background

We propose a project for the study of the internal structures of fossil charophyte algae in 3D by microtomography at the ID19 beamline, in relation with their reproduction patterns.

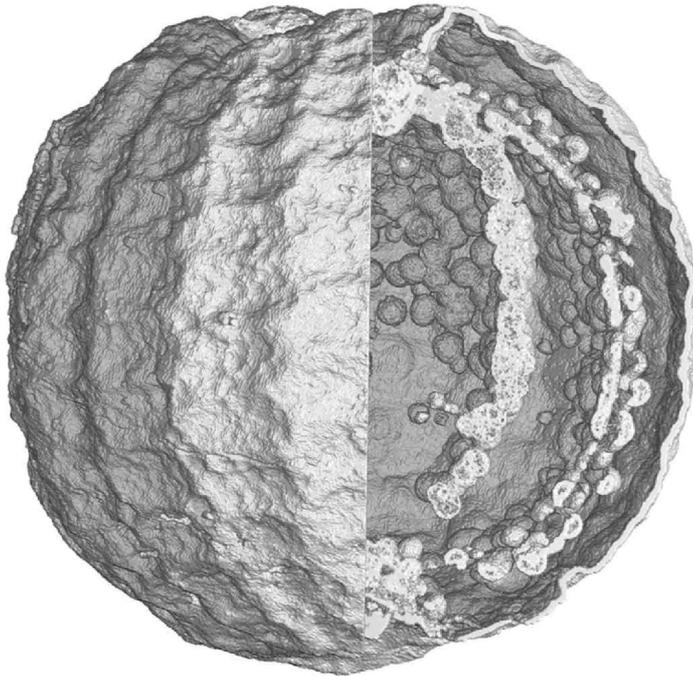
Charophytes are one of several groups of green algae closely related to land plants (Graham and Gray 2001). They flourish all over the world in fresh and brackish water habitats. Their extensive fossil record since the Late Silurian (420 million years) is based almost exclusively on female fructifications (small spheres of 400 to 4000 μm in diameter). These fructifications are unique in that they furnish the only testimony to the early development of sexuality in the Plant Kingdom: coexistence of male and female gametangia on the same fossil undoubtedly shows bisexual reproduction. Specimens of Devonian charophytes with an exceptionally well preserved external surface constitute the oldest known bisexual plant (M. Feist and R. Feist 1997).

However, in case of imperfect preservation of the external surface, it must be appealed to internal structures also significant. Thin sections realised after inclusion in an epoxy resin give some indications, but the scale is too large regarding the minimum distance between two sections. Moreover, they imply the destruction of the fossil. X-ray microtomography presents the advantages to be non destructive and to represent perfectly the third dimension that allows the understanding of the internal structures. In Europe, the 0.7 μm resolution and the phase contrast that are necessary to reveal the internal structures of charophytes are available only at the ESRF.

The test realised at the beamline ID19 in May and July 2002 has shown unsuspected internal structures in a Carboniferous specie, 340 my old (fig.). This first result obtained at the ESRF will be used in a paper in preparation on the evolution of early charophytes.

Experimental method

For this experiment, we think that a total of 3 days, thus 9 shifts at the ID19 beamline would be necessary. We need resolutions of 0.7 and 1.4 μm with a 2048 x 2048 pixels frelon camera. We would use phase contrast tomography for most of our samples with an energy of about 30 keV.



Sycidium. 3D reconstruction showing the external surface and 2 internal layers covered by spheroids.
X 800

Results expected

Our project refers to two distinct topics:

- 1) The evolution of the mode of reproduction (monoecia tending to dioecia, or the inverse).
 - a) during the Palaeozoic. Given the tendency to the reduction of the cell number in charophyte evolution, more complex structures can be expected from older species, notably from the Early Devonian (400 my).
 - b) during the Cretaceous (140 - 66 my), from which the charophyte fossil record has provided an abundant material in good state of preservation.
- 2) The realisation of the charophyte gametangium (female reproductive organ surrounded by a multicellular wall) during the early stages of charophyte evolution (from 420 to 390 my) with the view to determine if they present a pattern of algal type or of Land plants (mosses?). The latter topic, related to the position of the charophytes in the Plant Kingdom, also appeals to the origin of Land Plants.

References

- FEIST M. & FEIST, R. 1997. Oldest record of a bisexual plant. *Nature*, 385, : 401.
- GRAHAM, L. & GRAY, J. 2001. The origin, morphology, and ecophysiology of early Embryophytes: neontological and paleontological perspectives. In *Plants invade the Land*, p. 140-158. Columbia University Press.

EUROPEAN SYNCHROTRON RADIATION FACILITY

ESRF User Office

BP 220, F-38043 GRENOBLE CEDEX, France

Delivery address: 6 rue Jules Horowitz, 38043 GRENOBLE, France

Tel: +33 (0)4 7688 2552; fax: +33 (0)4 7688 2020; email: useroff@esrf.fr; web: <http://www.esrf.fr>



Application for beam time at ESRF – Experimental Method

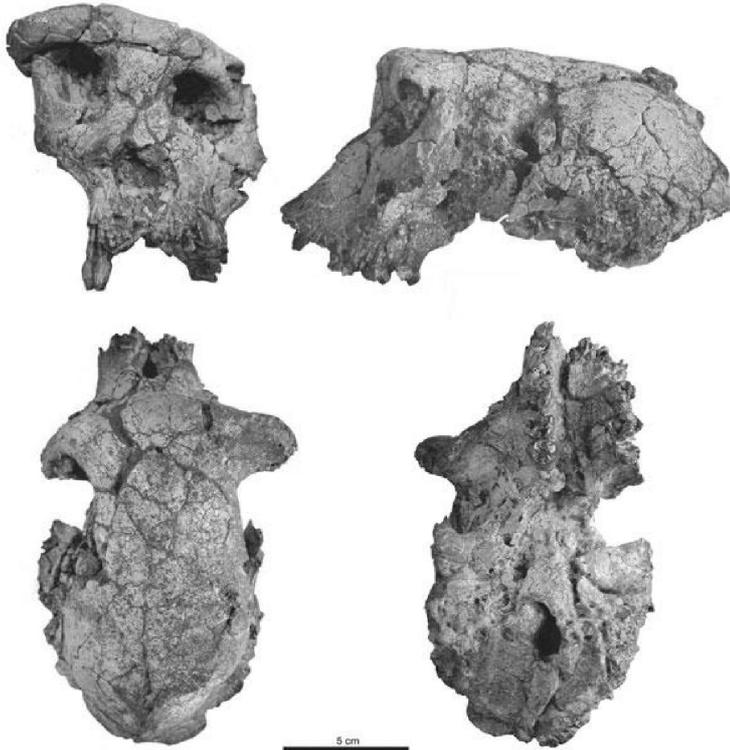
This document should consist of a maximum of two A4 pages with a minimal font size of 12 pt.

Aims of the experiment and scientific background

We propose to fully characterize by X-ray tomography the internal structures of the cranium and of fragmentary lower jaws of the *Sahelanthropus tchadensis*, which is the oldest known hominid. The fossils, whose skull is known as well with the name of “Toumai” (see the figures), have been found in Chad by Michel Brunet and his team in 2001 (Brunet *et al. Nature*, 2002, Vignot *et al. Nature*, 2002). The associated fauna suggests that the fossils are between 6 and 7 million years old; they display a unique mosaic of characters and were described as a new genus and species of hominid, close to the divergence of hominids and chimpanzees.

The attribution of this skull to a human ancestor has to gain more scientific proofs; nevertheless there might be relationship with an ancestor of the modern gorilla instead of that of the human lineage.

A complete characterization of the internal structures of the fossil would largely contribute in making a step forward in the discussion. In particular, the determination of the enamel thickness of the teeth and the precise structure of the internal ear would be of critical importance.



Photographs of the skull of “Toumai” (*Sahelanthropus tchadensis*) from Brunet *et al. Nature*, 2002.

Experimental method

The X-ray CT technique is the most suited for our purposes. The spatial resolution, which is needed for our studies is better than 100 microns. When the skull and the associate mandible are imaged together, the largest diameter of the sample remains less than 15 cm. A complete CT scan of the skull has already been performed with a conventional X-ray scanner, which was limited by the detector pixel size of 350 microns.

Preliminary tests with synchrotron radiation have been performed at the beamline ID19 of ESRF by using a monochromatic X-ray beam of 60 keV in single bunch mode. The main constrain of this test was the limited field of view available at ID19, which has prevented the full skull scan. Furthermore, we understood that the X-ray transmission of the sample at 60 keV is not high enough for the purpose and higher energy has to be utilized for the next experiment.

For a complete characterization of the sample, a field of view which would match the largest sample dimension is needed; the energy of the X-ray beam should be in the 80-85 keV range for a good Signal to Noise ratio on the images. For that, we need a beam in the uniform mode or the 2/3 1/3.

For this experiment, the preferred beamline is ID17. At this beamline, a 15 cm large X-ray beam and an energy range up to 85 keV are available. Besides a small pixel size detector with a large field of view is also needed. The taper optics Frelon camera could be used for this purpose. Being the field of view of the camera (~ 9 cm) smaller than the maximum sample diameter, the partial-field CT method will be applied. This CT imaging method consists in recording a 360 degrees sinogram and in reconstructing the image on 180 degrees by filling the missing projection with the second part of the sinogram.

The use of the line-Germanium detector, which is permanently installed at the beamline, could be of help for a preliminary scan at lower resolution.

For this experiment we ask for 15 shifts.

This experiment will provide a large quantity of data and ID 17 is not well equipped for this purpose. Therefore we propose to use the facilities available at ID 19 to store and to perform the reconstruction of tomograms.

Results expected

By studying and interpreting the internal structures of the fossile skull, we expect to be able to prove irrefutably that these fossils belong to the oldest known hominid. It would prove furthermore that the human lineage is originated in Western Africa instead of in Eastern Africa as it was generally thought until now, despite the fact that another hominid was found in Chad in 1995 (Brunet *et al. Nature* 1995).

The complete CT scan will also permit to realize high resolution stereolithographic reproductions of the fossil, which would be of great importance for the prosecution of the research.

References

- Brunet, M. *et al.* (1995). The first australopithecine 2500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature* **378**, 273-275.
- Brunet, M *et al.* (2002). A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* **418**,145-151
- Vignot, P. *et al.* (2002). Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature* **418**,152-155.

EUROPEAN SYNCHROTRON RADIATION FACILITY

ESRF User Office

BP 220, F-38043 GRENOBLE CEDEX, France

Delivery address: 6 rue Jules Horowitz, 38043 GRENOBLE, France

Tel: +33 (0)4 7688 2552; fax: +33 (0)4 7688 2020; email: useroff@esrf.fr; web: <http://www.esrf.fr>



Application for beam time at ESRF: URGENT – Experimental Method

This document should consist of a maximum of two A4 pages with a minimal font size of 12 pt.

Aims of the experiment and scientific background

The aim of this proposal is to present an urgent request to carry out a complete microtomographic imaging of a fossil mandible considered as the closest relative of modern orang-utan. This particularly well preserved fossil (fig. 1) was recovered recently in Thailand (Chaimanee *et al.* 2004). It dates from the Late Miocene (between 9 to 7 million years) and is named *Khoratpithecus piriyai*. Exceptionally, this fossil will be brought in France next April, that is why we are asking for beamtime.

This species is closely related to an older fossil Hominoid from Thailand that was published last year: *cf. Lufengpithecus chiangmuanensis* (Chaimanee *et al.* 2003). This previous species is known only by twenty isolated teeth of several individuals (male and female). These teeth were imaged on the ID19 beamline at the ESRF in the background of a previous proposal (sc-1112) in order to study their three-dimensional structure. Thanks to these data, we succeeded to create virtual reconstructions of the jaws of the male and the female of this fossil ape (fig. 2).

After morphological comparisons between this first discovered species and the new one, the first species has been reattributed to the genus *Khoratpithecus*. Thus, the aims of this experiment are to carry out comparisons of the 3D teeth structures in addition to the external morphological comparisons between these two species, and to virtually reconstruct the upper dentition of *Khoratpithecus piriyai* by using the known teeth of *Khoratpithecus chiangmuanensis*. It will also permit comparisons with modern orang-utan teeth that were previously imaged on the ID17 and ID19 beamlines.

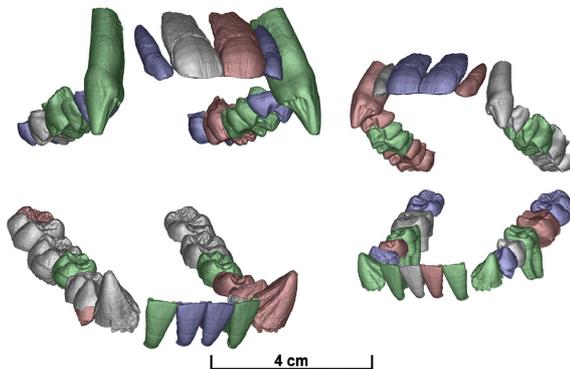


Fig 1: Reconstructions of the jaws of the male (right) and the female (left) of *Khoratpithecus chiangmuanensis*. The different colours indicate the origins of the teeth:

- Grey for the discovered fossil teeth.
- Pink for symmetric equivalents of these teeth.
- Blue for teeth derived from the other sex after a size correction.
- Green for teeth that we don't have for either male or female.

ESRF Experiment Description



Fig 2: Fossil mandible of the new species *Khoratpithecus piriyai* from the Late Miocene of Thailand.

Experimental method

Regarding to the size of this fossil, only the ID17 beamline disposes of the adequate field of view to perform a complete imaging with a sufficient resolution. The setup for this experiment will be the same than the one we previously used twice (proposal sc-1218) to image the Toumaï skull and mandibles (*Sahelanthropus tchadensis*). We need an energy between 60 and 85 keV with uniform mode, and the FreLoN camera, in order to obtain a voxel size of 47 μm which is ideal for this study. This configuration permits to obtain a wide field of view (up to 9.6 cm) with a good resolution allowing quantitative studies of teeth and bones 3-D structures. We calculated an estimation of the time necessary to perform this experiment and according to it, we ask for four shifts of eight hours each.

Results expected

Complete high resolution imaging of this fossil will permit to perform 3-D morphometrical analysis and quantitative comparisons with several other fossil and modern apes, in order to precise the phylogenetical relationships between these different species. Moreover, 3-D reconstructions of this fossil combined with those of the previous species *Khoratpithecus chiangmuanensis* will lead to a better understanding of both species. Thus, this experiment will help to better understand the far origins of modern orang-utans, and the relations between living and fossil apes.

References

- Chaimanee, Y., Jolly, D., Benammi, M., Tafforeau, P., Duzer, D., Moussa, I. and Jaeger, J.-J., 2003. A Middle Miocene hominoid from Thailand and orangutan origins. **Nature**, 422: 61-65.
- Chaimanee, Y., Suteethorn, V., Jintasakul, P., Vidthayanon, C., Marandat, B. and Jaeger, J.-J., 2004. A new orang-utan relative from the Late Miocene of Thailand. **Nature**, 427: 439-441.

Application for beam time at ESRF – Experimental Method

This document should consist of a maximum of two A4 pages with a minimal font size of 12 pt.

Aims of the experiment and scientific background

The aim of this proposal is to present a request to carry out high resolution phase contrast microtomography on numerous fossil rodent teeth. These rodents are considered to be the ancestors of the modern murinae through an evolutionary lineage (Figure 1) which began during the Middle Miocene (about 16 My) in Southern Asia. First upper molars show a gradual morphological evolution through different evolutionary stages, each of them being represented by several populations. These modifications allowed the transition from the “cricetine” plan to the “murine” plan. This transition was a major innovation because it improved the chewing capacities of these mammals, with the increase of the cusps’ number on the teeth (See Figure 1). In fact, this transition is the starting-point of the evolutionary radiation of the murinae, which are nowadays the most common rodents in Old World with more than five hundred species.

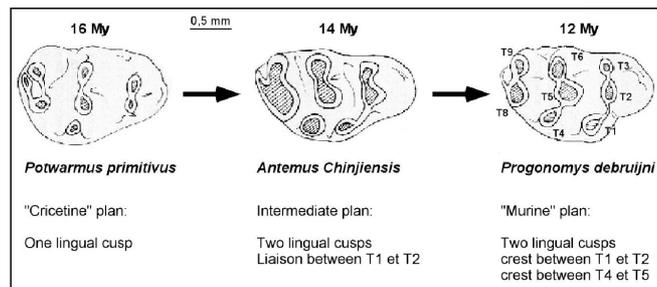


Figure 1: Morphological modifications of the first upper molars in the evolutionary lineage *Potwarmus* – *Progonomys*.

The morphological studies of rodent teeth are classically based on statistics of discrete characters (frequencies of character states), and on biometrical analysis. Until now, 3D morphometrical studies were rarely used (only Geographic Information System on external characters, Jernvall *et al.*, 2000). They are however indispensable to quantify the external morphological variations of the dental crown, but also the internal ones (as the variations of the enamel-dentine junction). 3D morphological parameters are included in models set up by the developmental biology to clarify the evolution of rodent teeth (Jernvall and Jung, 2000). Only high-resolution phase contrast microtomography can non-destructively provide quantitative morphological data on both these internal and external characters. It can also permit to observe the enamel microstructure (Figure 2), which could bring very interesting phylogenetic and biomechanical data (Koenigswald, 1997 ; Martin, 1997).

Thus, the purpose of this experiment is to perform quantitative intra and inter-population comparisons of the 3D internal and external teeth structures on the different evolutionary stages of this lineage. It should permit, first, to estimate morphological variability of the different populations, and second, to test evolutionary models of the developmental biology.

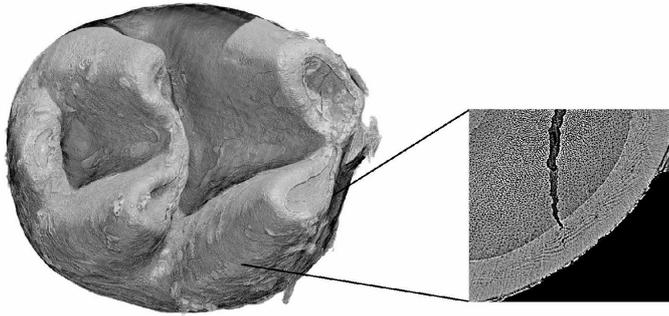


Figure 2: Results of a preliminary test on a rodent molar on the ID19 beamline. With this kind of data it is possible to perform quantitative 3D analyses, and non-destructive observations of the internal structures, as the enamel-dentine junction or the enamel microstructure.

Experimental method

Bright monochromatic coherent beam is required to perform high-resolution phase contrast microtomography. In Europe, only the ESRF can provide such conditions. Regarding the size of these fossils, ID19 is the most suitable beamline to perform such an experiment. In order to observe enough teeth, we would use the 2048 FReLoN camera with the optic configuration that gives a voxel size of 2,8 μm . With this configuration, it should be possible to image with a sufficient resolution between ten and twenty teeth during each scan. Regarding the number of teeth we would observe (more than a thousand), we estimate the time necessary to be nine shifts of eight hours each.

Results expected

Complete high resolution imaging of these population samples would allow to see if the evolution of the enamel microstructure is congruent with the morphological evolution of the teeth of this lineage, and thus to improve the phylogenetic reconstructions. Then, it would also permit to perform 3D morphometrical analysis and quantitative comparisons in order to value intraspecific and interspecific morphological variability of the evolutionary stages. This would allow us to quantify the parameters involved in developmental evolutionary models such as patterning cascade mode of cusps development. It should permit to see if these models are able to explain the intraspecific variability, and if they are consistent with the recorded evolution. It should provide interesting indications about implications of developmental phenomena in the morphological evolution. It should finally allow a better understanding of the evolutionary mechanisms.

References

- Jernvall J. and Jung H.-S. (2000): Genotype, Phenotype, and Developmental Biology of Molar Tooth Characters. *Yearbook of Physical Anthropology*, (43), 171-190.
- Jernvall J., Keränen S. and Thesleff I. (2000): Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA*, (97), n°26.
- Koenigswald W.v. (1997): Brief survey of enamel diversity at the schmelzmuster level in Cenozoic placental mammals, in: *Tooth enamel microstructure*, Koenigswald W.v. and Sander P.M., eds., A. A. Balkema, Rotterdam, 137-161.
- Martin T. (1997): Incisor enamel microstructure and systematics in rodents, in: *Tooth enamel microstructure*, Koenigswald W.v. and Sander P.M., eds., A. A. Balkema, Rotterdam, 163-175.

ANNEXE 4

.....

A Middle Miocene hominoid from Thailand and orangutan origins

Yaowalak Chaimanee*, Dominique Jolly†, Mouloud Benammi‡, Paul Tafforeau§, Danielle Duzer†, Issam Moussa§ & Jean-Jacques Jaeger§

* Paleontology Section, Geological Survey Division, Department of Mineral Resources, Bangkok -10400, Thailand

† Palynologie et Paléoenvironnements, I.S.E.M., cc 061, Place Eugene Bataillon, 34095-Montpellier, France

‡ Paleomagnetismo, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México DF, México

§ Paléontologie, I.S.E.M., cc 064, Université Montpellier II, Place Eugene Bataillon, 34095-Montpellier, France

.....

The origin of orangutans has long been debated. *Sivapithecus* is considered to be the closest ancestor of orangutans because of its facial–palatal similarities¹, but its dental characteristics² and postcranial skeleton^{2,3} do not confirm this phylogenetic position. Here we report a new Middle Miocene hominoid, cf. *Lufengpithecus chiangmuanensis* n. sp. from northern Thailand. Its dental morphology relates it to the *Pongo* clade, which includes *Lufengpithecus*^{4,5}, *Sivapithecus*², *Gigantopithecus*⁶, *Ankarapithecus*⁷ and possibly *Griphopithecus*⁸. Our new species

letters to nature

displays striking dental resemblances with living orangutans and appears as a more likely candidate to represent an ancestor of this ape. In addition, it originates from the geographic area of Pleistocene orangutans. But surprisingly, the associated flora shows strong African affinities, demonstrating the existence of a temporary floral and faunal dispersal corridor between southeast Asia and Africa during the Middle Miocene, which may have played a critical role in hominoid dispersion.

The new hominoid remains were recovered from the middle and upper lignite seams of Ban Sa locality, Chiang Muan basin, northern Thailand. The sediments consist mainly of mudstones and sandstones intercalated with palaeosols and several lignite beds. Associated large mammals are similar to those of the Chinji Formation of Pakistan, dated between 14 and 10.8 million years (Myr)⁹. Palaeomagnetic data indicate two normal events sandwiching a reverse polarity zone, the hominoid originating from the upper normal zone (Fig. 1). Our age estimation, between 13.5 and 10 Myr, is congruent with the absence of C4 plants, which appear around 10 Myr in the Siwaliks¹⁰ and become abundant about 8–7 Myr¹¹. Enamel of several ungulates shows ¹²C/¹³C isotopic ratios ($\delta^{13}C$ values) of -13.4 to -11.8 ‰ (Pee Dee belemnite standard), demonstrating a diet exclusively based on C3 plants¹⁰. Palaeosols indicate some climatic seasonality, which is confirmed by palynology from the lignites. The vegetation corresponded to a mosaic of tropical freshwater swamps, with a *Syzygium*-dominated lowland forest (Fig. 2), similar to an extant African habitat from the White Nile headwaters¹², but differing from the temperate Late Miocene Lufeng flora of southern China¹³. This resemblance with African flora testifies to the existence, in the Middle Miocene, of a dispersal corridor between southeast Asia and Africa, the duration and location of which have yet to be precisely determined.

Order Primates Linnaeus, 1758
Suborder Anthropoidea Mivart, 1864
Superfamily Hominoidea Gray, 1825
Family Hominidae Gray, 1825
Subfamily Ponginae Elliot, 1913
cf. Lufengpithecus chiangmuanensis sp. nov.

Etymology. The species is named according to the type locality.

Holotype. Right lower canine fragment (TF 6171-1), left P₃ fragment (TF 6171-2), right P₄ (TF 6171-3), right M₂ (TF 6171-4), left M₂₋₃ (TF 6171-5, 6171-6) (Fig. 3 c–f, h) and right P₃ fragment (TF 6171-7) (Department of Mineral Resources, Bangkok).

Referred materials. Right I¹ (TF 6168), right M² (TF 6169), left dP₄ (TF 6170) (Fig. 3 a, b, g). Left upper canine (TF 6174), right I² (TF 6173), left I₁ (TF 6178), right P³ (TF 6175), left M²⁻³ (TF 6176, 6177), left P₄ (TF 6179) and right M₂ (TF 6180) (Fig. 3 i–o) and right M₃ fragment (TF 6172).

Horizon and locality. Middle and upper lignite seams of Chiang Muan Basin, Ban Sa locality, northern Thailand, Middle Miocene age.

Diagnosis. Large hominoid with dental size and jugal teeth morphology, wear patterns, crown elevation, enamel thickness and wrinkling, apparent strong sexual dimorphism, similar to *Lufengpithecus lufengensis* Wu 1987, from which it differs by its anterior dentition, greater mesio-distal length and lower elevation of its lower central incisor crowns with more divergent mesial and distal margins, rounded lower canine crown section and less heteromorphic P³, P₃ without metaconid, more slanted P₃ and P₄ buccal cusps and M₃ larger than M₂. Differs from *Sivapithecus* by less lingually flared upper molar crowns, more nearly square molar occlusal surfaces, higher molar cusps, dentine horns with greater

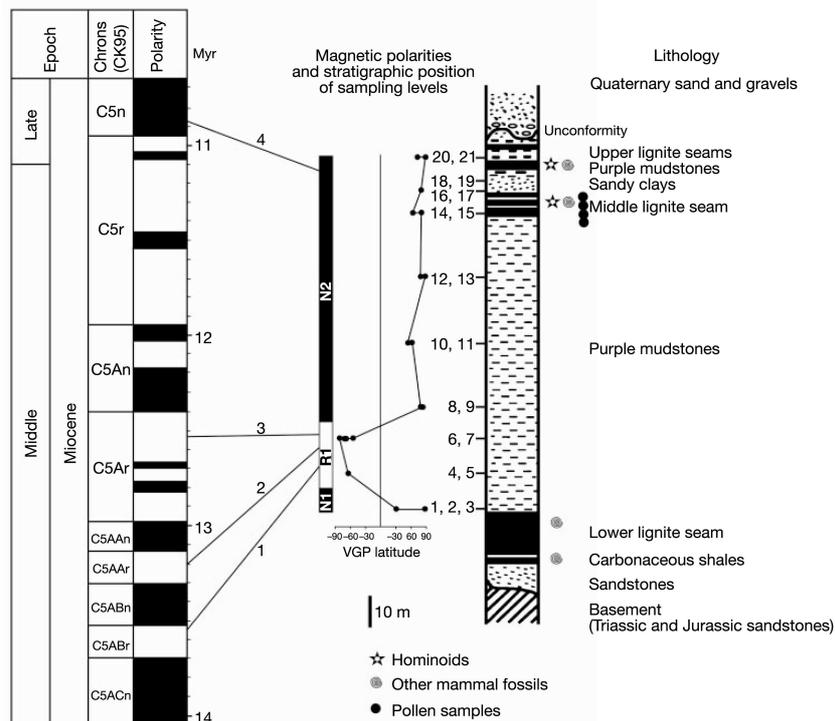


Figure 1 Stratigraphic section of Ban Sa coalmine bearing *cf. Lufengpithecus chiangmuanensis*. Lines 1–4 indicate four possible correlations with the magnetic polarity timescale (see Methods).

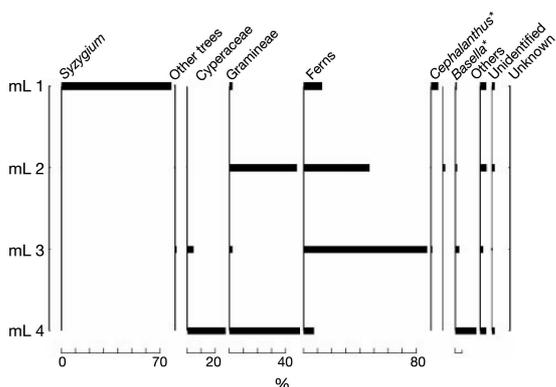


Figure 2 Simplified pollen diagram of four samples collected from the middle lignite seam in Ban Sa section. The pollen spectra (268–1040 identified pollen grains counted in each sample) are characterized by a high taxonomic diversity (30 taxa). *Syzygium* forest dominates at the level that has yielded most hominoid remains (mL1). ‘Other trees’ includes *Alchornea*, *Celtis*, *Macaranga*, *Murraya*, *Meliaceae*, *Mimosaceae*, *Pometia*, *Rutaceae* and *Moraceae*. ‘Others’ includes *Rubiaceae*, *Apiaceae*, *Celastraceae*, *Compositae*, *Polygonum*, *Combretaceae*, *Merremia*, *Elitranthe*, *Malpighiaceae*, *Papilionoideae*, *Euphorbiaceae*, *Lasianthus* and *Eleagnaceae*. The presence of *Cephalanthus*, a deciduous wetland shrub, associated with *Celtis*, *Mimosaceae* and some *Combretaceae*, implies a dry-season climate.

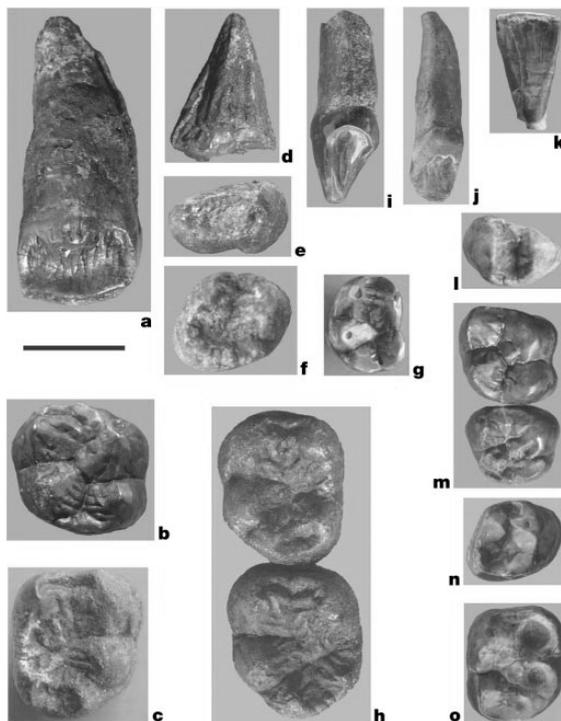


Figure 3 cf. *Lufengpithecus chiangmuanensis* n. sp. **a**, TF 6168, right I¹. **b**, TF 6169, right M². **c**, TF 6171-4, right M₂. **d**, TF 6171-1, right lower canine. **e**, TF 6171-2, distal part of left P₃ (mirror image). **f**, TF 6171-3, right P₄. **g**, TF 6170, left dP₄. **h**, TF 6171-5, 6171-6, left M₂₋₃. **i**, TF 6174, left upper canine. **j**, TF 6173, right I². **k**, TF 6178, left I₁. **l**, TF 6175, right P³. **m**, TF 6176, 6177, left M²⁻³ (mirror image). **n**, TF 6179, left P₄ (mirror image). **o**, TF 6180, right M₂. Scale bar, 1 cm.

relief and by different morphology of its I¹, I², canine and P³. Differs from *Ankarapithecus* by its larger upper central incisors, smaller P³ and M₃ larger than M₂. Differs from *Griphopithecus* by its larger size and more wrinkled enamel, larger I¹ with different root/crown proportions, less heteromorphic P³ with stronger lingual flaring, molars with more elevated crowns, I₁ with more divergent mesial and distal margins, P₃ without strong beaks and M₃ larger than M₂, without cingulids. Differs from *Pongo* by its less peripheralized and more flared upper lingual and lower buccal molar cusps and greater molar occlusal relief, smaller lower incisors but with similar length/breadth index, less heteromorphic P³ with low and slanted protocone and less densely crenulated enamel. Differs from *Ouranopithecus* by its anterior dentition, less enlarged M₃ and much thinner enamel. Differs from *Dryopithecus* by its thicker enamel, incisors size, absence of cingula, wider lower molars, and smaller P₃.

The holotype teeth belonged to a single individual. Main characters (wrinkled enamel, very large I¹, small and peg-like I², low crowned P³ with reduced heteromorphy, absence of molar cingula) indicate that it belongs to the *Pongo* clade, represented by *Lufengpithecus* (10–3 Myr) (ref. 5), *Sivapithecus* (12.3–8.5 Myr) (ref. 9), *Gigantopithecus* (7–6 Myr), *Ankarapithecus* (9.89–9.59 Myr)⁷ and Pleistocene to extant *Pongo*¹⁴. Two size categories are represented in our samples (Table 1), which, according to the morphological similarities, are interpreted as presumed male and female, as for *L. lufengensis*¹⁵.

I¹ is similar in crown proportions and size to the largest I¹s of *S. sivalensis* (bucco-lingual breadth/mesio-distal length, 0.77; labial height/mesio-distal length, 0.95) (ref. 16), but its crown, root morphology and root/crown proportions are more similar to *L. lufengensis* (J. Kelley, personal communication). It also resembles *Pongo*, differing by its smaller size, the absence of a strong central lingual pillar and by having fewer vertical lingual ridges. I² is small and peg-shaped, with an asymmetric crown and spiral lingual cingulum, differing from *Pongo* by the absence of a strong central lingual pillar and by stronger asymmetry. Female upper canine is small and low-crowned. It shows weak cervical flare and a well-developed basal lingual cingulum connecting the mesial and distal ridges. P³ has an asymmetric triangular occlusal outline, without cingula and with an extended mesio-buccal corner. Heteromorphy is reduced and the lingual crown surface is strongly flaring. The small-sized M² and M³ share many similarities with those of *L. lufengensis*, differing by their more slanted buccal cusps. M³ is reduced, especially its distal half with a more curving buccal wall than that of M². The anterior fovea is absent and the paracone is

Table 1 Dental measurements (in millimetres) of cf. *Lufengpithecus chiangmuanensis* n. sp. Holotype (TF 6171)

Presumed male		MD	BL	
I ^{1R}	(TF 6168)	11.97	8.87	
M ^{2R}	(TF 6169)	12.64	13.48	
		MD	BL (trd.)	(tad.)
dP _{4L}	(TF 6170)	9.92	8.07	
C _R	(TF 6171-1)	10.59	10.54	
P _{3L}	(TF 6171-2)	—	> 8.00	
P _{3R}	(TF 6171-7)	> 12.00	8.55	
P _{4R}	(TF 6171-3)	10.32	10.97	
M _{2R}	(TF 6171-4)	14.38	12.75	11.60
M _{2L}	(TF 6171-5)	13.97	11.76	10.80
M _{3L}	(TF 6171-6)	15.79	12.79	11.80
M _{3R}	(TF 6172)	—	12.70	
Presumed female				
I ^{2R}	(TF 6173)	5.08	4.61	
C _L	(TF 6174)	9.09	8.54	
P _{3R}	(TF 6175)	7.17	9.94	
M _{2L}	(TF 6176)	9.95	10.42	
M _{3L}	(TF 6177)	8.85	10.17	
I _{1L}	(TF 6178)	5.07	5.26	
P _{4L}	(TF 6179)	8.66	7.89	
M _{2R}	(TF 6180)	11.56	9.41	

MD, mesiodistal; BL, buccolingual; trd., trigonid; tad, talonid; R, right; L, left.

letters to nature

more slanted. The male M^2 is larger, strongly wrinkled, but shares the same morphology as the smaller M^2 . I_1 occlusal surface is rather long mesio-distally, its crown is relatively low and the mesial and distal tooth margins are divergent rather than parallel as those of *L. lufengensis*. Only a tiny central rib can be distinguished on its lingual side and there are neither marginal ridges nor lingual cingulum. It shares the same mesio-distal length and bucco-lingual width ratio with *Pongo* (1.05) (Pleistocene *Pongo* (ref. 14): 1.06, $N = 9$, range = 0.89–1.23), which is very different in *L. lufengensis* (ref. 17) (0.55–0.60). I_1 of *Pongo* is larger and has a stronger median lingual rib. The male lower canine is large with the base of its crown missing. Its cross-section is rounded, different from that of *L. lufengensis*. Its lingual wall bears two furrows, mesio-lingual and disto-lingual, bounding a strongly convex median vertical ridge. Canine shape and curvature are different from *L. lufengensis*, being more stout but more similar to that of Pleistocene *Pongo*¹⁴ and sharing a disto-buccal groove with *L. lufengensis*, *Griphopithecus* and *Pongo*. The male P_3 has no metaconid cusp. Its crown is less elevated and bucco-lingually wider with a more lingually slanted protoconid than that of *L. lufengensis* and there is no cingulid. DP_4 is molari-form with a small protoconid, resulting in a narrower mesial end and a strongly curved lingual surface, as in *Griphopithecus*. Its small and narrow trigonid is bent mesially and its paracristid has an arcuate shape as in *Pongo*¹⁸ and *Sivapithecus*². P_4 is similar to that of *L. lufengensis* but displays a longer talonid. It is slightly wider than long, has a lingually more slanted protoconid wall and its mesial part is wider than the distal. There is no cingulid, as on the lower molars, which are characterized by rounded and elevated cusps and strong enamel wrinkles. Measurements, from micro-computer tomography scans, of relative enamel thickness by Martin's method¹⁹ (Fig. 4) indicate values for male (17.23) and for female (17.80) M_2 that are closer to those obtained for an extant *Pongo pygmaeus* (16.52) and for *Pongo* mean (15.9) (ref. 20) rather than to *Griphopithecus* (19.7) (ref. 20). The morphology of the molars is similar to that of *L. lufengensis*, differing by their more slanted buccal walls and different M_3/M_2 proportions. M_3 size corresponds to that of the largest *L. lufengensis* M_3 s whereas M_2 size is in the middle of the *L. lufengensis* male range¹⁵. M_2 and M_3 have a short buccal cingulid. M_3 entoconid is extremely reduced and its hypoconulid is distally salient and centrally located. The lingual cusps and the hypoconulid of the lower molars have rounded horizontal wear facets, producing isolated and circular dentine pits similar to those of *L. lufengensis* which fuse together in late wear stages, unlike *Sivapithecus*.

To conclude, the new Thai species displays a strong resemblance to *Lufengpithecus*, but differs from it by several dental characters. *L. lufengensis* shows specialized characters in its anterior dentition: lower incisors are narrower mesio-distally, their crowns are higher, their length/width index is much smaller and their lower canine

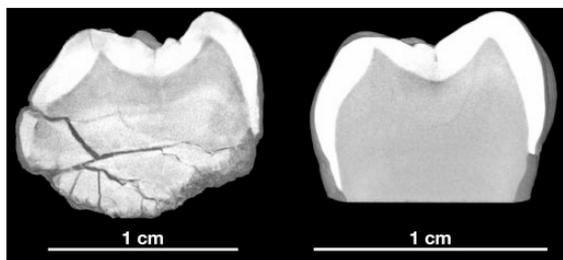


Figure 4 Virtual vertical sections through the mesial cusps of M_2 of presumed male cf. *Lufengpithecus chiangmuanensis* (left) and extant *Pongo pygmaeus* (right) showing comparable relative enamel thickness and dentine penetration. Note also the stronger flaring of the buccal wall on the Thai fossil. Scale bar, 1 cm.

crowns are more elevated. Its skull^{21–23} and anterior teeth morphology exclude it from being a direct ancestor of orangutans. However, because cf. *L. chiangmuanensis* does not differ more profoundly in comparably preserved parts from *L. lufengensis*, but does appear to be the more closely related to *Pongo*, it might indeed be necessary, especially upon the discovery of more completely preserved specimens, to refer the new species to its own genus. However, pending these discoveries, *Lufengpithecus* would appear as a paraphyletic genus and therefore we propose to refer the new Thai species as cf. *Lufengpithecus chiangmuanensis* n. sp. Despite their more densely crenulated enamel and larger central incisors, Pleistocene and extant orangutans share many characters with cf. *L. chiangmuanensis* but display more derived features. *Sivapithecus* has some postcranial³ and skull characters¹ similar to those of *Pongo* but its dentition is less *Pongo*-like than that of the new Thai species. This new species is older than *L. lufengensis*, is known from the geographic area of Pleistocene *Pongo* and displays characters that make it the closest relative of extant *Pongo*. The dispersal corridor that we have identified, linking tropical Asia with Africa during the Middle Miocene, may also contribute to our understanding of Middle Miocene hominoid phylogeography. □

Methods

Chronology

Twenty-one oriented standard palaeomagnetic drill cores were collected from ten different stratigraphic levels. All samples were measured and analysed at the Laboratorio de Paleomagnetismo, Universidad Nacional Autónoma de México, on the JR5-A spinner magnetometer. Thermal and alternating fields were used for the demagnetization process. Thermal demagnetization of isothermal remanent magnetization (IRM) shows that magnetite and haematite are the main ferromagnetic minerals. Thermal demagnetization data for each specimen were generated from ten or more temperature steps (or six to nine alternating field steps), and then plotted on orthogonal vector diagrams to identify the characteristic remanent magnetization components (ChRM). The ChRM direction was calculated by using principal component analysis. Demagnetization isolates both normal and reverse polarities with an overall mean direction of $D = 9.8^\circ$, $I = 32.8^\circ$, $N = 14$ and $D = 175.9^\circ$, $I = -37.5^\circ$, $N = 5$, 20 out of 22 samples having been used for this analysis. The obtained data pass the analytical reversal test with 'C' quality classification. The mean direction is close to the expected direction derived from the apparent polar wander path of Eurasia, but the inclination value is lower than expected at the site latitude, consistent with a sedimentary inclination error for an original depositional remanent magnetization. This study highlights the succession of two normal polarities sandwiching a reverse polarity zone, the described hominoids originating from the upper normal zone (N2).

The large mammals are similar to those of the Chinji Formation of Pakistan (14–10.8 Myr). Mammalian fauna consists of stegolophodont mastodon, pig (*Hyotherium* cf. *pilgrimi*) and ruminants (*Eotragus*, *Dorcatherium* and *Siamotragulus*). The pig *H. pilgrimi* shows a temporal distribution in the Siwaliks between 14 and 11.3 Myr (J. Barry, personal communication). The tectonic phase affecting northern Thai intramontane basins is dated about 11.6 Myr (ref. 24). There are four possible correlations, requiring quite variable sedimentation rates through the section. The best fit, taking into account the estimated sedimentation rate²⁵ and the relative length of the reversals, suggests correlation with C5ABn chron corresponding to an age of 13.3–13.5 Myr for the upper normal polarity zone. But the chrons C5ABr and C5ABn are of nearly equal duration, and the sedimentation rate of N1 increases over that of R1. If we correlate R1 with chron C5AAr or chron C5Ar.1r and the corresponding normal chrons with C5AAn and C5An.2n, then it requires even greater differences in sedimentation rates. The last possible correlation is N2 with chron C5n.2n, and in that case, the youngest age for the level bearing cf. *L. chiangmuanensis* would be between 10 and 11 Myr. This age would correspond to the age of early hipparions, which appear in the Siwaliks at 10.7 Myr (ref. 9) and are present in the Late Miocene of Thailand, but absent from Chiang Muan. It appears less likely but still possible according to mammalian biochronology, but would imply a younger age as generally admitted for the tectonic event²⁴. Therefore, the combination of all the available data rather constrains the age of the new Thai hominoid to between 13.5 and 10 Myr.

Received 25 July 2002; accepted 17 January 2003; doi:10.1038/nature01449.

- Pilbeam, D. New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan. *Nature* **295**, 232–234 (1982).
- Ward, S. in *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations* (eds Begun, D. R., Ward, C. V. & Rose, M. D.) 269–290 (Plenum, New York, 1997).
- Pilbeam, D., Rose, M. D., Barry, J. C. & Shah, S. M. I. New *Sivapithecus* humeri from Pakistan and the relationship of *Sivapithecus* and *Pongo*. *Nature* **348**, 237–239 (1990).
- Wu, R. A revision of the classification of the Lufeng great apes. *Acta Anthropol. Sin.* **6**, 263–271 (1987).
- Harrison, T., Ji, X. & Su, D. On the systematic status of the Late Neogene hominoids from Yunnan Province, China. *J. Hum. Evol.* **43**, 207–227 (2002).
- Simons, E. L. & Chopra, S. R. K. *Gigantopithecus* (Pongidae, Hominoidea) A new species from north India. *Postilla* **138**, 1–18 (1969).
- Kappelman, J. et al. in *Geology and Paleontology of the Sinap Formation* (eds Fortelius, M., Kappelman, J., Bernor, R. & Sen, S.) (Columbia University Press, New York, in press).

8. Alpagut, B., Andrews, P. & Martin, L. New hominoid specimens from the Middle Miocene site at Pasalar, Turkey. *J. Hum. Evol.* **19**, 397–422 (1990).
9. Barry, J. C. *et al.* Faunal and environmental change in the Late Miocene Siwaliks of northern Pakistan. *Paleobiology Memoirs* **3**(28), 1–71 (2002).
10. Morgan, M. E., Kingston, J. D. & Marino, B. D. Carbon isotopic evidence for the emergence of C4 plants in the Neogene from Pakistan and Kenya. *Nature* **367**, 162–165 (1994).
11. Cerling, T. E. *et al.* Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* **389**, 153–158 (1997).
12. Pajunen, H. *Proc. Symp. Int. Peat Soc., Jamaica, 25 February–1 March 1985* (ed. Heikurainen, L.) 186–197 (Int. Peat Soc., Helsinki, 1985).
13. Badgley, C., Guoqin, Q., Wanyong, C. & Defen, H. Paleocology of a Miocene, tropical, upland fauna: Lufeng, China. *Nat. Geogr. Res.* **4**, 178–195 (1988).
14. Hooijer, D. A. Prehistoric teeth of man and of the orang-utan from central Sumatra, with notes on the fossil orang-utan from Java and Southern China. *Zool. Med.* **29**, 175–301 (1948).
15. Kelley, J. & Plavcan, J. M. A simulation test of hominoid species number at Lufeng, China: implications for the use of the coefficient of variation in paleotaxonomy. *J. Hum. Evol.* **35**, 577–596 (1998).
16. Kelley, J., Anwar, M., McCollum, M. A. & Ward, S. C. The anterior dentition of *Sivapithecus parvada*, with comments on the phylogenetic significance of incisor heteromorphy in Hominoidea. *J. Hum. Evol.* **28**, 503–517 (1995).
17. Wu, R. & Oxnard, C. E. Ramapithecines from China: evidence from tooth dimensions. *Nature* **306**, 258–260 (1983).
18. Swarts, J. D. in *Orangutan Biology* (ed. Schwartz, J. H.) 263–270 (Oxford University Press, London, 1988).
19. Martin, L. Significance of enamel thickness in hominid evolution. *Nature* **314**, 260–263 (1985).
20. Martin, L. *The Relationships of the Later Miocene Hominoidea*. Thesis, Univ. London (1983).
21. Schwartz, J. H. in *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations* (eds Begun, D. R., Ward, C. V. & Rose, M. D.) 363–388 (Plenum, New York, 1997).
22. Schwartz, J. H. *Lufengpithecus* and its potential relationship to an orang-utan clade. *J. Hum. Evol.* **19**, 591–605 (1990).
23. Harrison, T. & Rook, L. in *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations* (eds Begun, D. R., Ward, C. V. & Rose, M. D.) 327–362 (Plenum, New York, 1997).
24. Remus, D., Webster, M. & Krawkan, K. Rift architecture and sedimentology of the Phetchabun intermontane basin, central Thailand. *J. Southeast Asian Earth Sci.* **8**, 421–432 (1993).
25. Johnson, N. M. & McGee, V. E. Magnetic polarity stratigraphy: stochastic properties of data, sampling problems, and the evolution of interpretations. *J. Geophys. Res.* **88**, 1213–1221 (1983).

Acknowledgements We thank P. Andrews, L. de Bonis, J. Kappelman, J. Kelley and D. Pilbeam for comments, help, discussion and providing comparative materials; J. H. Schwartz and J. Kappelman for improving our manuscript; E. Boller, J. Baruchel and the ID 19 beamline staff of the European Synchrotron Radiation Facility (Grenoble, France) for their help in obtaining microtomographic images; A. Sritulakarn and N. Wongchai for providing facilities in Chiang Muan coal mine; B. Marandat for preparing fossils and making casts; H. Tong for translating Chinese documents; J. Barry, P. Tassy, G. Métais and S. Ducrocq for identifying associated large mammals. This work was supported by the Wenner-Gren and the Fyssen Foundations, the Department of Mineral Resources (Bangkok) and TRF-CNRS Project.

Competing interests statement The authors declare that they have no competing financial interests.

Correspondence and requests for materials should be addressed to J.-J.J. (e-mail: jaeger@isem.univ-montp2.fr).

.....

ANNEXE 5

Paléontologie humaine et préhistoire

« Toumaï », Miocène supérieur du Tchad, le nouveau doyen du rameau humain

Michel Brunet ^{a,*}, Franck Guy ^{a,b}, Jean-Renaud Boissérie ^{a,c},
Ahounta Djimdoumalbaye ^{a,d}, Thomas Lehmann ^a, Fabrice Lihoreau ^a,
Antoine Louchart ^e, Mathieu Schuster ^f, Paul Tafforeau ^h, Andossa Likius ^g, Hassane
Taisso Mackaye ^g, Cécile Blondel ^a, Hervé Bocherens ^h, Louis De Bonis ^a,
Yves Coppens ⁱ, Christiane Denis ^j, Philippe Durringer ^f, Véra Eisenmann ^j,
Alexander Flisch ^k, Denis Geraads ^l, Nieves Lopez-Martinez ^m, Olga Otero ^a, Pablo
Pelaez Campomanes ⁿ, David Pilbeam ^b, Marcia Ponce de León ^o, Patrick Vignaud ^a,
Laurent Viriot ^a, Christoph Zollikofer ^o, Tous les co-auteurs sont membres de la Mission
paléoanthropologique franco-tchadienne (MPFT) ¹

^a Laboratoire « Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine », UMR CNRS 6046, faculté des sciences, université de Poitiers,
40, av. du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers cedex, France

^b Peabody Museum, Harvard University, États-Unis

^c University of California, Berkeley, États-Unis

^d CNAR N°; Djaména, Tchad

^e CNRS UMR 5125, université Claude-Bernard, Villeurbanne, France

^f CNRS UMR 7517, université Louis-Pasteur, Strasbourg, France

^g Université de N'Djaména, Tchad

^h CNRS UMR 5554, université Montpellier-2, France

ⁱ Collège de France, Paris, France

^j Muséum national d'histoire naturelle & CNRS UMR 8569, Paris, France

^k Swiss Institute for Materials Testing, Dübendorf, Suisse

^l CNRS, UPR 2147, Paris, France

^m Universidad Complutense, Madrid, Espagne

ⁿ Museo de Ciencias Naturales, Madrid, Espagne

^o Anthropologisches Institut/Multimedia Laboratorium, Universität Zürich–Irchel, Suisse

Reçu le 29 septembre 2003 ; accepté après révision le 5 avril 2004

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : michel.brunet@univ-poitiers.fr (M. Brunet).

¹ La Mission paléoanthropologique franco-tchadienne (directeur : Michel Brunet), collaboration scientifique entre l'université de Poitiers, l'université de N'Djaména et le Centre national d'appui à la recherche (CNAR, N'Djaména), regroupe une quarantaine de chercheurs appartenant à une dizaine de nationalités et conduit un programme international de recherches pluridisciplinaires portant sur « l'origine et les environnements des premiers hominidés ».

Résumé

La Mission paléanthropologique franco-tchadienne (MPFT) est une collaboration scientifique entre l'université de Poitiers, l'université de N'Djaména et le centre national d'appui à la recherche (CNAR) de N'Djaména. Cette mission conduit un programme international de recherches sur l'origine et les environnements des premiers Hominidés et vient de décrire, au Nord Tchad, le plus ancien hominidé connu. L'extraordinaire matériel fossile (un crâne sub-complet, deux fragments de mâchoire inférieure et trois dents isolées) mis au jour par la MPFT appartient à un nouvel hominidé : *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al. 2002. Découvert dans le Miocène supérieur de Toros-Menalla (désert du Djourab, Nord Tchad), le nouvel hominidé est associé à une faune indiquant un âge biochronologique proche de 7 Ma (basé sur le degré évolutif de différentes espèces de mammifères, notamment proboscidiens, anthracothériidés et suidés). Cette faune est composée d'espèces de vertébrés aquatiques et amphibiens, ainsi que d'espèces liées à la forêt galerie et en îlots, la savane arborée et la prairie à graminées. Les études sédimentologiques sont en accord avec le caractère périlacustre de cette mosaïque de paysages située entre lac et désert. Le nouvel hominidé possède un ensemble original de caractères primitifs et dérivés qui permet de le considérer, non seulement comme proche du dernier ancêtre commun aux chimpanzés et aux humains, mais aussi comme le plus ancien représentant des hominidés. Sa position géographique, 2500 km à l'ouest de la Vallée du Rift, et son âge très ancien suggèrent une vaste répartition géographique (Sahel et Afrique Orientale) des hominidés anciens au moins dès 6 Ma et une divergence chimpanzé-humain plus ancienne (avant 7 Ma) que ne le proposaient la plupart des phylogénies moléculaires. **Pour citer cet article : M. Brunet et al., C. R. Palevol 3 (2004).**

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

Abstract

'Toumaï', Late Miocene of Chad, the new earliest member of the human branch. The new Chadian hominid *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al., 2002, nicknamed 'Toumaï', recovered by the MPFT (*Mission paléanthropologique franco-tchadienne*, scientific collaboration between the University of Poitiers, University of N'Djamena and CNAR, National Center for the support of Science of N'Djamena) from the Late Miocene of Toros-Menalla (Djourab desert) is associated with a vertebrate fauna (more than 45 species) for which the mammalian component (at least 25 species) indicates a biochronological age close to 7 Ma. The fauna comprises vertebrates that are aquatic (fish, turtles, crocodiles) and amphibious (anthracotheriids, hippopotamids) but also species adapted to the gallery and islet forests (monkeys), wooded savanna (proboscideans, giraffids, suids, etc) and grassland (bovids, tridactyl equids). Sedimentological data (aeolian sandstones, perilacustrine sandstones, diatomites) agree with this mosaic of environments and indicate a vegetated perilacustrine belt between lake and desert. The new hominid is probably temporally close to the common ancestor of chimpanzees and humans but displays a unique combination of primitive and derived characters that clearly shows a close relationship with later hominids rather than with chimpanzees or gorilla. The geographic location of Toumaï, 2500 km west of the Rift Valley, along with its great antiquity, suggest an early widespread hominid distribution (Sahel and East Africa, at least by 6 Ma), and a somewhat earlier chimpanzee-human divergence (at least by 7 Ma ago) than previously indicated by many molecular studies. **To cite this article: M. Brunet et al., C. R. Palevol 3 (2004).**

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

Mots clés : Hominidé ancien ; Miocène supérieur ; Afrique Centrale ; Tchad

Keywords: Early hominid; Upper Miocene; Central Africa; Chad

1. Historique

Le premier préhumain, *Australopithecus africanus* Dart, 1925 [13] a été mis au jour en Afrique du Sud (Fig. 1).

Puis les découvertes se sont succédé à la fois en Afrique du Sud et en Afrique de l'Est, où de nouvelles espèces d'australopithèques ont été décrites entre 4,1 et 2,5 Ma dans des milieux de type savane arborée [18,22]. Les paranthropes [1,3,21], formes plus gran-



Fig. 1. Localisation géographique des principaux sites africains à Hominidés anciens : 1, Taung ; 2, Kromdraai, Sterkfontein, Swartkrans ; 3, Makapansgat ; 4, Laetoli ; 5, Olduvai ; 6, Kanapoi ; Lothagam ; 7, Koobi Fora ; 8, Omo ; 9, Middle Awash (Aramis, western margin) ; 10, Hadar ; 11, Bahr el Ghazal (KT 12–13) ; 12, Toros-Menalla.

Fig. 1. Geographic location of the main African localities of early hominids: 1, Taung ; 2, Kromdraai, Sterkfontein, Swartkrans ; 3, Makapansgat ; 4, Laetoli ; 5, Olduvai ; 6, Kanapoi, Lothagam ; 7, Koobi Fora ; 8, Omo ; 9, Middle Awash (Aramis, Western margin) ; 10, Hadar ; 11, Bahr el Ghazal (KT 12–13) ; 12, Toros-Menalla.

des et plus robustes adaptées à des milieux plus ouverts, ont été découverts dans des niveaux plus récents (entre 2,6 et 1,3 Ma).

Cette distribution géographique singulière, associée au fait que les plus anciens préhumains étaient est-africains, a conduit certains auteurs à envisager l'hypothèse d'une origine des hominidés dans les savanes d'Afrique orientale (*East Side Story*) [12,19].

Depuis 1994, des formes encore plus anciennes ont été successivement découvertes en Éthiopie : *Ardipithecus ramidus* (4,4–5,8 Ma) [16,31], et au Kenya : *Orrorin tugenensis* (5,8 Ma) [29], mais toutes sont associées à des faunes d'environnements boisés.

Enfin, à l'ouest de la Vallée du Rift, des recherches ont été entreprises dans les années 80 par deux d'entre nous, d'abord au Cameroun (M.B. et D.P.), puis (par M.B.) au Nord Tchad (erg du Djourab) depuis janvier

1994, dans le cadre de la MPFT (Mission paléanthropologique franco-tchadienne), un programme international de recherches pluridisciplinaires qui pour le moment a notamment publié deux découvertes majeures : *Australopithecus bahrelghazali* Brunet et al., 1996 [5,6] et *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al., 2002 [10,11,30]. Ces deux découvertes conduisent à revoir de manière drastique nos conceptions sur les paleoscenarii des phases les plus précoces de l'histoire des hominidés.

Dans ce travail, nous considérons les hominidés (ensemble du rameau humain) comme le groupe frère des panidés (les chimpanzés) avec lesquels ils partagent un ancêtre commun exclusif.

2. La découverte de Toumaï

Les fossiles ont été découverts au Nord Tchad, dans la partie occidentale de l'erg du Djourab, plus précisément dans la région de Toros-Menalla. Le secteur fossilifère de Toros-Menalla est situé au nord du 16^e parallèle, à une longitude comprise entre 17° et 19° est, c'est-à-dire à plus de 150 km à l'ouest des sites de Koro-Toro, qui ont livré Abel, le premier australopithèque mis au jour en 1995 par la MPFT, à l'ouest (plus de 2500 km) de la Vallée du Rift [5,6].

Le secteur fossilifère de Toros-Menalla a été découvert par la MPFT en 1997 (Fig. 1). Plus de 300 sites à vertébrés fossiles sont actuellement répertoriés et c'est l'un d'entre eux, TM 266, qui a livré les restes du nouvel hominidé. Les fossiles proviennent d'un niveau de grès périlacustre qui correspond à des sédiments déposés en bordure du paléolac Tchad. Cette région maintenant désertique est d'une platitude stratigraphiquement désolante (dépourvue de coupes géologiques), cette monotonie n'étant interrompue que par les dunes actuelles. En revanche, cet erg fait actuellement l'objet d'une intense déflation. L'érosion éolienne (de violentes et fréquentes tempêtes de sable érodent environ 3 cm de grès par an) a mis au jour ces niveaux fossilifères anciens.

Depuis 1994, les campagnes de prospection et de fouilles paléontologiques ont livré pour le moment plus de 10 000 restes de vertébrés fossiles inventoriés et déterminés [7–9]. Le crâne sub-complet du nouvel

hominidé a été trouvé par l'un des membres de la MPFT (A.D.) [10].

Tous les fossiles sont conservés à N'Djaména, au Centre de valorisation des collections du Cnar (Centre national d'appui à la recherche). En revanche, pour permettre la mise en œuvre de techniques d'étude et d'analyse liées à des équipements scientifiques particulièrement lourds (scanners médicaux et industriels, synchrotron, spectromètre de masse, sonde ionique, etc), certains fossiles sont empruntés pour une durée déterminée. Après étude, tous retournent à N'Djaména.

2.1. Faune

TM 266, le site où a été découvert Toumaï, a une superficie d'environ 1,5 km², mais les restes d'hominidés actuellement publiés ont tous été récoltés sur une surface d'environ 5000 m² [30].

Six restes d'hominidés ont été décrits : 1 crâne sub-complet, 2 fragments de mâchoires inférieures et 3 dents isolées (une canine inférieure ; une incisive supérieure et le bourgeon d'une troisième molaire supérieure) qui représentent au moins trois individus appartenant à la nouvelle espèce *Sahelanthropus tchadensis*.

Ce nouvel hominidé est associé à TM 266 à plus de 1000 restes de vertébrés qui représentent plus de 45 espèces dont au moins 25 de mammifères : singes, rongeurs, lagomorphes, carnivores, proboscidiens, tubulidentés, équidés tridactyles, hippopotamidés, anthracothériidés, suidés (nyanzachoeres), giraffidés, bovidés, etc. [30].

2.2. Paléoenvironnement

Depuis au moins 7 Ma (Miocène supérieur), la région de Toros-Menalla (Nord Tchad) a connu une succession de phases humides (associées à un « méga-lac Tchad ») et de phases arides (associées au désert) [14,27,28,30]. Actuellement, cette région est désertique et le lac Tchad n'occupe plus, depuis ces dernières années, qu'une superficie d'environ 5000 km², alors que le dernier méga-lac Tchad holocène (il y a environ 5000 ans) avait une superficie de plus de 400 000 km²

[15]. Ceci se traduit pour le site TM 266, par une série sédimentaire comprenant des sables éoliens (désert), surmontés par un grès périlacustre (transgression fluvio-lacustre), lui-même coiffé par des argiles vertes et des diatomites (lac). Le nouvel hominidé et les vertébrés fossiles associés proviennent du niveau gréseux périlacustre [30].

Les contextes sédimentologique et faunique traduisent une mosaïque de paysages, entre lac et désert, à milieux dulçaquicoles fréquentés par des faunes aquatiques et amphibiens (poissons, crocodiles, serpents, tortues, anthracothériidés, hippopotamidés), avec forêts galerie et en îlots (singes) et des espaces de savane arborée parsemée de prairies à graminées (rongeurs, lagomorphes, proboscidiens, équidés, bovidés, giraffidés).

La composition de la faune mammalienne marquée par l'abondance des bovidés (plus de la moitié des restes) et des mammifères amphibiens (plus du quart) [2], témoigne de la diversité de ces paysages, plus ou moins ouverts, situés entre lac et désert, c'est-à-dire dans un contexte très inhabituel [30].

Au Botswana, dans le Kalahari central, le delta de l'Okavango, bien que beaucoup plus réduit en superficie (moins de 25 000 km²) et topographiquement plus élevé (en moyenne 1000 m d'altitude), nous semble pouvoir être considéré comme un bon analogue actuel, à la fois par la diversité de ses environnements (mosaïque de fleuve-lac, forêts galerie et en îlots, savane arborée, prairie herbeuse, désert) et la grande richesse de sa faune.

Les études en cours permettront de préciser, dans ces paléoenvironnements du Miocène supérieur, la place occupée par ce nouvel hominidé ainsi que ses préférences écologiques dans cette mosaïque de paysages.

2.3. Datation biochronologique

Le contexte géologique, marqué dans cette région par l'absence de niveaux volcaniques à l'affleurement, n'a pas permis, pour l'instant, d'obtenir de datations absolues. Par contre, le degré évolutif des espèces de mammifères du site TM 266 peut être comparé à celui des espèces d'autres sites africains dont l'âge radiochronologique est connu. En particulier, le stade évo-

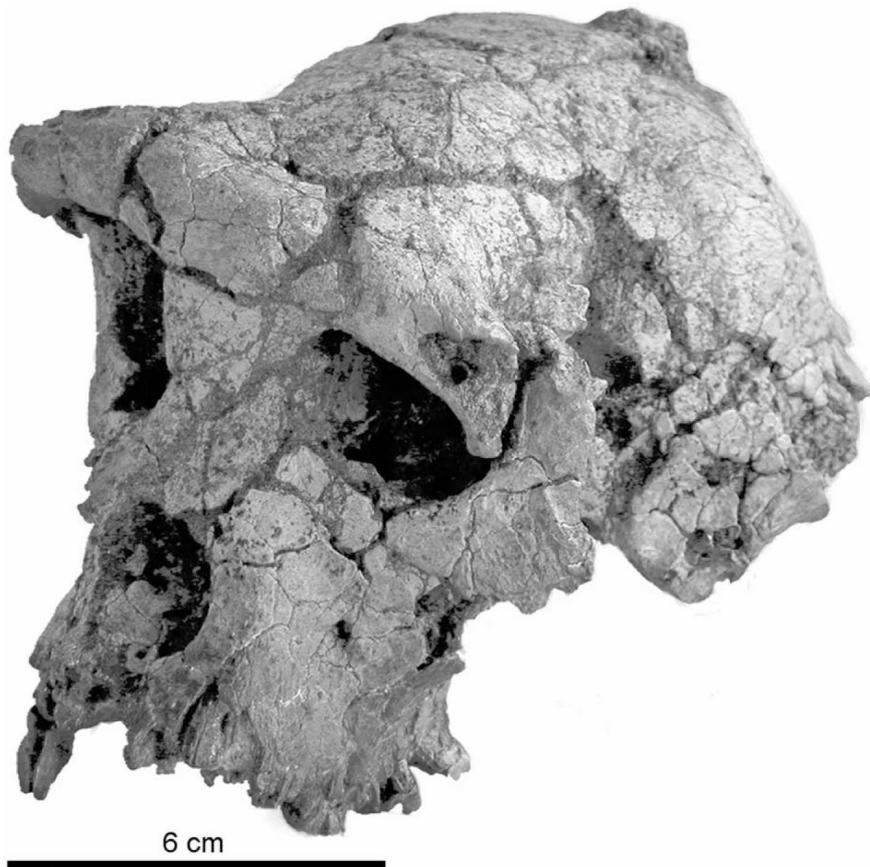


Fig. 2. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al, 2002 : crâne holotype (TM266-01-060-1) en vue facio-latérale.
 Fig. 2. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al, 2002: holotype cranium (TM266-01-060-1) in facio-lateral view.

lutif des suiformes (*Nyanzachoerus syrticus*, *Libycosaurus petrochii*) et des éléphants (*Loxodonta* aff. n. sp. *Lukeino stage*) [25], mis au jour sur le site TM 266, permet de proposer un âge biochronologique plus ancien que 6 Ma (site de Lukeino au Kenya) et comparable à celui du membre inférieur de la formation Nawata du site kenyan de Lothagam (6,4–7,5 Ma) [24], c'est-à-dire au voisinage de 7 Ma.

2.4. Le nouvel hominidé

Dans le désert du Djourab, le nom de « Toumaï » est donné aux jeunes enfants nés avant la saison sèche. Il nous a été proposé par les plus hautes autorités tchadiennes et signifie, en langue goran, « espoir de vie ».

En fonction des éléments connus de la tête osseuse (Figs. 2 et 3), on peut envisager un poids proche de 45 kg et une taille voisine de celle du chimpanzé commun (*Pan troglodytes*). Mais par ses caractères anatomiques crâniens, *S. tchadensis* est plus proche des hominidés fossiles plus récents que des chimpanzés et des gorilles [10,11].

L'absence de restes osseux des membres ne permet pas de dire si Toumaï était bipède. Toutefois, une telle aptitude serait en accord avec les caractères de la face et du basicrâne qu'il partage avec les hominidés bipèdes avérés et plus récents [10].

Le crâne (Fig. 2) est caractérisé par une face haute, peu prognathe dans sa partie sub-nasale, avec un très fort bourrelet sus-orbitaire (très probablement un ca-

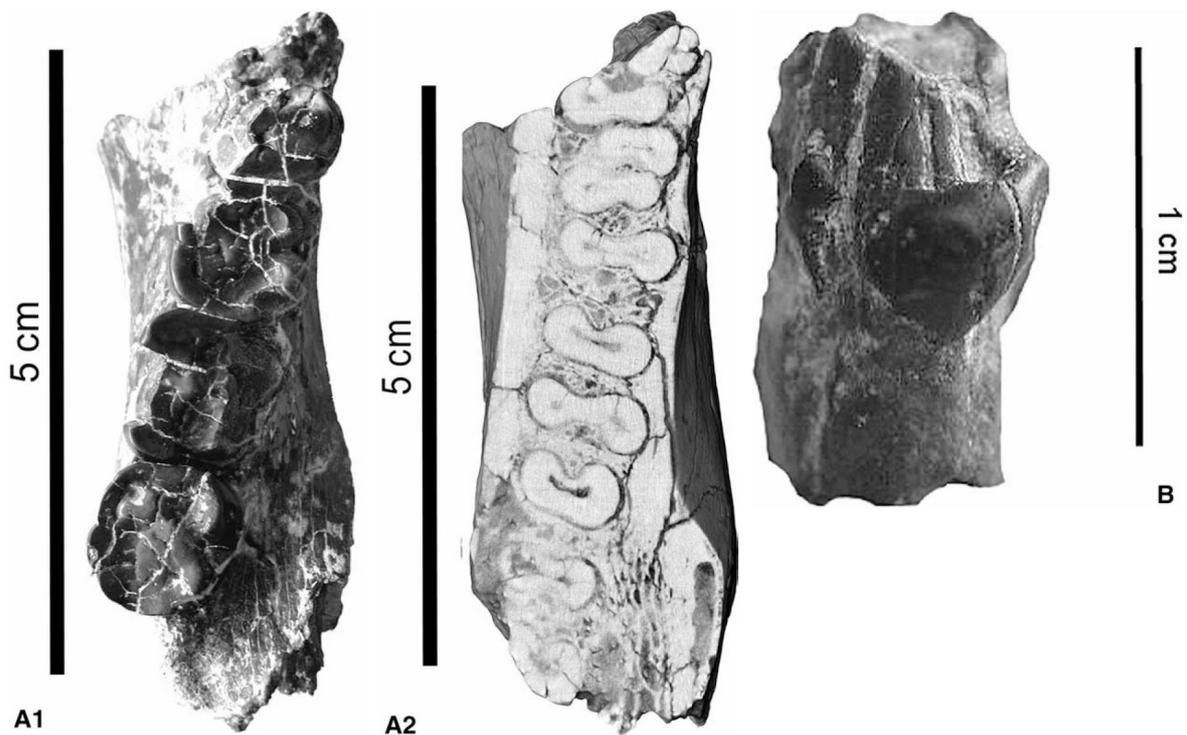


Fig. 3. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al, 2002. (A) Héli-mandibule droite paratype (TM266-02-154-1) : 1, vue occlusale ; 2, reconstruction 3D : coupe horizontale au niveau des racines. (B) Canine inférieure droite paratype (TM266-02-154-2) : vue linguo-distale.

Fig. 3. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al, 2002. (A) Right lower jaw paratype (TM266-02-154-1): 1, occlusal view; 2, 3D reconstruction: root's axial section. (B) Right lower canine paratype (TM266-02-154-2): linguo-distal view.

ractère mâle) sans *sulcus* post-toral, associée à une capsule cérébrale allongée. La capacité cérébrale faible (environ 320–380 cm³) est comparable à celle des chimpanzés communs actuels. L'arcade dentaire est upsiloïde, avec des dents jugales moins élargies que celles des australopithèques, mais plus grandes que celles des chimpanzés. Les prémolaires inférieures (Fig. 3A2) ont trois canaux pulpaire, avec une racine mésiale et deux distales plus ou moins coalescentes. L'émail des dents est en moyenne plus épais que chez les chimpanzés, mais moins épais que chez les australopithèques.

Toumaï a des canines supérieures de petite taille, coniques à usure apicale, moins asymétriques que celles d'*Ardipithecus* (4,4–5,8 Ma) [16,31], mais qui semblent bien distinctes de celles d'*Orrorin* (5,8 Ma) décrites dans la littérature comme ressemblant à celles d'un chimpanzé femelle [29].

La canine supérieure de Toumaï n'a pas de crête distale et l'inférieure présente une usure distale (liée à l'occlusion avec la canine supérieure) située uniquement au-dessus du tubercule distal (Fig. 3B). Ces deux particularités anatomiques traduisent une tendance évolutive conduisant à la perte de la facette aiguisoir sur la troisième prémolaire inférieure. Cette absence est caractéristique d'un complexe C-P/3 non tranchant. Dans l'état actuel de nos connaissances, il s'agit là d'une apomorphie du clade des hominidés [10].

En définitive, *S. tchadensis* possède une association originale de caractères : canines petites à usure apicale, complexe C-P/3 non tranchant, absence de diastème, épaisseur intermédiaire de l'émail, prognathisme sub-nasal réduit, torus sus-orbitaire fort et continu, absence de *sulcus* post-toral, trou occipital en position plus antérieure que chez les grands singes africains et plan

nuchal très incliné postérieurement, indiquant son appartenance au rameau humain [10,11].

3. Relations de parenté et implications phylogénétiques

S. tchadensis présente un ensemble original de caractères anatomiques de la face, de la denture et du basicrâne, qui le sépare nettement des grands singes africains actuels (gorilles et chimpanzés) et indique clairement son appartenance au rameau humain, au sein duquel il se distingue de tous les autres hominidés fossiles décrits jusqu'à ce jour (*Homo*, *Paranthropus*, *Kenyanthropus*, *Australopithecus*, *Ardipithecus* et *Orrorin*). Toumaï appartient bien à un nouveau taxon

[10,11]. Par ses canines coniques, il est moins dérivé que *Ardipithecus* (4,4–5,8 Ma). Compte tenu du caractère très fragmentaire du matériel actuellement publié pour *Orrorin* (5,8 Ma), les comparaisons sont difficiles. Toutefois par sa canine supérieure très semblable à celle d'un chimpanzé femelle [29], *Orrorin* semble s'éloigner du nouvel hominidé tchadien.

Son âge, voisin de 7 Ma, et l'ensemble de ses caractères anatomiques indiquent qu'il est proche du dernier ancêtre commun aux chimpanzés et aux humains (Fig. 4). Il montre que cette dernière dichotomie est sûrement plus ancienne (au moins 7 Ma) que généralement prévu par la plupart des phylogénies moléculaires [20,26].

Pour le moment, tous ces éléments font de *S. tchadensis* le plus ancien hominidé connu ; il doit être considéré comme le groupe frère de toutes les formes

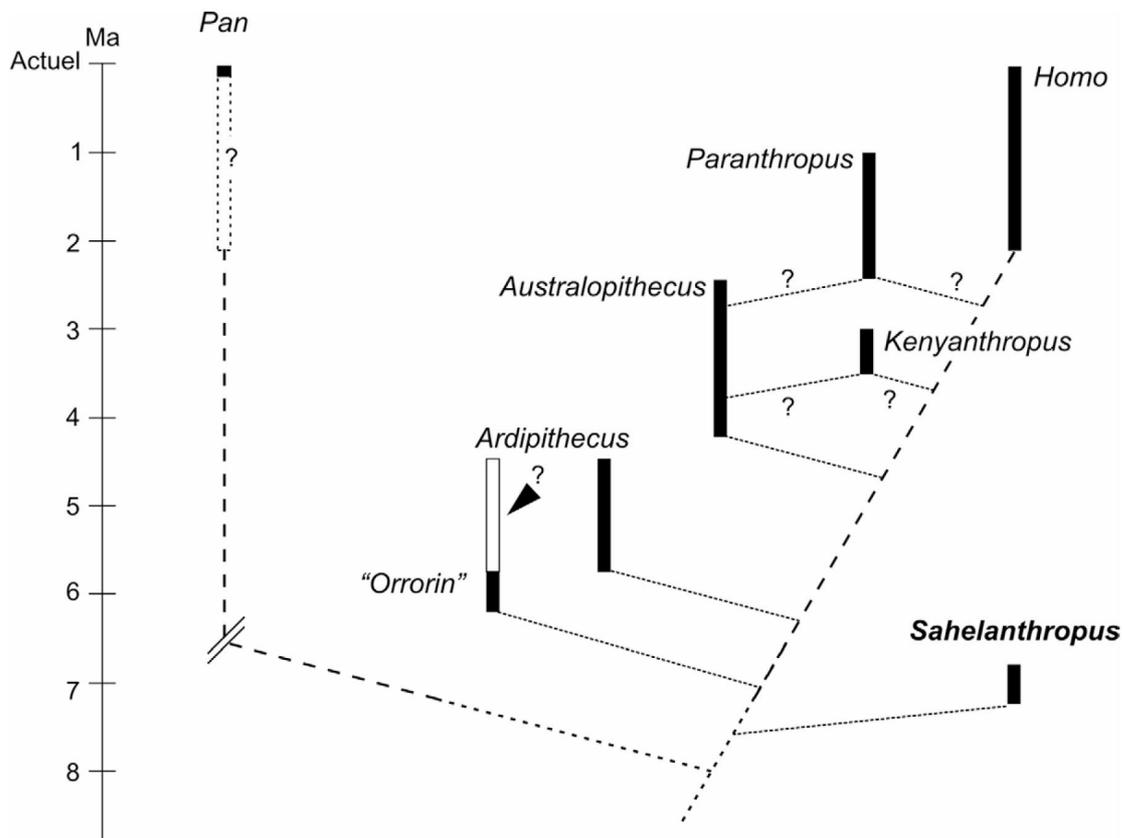


Fig. 4. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al, 2002 : relations de parenté.
 Fig. 4. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al, 2002: phylogenetic relationships.

ultérieures (Fig. 4). Il nous donne sûrement une bonne image du candidat ancêtre du rameau humain.

Les analyses en cours (anatomie, phylogénie, reconstitution 3D, biogéochimie isotopique, méso- et micro-usures dentaires, microstructure, paléohistologie, analyses sédimentologiques et fauniques, biogéographie, biochronologie, etc) permettront de mieux connaître ce nouvel hominidé, ses préférences écologiques et son environnement.

Par ailleurs, d'un point de vue biogéographique, les résultats déjà publiés par la MPFT. ont mis en évidence que l'Afrique centrale (Tchad) est, au moins entre 3 et 7 Ma, une région carrefour marquée par des échanges fauniques intermittents avec l'Afrique septentrionale et l'Afrique orientale [2,7–9,23,25,30]. Les études en cours s'attachent également à mieux cerner les mécanismes et la dynamique migratoire de ces faunes. Ceci est nécessaire à la compréhension de l'origine et de la dispersion des premiers représentants du rameau humain et donc de l'histoire des hominidés. Pour cela, des collaborations sont déjà engagées avec les grandes équipes qui travaillent en Afrique orientale (Éthiopie, Kenya), notamment entre autres, pour les proboscidiens [25], hippopotamidés [2], suidés [4], tubulidentés et rongeurs.

En conclusion, trois fenêtres ont été successivement ouvertes en Afrique sur les phases les plus anciennes de notre histoire : la première en 1925 par Raymond Dart en Afrique du Sud [13], la seconde en Afrique orientale par Louis et Mary Leakey en 1959 [21] et, enfin, la troisième en Afrique centrale (Tchad) par la MPFT. depuis 1995 [5]. Avec *S. tchadensis*, nous avons accès pour la première fois à notre histoire au-delà de 6 Ma. Après avoir reconnu le grade *Homo* puis le grade australopithèque, il apparaît maintenant que Toumaï appartient à un nouveau grade évolutif marqué, entre autres, par un complexe C/P3 perdant sa fonction aiguisoir. Ce grade aurait pu précéder ou bien être associé à l'acquisition d'une bipédie primitive (*Orrorin tugenensis*).

Dans l'état actuel des connaissances, et alors même que le genre *Orrorin* vient d'être considéré comme un synonyme junior de *Ardipithecus* [17], il est bien difficile de préciser les contours de la diversité taxonomique de ce grade évolutif ancien en l'absence de nouveaux documents paléontologiques.

Remerciements

Nous remercions les autorités tchadiennes (ministère de l'Éducation nationale, de l'Enseignement supérieur et de la Recherche, université de N'Djaména, Cnar) et les autorités françaises (ministère français de l'Éducation nationale (faculté des sciences, université de Poitiers), ministère de la Recherche (CNRS), ministère des Affaires étrangères (Direction de la coopération scientifique, universitaire et de recherche, Paris et SCAC N'Djaména), la Région Poitou-Charentes, le département de la Vienne, ainsi que l'armée française (MAM et Epervier) pour son support logistique. Notre gratitude va au RHOI (co-PI's F.C. Howell and T.D. White), programme scientifique financé par la NSF. Nos remerciements vont également aux différents musées : National Museum of Kenya (Nairobi), National Museum of Ethiopia (Addis Ababa), Peabody Museum at Harvard University (Cambridge, MA), University of California (Berkeley, CA), Institute of Human Origins (Tempe, AZ), qui nous ont donné accès à leurs collections. Les auteurs remercient particulièrement le scanner IRM Poitou-Charentes, le scanner industriel de l'EMPA à Dübendorf (Suisse), le Multimedia Laboratorium (Department of Computer Science), université de Zurich–Irchel, et le *European Synchrotron Radiation Facility* (Beamlines ID 17 & ID 19) de Grenoble. Merci également à tous les collègues et amis qui nous ont soutenus, aidés et conseillés au cours de ces recherches. Nous remercions particulièrement tous les autres membres de la MPFT qui ont participé aux missions de terrain, ainsi que l'ensemble des techniciens et administratifs du laboratoire UMR 6046 de l'université de Poitiers.

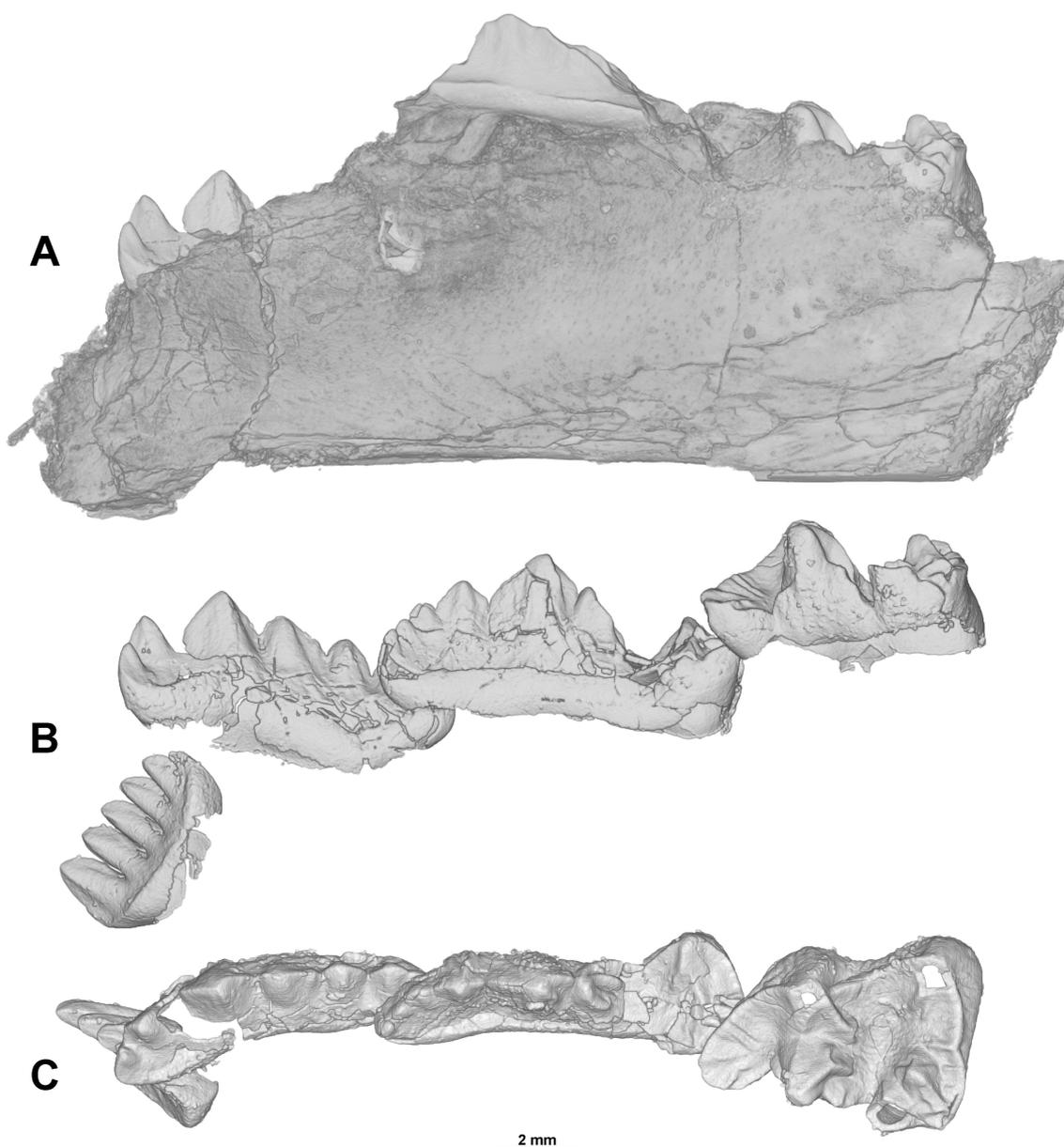
Références

- [1] C. Arambourg, Y. Coppens, Découverte d'un australopithécien nouveau dans les gisements de l'Omo (Éthiopie), *S. Afr. J. Sci* 64 (1968) 58–59.
- [2] J.-R. Boisserie, Nouveaux Hippopotamidae du Mio-Pliocène du Tchad et d'Éthiopie : implications phylogénétiques et paléoenvironnementales, thèse, université de Poitiers, 2002 440 p.
- [3] R. Broom, Pleistocene anthropoid apes of South Africa, *Nature* 142 (1938) 377–379.

- [4] M. Brunet, T.D. White, Deux nouvelles espèces de Suini (Mammalia, Suidae) du continent africain (Éthiopie ; Tchad), C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. Ila 332 (2001) 51–57.
- [5] M. Brunet, et al., The first australopithecine 2500 kilometres west of the Rift Valley (Chad), Nature 378 (1995) 273–275.
- [6] M. Brunet, et al., *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad), C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila 322 (1996) 907–913.
- [7] M. Brunet, A. Beauvilain, D. Geraads, F. Guy, M. Kasser, H.T. Mackaye, L.M. Maclatchy, G. Mouchelin, J. Sudre, P. Vignaud, Chad: discovery of a mammal fauna in the Early Pliocene, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila 326 (1998) 153–158.
- [8] M. Brunet, MPFT, Chad, discovery of a vertebrate fauna close to the Mio-Pliocene boundary, J. Vertebr. Paleontol 20 (1) (2000) 199–203.
- [9] M. Brunet, A. Beauvilain, D. Geraads, F. Guy, M. Kasser, H.T. Mackaye, L.M. Maclatchy, G. Mouchelin, J. Sudre, P. Vignaud, Tchad : un nouveau site à Hominidés Pliocène, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila 324 (1997) 341–345.
- [10] M. Brunet, et al., A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa, Nature 418 (2002) 145–151.
- [11] M. Brunet, et al., *Sahelanthropus* or *Sahelpithecus*? Reply to Wolpoff et al, Nature 419 (2002) 582.
- [12] Y. Coppens, Le singe, l'Afrique et l'Homme, Jacob/Fayard, Paris, 1983.
- [13] R. Dart, *Australopithecus africanus*, the man-ape of South Africa, Nature 115 (1925) 195–199.
- [14] P. Düringer, M. Brunet, Y. Cambefort, A. Likius, H.T. Mackaye, M. Schuster, P. Vignaud, First discovery of fossil dung beetle broods balls and nests in the Chadian Pliocene Australopithecine levels, Lethaia 33 (2000) 277–284.
- [15] J.-M. Ghienne, M. Schuster, A. Bernard, P. Düringer, M. Brunet, The Holocene giant Lake Chad revealed by digital elevation models, Quaternary Int. 87 (2001) 81–85.
- [16] Y. Haile-Selassie, Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia, Nature 412 (2001) 178–181.
- [17] Y. Haile-Selassie, A Late Miocene hominid from the Middle Awash, Ethiopia, relationship with contemporary hominoid taxa, Paleoanthropology Society, Annual Meeting, Tempe Arizona, 2003, abstract.
- [18] D.C. Johanson, T.D. White, Y. Coppens, A new species of the genus *Australopithecus* (Primate: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa, Kirtlandia 28 (1978) 1–14.
- [19] A. Kortlandt, New perspectives on ape and human evolution, Stichting voor Psychobiologie, Amsterdam, 1972.
- [20] S. Kumar, B. Hedges, A molecular time scale for vertebrate evolution, Nature 392 (1998) 917–920.
- [21] L.S.B. Leakey, A new fossil skull from Olduvai, Nature 184 (1959) 491–493.
- [22] M.G. Leakey, C.S. Feibel, I. McDougall, A.C. Walker, New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya, Nature 376 (1995) 565–571.
- [23] A. Likius, Les très grands ongulés mio-pliocènes du Tchad (Rhinocerotidae, Giraffidae et Camelidae) : systématique, implications paléobiogéographiques et paléoenvironnementales, thèse, université de Poitiers, 2002, 193 p.
- [24] I. MacDougall, C. Feibel, Numerical age control for the Miocene–Pliocene succession at Lothagam, a hominoid-bearing sequence in the Northern Kenya Rift, in: M.G. Leakey, J.M. Harris (Eds.), Lothagam the Dawn of Humanity in Eastern Africa, Columbia University Press, New York, 2003, pp. 43–64.
- [25] H.T. Mackaye, Les Proboscidiens du Mio-Pliocène du Tchad : biodiversité, biochronologie, paléoécologie et paléobiogéographie, thèse, université de Poitiers, 2001, 214 p.
- [26] D. Pilbeam, in: W. Hartwig (Ed.), The Primate Fossil Record, Columbia University Press, New York, 2002, pp. 303–310.
- [27] M. Schuster, Sédimentologie et paléoécologie des séries à vertébrés du paléolac Tchad depuis le Miocène supérieur, thèse, université Louis-Pasteur, Strasbourg, 2002, 152 p.
- [28] M. Schuster, P. Düringer, A. Nel, M. Brunet, P. Vignaud, L. Andossa, Découverte de termitières fossiles dans les sites à Australopithecus du Pliocène tchadien : description, identification et implications paléoécologiques, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila 331 (2000) 15–20.
- [29] B. Senut, et al., First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya), C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila 332 (2001) 137–144.
- [30] P. Vignaud, et al., Geology and Palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Djurab Desert, Northern Chad, Nature 418 (2002) 152–155.
- [31] T.D. White, G. Suwa, B. Asfaw, *Australopithecus ramidus*, a new species of hominid from Aramis, Ethiopia, Nature 371 (1994) 306–312.

ANNEXE 6

Extraction virtuelle des germes dentaires inclus dans une mandibule droite partielle d'un individu juvénile de dermoptère fossile de Thaïlande : cf. *Dermotherium major* (SHM CP 363). Ce travail a été réalisé en collaboration avec Loïc Bocat, durant son stage de DEA au laboratoire de paléontologie de l'ISE-M. Quatre germes dentaires (I_2 , C, P_3 , P_4) en bon état ont pu être extraits virtuellement de ce fossile à partir de données microtomographiques, d'une résolution de $10,13\mu\text{m}$, obtenues sur ID19. A : Vue externe linguale montrant la dP_3 fracturée ainsi que les parties visibles de la P_4 et de la canine. B : Vue linguale des germes dentaires extraits virtuellement. C : Vue occlusale des germes.



ANNEXE 7



Discovery of a highly-specialized plesiadapiform primate in the early-middle Eocene of northwestern Africa

Rodolphe Tabuce^{a,*}, Mohamed Mahboubi^b, Paul Tafforeau^a, Jean Sudre^c

^a*Institut des Sciences de l'Evolution, Laboratoire de paléontologie, UMR 5554, Université Montpellier II, case courrier 064, 34095 Montpellier cedex 5, France*

^b*Institut des Sciences de la Terre, Université d'Oran, B.P. El M'naouer, Oran, Algérie*

^c*EPHE, Laboratoire de paléontologie, UMR 5554, Université Montpellier II, case courrier 064, 34095 Montpellier cedex 5, France*

Received 24 October 2003; accepted 3 August 2004

Abstract

In this paper we report the first occurrence of an endemic African plesiadapiform primate from the early-middle Eocene locality of Glib Zegdou (Hammada du Dra, Algeria). *Dralestes* (new genus) is a very specialized taxon, and its closest known relative is the enigmatic and controversial genus *Azibius* from Gour Lazib (Hammada du Dra). We group both together as the Azibiidae (new rank). *Dralestes* provides the first evidence of the upper dentition in this group. Some critical dental characters, such as a postprotocingulum on upper teeth, consistently reveal a primate status for the azibiids. *Dralestes* exhibits, however, a very unusual configuration of the upper molars by the enlarged parastyle, the lack of a metaconule, and the ectoloph structure (preparacrista, centrocrista and postmetacrista are aligned in a high blade-like structure). The apparent dental specializations of both lower premolars and molars of azibiids (exaenodonty, large P₄ bearing sharp apical cusps, and M₁ having a highly elongated trigonid) point to potential relationships with *Chronolestes* and carpolestid plesiadapiforms. A phylogenetic analysis, performed on 55 dental characters scored for 19 primate genera, clarifies the euprimate status of *Altiatlasius*, and thus indicates that azibiids are the only known plesiadapiforms from Africa. Azibiids are the sister group of the clade carpolestids/*Chronolestes* in the superfamily Plesiadapoidea. However, the azibiids differ fundamentally from carpolestids by the combined lack of a centroconule and multiple buccal cusps on P⁴. The exact position of both *Chronolestes* and azibiids in the plesiadapoids appears difficult to resolve. A basal position of *Chronolestes* in this superfamily cannot be ruled out because it exhibits a simple morphology of I¹ and no conule on P³. Considering this ad hoc hypothesis, azibiids are found to lie outside a clade including carpolestids/plesiadapids/saxonellids, and they are the sister group to *Chronolestes*. The clade including the carpolestid, saxonellid, and plesiadapid families is characterized by the occurrence of a centroconule on P³⁻⁴. The lack of this trait in *Dralestes* and *Chronolestes* could mean that azibiids are basal

* Corresponding author. Tel.: 00 33 4 67 14 47 56; fax: 00 33 4 67 14 36 10.

E-mail addresses: rtabuce@isem.univ-montp2.fr (R. Tabuce), mahboubi.mahammed@caramail.com (M. Mahboubi), tafforo@isem.univ-montp2.fr (P. Tafforeau), sudre@isem.univ-montp2.fr (J. Sudre).

plesiadapoids that diverged before the evolution of the common ancestor of the three derived plesiadapoid families, i.e. at least around the Paleocene-Eocene boundary or more probably during the Paleocene. The report of the first offshoot in Africa of plesiadapoids enhances the role of Africa in the early primate radiation.

© 2004 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Eocene; Northwestern Africa; Plesiadapiformes; Phylogeny

Introduction

During the last few decades, the discovery of early Paleogene mammals in Northwestern Africa has considerably expanded our knowledge of the first stages of the placental radiation in the Afro-Arabian continent, suggesting that this area is a center of origin and/or diversification for some supraspecific taxa, such as euprimates (primates of modern aspect). Indeed, most specialists consider *Altiatlasius* from the late Paleocene of Morocco as the oldest known eupriate (e.g., Gingerich, 1990; Sigé et al., 1990), supporting an African origin for this group, long suspected on the basis of their high taxonomic diversity later in the African Paleogene (Rasmussen and Simons, 1994; Simons, 1998). However, Hooker et al. (1999) recently excluded *Altiatlasius* from the euprimates, and related it to a European plesiadapiform family, suggesting that Asia was the only continent involved in the origin of euprimates. Moreover, based on both phylogenetic and biostratigraphic evidence, the “East of Eden” model (Beard, 1998a) advocates Asia as the most likely ancestral continent for a large number of mammalian clades, including euprimates. This assumption is supported by the fact that the groups phylogenetically closest to euprimates (i.e., Plesiadapiformes, Scandentia, and Dermoptera) seem to have been restricted to the Holarctic areas.

Up to now, the plesiadapiforms were Paleocene and Eocene mammals only known from North America, Europe, and Asia (Beard and Wang, 1995; Fleagle, 1999; Smith et al., 2004; Silcox 2001; Silcox and Gunnell, in press). For more than half a century, these eutherians have been accepted as archaic primates within Gregory’s (1910) Archonta. This assumption was based on arboreal skeletal traits, basicranial anatomy, and striking dental (mainly molar) resemblances between some plesiadapiforms and undoubted Eocene

euprimates (Szalay, 1968; Gingerich, 1975; Szalay et al., 1987). Nevertheless, their primate status has been questioned for decades (Martin, 1968; Cartmill, 1972); later Kay et al. (1990, 1992) and Beard (1990) concluded, on cranial and postcranial data, respectively, that at least some plesiadapiforms share more derived traits with dermopterans than with euprimates. This cranial and postcranial evidence has been highly controversial (see Silcox, 2001, for an overview), and more recent studies, based on partially articulated skeletons and extensive cladistic studies, follow the traditional view according to which plesiadapiforms and euprimates are more closely related to each other than either is to any other archontan (Bloch and Boyer, 2002, 2003; Bloch and Silcox, 2001; Silcox, 2003).

We report here the first discovery of an African plesiadapiform from the locality of Glib Zegdou (Eocene, Algeria). Resolution of the phylogenetic relationships within archontans is obviously beyond the point of this note. However, the discovery of an endemic plesiadapiform lineage in Africa not only offers evidence to reconsider the systematic status of the very peculiar mammal *Azibius* from the Gour Lazib (Eocene, Algeria) (Sudre, 1975), but it also provides the first insights into the evolutionary history of the plesiadapiform primates in Africa.

Systematic paleontology

- Order Primates Linnaeus 1758
- Suborder Plesiadapiformes Simons 1972
- Family Azibiidae Gingerich 1976 new rank.
- Type genus. *Azibius* Sudre 1975.
- Included genus. *Draolestes*, new genus.

Diagnosis. Differs from all known Plesiadapiformes and Euprimates by the combination of

high crowned P₄; elongate trigonid on M₁ bearing a medially displaced weak paraconid and a distal metaconid; labial exodaenodontology, sub-circular talonid basin opened lingually by a deep notch in front of the entoconid, and absence of the hypoconulid on lower molars; enlarged parastyle, absence of metaconule, and ectoloph structure on the upper molars (preparacrista, centrocrista and postmetacrista are aligned in a high blade-like structure).

Draolestes hammadaensis, new genus and species (Fig. 1).

Holotype. Université d'Oran (Algeria) Glib Zegdou Collection specimen number UOGZC-41, left M².

Referred material. Left M₁ (UOGZC-37), right M₁ (UOGZC-38), left M₁ (UOGZC-39), left M₂ (UOGZC-40), left P⁴ (UOGZC-42), left P⁴ (UOGZC-43).

Measurements (length/width in mm). UOGZC-37, M₁, 1.88/0.98; UOGZC-38, M₁, 1.84/1.13; UOGZC-39, M₁, 1.73/1.26; UOGZC-40, M₂, 2.17/1.67; UOGZC-42, P⁴, 1.59/1.73; UOGZC-43, P⁴, 1.26/1.73; UOGZC-41 M², 1.86/2.51

Locality and Age. Glib Zegdou (Southwest Algeria), late Ypresian or early Lutetian (Mahboubi et al., 2002). The locality is the most diverse mammalian site of the early-middle Eocene in Africa with more than fifteen species; the fauna included anthropoids (Godinot and Mahboubi, 1992, 1994), rodents (Vianey-Liaud et al., 1994), several hyracoids (Sudre, 1979; Tabuce et al., 2001a) and a carnivore (Crochet et al., 2001).

Diagnosis. Differs from *Azibius* in having paraconid more distinct; paracristid longer; centrally-positioned protoconid more robust than the much more distally displaced metaconid; cristid obliqua ending at the tip of the metaconid; postcristid sharper; and M₂ longer than M₁.

Etymology. From the *Dra* river, which flows through the region; Greek *lestes*, robber, pirate; and Arabic *Hammada*, a flat rocky area.

Description

The lower teeth are rectangular in outline; they show a distinct buccal exodaenodontology, rather

bunodont cusps, a pronounced raising of the mesial border of the trigonid, which forms a blade-like structure by the association of a crestiform paraconid, a huge protoconid, and of a distally displaced metaconid; thus there is no trace of a trigonid basin. The trigonid is higher and twice longer than the talonid. All specimens bear two massive, large, and long roots formed by two pairs of fused roots (four root canals are visible); the morphology of these roots suggests a relatively deep and robust mandibular corpus.

The M₁ shows an elongated trigonid compared to the talonid. The paraconid is very reduced and corresponds to a widening of the paracristid. The protoconid is the highest and the largest cusp of the tooth, and the metaconid is centrally positioned on the anteroposterior axis of the crown. A weak mesiolingual cingulid is present. On UOGZC-38 and UOGZC-39, the protoconid and the metaconid are nearly twinned and connected by a short protocristid; on UOGZC-37, both cusps are better individualized and the protocristid is longer. The cristid obliqua is labially convex, follows a curved trajectory, and is linked with the top of the metaconid. The talonid is lower than the trigonid and very mesiodistally compressed, the basin is semi-circular and open lingually behind the metaconid by a deep furrow separating the entoconid from the metaconid. On all M₁s, the entoconid is posteriorly expanded and subequal to the hypoconid, the postcristid is curved, and the hypoconulid is clearly lacking.

The unworn M₂ differs from M₁ by its greater size. The paraconid and the cingulid are less individualized, the blade-like structure of the trigonid is emphasized by the better marked elevation of its cusps and cristids (proto- and paracristid), the protoconid is particularly tall and massive, and the metaconid is offset lingually. The tooth is markedly exodaenodont buccally. The talonid is longer. It presents a hypoconid higher than the entoconid and bears a wider basin, deeper and more lingually open although the preentocristid and the postmetacristid rise above the rim of the basin.

The upper teeth are characterized by a rather triangular outline with a crown that is lingually rounded, and more angular in the mesio- and

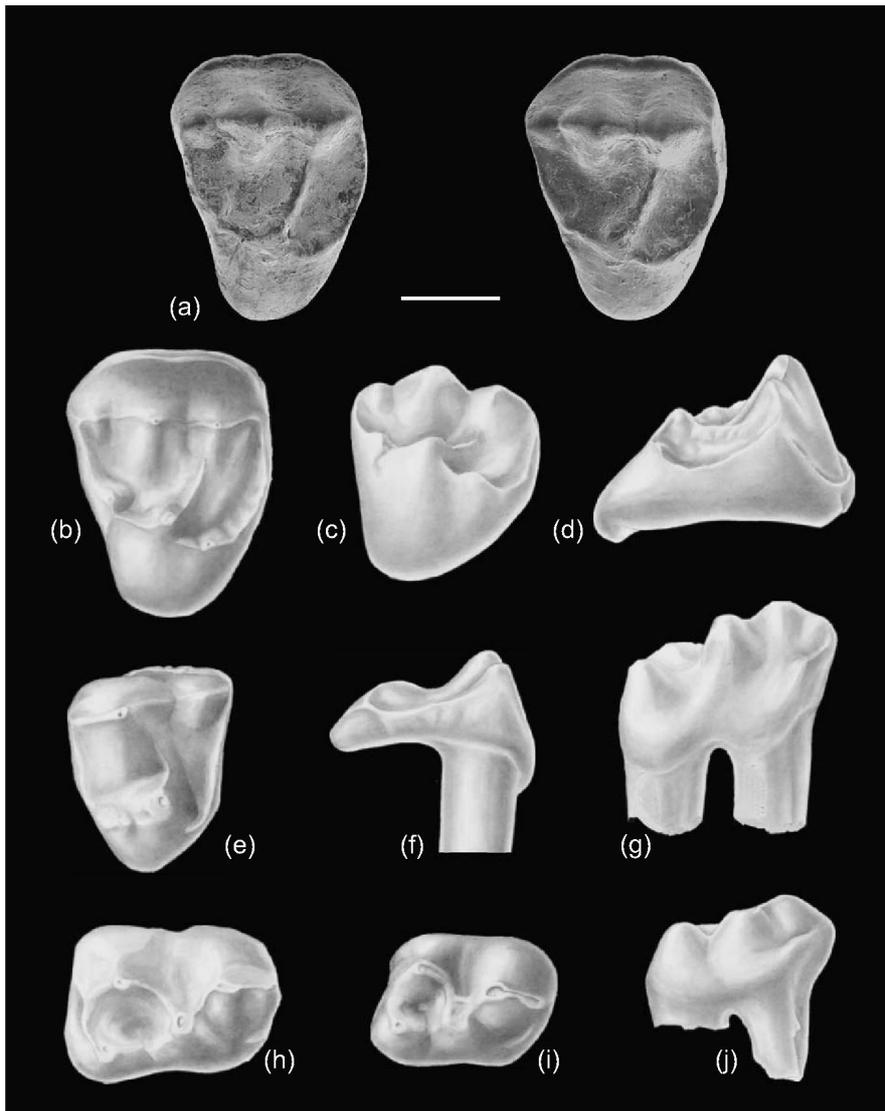


Fig. 1. *Dralestes hammadaensis* new genus and species; a, left M^2 (holotype, UOGZC-41) stereophotograph in occlusal view (SEM); b, left M^2 (holotype, UOGZC-41) in occlusal view; c, left M^2 (holotype, UOGZC-41) in lingual view; d, left M^2 (holotype, UOGZC-41) in distal view; e, left P^4 (UOGZC-43) in occlusal view; f, left P^4 (UOGZC-43) in distal view; g, left M_2 (UOGZC-40) in lingual view; h, left M_2 (UOGZC-40) in occlusal view; i, left M_1 (UOGZC-39), in occlusal view; j, left M_1 (UOGZC-39), in lingual view. Scale bar corresponds to 1 mm.

distobuccal sides. These teeth are peculiar in the weak individualization of the trigon cusps, and in the high ectoloph (preparacrista, centrocrista and postmetacrista are strictly aligned in a blade-like structure).

On the very specialized M^2 , both paracone and metacone exhibit similar sizes in occlusal view, but the paracone appears higher in lingual view. The parastyle is bulbous, massive, and mesially positioned. The three buccal cusps are vertical, and

their high external wall is surrounded by a well marked cingulum. The protocone is central on the crown and slanted; it shows an excessive lingual expansion. The preprotocrista is coupled with a smoothed paraconule; the wrinkled postprotocrista is long and linked to the distal cingulum. This structure bears several cusps, the most lingual one constitutes a small hypocone. We interpret the short connection between the protocone and the hypocone as a postprotocingulum (= *Nannopithec* fold or postprotocone fold). The posterodistal cusp is not a pseudohypocone (a cusp originated from the postprotocrista) but a true hypocone (i.e., a cingular structure). The posterointernal basin between the postprotocrista and the postcingulum is as broad as the one of the trigon. There is no trace of a metaconule or a lingual cingulum.

In contrast to the molars, the three rooted P⁴ shows a simpler morphology. There is no style, conule, or hypocone. However, the same occlusal pattern is noticeable: the outline is similar; the buccal cusps are vertical; they present a tall external wall surrounded by a cingulum; and the protocone is slanted and lingually expanded. The two specimens vary in morphology. UOGZC-43 bears a short postprotocrista; the metacone is smaller than the paracone; the lingual end of the mesial cingulum exhibits a small cusp nearly twinned with the protocone (? pericone); and the postcingulum appears unconnected to the top of the protocone due to the wear of the specimen. UOGZC-42 is not a fully mineralized tooth with no trace of a wear facet. This tooth is characterized by low elevated cusps, a metacone (although crestiform) subequal to the paracone, a longer postprotocrista that is directed toward the metacone as in the M², and by the occurrence of a postprotocingulum.

The association of upper and lower molars is indicated by the compatible size and wear facets of the specimens. According to Kay's (1977) nomenclature, the M₂ UOGZC-40 shows several small wear facets (4, 5, 7 and 10) and two larger ones associated with the mean shearing crests of the tooth: the first one is situated along the cristid obliqua and corresponds to the combination of wear facets 1 and 3; the second one, wear facet 2, is positioned along the preprotocristid. These two

facets clearly fit with the sharp ectoloph of the upper molars: M² UOGZC-41, although not very worn, exhibits wear facets 2 and 3 on the lingual sides of the postmetacrasta and postparacrasta respectively.

Comparisons

From the Locus 1 of the Gour Lazib (approximately 15 km from the site of Glib Zegdou), Sudre (1975) described the controversial taxon, *Azibius trerki* (Fig. 2). This form, known by three lower teeth on a dentary, was first described as a possible "paromomyiform" (= plesiadapiform). Subsequently, rejecting the proposal that it was a hyopsodontid-like condylarth (Szalay, 1975), Gingerich (1976) created the Azibiinae, a new subfamily of Adapidae for *Azibius*. The adapid status of *Azibius* was reinforced by Holroyd and Simons (1991). However, Schwartz (1986), repeating Sudre's (1975; 1979) arguments, included *Azibius* in the carpolestid plesiadapiforms. More recently, a new hypothesis was proposed by Hartenberger et al. (1997), who suggested a macroscelidid affinity for *Azibius*. Finally, Fleagle (1999) considered the present available material insufficient to deny or to confirm the adapid affinities of *Azibius*. As a result, three mammalian orders (i.e., Primates, Condylarthra and Macroscelidea) have been tentatively suggested for the systematic status of *Azibius*; such a broad array of possible ordinal attributions is extremely rare, especially for a fossil discovered in the second part of the twentieth century.

Before discussing the affinities of *Azibius*, some comments are needed regarding its morphology. First, as he prepared and consolidated the holotype, Sudre (1975) noted four roots on the two posterior teeth. This observation implies that *Azibius* is very peculiar for an eutherian, and it would be the first known Paleogene four rooted primate. A new examination of the holotype by X-ray computed microtomography reveals that all teeth are two rooted (Fig. 2d). Second, we insist that the morphology of M₁ is more complex than showed in the published drawings (Gingerich, 1977; Sudre, 1979). This undoubtedly influenced

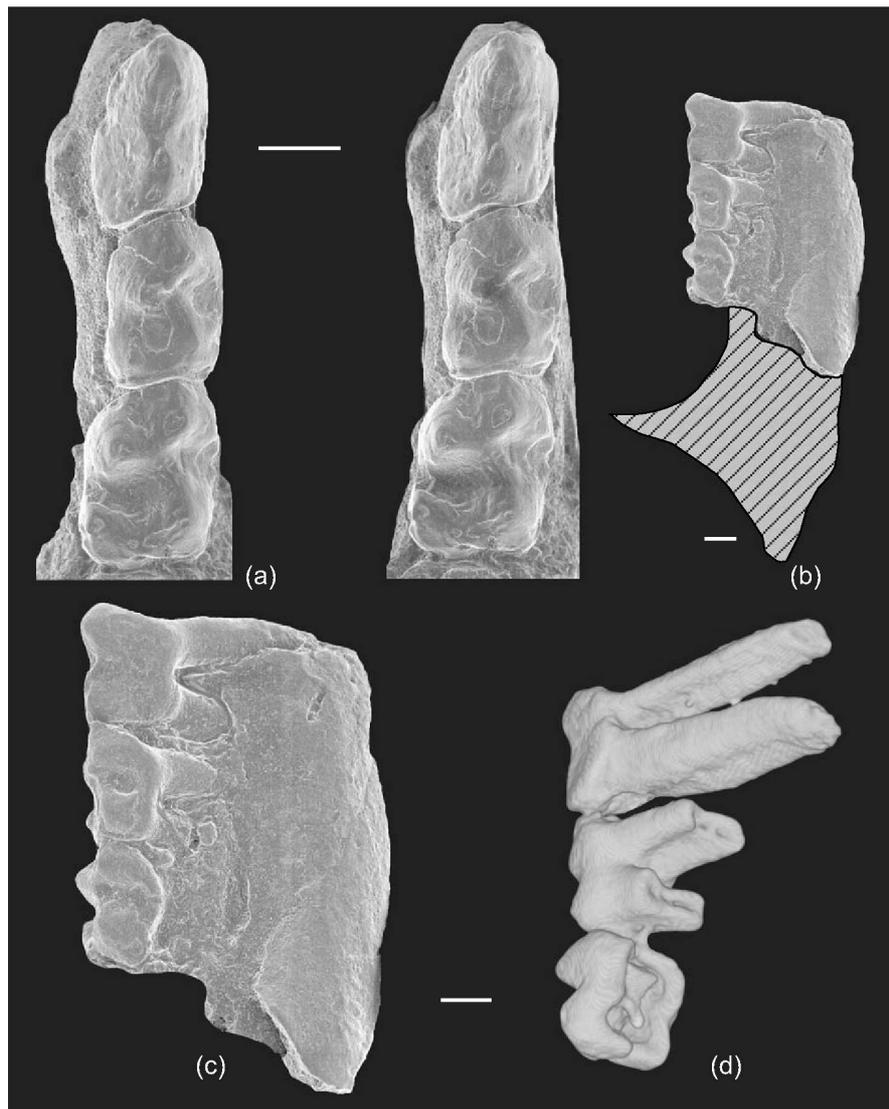


Fig. 2. *Azibius trecki* Sudre, 1975; a, stereophotograph in occlusal view; b, buccal view (the hatched surface corresponds to a natural cast of the distal part of the mandible; the interval between the third tooth and the ascending ramus allows space for only one rather reduced tooth, the M_3); c, buccal view; d, teeth virtually extracted from the jaw (to observe the number of roots) by 3D segmentation and thresholding of the X-ray computed microtomographic data with the software VGStudio Max 1.0. The voxel size is 29.47 microns. Data have been obtained at the ID 19 beamline of the European Synchrotron Radiation Facility (Grenoble, France) with an energy of 55 keV. Scale bars correspond to 1 mm.

various interpretations. The main consequence of these misinterpretations is that the type mandible has been interpreted by some authors (e.g. Holroyd and Simons, 1991) as bearing P_3 - M_1 . *Azibius* is undoubtedly documented by P_4 - M_2

because the second tooth, the M_1 , is the most worn tooth of the toothrow, as in the majority of mature individual placental mammals. Moreover, on the sandy matrix that yielded the specimen, a natural cast of the distal part of the mandible is

preserved, and the interval between the third tooth and the ascending ramus allows space for only one rather reduced tooth, the M_3 (Fig. 2b).

Dralestes shares with *Azibius* several characters of the lower molars, such as a comparable size, robust and broad roots with four canals, labial exodaenodonty, a pronounced raising of the mesial border of the trigonid (overlapping of the teeth), and the same organization of both cusps and crests. The protoconid is robust and high, it occupies the main part of the trigonid, the metaconid is distally offset, the cristid obliqua ends on the top of the metaconid on M_1 , the hypoconulid is lacking, and the talonid basin is sub-circular and open lingually by a deep notch in front of the entoconid. Moreover, in spite of the worn state and chemical alteration of *Azibius*, the configuration of its molar trigonids (e.g., alignment of the cusps, rather high crests) is reminiscent of the morphology seen in *Dralestes*. *Dralestes* differs from *Azibius* in showing numerous characters that justify the erection of a new genus. The M_1 of *Dralestes* is distinctive in having a more distally positioned metaconid and being proportionally smaller with respect to the M_2 . The talonid of the M_1 of *Azibius* is particularly elongate. The main differences concern the M_2 : *Azibius* differs from *Dralestes* by an indistinct paraconid; the paracristid is shorter; the protoconid is less robust than the metaconid and it is buccally situated, not positioned in the axis of the crown; the metaconid is less distally displaced; the cristid obliqua ends on the middle of the protoconid, and the postcristid is less sharp. In any case, *Azibius* and *Dralestes* clearly belong to the same group, and we unite both genera in the family Azibiidae Gingerich, 1976 (new rank).

Sudre (1979) compared *Azibius* with *Metoldobotes* (Early Oligocene, Fayum, Egypt), the oldest Macroscelidea known at that time, and he noted similarities in the disposition of the cusps between the M_2 of *Azibius* and the M_1 of *Metoldobotes*. However, in details the differences are remarkable. *Metoldobotes* differs from the Algerian form by the nearly equal heights of the trigonids and talonids, the entoconid and metaconid are higher than the buccal cusps, the absence of an anterolabial cingulid on the lower molars, and by the massive

paraconid on P_4 . Since the initial comparison between *Azibius* and *Metoldobotes*, three more primitive macroscelidids have been described and related to some archaic ungulates (see Tabuce et al., 2001b). These taxa are more appropriate to compare azibiids with macroscelidids since they present, in contrast to *Metoldobotes*, a non reduced M_2 . These Eocene elephant shrews well differ from *Dralestes* and *Azibius* by numerous characters such as a buccally displaced paraconid, the metaconid and the protoconid are transversely aligned and subequal in size, the cristid obliqua is shorter and ends at the base of the posterior trigonid wall, and the postcristid is weak on M_{1-2} . On the upper molars, main differences concern the huge hypocone and the presence of both a protoloph and hypoloph in elephant shrews. These morphological divergences exclude any phylogenetic relationships between Azibiidae and the earliest macroscelidids.

A set of dental characters consistently support the primate status of azibiids. On both P^4 and M^2 of *Dralestes*, we emphasize the occurrence of a postprotocingulum and a well-developed postprotocrista running toward the metacone. The lower molars of azibiids show other primate features, such as the relatively broad talonids, bunodont cusps, and low-crowned molars compared to contemporary “insectivores” or ungulates. Some authors (e.g., Simons, 1997) considered with reason that fossil primates documented by few isolated teeth should not be named. Actually, in the African Paleogene, it is rare that consensus is reached from isolated teeth or fragmentary remains alone (e.g., *Algeripithecus* and *Altiatlasius*). Regarding *Dralestes* and *Azibius*, the specialized morphology of their molars seems to be sufficient to recognize both taxa as distinct. On the other hand, their peculiar dental traits are challenging for comparisons with known euprimates and plesiadapiforms.

On upper molars, some European adapids evoke *Dralestes* in their small hypocone and their long postprotocrista without a metaconule. Concerning *Azibius*, the shape, proportion, and construction of the cusps of both the trigonid and talonid, and the morphological change between the trigonids of M_1 and M_2 , are reminiscent of Eocene euprimates as Sudre (1975) pointed out. In

addition to this, we note an oblique protocristid and a distal entoconid. According to Gingerich (1977), the M_2 morphology of *Azibius* resembles that of adapids by a reduced paraconid and a long squared preprotocristid. However, the preprotocristid of *Azibius* appears to be short and strictly mesial; the transverse structure in front of the preprotocristid corresponds to the worn mesial border of the crown. This interpretation is well illustrated in the fresh lower molars of *Draolestes* in which the paraconid is distinct and anteriorly positioned to the short and straight preprotocristid. By contrast, in European adapids (excluding *Donrussellia*), the paraconid is crestiform and linked with the protoconid by a long curved cristid. Besides, no adapiform displays the two main characteristics of the azibiids: the large P_4 bearing apical cusps and the M^2 showing a bulbous parastyle associated with a high and sharp paracone and metacone.

Compared to adapids, some anaptomorphine omomyids are morphologically closer to azibiids in their exodaenodont, non-molariform and very robust P_4 that is pointed and taller than the molars. These omomyids also share with *Draolestes* a M^2 similar in outline, a median position of the protocone, and a great lingual expansion of this cusp. Similarly, *Altanius*, from the early Eocene of Mongolia, presents such resemblances with azibiids. *Altanius* is a putative omomyid (Dashzeveg and McKenna, 1977) and one of the most primitive euprimates (Gingerich et al., 1991), although it shares also similarities with certain plesiadapiforms (Dashzeveg and McKenna, 1977; Rose and Krause, 1984; Rose et al., 1994). This genus exhibits, as does the Algerian species, an overlapping of the teeth, and high-crowned lower molars with a high and buccolingually compact trigonid. The resemblance concerns principally the M_1 : the cristid obliqua extends anterolingually to the top of the metaconid, forming a large shelf on the posterior wall of the trigonid; the talonid is anteroposteriorly compressed; the entocristid is very short and steep; the metaconid and entoconid are relatively close to each other; and the angle between them is clearly acute. However, azibiids obviously differ from *Altanius* and all basal euprimates by the combination of numerous

significant traits: the P^4 is sub-molarized due to the presence of the metacone; the M^2 is without a metaconule or V-shaped paraconule and has a well-developed parastyle, and a full postprotocingulum is present bearing a small hypocone; the large P_4 has a blade-like structure by the occurrence of apical cusps (paraconid and hypoconid in *Azibius*) aligned anteroposteriorly; the trigonid of M_{1-2} is high-crested and largely open by a mesially situated paraconid and a distally offset metaconid (an accentuated character in *Draolestes*); the talonid basin is rather small; and the hypoconulid is absent.

Most of these characters are also typical of the carpolestid plesiadapiforms, a group largely known from the Paleocene and Eocene of North America and more recently from Asia (Beard and Wang, 1995; Bloch et al., 2001; Silcox et al., 2001; Thewissen et al., 2001; Smith et al., 2004). Carpolestids are characterized by the plagiaulacoid modification of the P_4 and coadapted peculiar P^{3-4} . Though it is more complex, the P_4 of carpolestids can be paralleled with that of *Azibius*, which exhibits two differentiated cusps connected by a high longitudinal shearing crest. Sudre (1975) considered the M_1 structure of *Azibius* evocative of the North American Torrejonian carpolestid *Elphidotarsius*. The M_1 of *Azibius* is nevertheless distinct from those of this primitive carpolestid by bunodont cusps and a talonid hardly lower than the trigonid. These differences are however questionable because of the worn state of the molars of *Azibius*. The unworn M_1 of *Draolestes* -with its sharper cusps and lower talonid- are more significant in this way. On M_1 , the other characters shared between *Draolestes* and derived carpolestids such as *Carpocristes*, *Carpolestes*, and *Carpomegodon* are the trigonid elongation, the tall paraconid anteriorly situated with respect to the metaconid, which is very posterior to the level of the protoconid, the mesiodistally reduced talonid, the cristid obliqua that runs anterolingually to join the metaconid, and the absence of a hypoconulid. The M_2 of carpolestids differs from that of *Draolestes* and *Azibius* by a mesiodistally compressed trigonid and a buccal cristid obliqua. *Draolestes* is very peculiar by the cristid obliqua joining the metaconid on M_{1-2} . This taxon then seems to extend the peculiar M_1 morphology to the

distal part of the toothrow, increasing the blade-like specialization. On the upper teeth, the M^2 of *Draolestes* is also clearly different from those of carpolestids except for the presence of the postprotocingulum: the metaconule is lacking, the parastyle is well developed, the paraconule is rounded (not in a V-shape), the small hypocone is close to the protocone, and this cusp presents a lingual expansion. Besides, the P^4 of *Draolestes* differs fundamentally from carpolestids by the lack of three main traits: the enlargement of the crown, the characteristic multicusped ectoloph and the centroconule. Therefore, as the Carpolestidae are defined by their specialized P_4 and P^{3-4} , *Draolestes* and *Azibius* cannot be assigned to that plesiadapiform family, and resemblances between azibiids and carpolestids could have evolved independently.

Recently, Silcox et al. (2001) also suggested the independent evolution of several carpolestid-like features in the Eocene Chinese genus *Chronolestes*. This genus, initially described as a presumed primitive carpolestid by Beard and Wang (1995), is characterized by a strongly hypertrophied P_4 lacking a polycuspidate structure, and by a simple P^4 bearing an incipient hypocone. In these traits, *Chronolestes* is reminiscent of *Draolestes*. In contrast to carpolestids and like *Draolestes*, it has a cristid obliqua linked with the top of the metaconid on M_2 . On P^4 , *Chronolestes* and *Draolestes* share a high and sharp ectoloph with a weak metacone without any labial rib. The P_4 of the Chinese taxon is well differentiated from that of *Azibius* in having a small metaconid, and a basined talonid with no trace of the huge and sharp hypoconid observed in the Algerian genus. Besides, the M_1 of *Chronolestes* shows primitive traits that differ from those observed in carpolestids and azibiids: the paraconid is lingually situated and is not strongly splayed anteriorly with respect to the metaconid; the metaconid is only slightly posterior to the level of the protoconid; the talonid basin is relatively unreduced in its anteroposterior dimension; the talonid notch between the entoconid and the metaconid is less distinct; and a small but distinct hypoconulid occurs on the central part of the post-cristid. As in derived carpolestids, the upper molars of *Chronolestes* differ from those of *Draolestes* by the lack of a parastyle, the occurrence of a metaconule,

the V-shaped paraconule, and the lingual position of the protocone (absence of expansion).

Chronolestes is considered by Silcox et al. (2001) to be a basal representative of the superfamily Plesiadapoidea, outside the carpolestid clade. For this reason, it is useful to compare azibiids with other plesiadapoids. With the exception of carpolestids and *Chronolestes*, the plesiadapoids include the Plesiadapidae, the Saxonellidae, plus questionably the Paromomyidae (Rose et al., 1993, but see Silcox, 2001). The paromomyids share with *Draolestes* the sub-molarization of the P^4 , the lack of a conule on this tooth, and the presence of a posterior basin distally situated to the long postprotocingulum on the upper molars. The paromomyids are distinct from azibiids by relatively flat, low-crowned lower molars with short, square trigonids and broad, shallow basins. Saxonellids are similar to azibiids, *Chronolestes*, and carpolestids in the enlargement of the lower posterior premolars. However, *Saxonella* differs from azibiids by a mesiodistally compressed trigonid and a buccal cristid obliqua on the lower molars and by the lack of a parastyle, the occurrence of a metaconule, and the lingual position of the protocone on the upper molars. The P^4 of *Saxonella* differs from those of azibiids in having lingual development with the occurrence of a conical protocone without a postprotocrista and in having a conule. As in *Draolestes*, plesiadapids have short and broad posterior upper premolars, a robust protocone and a well-developed postprotocingulum that delimitates a distal basin on the upper molars. However, plesiadapids have a broad talonid, a relatively low and mesio-distally compressed trigonid on their flat and low-crowned lower molars, their upper molars lack the blade-like structure of the ectoloph, and their cusps are low and bulbous. *Pandemonium* was initially described as a supposed primitive plesiadapid that bridges the gap between *Purgatorius* and otherwise basal plesiadapids (Van Valen, 1994). Silcox et al. (2001) proposed with caution that it is the most primitive plesiadapid. *Pandemonium* well differs from azibiids by the cusped and anterolingual paraconid, the metaconid not distally offset, and by the cristid obliqua that reaches at mid-point of trigonid on M_{1-2} . On upper molars *Pandemonium*

is also very distinct from *Draolestes* by the lack of postprotocingulum, the deep ectoflexus, the wide stylar shelf, and by the conules in V-shape.

In sum, among the various plesiadapiform taxa, azibiids present the greatest similarities (convergences?) with carpolestids and *Chronolestes*. Carpolestids present a morphocline in terms of progressive hypertrophy of the P₄ and trigonid elongation of the M₁ from the primitive forms to the specialized ones. As the trigonid of M₁ of *Draolestes* is clearly more elongated and sharper than that of *Azibius*, we can reasonably assume the same evolutionary trend affects the azibiids. In this context, *Draolestes* could be more derived than *Azibius* and it could show a more specialized P₄, with more than two cusps. Such an assumption motivates comparisons with another taxon from the Gour Lazib, the enigmatic *Helioseus* Sudre, 1975. Indeed, this genus, known by a fragment of mandible with ?DP₃ and P₄, is characterized by fully plagioulacoid teeth bearing more than five small cusps. However, the morphological pattern is quite different from that observed in carpolestids and *Azibius* in its rectangular outline, its high longitudinal crest (not curved in lateral view) lacking clear apical serration. In addition, *Helioseus* is definitely too large to consider its ?DP₃-P₄ as those of *Draolestes*. Resolution of the status of *Helioseus* requires discovery of more complete specimens. It is also necessary to compare both *Helioseus* and *Azibius* to *Parvocristes*, a taxon from the early Eocene of Pakistan, described as a primitive carpolestid (Thewissen et al., 2001). This genus, only known from an isolated incisor and a plagioulacoid P₄, is similar to *Helioseus* in having a rectangular outline. However, it differs in having a lower crown bearing strong cingulids and only four robust cusps. *Parvocristes* is more evocative of *Azibius* in having clear distinct cusps on the poorly developed blade-like structure of the P₄; but it clearly differs in its rectangular outline, the wide posterolingual cingulid, and the polycuspidate aspect of the crown.

Phylogenetic relationships of Azibiidae

In order to discuss the relationships of azibiids, a phylogenetic analysis of 19 primate genera was

performed, based on 55 dental morphological characters (Tables 1 and 2). All characters were coded as unordered, reversible and of equal weight. Multi-state characters were treated as polymorphism. Most of the characters are from Rose and Bown (1996) and Silcox et al. (2001). The ingroup includes *Purgatorius* (Purgatoriidae), *Palaechthon* (Palaechthonidae), *Navajovius* (Microsyopidae), *Tinimomys* (Micromomyidae), *Paromomys* (Paromomyidae), *Pronothodectes* (Plesiadapidae), *Pandemonium* (?Plesiadapidae), *Chronolestes* (Plesiadapoidea, family *incertae sedis*), *Elphidotarsius* and *Carpodaptes* (Carpolestidae), *Saxonella* (Saxonellidae), Azibiidae (*Azibius* and *Draolestes*), *Donrussellia* and *Cantius* (Adapiformes), *Teilhardina* and *Steinius* (Omomyiformes), *Altanius* and *Altiatlasius* (Primates, family *incertae sedis*). For the outgroup comparison, we used *Ptilocercus* (Scandentia) and *Leptacodon* (Nyctitheriidae). *Leptacodon* was chosen for being a eutherian mammal more primitive than *Purgatorius* (see Szalay and Delson, 1979) and *Ptilocercus*. Moreover, Hooker (2001) recently suggested a close nyctitheriid-archontan relationship. The hyopsodontid condylarth *Microhyus* and three macroscelidids (*Chambius*, *Herodotius*, and *Miorhynchocyon*) are included in the ingroup to test the putative status of *Azibius* that Szalay (1975) and Hartenberger et al. (1997) proposed respectively. *Chambius* and *Herodotius* are primitive macroscelidids from the Eocene of North Africa and *Miorhynchocyon* is known from the early Miocene of Kenya (see Butler 1995; Tabuce et al., 2001b).

The matrix was analyzed with PAUP 4.0 (Swofford, 2002) using the heuristic search option, the tree-bisection-reconnection branch-swapping algorithm, with a random addition sequence and 1000 replications.

The analysis generated 10 equally parsimonious trees of 217 steps (consistency index CI = 0.46 and retention index RI = 0.60); the consensus topology is given in Fig 3. Trees were imported into MacClade 3.0 (Maddison and Maddison, 1992) in order to trace and study character state transformations.

Euprimates and plesiadapiforms are both monophyletic except for *Purgatorius* and *Pandemonium*, which appear as basal primates. The

Table 1
Character state list used in the phylogenetic analysis.

I₁–I₃

1. I₁ small to moderate (0), hypertrophied (1).
2. I₁ somewhat inclined (0), strongly procumbent to horizontal (1).
3. I₁ laterally compressed (0), lanceolate (1).
4. margoconid on I₁ absent (0), present (1).
5. I₂ present (0), absent (1).
6. I₃ present (0), absent (1).

C–P₃

7. Canine moderately large: alveolus usually =, or crown higher, than i2 and P_{1or2} (0), noticeably reduced (1); absent (2).
8. P₁ present (0), absent (1).
9. P₂ two-rooted (0), one-rooted (1), absent (2).
10. P₃ two-rooted (0), one-rooted (1).

P₄

11. about the size of M1 or smaller (0), longer than M1 (1).
12. trigonid with distinct paraconid (0), with paracristid with or without vestigial paraconid (1), with protoconid only, no trace of paraconid or paracristid (2).
13. absence of neomorphic apical cusp on trigonid (0), presence of at least one neomorphic cusp beyond the paraconid and metaconid (1).
14. cristid obliqua incipient and/or joins trigonid near its midline axis (0), near buccal margin of trigonid (1), absent (2).
15. talonid with hypoconid and small entoconid (0), entoconid absent (1), with enlarged entoconid (2).
16. P4 hypoflexids distinct, well invaginated (0), shallow to absent (1).
17. trigonid without metaconid (0), with small metaconid (1), metaconid as large as protoconid (2).

M₁₋₃

18. paraconid cuspsate (0), shelf like (1), weak or absent (2).
19. paraconid at anterolingual margin (0), twined with metaconid (1), medially isplaced (2) on M1.
20. metaconid transversal to protoconid (0), distal (1), very distal (2) on M₁.
21. cristid obliqua on M₁ reaches at mid-point of trigonid (0), buccally (1), on metaconid (2).
22. hypoconulid on M₁ cuspsate (0), crestiform to absent (1).
23. hypoconulid on M₁ median (0), rather lingual (1), buccal (2).
24. M₃ talonid narrower than trigonid (0), similar to trigonid or wider (1).
25. M₃ shorter than M₂ (0), M₃ as long as or longer than M₂ (1), M₃ absent (2).

I¹–P³

26. I1 apical divisions absent (0), present (1).
27. P¹ present (0), absent (1).
28. P² one-rooted (0), two-rooted (1), absent (2).
29. P³ conule absent (0), present (1).
30. P³ metacone present (0), absent (1).
31. P³ parastyle absent (0), present (1).
32. P³ metastyle absent (0), present (1).

Table 1 (continued)

33. P³ protocone absent (0), present (1).
34. P³ hypocone absent (0), present (1).
35. P³ similar in size to P⁴ (0), much smaller than P⁴ (1), much larger P⁴ (2).

P⁴

36. metacone weak to clearly individualized (0), absent (1).
37. preparamacrista absent (0), present (1).
38. parastyle present (0), absent (1).
39. parastylar lobe large, projecting (0), smaller and not projecting beyond the mesiolingual border of the tooth (1).
40. lingual constriction present (0), absent (1).
41. conule absent (0), present (1).
42. preprotocrista present (0), absent (1).
43. protocone fold absent or very weak (0), present (1).
44. hypocone absent (0), incipient to weak (1).
45. somewhat smaller than M¹ (0), subequal in size to M¹ (1), greater than M¹ (2).

M¹⁻²

46. parastyle absent or very reduced (0) small (1), huge (2).
47. parastylar lobe large, projecting (0), smaller and not projecting beyond the mesiolingual border of the tooth (1).
48. ectoflexus on M² deep (0), shallow (1), absent (2).
49. metaconule present (0), absent (1).
50. postmetaconule crista present (0), absent (1) on M¹⁻².
51. protocone skewed mesiobuccally (0), central on crown (1).
52. postprotocingulum absent (0), short and distally directed (1), long and joining the posterolingual cingulum (2).
53. crest from the protocone to the metacone absent (0), present and more or less continuous (1) on M¹⁻².
54. hypocone absent or incipient (0), cuspsate (1), enlarged (2), pseudohypocone (3).
55. cingulum lingual absent to discontinuous (0), continuous (1) on M².

putative plesiadapoid status of *Pandemonium* is here refuted because characters supporting such an attribution (e.g., trigonid length, position of molar talonid cusps, width of M₃ talonids) appear homoplastic in primate history.

Within euprimates, the position of *Altanius* and *Altatlasius* is uncertain. On the 10 equally parsimonious trees, *Altanius* is an omomyid in 4 topologies, it is the sister taxa of omomyids-adapiforms (*Altatlasius* excluded) in 3 topologies, and it is the more primitive euprimate in 3 topologies. *Altatlasius* appears also the more primitive euprimate in 3 topologies; it is the sister taxa of adapiforms in the other parsimonious trees. This result disagrees with Hooker et al.'s (1999)

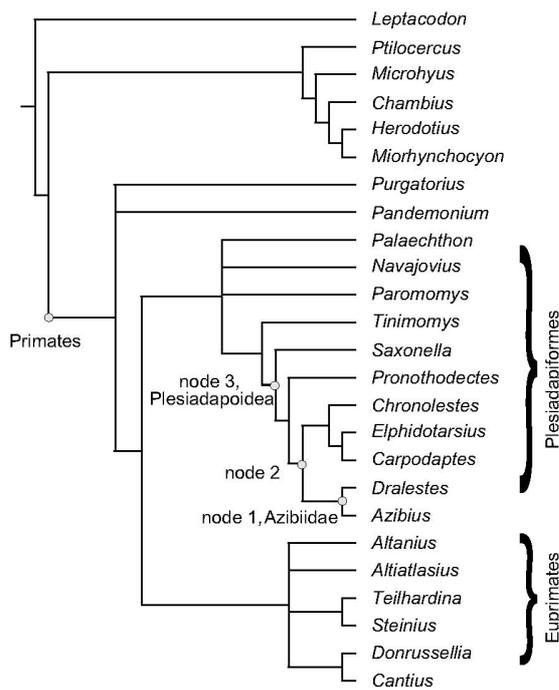


Fig. 3. Cladogram derived from parsimony analysis of 55 dental morphological characters illustrating the phylogenetic position of *Dralestes hammadaensis* new genus and species within select primates. The analysis generated 10 equally parsimonious trees of 217 steps. Consistency index (CI) = 0.46 and retention index (RI) = 0.60. The characters and synapomorphies at nodes 1–3 are discussed in the text.

study in which *Altiatlasius* is a toliapinid microsyopoid plesiadapiform. In our results, *Navajovius*, representative of the microsyopoids, is very distant from *Altiatlasius*. Seiffert et al. (2003) mentioned elsewhere in details that the “toliapinid traits” of *Altiatlasius* are also typical of many Paleogene Afro-Arabian anthropoid euprimates. We do not consider it useful to reconsider these morphological characters. The euprimate status of *Altiatlasius* appears well-established now, even if its exact position (stem anthropoid?) within the group remains unclear (Godinot, 1994; Beard, 1998b; Silcox, 2001; Tabuce, 2002).

Azibiids are well nested within the primate clade and, as we concluded in the morphological comparison section, they appear well distant from macroselidids. Macroselidids are characterized

in the analysis by an enlarged entoconid on P₄ (character 15, state 2) and a huge hypocone on M¹⁻² (ch. 54, st. 2). This latter trait is also present on the condylarth *Microhyus*. Azibiids are defined by a weak (ch. 18, st. 2) and medially displaced (ch.19, st. 2) paraconid on M₁ (*Carpodaptes* is convergent for the latter). Azibiids appear to be the sister group to the carpolestids (including *Chronolestes*). The node at the base of this clade is defined in the ingroup by the following characters: the lack of an ectoflexus on M² (ch. 48, st. 1, *Altanius* and *Altiatlasius* are convergent); a P₄ longer than M₁ (ch. 11, st. 1, *Tinimomys* is convergent for this trait); a very distal metaconid on M₁ (ch. 20, st. 2); and a cristid obliqua joining the metaconid on M₁ (ch. 21, st. 2, *Altanius* and adapiforms are convergent and *Elphidotarsius* presents a reversion for this trait).

The azibiids/carpolestids clade is the sister group to *Pronothodectes* (Plesiadapidae), and the azibiids/carpolestids/plesiadapids clade is the sister group to *Saxonella* (Saxonellidae). This result is congruent with the plesiadapoid relationships recently proposed by Bloch and Boyer (2003) and Silcox et al. (2001). The azibiids/carpolestids/plesiadapids clade is supported by the lack of the cristid obliqua on the P₄ (ch. 14, st. 2). Considering the plesiadapiform data set only, the inclusion of azibiids within plesiadapoids is supported by three characters: the entoconid is lacking on P₄ (ch. 15, st. 1); the parastylar lobe is small and not projecting beyond the mesiolingual border of the P⁴ (ch. 39, st. 1); and the protocone is central (not skewed mesiobuccally) on the crown of the upper molars (ch. 51, st. 1). It should be noted that these character states are convergent with at least some euprimates; the lack of an entoconid on P₄ and the central protocone on the upper molars being observed in all the euprimates in our data set. These characters are congruent with the plesiadapoids/euprimates clade recently proposed by Bloch and Boyer (2003). Alternatively, Beard and Wang (1995) emphasized the central position of the protocone on the upper molars of plesiadapoids as a strict synapomorphy of the superfamily. The presence of such a character in *Dralestes* provides support for the inclusion of azibiids within the plesiadapoids. However, the occurrence of a conule on P⁴ is also considered as

one of the defining features of plesiadapoids *sensu stricto* (*Pandemonium* excluded) (Beard and Wang, 1995; Silcox et al., 2001); therefore the lack of such a character in *Draolestes* could suggest a non-plesiadapoid status for azibiids. The PAUP optimization of characters (*ACCTRAN on*) for the azibiids suggests the occurrence of apical divisions on I^1 (ch. 26, st. 1) and a conule on P^3 . These characters being typical of the plesiadapoids (with the exception of *Chronolestes*), the presence or absence of these characters on forthcoming specimens will be decisive for the plesiadapoid status of azibiids. The occurrence of a conule on the P^3 of *Draolestes* appears, however, suspect since it is absent on the P^4 . The sister group relationship between azibiids and carpolestids is thus still open to discussion.

In sum, although as well supported as possible given the available dental material, the phylogenetic position of azibiids needs to be confirmed with more relevant data. If their primate status is well supported (e.g., the postprotocingulum on the upper teeth), their plesiadapoid affinity appears more problematic, in light of the absence of a conule on the P^4 . The discovery of the dental formula of azibiids and of the morphology of their anterior teeth will be highly decisive to establish the carpolestid/azibiid relationships.

Silcox et al. (2001) concluded that the simple morphology of the I^1 (ch. 26, st. 0) and the lack of a conule on the P^3 (ch. 29, st. 0) are arguments for a basal position of *Chronolestes* in plesiadapoids. In our analysis, *Chronolestes* is included in carpolestids because it shows a P^1 (ch. 27, st. 0), a one rooted P_3 (ch. 10, st. 1), an incipient hypocone on P^4 (ch. 44, st. 1), and no preprotocrista on P^4 (ch. 42, st. 1). However, the genus *Elphidotarsius* presents a polymorphism for these four characters (Silcox et al., 2001). Therefore, such features are not synapomorphies of the *Chronolestes*/carpolestids clade.

The position of *Chronolestes* in our analysis is the most parsimonious topology, and moving *Chronolestes* to a basal position in plesiadapoids increases tree length by four steps (four equally parsimonious trees of 221 steps are found). Alternatively, when the analysis is constrained with this ad hoc hypothesis, azibiids are found to lie outside

of the clade including carpolestids/plesiadapids/saxonellids, and they are the sister group to *Chronolestes* (Fig. 4). In this topology, azibiids are basal plesiadapoids. The clade including the carpolestid, saxonellid, and plesiadapid families is characterized by the occurrence of both apical division on I^1 and a conule on P^{3-4} . In *Chronolestes*, a conule also arises between the paracone and the protocone on the P^4 ; we interpret this structure as a paraconule because it is mesially positioned. The conule is central on the crown (= centroconule) in carpolestid, saxonellid, and plesiadapid families. The centroconule and the paraconule could be not homologous according to Silcox (2001). Moreover, in carpolestids, the centroconule develops a crescentic ridge that stretches labially toward the mesial and distal sides of the tooth. The lack of centroconules in *Draolestes* and *Chronolestes* could mean that azibiids are basal plesiadapoids that diverged before the evolution of the common ancestor of

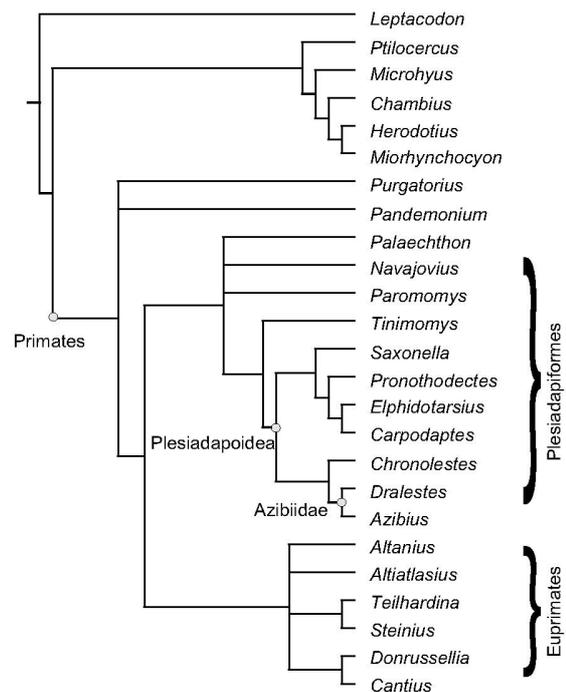


Fig. 4. Cladogram illustrating relationships among select primates if *Chronolestes* is forced to be a basal Plesiadapoidea. The analysis generated four trees of 221 steps.

the three derived plesiadapoid families, i.e. at least around the Paleocene-Eocene boundary or more probably during the Paleocene.

Conclusion

The question of the phylogenetic relationships between euprimates and plesiadapiforms is far from being answered. As a matter of fact, anthropoids and plesiadapiforms co-occur in the Algerian Eocene locality of Glib Zegdou. The discovery of a plesiadapiform family in Africa and the euprimate status of the late Paleocene genus *Altiatlasius* might provide evidence for an African origin for the euprimates and for a subsequent dispersion towards the North Tethyan continents before the late Paleocene/early Eocene interval. However, *Draolestes* and *Azibius* are too specialized to be directly phylogenetically related to the earliest representatives of the suborder, and *Altiatlasius*, though being the oldest known euprimate, could be more closely related to the anthropoids than to the primitive euprimates (Godinot, 1994; Tabuce, 2002). Thus, the fossil material attributed to *Draolestes* cannot bring major new phylogenetic elements to solve the various questions about the relationships within the primates, but it suggests that these relationships are certainly more complex than suggested by the current data. In any case, *Draolestes* and *Azibius* do not fit into existing primate groups; this allows the promising conclusion that the early Paleogene beds of Africa may yield evidence of totally unexpected branches of the basal radiation of primates.

Acknowledgements

We thank K. C. Beard, P. M. Butler, S. Ducrocq, J.-J. Jaeger, E. Gheerbrant, M. Godinot, and B. Marandat for comments on the material described here, and four reviewers for their useful and constructive remarks. We acknowledge the European Synchrotron Radiation Facility, and we would like to thank Xavier Thibault, Elodie Boller and José Baruchel for assistance in using beamline

ID 19. L. Meslin made the drawings. Laboratory research was supported by French National Doctoral Grant n°98162 and Centre National de la Recherche Scientifique (ECLIPSE program, “Environnements et climats du passé: histoire et évolution”) to R. T. This is publication N° 2004-054 from Institut des Sciences de l’Evolution.

References

- Beard, K.C., 1990. Gliding behavior and paleoecology of the alleged primate family Paromomyidae (Mammalia, Dermoptera). *Nature* 345, 340–341.
- Beard, K.C., 1998a. East of Eden: Asia as an important center of taxonomic origination in mammalian evolution. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 34, 5–39.
- Beard, K.C., 1998b. A new genus of Tarsiidae (Mammalia: Primates) from the middle Eocene of Shanxi Province, China, with notes on the historical biogeography of tarsiers. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 34, 260–277.
- Beard, K.C., Wang, J., 1995. The first Asian plesiadapoids (Mammalia: Primatomorpha). *Ann. Carnegie Mus.* 64, 1–33.
- Bloch, J.I., Silcox, M.T., 2001. New basicrania of Paleocene-Eocene *Ignacius*: re-evaluation of the plesiadapiform-dermopteran link. *Am. J. Phy. Anthro.* 116, 184–198.
- Bloch, J.I., Boyer, D.M., 2002. Grasping primate origins. *Science* 298, 1606–1610.
- Bloch, J.I., Boyer, D.M., 2003. Response to comment on “Grasping primate origins”. *Science* 300, 741.
- Bloch, J.I., Fischer, D.C., Rose, K.D., Gingerich, P.D., 2001. Stratocladistic analysis of Paleocene Carpolestidae (Mammalia, Plesiadapiformes) with description of a new late Tiffanian genus. *J. Vert. Pal.* 21, 119–131.
- Butler, P.M., 1995. Fossil Macroscelidea. *Mam. Review* 25, 3–14.
- Cartmill, M., 1972. Arboreal adaptations and the origin of the order Primates. In: Tuttle, R. (Ed.), *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*. Aldine-Atherton, Chicago, pp. 97–122.
- Crochet, J.-Y., Peigné, S., Mahboubi, M., 2001. Ancienneté des Carnivora en Afrique. In: Denys, C., Granjon, L., Poulet, A. (Eds.), *Proceedings of the 8th ASM Symposium*. IRD éditions, Paris, pp. 91–100.
- Dashzeveg, D., McKenna, M.C., 1977. Tarsioid primate from the early Tertiary of the Mongolian People’s Republic. *Acta Palaeontol. Pol.* 22, 119–137.
- Fleagle, J.G., 1999. *Primate Adaptation and Evolution*, second ed. Academic Press, San Diego.
- Gingerich, P.D., 1975. Systematic position of *Plesiadapis*. *Nature* 253, 111–113.
- Gingerich, P.D., 1976. Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates). *Pap. Paleont.* 15, 1–141.

- Gingerich, P.D., 1977. Radiation of Eocene Adapidae in Europe. *Géobios*, Mém. spéc. 1, 165–182.
- Gingerich, P.D., 1990. African dawn for primates. *Nature* 346, 411.
- Gingerich, P.D., Dashzeveg, D., Russell, D.E., 1991. Dentition and systematic relationships of *Altanius orlovi* (Mammalia, Primates) from the early Eocene of Mongolia. *Géobios* 24, 637–646.
- Godinot, M., 1994. Early North African primates and their significance for the origin of simiiformes (= Anthropoidea). In: Fleagle, J.G., Kay, R.F. (Eds.), *Anthropoid Origins*. Plenum Press, New York and London, pp. 235–295.
- Godinot, M., Mahboubi, M., 1992. Earliest known simian primate found in Algeria. *Nature* 357, 324–326.
- Godinot, M., Mahboubi, M., 1994. Les petits primates simiiformes de Glib Zegdou (Eocène inférieur à moyen d'Algérie). *C.R. Acad. Sci. Paris* 319, 357–364.
- Gregory, W.K., 1910. The orders of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 27, 1–554.
- Hartenberger, J.-L., Crochet, J.-Y., Martinez, C., Feist, M., Godinot, M., Mannai Tayech, B., Marandat, B. and Sigé, B., 1997. Le gisement de mammifères de Chambi (Eocène, Tunisie centrale) dans son contexte géologique. Apport à la connaissance de l'évolution des mammifères en Afrique. In: Aguilar, J.-P., Legendre, S. and Michaux, J. (Eds.), *Proceedings of the BiochroM'97 Symposium*, pp. 263–274. Mémoire et Travaux de l'EPHE, Institut of Montpellier.
- Holroyd, P., Simons, E.L., 1991. The phyletic relationships of *Azibius*. *Am. J. Phy. Anthro.* 12, 94.
- Hooker, J.J., Russell, D.E., Phelizon, A., 1999. A new family of Plesiadapiformes (Mammalia) from the old world lower Paleogene. *Palaeontology* 42, 377–407.
- Hooker, J.J., 2001. Tarsals of the extinct insectivoran family Nyctitheriidae (Mammalia): evidence for archontan relationships. *Zool. J. Linnean. Soc.* 132, 501–529.
- Kay, R.F., 1977. The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early Catarrhines. *Am. J. Phy. Anthro.* 46, 327–352.
- Kay, R., Thorington Jr., R.W., Houde, P., 1990. Eocene plesiadapiform shows affinities with flying lemurs not primates. *Nature* 345, 342–344.
- Kay, R.F., Thewissen, J.G.M., Yoder, A.D., 1992. Cranial anatomy of *Ignacius graybullianus* and the affinities of the Plesiadapiformes. *Am. J. Phy. Anthro.* 89, 477–498.
- Maddison, W.P., Maddison, D.R., 1992. *Mac-Clade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution*, version 3.0. Sinauer associates, Sunderland, MA.
- Mahboubi, M., Sudre, J., Tabuce, R., Mebrouk, F., Feist, M., Vianey-Liaud, M., Crochet, J.-Y., Godinot, M., Jaeger, J.-J., 2002. Etat actuel des connaissances sur les formations continentales éocènes de la bordure septentrionale de la Hammada du Draa (région de Glib Zegdou et des Gour Lazib, Sahara occidental algérien). Données biostratigraphiques, bilan paléontologique et conséquences paléobiogéographiques. *Mém. Serv. Géol. Algérie* 11, 1–11.
- Martin, R.D., 1968. Toward a new definition of Primates. *Man* 3, 377–401.
- Rasmussen, D.T., Simons, E.L., 1994. A whole new world of ancestors: eocene anthropoideans from Africa. *Evol. Anthro.* 3, 128–139.
- Rose, K.D., Krause, D.W., 1984. Affinities of the primate *Altanius* from the early Tertiary of Mongolia. *J. Mammalogy* 65, 721–726.
- Rose, K.D., Bown, T.M., 1996. A new plesiadapiform (Mammalia: Plesiadapiformes) from the early Eocene of the Bighorn Basin, Wyoming. *Ann. Carnegie Mus.* 65, 305–321.
- Rose, K.D., Beard, K.C., Houde, P., 1993. Exceptional new dentition of the diminutive plesiadapiforms *Tinimomys* and *Niptomomys* (Mammalia), with comments on the upper incisors of Plesiadapiformes. *Ann. Carnegie Mus.* 62, 351–361.
- Rose, K.D., Godinot, M., Bown, T.M., 1994. The early radiation of Euprimates and the initial diversification of Omomyidae. In: Fleagle, J.G., Kay, R.F. (Eds.), *Anthropoid Origins*. Plenum Press, New York and London, pp. 1–28.
- Schwartz, J.H., 1986. Primate systematics and a classification of the order. In: Swindler, D.R., Erwin, J. (Eds.), *Systematics, Evolution, and Anatomy: Comparative Primate Biology*. A.R. Liss, New York, pp. 1–41.
- Seiffert, E.R., Simons, E.L., Simons, C.V.M., 2003. Phylogenetic, biogeographic, and adaptive implications of new fossil evidence bearing on crown anthropoid origins and early stem catarrhine evolution. In: Ross, C., Kay, R.F. (Eds.), *Anthropoid Origins: New Visions*. Kluwer Academic Press, New York, pp. 157–181.
- Sigé, B., Jaeger, J.-J., Sudre, J. and Vianey-Liaud, M., 1990. *Altatlasius koulchii* n. gen. et sp., primate omomyidé du Paléocène supérieur du Maroc, et les origines des euprimates. *Palaeontographica Abt. A* 31–56.
- Silcox, M.T., 2001. A phylogenetic analysis of Plesiadapiformes and their relationship to Euprimates and other archontans. Ph. D. Dissertation, Johns Hopkins School of Medicine, Baltimore, 728p.
- Silcox, M.T., 2003. New discoveries on the middle ear anatomy of *Ignacius graybullianus* (Paromomyidae, Primates) from ultra high resolution X-ray computed tomography. *J. Hum. Evol.* 44, 73–86.
- Silcox, M.T., Krause, D.W., Maas, M.C., Fox, R.C., 2001. New specimens of *Elphidotarsius russelli* (Mammalia, ?Primates, Carpolestidae) and a revision of plesiadapoid relationships. *J. Vert. Pal.* 21, 132–152.
- Silcox, M.T. and Gunnell, G.F. (in press). Plesiadapiformes. In: Janis, C.M., Gunnell, G.F. and Uhen, M.D., (Eds.), *Evolution of Tertiary mammals of North America*, vol. 2: marine mammals and smaller terrestrial mammals. Cambridge: Cambridge University Press.
- Simons, E.L., 1997. Discovery of the smallest Fayum Egyptian primates (Anchomomyini, Adapidae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 180–184.
- Simons, E.L., 1998. The prosimian fauna of the Fayum Eocene/Oligocene deposits of Egypt. *Folia Primatol.* 69, 286–294.

- Smith, T., Van Itterbeeck, J., Missiaen, P., 2004. Oldest plesiadapiform (Mammalia, Proprimates) from Asia and its paleobiogeographical implications for faunal interchange with North America. *C.R. Palevol* 3, 43–52.
- Sudre, J., 1975. Un prosimien du Paléogène ancien du Sahara nord-occidental: *Azibius trecki* n. g. n. sp. *C.R. Acad. Sci. Paris* 280, 1539–1542.
- Sudre, J., 1979. Nouveaux mammifères éocènes du Sahara Occidental. *Palaeovertebrata* 9, 83–115.
- Swofford, D. L., 2002. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 4.0b. Champaign, IL: Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey.
- Szalay, F.S., 1968. The beginnings of Primates. *Evolution* 22, 19–36.
- Szalay, F.S., 1975. Phylogeny, adaptations, and dispersal of the tarsiid primates. In: Lockett, W.P., Szalay, F.S. (Eds.), *A Phylogeny of the Primates. A Multidisciplinary Approach*. Plenum Press, New York, pp. 357–404.
- Szalay, F.S., Delson, E., 1979. *Evolutionary History of the Primates*. Academic Press, New York.
- Szalay, F.S., Rosenberger, A.L., Dagosto, M., 1987. Diagnosis and differentiation of the order Primates. *Yearbook Phys Anthro.* 30, 75–105.
- Tabuce, R., 2002. Mammifères du Paléogène ancien d'Afrique du Nord-Occidentale: Systématique, Paléobiogéographie et apport à la Phylogénie des "ordres endémiques africains". Ph. D. Dissertation, Université Montpellier II, 323p.
- Tabuce, R., Mahboubi, M., Sudre, J., 2001a. Reassessment of the Algerian Eocene hyracoid *Microhyrax*. The early diversity and basal phylogeny of the Order Hyracoidea (Mammalia). *Eclogae geol. Helv.* 94, 537–545.
- Tabuce, R., Coiffait, B., Coiffait, P.-E., Mahboubi, M., Jaeger, J.-J., 2001b. A new genus of Macroscelidea (Mammalia) from the Eocene of Algeria: a possible origin for elephant-shrews. *J. Vert. Pal.* 21, 535–546.
- Thewissen, J.G.M., Williams, E.M., Hussain, S.T., 2001. Eocene mammal faunas from Northern Indo-Pakistan. *J. Vert. Pal.* 21, 347–366.
- Van Valen, L., 1994. The origin of the plesiadapid primates and the nature of *Purgatorius*. *Evol. Monographs* 15, 1–79.
- Vianey-Liaud, M., Jaeger, J.-J., Hartenberger, J.-L., Mahboubi, M., 1994. Les rongeurs de l'Eocène d'Afrique nord-occidentale -Glib Zegdou (Algérie) et Chambi (Tunisie)- et l'origine des Anomaluridae. *Palaeovertebrata* 23, 93–118.

ANNEXE 8

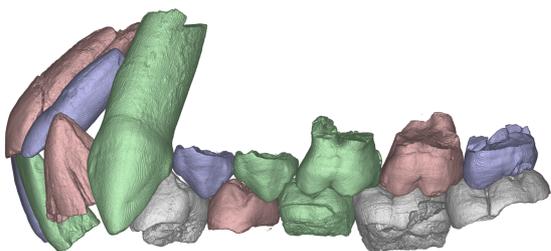
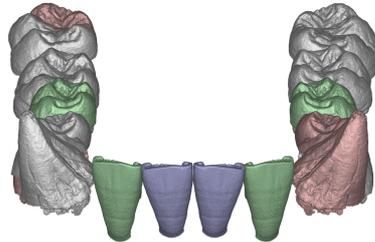
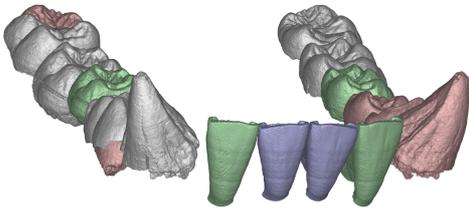
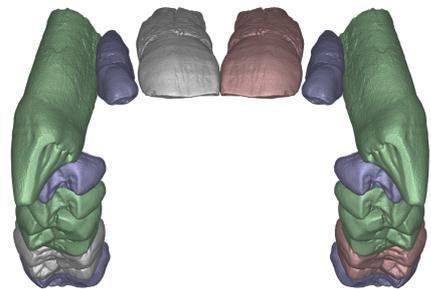
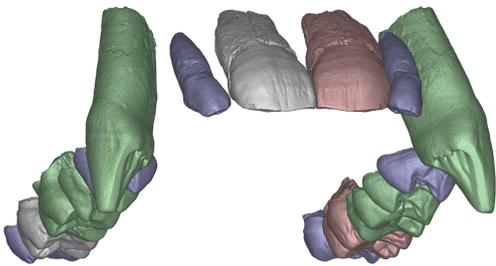
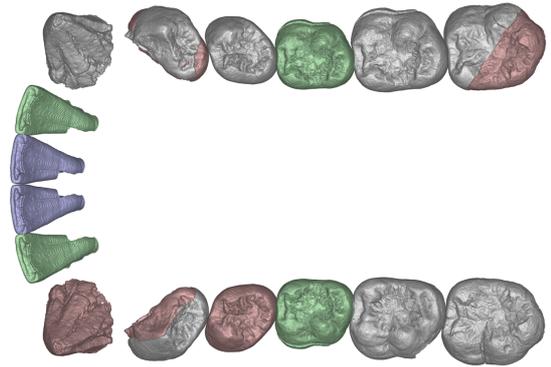
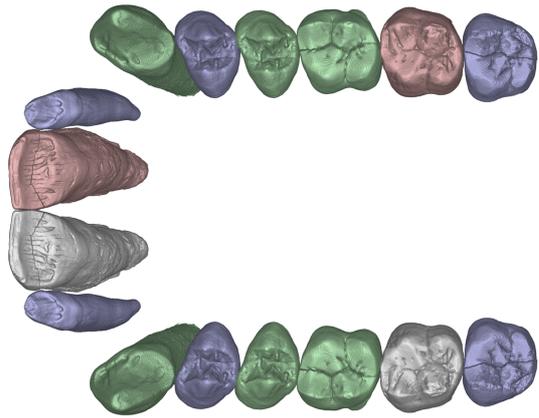
Reconstructions hypothétiques des mâchoires du mâle et de la femelle de *Khoratpithecus chiangmuanensis*, réalisées à partir de dents isolées imagées par microtomographie à 30,3µm et 10,13µm sur la ligne de lumière ID19.

La première planche présente différentes vues des mâchoires du mâle. La seconde présente celles de la femelles. La troisième montre l'occlusion dentaire en vue inférieure, supérieure et en semi-transparence chez le mâle et la femelle. On peut noter le fort dimorphisme sexuel présenté par ce taxon. La forme des arcades dentaires et la taille des dents inconnues ont été extrapolées sur la base de comparaisons avec d'autres Hominoïdes actuels et fossiles.

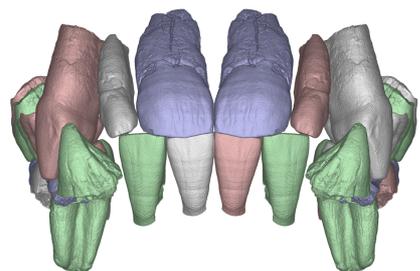
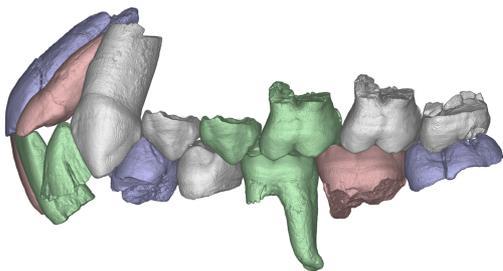
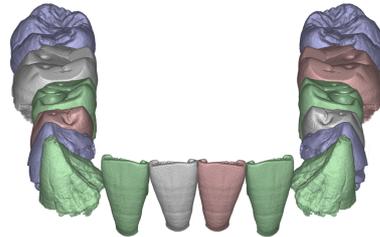
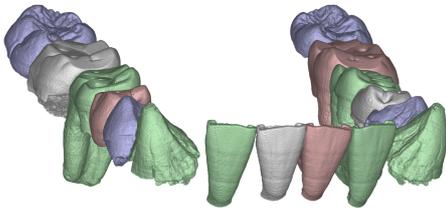
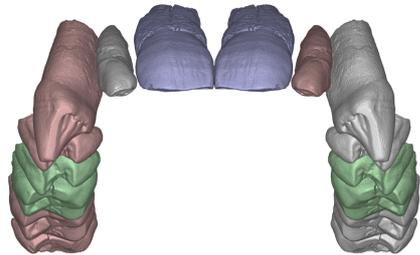
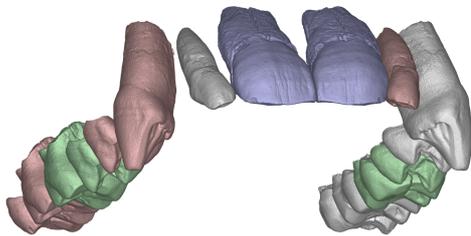
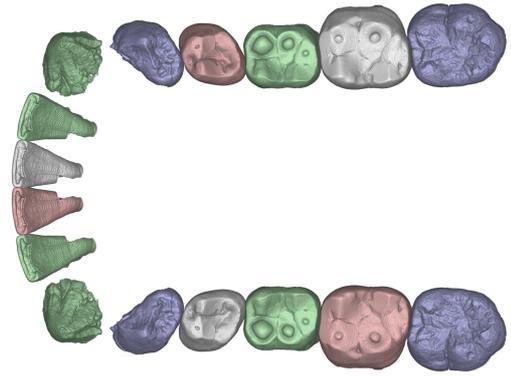
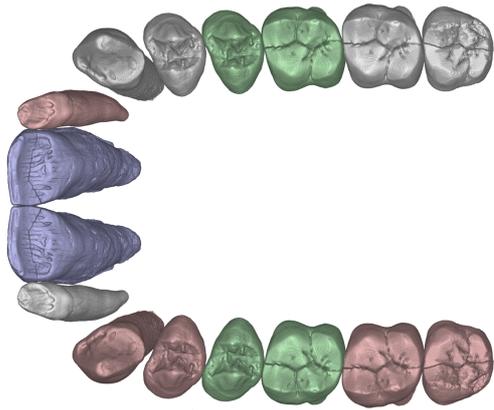
Depuis la réalisation de ce composite, une mandibule attribuée à une autre espèce du même genre plus récente a été décrite : *Khoratpithecus piriyai* (chaimanee *et al.*, 2004) . La superposition du composite de *K. chiangmuanensis* avec cette nouvelle mandibule montre globalement une bonne correspondance. Cependant, il est nécessaire d'avancer légèrement la denture antérieure pour le corriger. La nouvelle mandibule a été imagée très récemment sur ID17 à 47µm (projet scientifique sc-1488 voir annexe 3). L'annexe 9 présente les résultats de cette expérience. A terme, elle devrait permettre de compléter certaines des dents ayant été extrapolées sur cette reconstitution des mâchoires de *K. chiangmuanensis*.

La signification des couleurs utilisées sur ces composites est la suivantes :

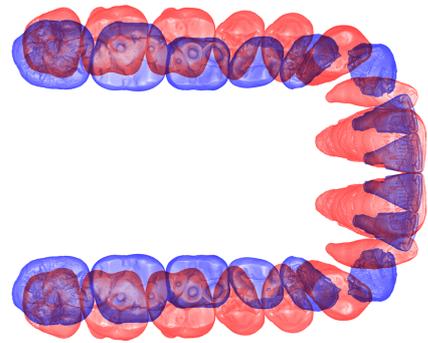
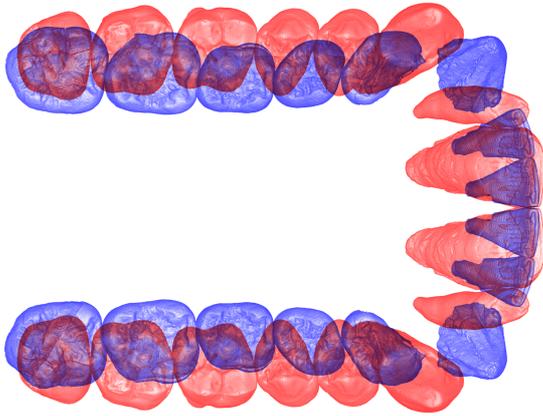
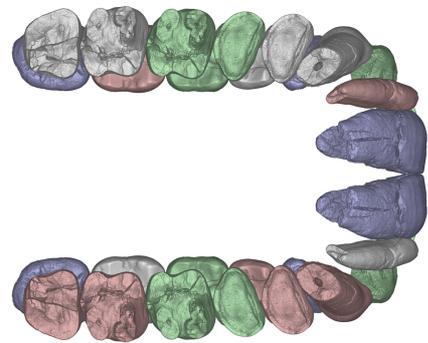
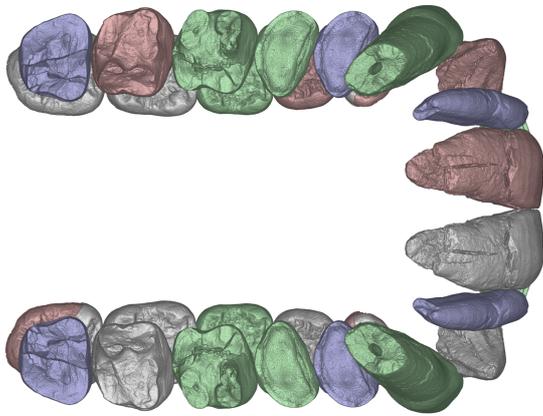
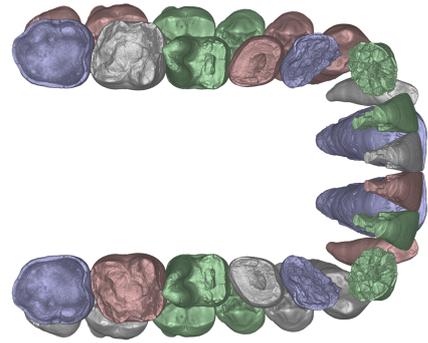
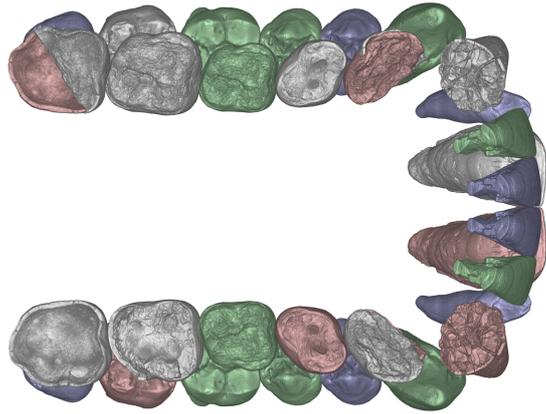
- gris : dents réelles
- rose : symétriques des dents réelles
- bleu : dents connues pour un seul des deux sexe, transposées chez l'autre après correction de la taille par le facteur de dimorphisme sexuel moyen
- vert : dents inconnues chez les deux sexes ou présentant probablement un fort dimorphisme sexuel. Leur taille et leur forme ont été extrapolées d'après les autres dents connues.



2 cm



2 cm



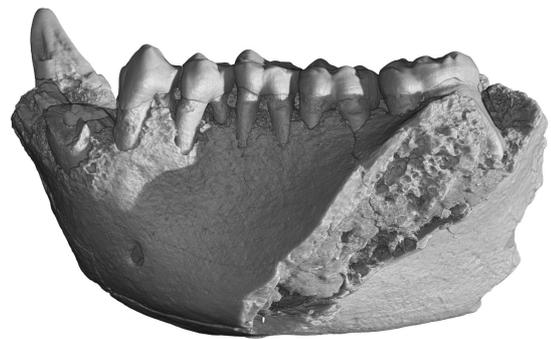
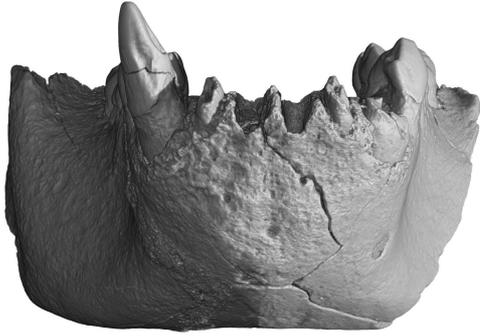
2 cm

ANNEXE 9

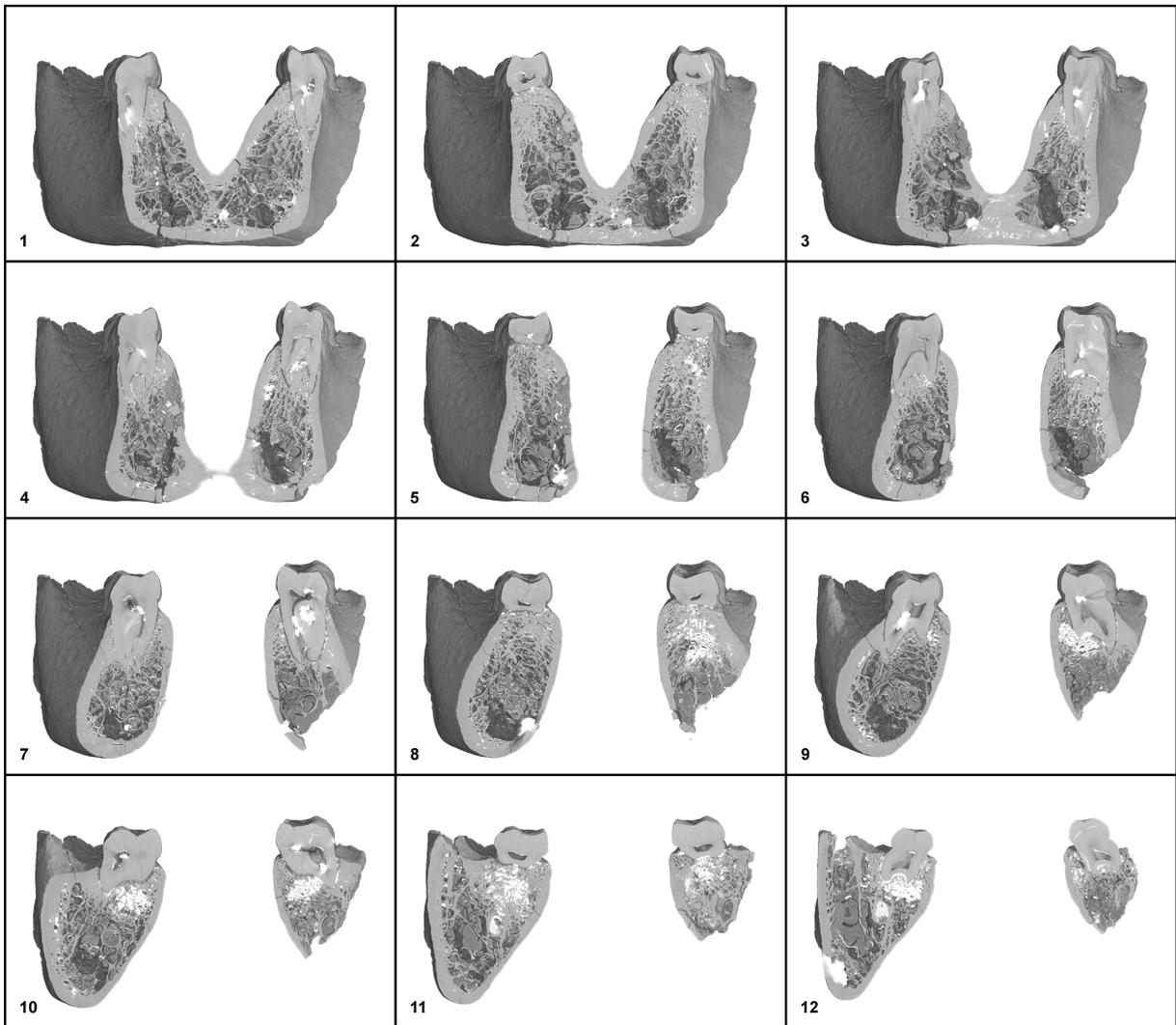
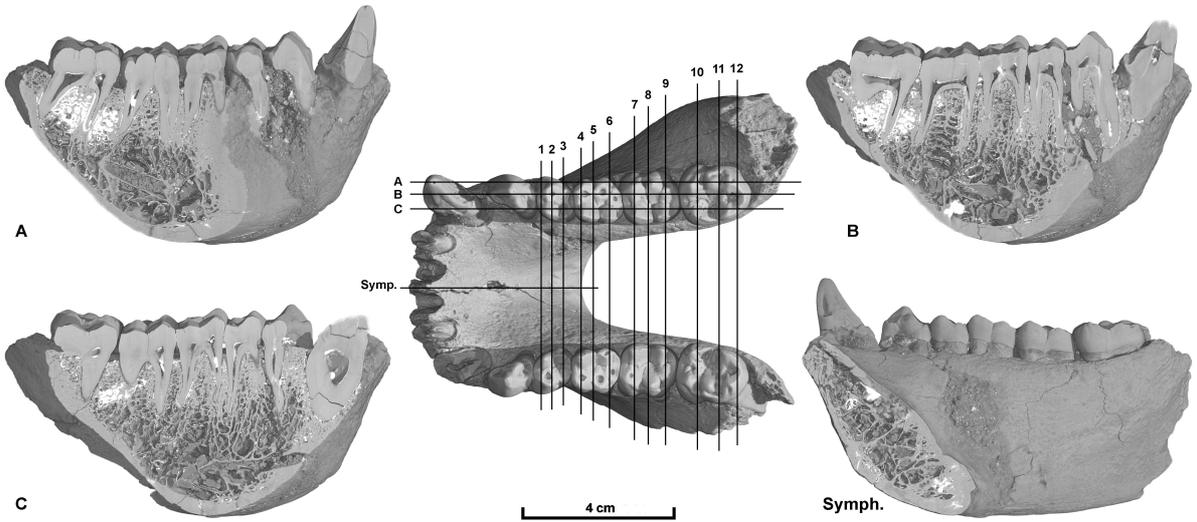
Résultats préliminaires de l'imagerie par microtomographie X à rayonnement synchrotron de la mandibule RIN-765 de *Khoratpithecus piriyai* (Chaimanee *et al.*, 2004). Cette expérience a été réalisée sur la ligne ID17 de l'ESRF avec une taille de pixel de 45.5 µm dans le plan des coupes et 43.2 µm suivant l'axe z. Les reconstructions 3D présentées ici ont été générées à partir de données ayant subi un binning de facteur 2 par moyenne, c'est à dire que chaque voxel est la moyenne de 8 voxels du volume initial. Cette opération permet de manipuler un volume de données beaucoup moins lourd, tout en augmentant considérablement le rapport signal sur bruit.

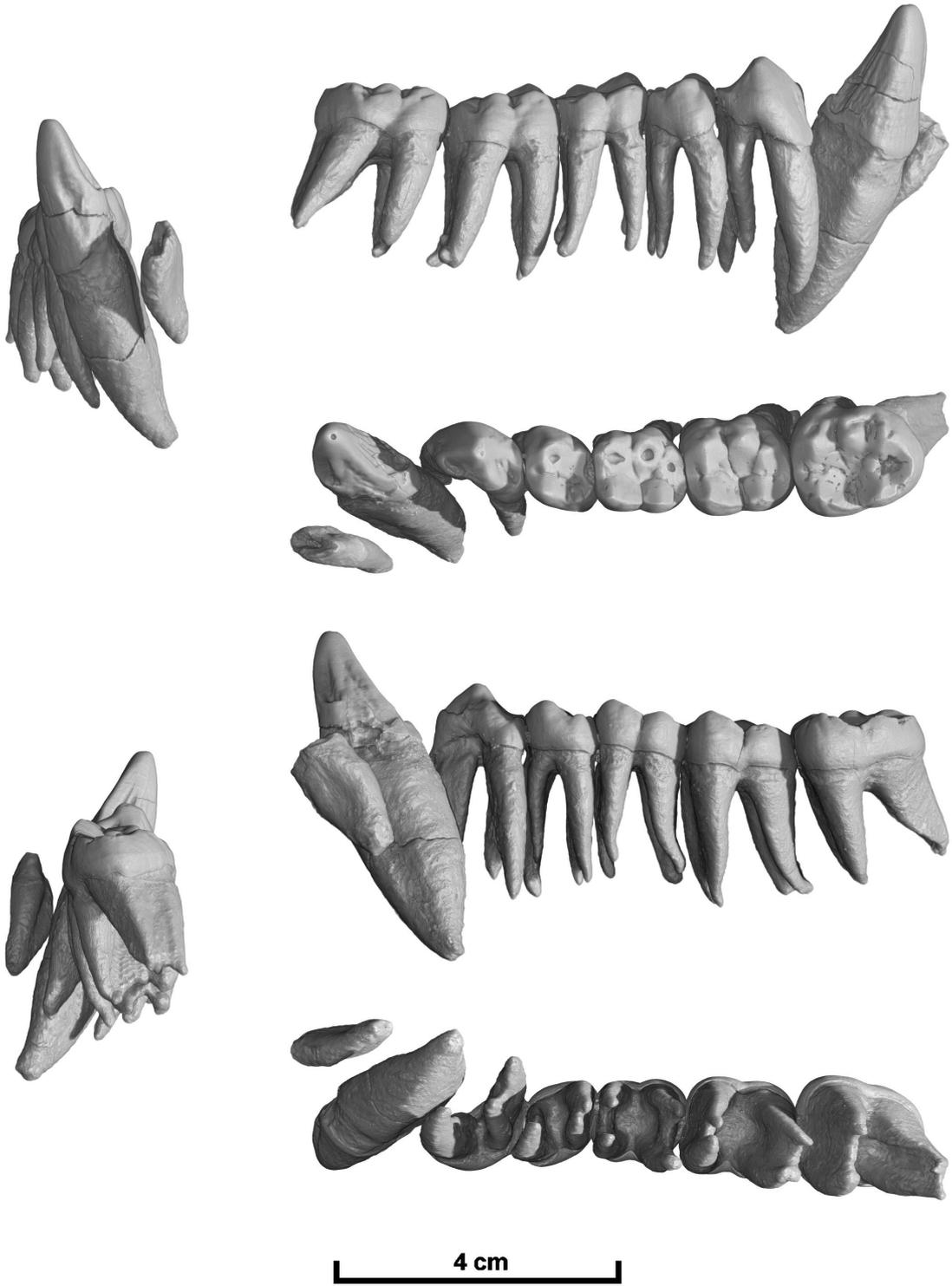
La première planche présente les différentes vues de la reconstruction tridimensionnelle de la mandibule complète. La seconde montre des coupes verticales virtuelles à différents endroits dans la mandibule. La troisième présente une extraction virtuelle des racines des dents de la mandibule droite. Enfin, la dernière planche présente une comparaison en vue occlusale, de cette nouvelle mandibule avec le composite précédemment reconstruit et légèrement corrigé de *Khoratpithecus chiangmuanensis*, après mise à l'échelle.

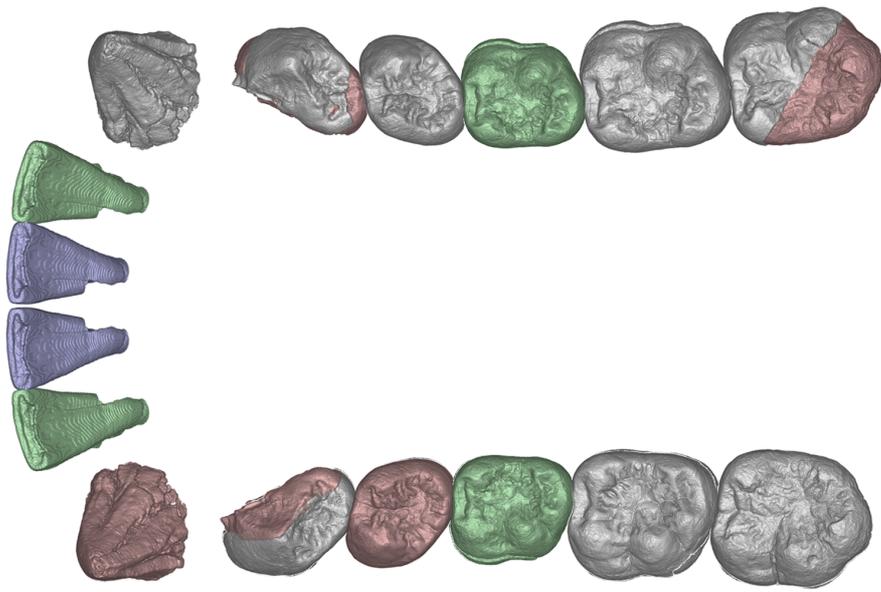
La plupart de ces images sera incluse dans un article de description détaillée de cette nouvelle mandibule, actuellement en cours de rédaction.



4 cm







4 cm

Aspects phylogénétiques et fonctionnels de la microstructure de l'émail dentaire et de la structure tridimensionnelle des molaires chez les primates fossiles et actuels : apports de la microtomographie à rayonnement X synchrotron

Paul TAFFOREAU

Résumé : Du fait de la très forte minéralisation de l'émail dentaire, la plus grande partie du registre fossile des primates est constituée de dents. La microtomographie à rayonnement X synchrotron permet d'obtenir des informations sur l'émail de façon non-destructive. Grâce à cette technique, l'étude combinée de la microstructure et de l'épaisseur de l'émail des *Amphipithecidae* de grande taille d'Asie du Sud Est a conduit à proposer l'hypothèse d'un régime alimentaire folivore pour ces primates au statut taxonomique actuellement très discuté. Une reconstitution tridimensionnelle des mâchoires de *Siamopithecus eoceanus* l'a confortée en permettant de proposer un schéma des mouvements masticatoires. La morphologie de ces primates pourrait donc refléter en partie une adaptation particulière à la folivorie.

Le développement de l'émail a également été abordé par une comparaison entre les primates et les rhinocéros. Ceci a permis de clarifier le statut des laminations dont la relation avec la striation transversale des prismes était confuse. Ces différentes marques de croissance sont deux aspects d'une même chose. Une étude de la minéralisation précoce de la jonction émail-dentine chez les rhinocéros a conduit à proposer une nouvelle stratégie d'investigation des variations isotopiques dans l'émail, couplée à l'observation des marques de croissance, pour obtenir des données paléoclimatiques à haute résolution temporelle.

Enfin, grâce à la microtomographie X, une approche tridimensionnelle de l'émail a été développée. Elle fournit des informations sur la distribution et l'épaisseur de l'émail grâce à un découpage normalisé des molaires. Cette technique non subjective, reproductible et applicable à toutes les molaires de primates ne nécessite pas de segmenter l'émail en trois dimensions, elle peut donc facilement être appliquée à des dents fossiles. L'étude de la distribution de l'émail des primates pourrait apporter de précieuses informations fonctionnelles et phylogénétiques.

Mots-clés : Asie, primates, Eocène, Anthropoïdes, Amphipithecidae, microstructure de l'émail, épaisseur de l'émail, distribution de l'émail, microtomographie X, synchrotron, développement dentaire, rhinocéros, paléobiologie, paléoclimatologie

Phylogenetic and functional aspects of tooth enamel microstructure and three-dimensional structure of modern and fossil primates molars : contributions of X-ray synchrotron microtomography

Abstract : Due to the high mineralization of dental enamel, the majority of the primate fossil record is made of teeth. X-ray synchrotron microtomography allows, in a non-destructive way, to obtain data about enamel. A combined study of enamel microstructure and thickness of large *Amphipithecidae* from South-East Asia, with this technique, led to propose the hypothesis of a folivorous diet for these primates, whose taxonomic status is strongly debated nowadays. A three-dimensional reconstitution of jaws of *Siamopithecus eoceanus* reinforced this hypothesis, allowing to propose a scheme of its mastication movements. The morphology of these primates could reflect a peculiar adaptation to folivory.

Enamel development was also studied by using comparisons between primates and rhinoceros. It permitted to clarify the laminations status whose relationship with cross-striations was confuse. These different growth marks are two aspects of a single thing. A study of the early mineralization of the enamel-dentin junction among rhinoceros led to propose a new strategy to investigate the isotopic variations in enamel, coupled with the observation of growth marks, in order to obtain paleoclimatic data with a high temporal resolution.

Finally, thanks to X-ray microtomography, a three-dimensional approach of enamel was developed. It brings pieces of information on its thickness and distribution by the way of a normalized cutting of molars. This technique is non-subjective, reproducible, and applicable to all primates molars. It does not imply to perform a three-dimensional segmentation of enamel, then it can be easily applied to fossil teeth. The study of primates enamel distribution could bring valuable functional and phylogenetic information.

Keywords: Asia, primates, Anthropoids, Eocene, Amphipithecidae, enamel microstructure, enamel thickness, enamel distribution, X-ray microtomography, synchrotron, tooth development, rhinoceros, paleobiology, paleoclimatology

Aspects phylogénétiques et fonctionnels de la microstructure de l'émail dentaire et de la structure tridimensionnelle des molaires chez les primates fossiles et actuels : apports de la microtomographie à rayonnement X synchrotron

Paul TAFFOREAU

Résumé : Du fait de la très forte minéralisation de l'émail dentaire, la plus grande partie du registre fossile des primates est constituée de dents. La microtomographie à rayonnement X synchrotron permet d'obtenir des informations sur l'émail de façon non-destructive. Grâce à cette technique, l'étude combinée de la microstructure et de l'épaisseur de l'émail des *Amphipithecidae* de grande taille d'Asie du Sud Est a conduit à proposer l'hypothèse d'un régime alimentaire folivore pour ces primates au statut taxonomique actuellement très discuté. Une reconstitution tridimensionnelle des mâchoires de *Siamopithecus eocaenus* l'a confortée en permettant de proposer un schéma des mouvements masticatoires. La morphologie de ces primates pourrait donc refléter en partie une adaptation particulière à la folivorie.

Le développement de l'émail a également été abordé par une comparaison entre les primates et les rhinocéros. Ceci a permis de clarifier le statut des laminations dont la relation avec la striation transversale des prismes était confuse. Ces différentes marques de croissance sont deux aspects d'une même chose. Une étude de la minéralisation précoce de la jonction émail-dentine chez les rhinocéros a conduit à proposer une nouvelle stratégie d'investigation des variations isotopiques dans l'émail, couplée à l'observation des marques de croissance, pour obtenir des données paléoclimatiques à haute résolution temporelle.

Enfin, grâce à la microtomographie X, une approche tridimensionnelle de l'émail a été développée. Elle fournit des informations sur la distribution et l'épaisseur de l'émail grâce à un découpage normalisé des molaires. Cette technique non subjective, reproductible et applicable à toutes les molaires de primates ne nécessite pas de segmenter l'émail en trois dimensions, elle peut donc facilement être appliquée à des dents fossiles. L'étude de la distribution de l'émail des primates pourrait apporter de précieuses informations fonctionnelles et phylogénétiques.

Mots-clés : Asie, primates, Eocène, Anthropoïdes, Amphipithecidae, microstructure de l'émail, épaisseur de l'émail, distribution de l'émail, microtomographie X, synchrotron, développement dentaire, rhinocéros, paléobiologie, paléoclimatologie

Phylogenetic and functional aspects of tooth enamel microstructure and three-dimensional structure of modern and fossil primates molars : contributions of X-ray synchrotron microtomography

Abstract : Due to the high mineralization of dental enamel, the majority of the primate fossil record is made of teeth. X-ray synchrotron microtomography allows, in a non-destructive way, to obtain data about enamel. A combined study of enamel microstructure and thickness of large *Amphipithecidae* from South-East Asia, with this technique, led to propose the hypothesis of a folivorous diet for these primates, whose taxonomic status is strongly debated nowadays. A three-dimensional reconstitution of jaws of *Siamopithecus eocaenus* reinforced this hypothesis, allowing to propose a scheme of its mastication movements. The morphology of these primates could reflect a peculiar adaptation to folivory.

Enamel development was also studied by using comparisons between primates and rhinoceros. It permitted to clarify the laminations status whose relationship with cross-striations was confuse. These different growth marks are two aspects of a single thing. A study of the early mineralization of the enamel-dentin junction among rhinoceros led to propose a new strategy to investigate the isotopic variations in enamel, coupled with the observation of growth marks, in order to obtain paleoclimatic data with a high temporal resolution.

Finally, thanks to X-ray microtomography, a three-dimensional approach of enamel was developed. It brings pieces of information on its thickness and distribution by the way of a normalized cutting of molars. This technique is non-subjective, reproducible, and applicable to all primates molars. It does not imply to perform a three-dimensional segmentation of enamel, then it can be easily applied to fossil teeth. The study of primates enamel distribution could bring valuable functional and phylogenetic information.

Keywords: Asia, primates, Anthropoids, Eocene, Amphipithecidae, enamel microstructure, enamel thickness, enamel distribution, X-ray microtomography, synchrotron, tooth development, rhinoceros, paleobiology, paleoclimatology